

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный научный центр агробιοтехнологий
Дальнего Востока им. А.К. Чайки»

На правах рукописи

МАЦИШИНА НАТАЛИЯ ВАЛЕРИЕВНА

БИОХИМИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИИ ДВАДЦАТИВОСЬМИПЯТНИСТОЙ
КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ
HENOSEPILOCHNA VIGINTIOCTOMACULATA (MOTSCHULSKY, 1858)
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)
В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

1.5.14. Энтомология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Научный консультант:
д.б.н., профессор Стороженко Сергей Юрьевич

УССУРИЙСК – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр
Введение	4
Глава 1. МАТЕРИАЛЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ	12
1.1 Природно-климатические условия Приморского края	12
1.2 Содержание насекомых в лабораторной колонии	17
1.3 Определение видовой принадлежности исследуемых насекомых	18
1.4 Изучение фенетической структуры популяции	19
1.5 Изучение морфологических аномалий	21
1.6 Изучение гемолимфы картофельной коровки	21
1.7 Изучение динамики природных популяций картофельной коровки	25
1.8 Изучение пищи как фактора физиологического состояния популяции картофельной коровки	31
1.9 Сравнительный анализ колорадского жука и картофельной коровки	44
1.10 Изучение векторных свойств картофельной коровки в отношении грибов рода <i>Fusarium</i>	46
ГЛАВА 2 ЕСТЕСТВЕННАЯ ПОПУЛЯЦИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ В СОСТОЯНИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ	48
2.1. Морфология и систематика картофельной коровки (литературный обзор)	48
2.2. Фенотипическое разнообразие популяции картофельной коровки	57
2.3 Морфологические аномалии в онтогенезе картофельной коровки	64
2.4 Характеристика популяции картофельной коровки методом анализа гемолимфы	71
ГЛАВА 3 БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	85
3.1 Динамика природных популяций <i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i>	85
3.2 Фотопериодические реакции <i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i> в приморской популяции	103
3.3 Биодемография картофельной коровки	107
3.4 Влияние изолирования самцов от самок на скорость воспроизводства у картофельной коровки	111
ГЛАВА 4 ПИЩА КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ	120
4.1 Аллелохимические взаимодействия в трофической системе «картофельная коровка – кормовое растение»	120
4.2 Прохождение онтогенеза картофельной коровки на различных сортах картофеля	143
4.3 Влияние кормового ресурса на морфометрические показатели и плодовитость картофельной коровки	154

ГЛАВА 5 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ НАТИВНОГО (<i>HENOSEPILOACHNA VIGINTIOSTOMACULATA</i>) И ИНВАЗИВНОГО (<i>LEPTINOATRISA DECEMLINEATA</i>) ВИДОВ В УСЛОВИЯХ МУССОННОГО КЛИМАТА ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА	168
ГЛАВА 6 ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ	191
6.1 ВРЕДОНОСНОСТЬ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)	191
6.2 КАРТОФЕЛЬНАЯ КОРОВКА КАК ПЕРЕНОСЧИК ГРИБОВ РОДА <i>FUSARIUM</i>	199
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	204
ВЫВОДЫ	206
ЛИТЕРАТУРА	208
ПРИЛОЖЕНИЕ	307

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования.

Анализ публикаций, посвященных двадцативосьмипятнистой картофельной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1838) показывает, что сведения об этом вредителе фрагментарны и не дают целостного представления о биологии вида, а также механизмах взаимодействия в системе «картофельная коровка – кормовое растение», что затрудняет изучение влияния растения – реципиента на состояние особей в популяции, протекающих в ней процессах, а также разработку эффективных мер борьбы с вредителем и селекцию устойчивых форм растений. Во всем мире при выращивании сельскохозяйственных культур ежегодно теряется до 80% урожая, при этом потери от вредителей могут достигать 5 – 50 %, а в благоприятные для их роста и развития годы урожай культуры может быть потерян полностью. Мировые потери от деятельности фитофагов составляют четвертую часть от ущерба, наносимого всеми вредными организмами. И за последние десятилетия они увеличились более чем в два раза, даже несмотря на увеличение объема защитных мероприятий (Волков и др., 2012). Именно поэтому необходимо глубокое изучение отдельных видов, исследование особенностей их биологии и экологии, процессов адаптации к новым, антропогенно формируемым условиям, коэволюции с кормовым растением.

Известно, что изменение численности вида, распространение его ареала нередко связано с изменением условий питания. Прямое или косвенное влияние человека, осваивающего долинные земли Дальнего Востока, занятые широколиственными и смешанными лесами, привело к коренным изменениям растительности и образованию полей и огородов с картофелем. Изначально картофельная коровка – типичный представитель лесной фауны, основными кормовыми растениями вредителя были виды из семейства пасленовых и тыквенных, но разреженность этих растений в местах обитания *H. vigintioctomaculata* сдерживали ее массовое размножение и расселение по территории (Ермак и др., 2022). Появление растений картофеля на обширных

площадах благоприятно сказалось на развитии картофельной коровки. Листья картофеля более привлекательны для питания. Картофельная коровка сразу же перешла на это растение, превратившись из безобидного вида в опасного вредителя. Таким образом, большую роль в распространении картофельной коровки сыграли именно антропогенные факторы, которые в сочетании с высокой экологической пластичностью вида позволили ей повсеместно распространиться в зоне выращивания картофеля на юге Дальнего Востока (Коваленко, 2006а; Коваленко, 2006б; Волков и др., 2012). Питательная ценность растений-реципиентов оказала глубокое влияние на экологию, поведение и физиологию картофельной коровки.

Нами было обнаружено важное влияние кормового ресурса на состояние популяции картофельной коровки в зависимости от генотипа сорта (Matsishina, 2023; Matsishina et al., 2023; Мацишина и др., 2023). Механизмы такого влияния лежат в области аллелохимических взаимоотношений в системе «фитофаг – растение-реципиент». (Кондратьев, Ларикова, 2019; Jabran et al., 2015). В качестве алломонов – веществ, которые могут быть неблагоприятными для картофельной коровки мы рассматриваем вещества вторичного обмена растений, влияющие на рост и развитие насекомого при питании, а именно – алкалоиды, ингибиторы ферментов. Данное исследование обосновано необходимостью глубокого изучения процессов в системе «фитофаг-растение-реципиент», протекающих в условиях антропогенно измененных биотопов, отсутствием чётких, научно-обоснованных схем защиты культур от картофельных коровок, а также потребностью разработки стратегии селекционных мероприятий на устойчивость культур к данному вредителю, что обусловлено Доктриной продовольственной безопасности Российской Федерации (<http://www.scrf.gov.ru/security/economic/document108/>). Актуальность данного исследования определила цель работы.

Цель работы: исследование морфологических, биохимических и экологических аспектов популяции двадцативосьмипятнистой картофельной ко-

ровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1858) в агроэкосистеме.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить фотопериодические реакции, частоту встречаемости морфологических аномалий, популяционные характеристики нативной популяции картофельной коровки. Систематизировать данные о динамике природных популяций;
2. Провести исследования морфофизиологических характеристик популяции картофельной коровки, описать геноцитарную формулу, присущую здоровым особям;
3. Изучить влияние вторичных метаболитов растений-реципиентов на морфофизиологическое состояние особей картофельной коровки;
4. Провести сравнительный анализ агроэкологических параметров популяций картофельной коровки и колорадского жука;
5. Изучить векторные свойства картофельной коровки в трехчленной трофической системе вектор-патоген-кормовое растение.

Научная новизна. Работа представляет собой первое системное исследование биологии и экологии двадцативосьмипятнистой картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* в агроэкосистемах. На основе анализа аллелохимических взаимодействий в системе «картофельная коровка – растение картофеля» впервые показано значение иммунологических барьеров растений-реципиентов (картофеля) как важного механизма регулирования численности и жизнеспособности данного вида. Выполненная работа значительно дополнила представление о роли иммунитета растений в адаптивной реакции насекомых-фитофагов. Впервые описаны морфологические аномалии *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1858), выявлена зависимость между возникновением тератозов и сортом картофеля. Впервые приводятся данные о влиянии качества пищи на состояние особей в популяции коровки, смертность, плодовитость, выработку гормонов стресса.

Впервые описана гемоцитарная формула гемолимфы двадцативосьми-пятнистой картофельной коровки. Впервые приводятся данные о фенотипическом разнообразии в популяции картофельной коровки. Проведено сравнение агроэкологических параметров (фенология, динамика численности, особенности онтогенеза и плодовитости самок вредителя в зависимости от питания различными сортами картофеля) между колорадским жуком и картофельной коровкой. Впервые показано отсутствие параллелизма между двумя видами, что важно для понимания как процессов, протекающих в популяциях фитофагов, так и для селекционного процесса на устойчивость к вредителям.

Теоретическое и практическое значение. Приведенные в диссертации результаты исследований позволили в значительной мере расширить представления о взаимосвязях картофельной коровки с кормовыми растениями, что дало возможность существенно обогатить понятие об иммунитете растений к фитофагам как важнейшем звене регуляции численности вредителей в агроценозах. Впервые оценена возможность использования таблиц дожития и статистических программ для изучения популяций вредителей в условиях муссонного климата. Показана возможность применения морфологических аномалий картофельной коровки в качестве индикаторов антропогенного влияния агроценозов на популяции фитофагов.

На основе полученных данных разработан способ определения устойчивости картофеля к картофельной коровке (патент на изобретение №2802375 от 28 августа 2023 г.) (рисунок 1 Приложения). Способ, разработанный впервые, включает прямую оценку свойств растения, обуславливающих его устойчивость и отличается от известных аналогов тем, что при наблюдении проводят визуальную оценку наличия морфологических аномалий развития у имаго картофельной коровки.

Полученные данные об иммунном статусе изученных сортов картофеля используются сотрудниками отдела картофелеводства и овощеводства ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» в селекционном процессе (Акт внедрения результатов исследований от 8 января 2024

г.) (рисунок 2 Приложения). Полученные данные по биологии и экологии картофельной коровки в дальнейшем будут использованы для актуализации мер борьбы с вредителем на Дальнем Востоке. Данные о морфологических аномалиях будут использованы в разработке схем мониторинга устойчивости картофеля к листогрызущим вредителям. Результаты исследования используются в курсе лекций по предмету «Защита растений» и «Биотехнология в защите растений», разработанном для образовательной программы аспирантуры ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Положения, выносимые на защиту:

1. Изменения форменных элементов гемолимфы являются маркером физиологического состояния картофельной коровки в ответ на воздействие иммунных факторов кормового растения.

2. Трофические взаимоотношения в системе «картофельная коровка – растение картофеля» определяют физиологическое здоровье особей, их плодовитость и выживаемость, что влияет на динамику и адаптивный потенциал популяции.

3. Непосредственной конкуренции между аборигенным (картофельная коровка) и инвазивным (колорадский жук) видами на Дальнем Востоке нет в связи с избыточностью пищевого ресурса (посадки картофеля) и существенными различиями в экологии и биологии этих видов. Однако, картофельная коровка, будучи эвритопным широким полифагом, лучше приспособлена к катастрофическому воздействию летних тайфунов, чем стенотопный узкий олигофаг *Leptinotarsa decemlineata*.

Апробация работы: Материалы диссертационной работы доложены на отчетно-плановых сессиях Дальневосточного научно-методического центра РАСХН (пос. Тимирязевский, УГО, 2007-2011 гг.), научно-практической конференции молодых ученых «Агротехнические и биологические исследования в сельскохозяйственном производстве Дальнего Востока» (Благовещенск, 2008 г.); научно-практической школе-конференции молодых ученых «Молодые ученые – АПК Дальнего Востока» (Хабаровск, 2008 г.), Чтениях

памяти А.И. Куренцова (Владивосток, 2010 г., 2019 г., 2021 г., 2022 г., 2023 г., 2024 г.), заседаниях лаборатории энтомологии и отдела зоологии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (2012 г., 2023 г., 2024 г.); Международной научно-практической конференции «Фундаментальные исследования в развитии сельского хозяйства Дальнего Востока», 21 июля 2021 г., пос. Тимирязевский; Международной научно-практической конференции «Обеспечение устойчивого развития в контексте сельского хозяйства, зеленой энергетики, экологии и науки о Земле» (ESDCA 2021) 25 января 2021 г., Смоленск; Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials (MOSV2020). IV Inter.Conf., 16-20 november 2020, Yekaterinburg; VI Международной научно-практической конференции AGRITECH-VI – 2021: Агротехнологии, экологический инжиниринг и устойчивое развитие 18-20 ноября 2021 г., Красноярск, Россия; выступлениях в средствах массовой информации по теме НИР (ВГТРК, июнь 2020 г; УссурМедиа, февраль 2024; ТВЦ, май 2024 г.); XX международной аграрно-продовольственной выставке «Дальагро. Продовольствие», 28-30 марта 2019 г.; XXVIII (28) международном конкурсе научно-исследовательских работ, Москва, 16.12.2020 г.; Музейном пикнике «Жизнь вокруг нас», Уссурийск, 12 марта 2022 г.; на заседаниях ученого совета ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»; при прохождении стажировки «Современные методы диагностики болезней и вредителей картофеля, и изучение генетики взаимоотношения в патосистемах», 15-19 ноября 2021 г., ВИЗР, Санкт-Петербург; 7-8 сентября 2022 г., Национальной научно-технической конференции «Актуальные вопросы аграрной науки Дальнего Востока в условиях изменяющегося климата (к 80-летию А.К. Чайки)», пос. Тимирязевский; I Международной молодёжной конференции «Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве», 18–21 октября 2022 г., г. Обнинск; Международной научно-практической конференции «Биотехнологии в АПК Дальнего Востока: состояние и перспективы развития» (к 115-летию аграрной науки на Дальнем Востоке), пос. Тимирязевский, 27-28 июня 2023 г. Национальной

научно-практической конференции «Чтения памяти доктора сельскохозяйственных наук, профессора Александра Петровича Ващенко» (к 90-летию со дня рождения), пос. Тимирязевский, 20 марта 2024 г.

Публикации: Всего автором опубликовано 64 работы, из них - по теме диссертации – 39, 14 статей в журналах, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ, в т.ч. в изданиях из библиографических баз данных Scopus и Web of Science, 1 патент, 1 монография. В диссертационных исследованиях и статьях, выполняемых с участием исследователей, технических специалистов и т.п., доля личного участия автора составляет 84,3%.

Структура диссертации. Диссертационная работа содержит следующие разделы: Введение, Глава 1, Глава 2, Глава 3, Глава 4, Глава 5, Глава 6, Заключение, Выводы и Список литературы. Список литературы включает 917 источников. Диссертация изложена на 315 страницах и содержит 102 рисунков и 18 таблиц.

Организация исследований и декларация личного участия автора: Диссертация содержит аналитический и фактический материал, полученный в течение 2008-2023 годов. Постановка проблемы исследований, разработка программы и методик, проведение полевых, лабораторных и вегетационных опытов, анализ полученных результатов, сделанные на их основе выводы выполнены лично автором.

Благодарности: Особо благодарю своего научного консультанта, д.б.н. Стороженко С.Ю. (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), чьи неизменные помощь и забота сопровождают меня в жизни.

Считаю своим долгом выразить глубокую и искреннюю благодарность всем сотрудникам и техническим помощникам в коллективе лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» за участие в многочисленных полевых и лабораторных исследованиях, а особенно – н.с. Собко О.А., м.н.с. Ермак М.В., м.н.с. Богинской Н.Г. У истоков данной работы стояли к.б.н., и.о. зав. лабораторией селекционно-генетических исследований

полевых культур Фисенко П.В., к.с.-х.н., директор ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» Емельянов А.Н., зав. отделом картофелеводства и овощеводства Волков Д.И., и.о. зав. лабораторией диагностики болезней картофеля, д.с.-х.н. Ким И.В., об участии и помощи которых я вспоминаю с чувством большой признательности.

Успеху в работе в большой мере содействовали помощь и дружеская поддержка зам. директора по научной работе, к.с.-х.н. Мохань О.В., ученого секретаря, к.с.-х.н. Иншаковой С.Н., зав. аспирантурой Суржик С.С., д.б.н., академика РАН Клыкова А.Г., м.н.с. лаборатории картофелеводства и овощеводства Гисюка А.А. (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»), д.б.н., профессора Пономаренко М.Г. и д.б.н., профессора Лелея А.С., а также советы к.б.н. Шабалина С.А., к.б.н. Локтионова В.М. и к.б.н. Горпенченко Т.Ю. (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН).

Отдельную, горячую признательность выражаю зав. НТБ Акуловой Н.И. за помощь в поиске редкой литературы; своим близким друзьям Приёмшеву Д.Л. и Братановой А.В. за моральную поддержку и веру в силы авторов, Романчуку Р.Л. и Харько И.А. за помощь с переводами, к.с.-х.н. Таревой М.М. (ФГБНУ ФНЦ овощеводства) – за неизменную отзывчивость, высокую компетентность в издательском деле и поддержку, а также к.б.н. Коваленко Т.К. (ДВНИИЗР) за открытые дороги в мир большой науки.

ГЛАВА 1 МАТЕРИАЛЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

1.1 Природно-климатические условия Приморского края

Муссонный климат Приморского края является наиболее типичным для южнодальневосточного региона Российской Федерации (Горохова, 2012). Край расположен на юго-восточной окраине евразийского материка между 42-48° с.ш. и 131-139° в.д. Значительная протяженность края в меридиональном (около 900 км) и широтном (более 400 км) направлениях определяет большое разнообразие и контрастность природно-климатических условий. Около 80 % территории края занимает горная система Сихотэ-Алиня, которая вытянута в северо-восточном направлении параллельно побережью Японского моря (Туркень, 1991). Отдельные вершины наиболее высоких гор поднимаются до 1750-1950 м над уровнем моря. Юго-восточные склоны отрогов Сихотэ-Алиня отвесно спускаются к морю, а северо-западные – постепенно переходят в холмистую равнину. С запада на территорию Приморского края вклиниваются отроги Восточно-Маньчжурских гор, средняя высота которых достигает 350-400 м над уровнем моря. В юго-западной части края простирается Уссурийско-Ханкайская равнина (Доклад о климатических рисках..., 2017; Второй оценочный доклад РФ, 2014). В центре этой равнины расположена Приханкайская низменность, которая на севере граничит с долиной реки Уссури, а на юге – с долиной реки Раздольной. Вдоль побережья Японского моря расположены небольшие по площади прибрежно-морские низменности, связанные с приустьевыми участками долин горных рек. Большое влияние на климат, флору и фауну Приморья оказывает близость Японского моря (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Климатические особенности Приморского края определяются муссонным климатом, который оказывает существенное влияние на развитие вредителей сельскохозяйственных растений и их естественных врагов (Baklanov et al., 1997). Зимой территория края находится под преобладающим воздействием очень холодных и сухих воздушных масс. В этот период преобладают ветры северо-западных и се-

верных направлений, в связи с чем в крае устанавливаются низкие температуры, не свойственными таким широтам. Наиболее холодным месяцем является январь (Курина, Корнюхин, Чебукин, 2017). На побережье средняя температура января $-10... -13$ °С в результате воздействия незамерзающего Японского моря, а в центральных районах $-19... -22$ °С. Устойчивый снежный покров в северных, западных и центральных районах устанавливается в конце ноября, в восточных и южных, а также в ряде западных районов (Октябрьском, Пограничном, Ханкайском, Хорольском, Уссурийском) – в первой половине декабря (Доклад об особенностях климата..., 2019). Высота снежного покрова невелика, так как зимой осадков выпадает 10-55 мм, что составляет 10-12% годового количества. Изредка, в зимний период, во время выноса морского воздуха южными ветрами, наступают оттепели с повышением температуры воздуха на самом юге края до 3-4 °С (Доклад об особенностях климата..., 2021). Весна в Приморском крае холодная. Потепление наступает медленно, что влияет на выход насекомых из мест зимовок. Весенние заморозки наблюдаются почти ежедневно в апреле и значительно реже – в мае. Раньше прекращаются заморозки в районах Приханкайской равнины (Ханкайском, Черниговском, Хорольском), позже – в центральных районах края. Осадков в весенний период выпадает сравнительно мало: 15-25 мм – в марте, 25-40 мм – в апреле, 60-80 мм – в мае. Наименьшее количество осадков выпадает весной в юго-западных районах: Октябрьском, Пограничном, Михайловском, Хорольском, Черниговском, Ханкайском. Под воздействием сухих весенних ветров происходит усиленное испарение влаги из почвы. Поэтому важнейшим агротехническим мероприятием по сохранению влаги служит раннее боронование зяби (Ахтямов, 1998). Лето в Приморском крае теплое, максимальная температура воздуха достигает +35 °С. Самым теплым месяцем года в континентальных районах края (северной и центральной части Приханкайской равнины, западных предгорных районах) является июль. Средняя температура воздуха в июле в этих районах составляет +22 °С. На побережье, в южной части Приханкайской равнины и восточных склонах

Сихотэ-Алиня самым теплым месяцем является август. Такое смещение температур обусловлено влиянием морских воздушных масс.

В летний период часто наблюдаются муссонные дожди, и выпадает более 60 % годового количества осадков. Если в первую половину лета летний муссон не обладает большим запасом влаги, несет с собой морозящие дожди, то во второй половине лета идут интенсивные и продолжительные ливневые дожди, сопровождающиеся нередко мощными циклонами – тайфунами (Ахтямов, 1998.). Во время тайфунов за сутки может выпасть до 300 мм осадков. Зачастую эти ливни вызывают наводнения. В августе среднемесячное количество осадков за последние годы превысило 300 мм, что в три раза больше за последние десять лет и в три раза больше с 1911 года в целом (Lyude et.al., 2020). В пятилетний период с 2015 по 2019 год количество осадков было относительно высоким (около 700-800 мм). Месячные осадки распределены неравномерно. В последние годы суточные нормы осадков превышают средние значения в десять раз, а иногда могут превышать месячные нормы (Gonchukov et.al., 2019). В результате чего происходит стремительное затопление полей, охватывающее большие площади. Осенью в Приморском крае устанавливается теплая, солнечная погода. Средняя температура воздуха в сентябре в прибрежных районах +17 °С, в континентальных +15 °С, в октябре она снижается на 7-8 °С. Первые заморозки наблюдаются в третьей декаде сентября – начале октября, в отдельные годы наиболее ранние заморозки возможны на одну-две декады раньше средних многолетних. Теплая солнечная погода обычно держится до конца октября.

По количеству осадков Приморский край относится к зоне достаточного увлажнения. Годовое количество осадков изменяется по территории края от 500 до 900 мм. Наибольшее количество осадков, 800-900 мм, отмечается на западном побережье залива Петра Великого и на западных склонах Сихотэ-Алиня. На побережье Японского моря и прилегающих восточных склонах Сихотэ-Алиня годовое количество осадков составляет 700-850 мм. Меньше всего выпадает осадков в центральных районах края – от 700 мм в

северной части долины р. Уссури до 500 мм в центральной части Приханкайской равнины. В наиболее влажные годы по краю выпадает от 680 до 1230 мм, в сухие – от 280 до 600 мм (Геосистемы Дальнего Востока..., 2008).

Территория Приморского края делится на пять сельскохозяйственных почвенно-климатических зон: прибрежную, северную таежную, южно-таежную, лесостепную и степную (Система земледелия..., 1982), прибрежная – Надеждинский, Партизанский, Лазовский, Хасанский, Шкотовский, Кавалеровский, Дальнегорский, Тернейский, Ольгинский районы; северная таежная – Красноармейский, Пожарский районы; южно-таежная – Анучинский, Чугуевский, Яковлевский; лесостепная – Кировский, Михайловский, Спасский, Черниговский районы; степная – Октябрьский, Хорольский, Пограничный, Ханкайский, Уссурийский районы (Система земледелия..., 1982). Картофель выращивают во всех агроклиматических зонах. Климатические различия зон, а также колебания метеорологических условий в отдельные годы влияют на сроки вегетации картофеля

На большей части территории Приморского края распространены подзолисто-бурые, бурые лесные глеевые, лугово-бурые оподзоленные иногда с оглеением, лугово-болотные и болотные типы почв (Ганешин, 1957). Наиболее ценными для сельскохозяйственного производства являются лугово-бурые оподзоленные почвы (луговые подбелы). Они имеют четко разграниченный на горизонты профиль. Почв данного типа в естественном состоянии практически не осталось, все они распаханы.

Пахотный горизонт – до 20 см, темно-серого цвета, непрочнокомковатой структуры. Бурые почвы лесные занимают небольшую площадь и сохранились на участках, покрытых дубовыми лесами, на местообитаниях с хорошим дренажем (Махинов, 2006). Они характеризуются высокой интенсивностью биологических процессов, имеют обычно слабокислую или кислую реакцию, но, иногда, после низовых пожаров, в верхних горизонтах отмечается слабощелочная среда в связи с обогащением почвы щелочными и щелочно-земельными элементами. В почвах данного типа развит гумусовый горизонт:

более – на склонах северных экспозиций, менее – на южных (Худяков и др., 1972).

Механический состав почв разнообразен и обуславливается местоположением в рельефе и типом подстилающей горной породы. В настоящее время почвы данного типа сильно трансформированы пожарами, что выражается в деградации их гумусового горизонта. Биологическая активность бурых лесных почв в течение года неравномерна и имеет максимум в августе-сентябре, что связано с пиком развития микроорганизмов, способных минерализовать растительные остатки (Шамов и др., 2014). В настоящее время почвенный покров Приморского края сильно трансформирован интенсивной хозяйственной деятельностью и регулярными пожарами (Козырева и др., 2006).

В настоящее время для естественной растительности края характерно равномерно сочетание лесного, лугового и болотного типов ландшафтов. Лесная растительность, которая занимает наиболее повышенные элемент рельефа, представлена производными дубняками смешанного происхождения порослевыми древесно-кустарниковыми зарослями, образованными низкорослы дубом монгольским, березой черной и кустарниками - лещиной и леспецей (Атлас лесов Приморского края..., 2005). Значительные пространства по долинам рек и в понижениях рельефа покрыт разнообразными заболоченными и влажными лугами, среди которых преобладаю разнотравно-вейниковые, вейниковые и осоково-вейниковые луга и сенокосы. Болота представлены низинными переходными типами, преимущественно осоковыми. Растительность Приморского края относится к разряду глубоко трансформированных растительных комплексов. Все типы сообществ подверглись существенной деградации. Исключение составляет относительно небольшая территория у северо-западной границы Пограничного района, занятая пихтовоеловыми и широколиственно-кедровыми лесами (Урусов и др., 2007).

1.2 Содержание насекомых в лабораторной колонии

Лабораторная колония *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) создана в 2019 г. на базе лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологии Дальнего Востока им. А.К. Чайки»). Взрослые особи были собраны в разных местах по всему Приморскому краю (Россия). Для внедрения в культуру инсектария насекомых собирали в естественных местообитаниях: на липе (*Tilia amurensis*), черемухе (*Padus asiatica*), картофеле (*Solanum tuberosum*), томате (*Solanum lycopersicum*) и баклажане (*Solanum melongena*), отобрав десять имаго разных полов в разных точках изучаемого региона. Отбирались также яйцекладки и личинки младших возрастов. Первый сбор насекомых был проведен в 2019 г., получено восемь лабораторных поколений. В 2020 и 2021 гг. в культуру вводили имаго, собранные в природе, чтобы сохранить полиморфизм линий. Использовали стандартные методы содержания и разведения культур насекомых, направленные на оптимизацию параметров среды, плотности содержания и кормовой обеспеченности (Злотин, 1989). При создании лабораторной популяции учитывали параметры минимальной смертности, минимальной изменчивости форм и максимальной плодовитости. Для создания экологического оптимума культура была стабилизирована, что исключало неконтролируемые факторы и временной дрейф. Также была исключена динамика суточных и сезонных температур и влажности, близкая к естественной. Насекомых выращивали при температуре $25 \pm 1,05^\circ\text{C}$ и относительной влажности $85 \pm 2,25\%$, при $16 \pm 1,25$ часов света в день в тканевых изоляторах. Изоляторы размещали на стойках, подключенных к таймеру (реле времени). Стеллажи были укомплектованы лампами для выращивания растений Quantum line ver. 1 (lm281b + pro 3000K + SMD 5050, 660 нм) (Samsung, Япония). Постоянная температура поддерживалась сплит-системой Rovex RS-07MST1 / RS-07MST1 Aux Air, Китай). Аэрацию как элемент микроклимата обеспечивал аэратор AceLine TFSL-6 (Китай). Уровень влажности контролировали с помощью POLARIS PUN 9105 IQ (Китай).

В лаборатории насекомых воспитывали на листьях сорта картофеля Смак, выращиваемого на почве в условиях культуральной комнаты при $25 \pm 1,05^\circ\text{C}$ и относительной влажности $85 \pm 2,25\%$, при $16 \pm 1,25$ ч. световом дне. Растения картофеля культивировали в деревянных ящиках глубиной 20 см с ежедневным искусственным поливом (однократно). Плотность посадки в среднем составляла $1,5\text{-}2 \text{ дм}^2$ на 1 растение. В качестве грунта использовали верхний слой почвы хвойного леса, тщательно просеянной для удаления корней растений и крупных почвенных животных (насекомых, червей и пр.). В то время, когда клубни картофеля нового урожая переживали лечебный и период покоя, насекомых кормили на искусственных питательных средах (Wang et.al.,2018). Ингредиенты искусственной диеты взвешивали на приборе Сартогосм, Россия (модель МБ 210-А).

1.3 Определение видовой принадлежности исследуемых насекомых

Материалом послужили 104 особи из Приморского края и Амурской области. ДНК выделяли с использованием процессора магнитных частиц KingFisher Duo Prime (Thermo Scientific) и набора реактивов MagMAX Plant DNA Kit (Applied biosystems). Для идентификации использовали молекулярные видоспецифичные маркеры гена COI мтДНК: Праймеры SS-mtCOI для *H. vigintioctopunctata* прямой праймер Hvp-F (5'-GGCTTTTCCCTCGACTAAAT-3') и обратный праймер Hvp-R (5'-ACCTCTCCTGCAGGGTCA-3'), длина маркерного фрагмента – 400 п.н.; для *H. vigintioctomaculata* прямой праймер Hvm-F (5'-TGATATAGCTTTTCCCTCGACTTAAC-3') и обратный праймер Hvm-R (5'-TCCTCCAGCTGGATCG-3'), длина маркерного фрагмента – 406 п.н. (Guo et al., 2022). Каждый исследуемый образец исследовали с использованием обоих маркеров. ПЦР проводили в 10 мкл 2х реакционной смеси Биомастер HS-Taq ПЦР – Color без содержания магния (Биолабмикс) с добавлением хлорида магния до оптимальной концентрации 1,5 мМ в термоциклере Т-100 (Bio-rad). В реакции использовали 10-50 нг ДНК матрицы. Температурный про-

филь по методике (Guo et al., 2022). Продукты амплификации фракционировали в 2% агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Фрагменты визуализировали в гель-документирующей системе Gel-Doc GO (Biorad). Для определения размера фрагмента использовали маркер длин Step100 (Биолаб-микс).

1.4 Изучение фенетической структуры популяции.

Исследуемые особи были собраны в пос. Тимирязевский, пос. Каменущка и с. Черниговка. Приморского края. Эти точки являются зонами вредоносности картофельной коровки и ее численность там представлена максимально полно. Всего было проанализировано 12654 экземпляра. Собранный материал не был передан на хранение в музей, так как большинство насекомых анализировались живыми, а затем воспитывались в условиях инсектария для проведения других исследований. Для изучения полиморфизма и структуры локальной популяции картофельной коровки проводился анализ рисунка элитр. При этом учитывались такие характеристики, как размер и форма пятен, интенсивность окраски, расположение их на надкрыльях по отношению ко шву, наличие соединений между пятнами. Для анализа и составления фенотипов в качестве основных выбраны пятна под номерами 5, 7, 8, 11, 12, 13, 14, дополнительных: № 4, 6, поскольку они являлись наиболее информативными по данным предварительного исследования. Эти пятна имели наибольшее число изменений по форме, размеру и интенсивности окраски, расположению по отношению к друг другу. В основу данного анализа была положена нумерация пятен, разработанная Kurisaki M. (Kurisaki, 1932.) (рисунок 1). Фенотипирование проводилось по принципам наиболее употребительной системы, предложенной С.Р. Фасулати (Фасулати, 1986), основанной на анализе только хорошо различимых основных типов центральной части рисунка надкрылий или переднеспинки, т.е. на совокупности фенотипов. Методика изучения вариаций рисунка состояла из нескольких этапов: рассмотрение целостного рисунка, отбор форм, определение количества выборки, выделение и зарисовка вариаций, систематизация данных, расчет частоты встречае-

мости вариаций, измерение размера пятен элитр (в плоскости наибольшей длины), фотофиксация и анализ полученных данных. Выявленные морфотипы обозначали литерой А с присвоением порядкового номера.

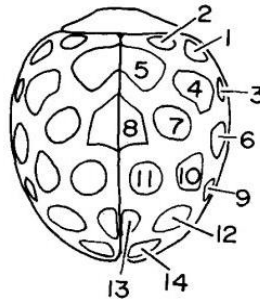


Рисунок 1 – Нумерация пятен по системе Kurisaki (1932 г.)

Разнообразие дискретных состояний анализируемых признаков оценивалось с помощью индекса Животовского:

$$c = \sum p_i^2, D = \frac{1}{\sum p_i^2}, E = \frac{1}{s \sum p_i^2}, \bar{H} = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i,$$

$$e = \frac{\bar{H}}{\ln S}, \mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_i})^2, h = 1 - \frac{\mu}{m}, d = \frac{S-1}{\lg N}$$

где S – число морфотипов, p_i – доля i-го морфотипа, N – общая численность, m – число морфотипов в выборке (Голуб, Лихман, 2003).

Анализ проводился методом сравнений с контрольной выборкой, сформированной по итогам предварительных исследований и изучения литературы. Нами также проводились скрещивания между выделенными фенотипами, с целью установления дискретности признака. Фенотипы скрещивались между собой и последовательно друг с другом.

Фотофиксация проводилась при помощи стереомикроскопа Nikon SMZ 25, измерения осуществлялись с помощью программы Nis-Elements. Поскольку измерения проводились прижизненно, насекомых наркотизировали с применением хлороформа, а затем реабилитировали при помощи сиропа, состоящего из сахарозы, рибофлавина и дистиллированной воды. Взаимосвязь между соответствиями дискретных признаков и выборкой оценивалась по методу MMD (Kernel Two-Sample Tests) (Yan, Zhang, 2021), значимость различий между фактическим количеством дискретных признаков оценива-

лась параметром χ^2 Пирсона. Для проверки достоверности полученных результатов использовали статистические программы MS Excel 2007 и Statistica 10 («StatSoft, Inc.», США). Полученные данные были проанализированы с помощью t-распределения Стьюдента и уточнены с помощью поправки Дункана (Moroney, 1956) для проверки значимости различий между средними значениями.

1.5 Изучение морфологических аномалий

Для проведения измерений коровку, обработанную в кипящей воде, помещали на предметное стекло, удерживая головной и спинной отделы, после чего расчленили брюшко острым пинцетом на уровне третьего тергита. После отделения участков тела их раскладывали на предметное стекло, помещали в каплю глицерина и с помощью стереомикроскопа Nikon SMZ 25 проводили соответствующие измерения. Аномалии развития учитывались как у имаго, так и у личинок. Затем рассчитывалась частота встречаемости. Исследования внешней морфологии проводили с помощью стереомикроскопа Nikon SMZ 25 и налобной лупы Levenhuk ZenoVizor H4. Фотофиксация аномалий производилась с помощью Nikon SMZ 25, обработка изображений осуществлялась с помощью программы Helicon Focus. Статистическая обработка производилась с помощью программы PAST 4.03. Вероятности проявлений морфологических аномалий оценивали по Астаурову (Астауров, 1974). Классификация морфологических аномалий приводится по Ю.А. Присному (Присный, 2009).

1.6 Изучение гемолимфы картофельной коровки

Гемолимфу картофельной коровки получали с применением модифицированных стандартных методик (Шовен, 1953; Злотин, 1989; Присный, 2013; Присный, 2016). Гемолимфу не подвергали центрифугированию, антикоагулянты не использовали. Микроскопические исследования образцов проводили с использованием световых (Levenhuck D740T, Axiolab 5, Nikon SMZ25), флуоресцентного (Zoe, BioRad) и электронного сканирующего (Zeiss MERLIN, Германия) микроскопов. Работа проводилась с использова-

нием оборудования ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (электронный сканирующий микроскоп (Zeiss MERLIN, Германия).

Для проведения электронного сканирующего микроскопического исследования готовили свежий мазок гемолимфы на покровные стекла, фиксировали в глутаровом альдегиде. Перед проведением исследования мазки отмывали от фиксатора проточной водой и высушивали с помощью сушки образцов в критической точке (CPD K850, Quorum Technologies, Великобритания), разламывали и монтировали на специальные подложки, напыляли углеродом и исследовали под микроскопом MERLIN (Zeiss).

Осмотическая нагрузка. Осморегуляторные реакции гемоцитов и использование ими мембранного резерва определяли при помощи проб с гипертоническими и гипотоническими нагрузками (Федорова, Левин, 1997). Гипотонический и гипертонический растворы хлорида натрия применяли в качестве сред с измененной осмолярностью (Коган, Щитов, 1954). Осмолярность растворов хлорида натрия, использовавшихся в эксперименте для гемоцитов картофельной коровки, составила 331,9 мосмоль/л для изотонического раствора хлорида натрия (0,97 % NaCl), 160,8 мосмоль/л для гипотонического раствора хлорида натрия (0,47 % NaCl), 513,2 мосмоль/л для гипертонического раствора хлорида натрия (1,5 % NaCl) и 82,1 мосмоль/л для сильнотонического раствора хлорида натрия (0,24 % NaCl) по методу Гребцовой (Гребцова, 2014). Для изучения резервных возможностей мембраны и осморегуляторных реакций гемоцитов был использован модифицированный метод Гребцовой (Гребцова, 2014). Полученную гемолимфу делили на четыре части, каждую из которых помещали в отдельную чашку Петри. Далее добавляли по 10 μ m раствора NaCl определенной концентрации. Инкубацию проводили в течение 30 минут. В течение данного периода с помощью оптического микроскопа Nikon SMZ 25 отмечали происходящие изменения активности клеток, их формы и размера, а также фиксировали случаи гибели гемоцитов вследствие разрыва плазматической мембраны. По истечении

времени инкубации делали фотографии в режиме реального времени в программном приложении Nis-Elements и измеряли морфометрические параметры гемоцитов. При изучении клеточных характеристик допускали, что гемоциты имеют форму неравностороннего эллипсоида, в связи с этим осуществляли измерение большой, средней и малой осей. Используя значения полученных линейных размеров, рассчитывали площадь поверхности клеток и их объём по следующим формулам (Трасатти, Петрий, 1993):

$$S = 4\pi[(a^p b^p + a^p c^p + b^p c^p)/3]^{1/p},$$

где S – площадь поверхности гемоцита (μm^2); a – большая полуось, т.е. S длины (μm); b – малая полуось, т.е. S высоты (μm); c – средняя полуось, т.е. S ширины (μm); $p=1,6075$ -коэффициент К. Томсена;

$$V = 4/3(pabc),$$

где V – объём (μm^3); a – большая полуось, т.е. S длины (μm); b – малая полуось, т.е. S высоты (μm); c – средняя полуось, т.е. S ширины (μm)

Используя значения площади поверхности, оценивали резервные возможности плазмалеммы гемоцитов. Рассчитывали абсолютную величину мембранного резерва (ΔS) как разность между площадью поверхности клетки в сильно гипотоническом растворе и площадью поверхности клетки в изотонической среде (Орлов, Новиков, 1996):

$$\Delta S = S(CT) - S(I),$$

где ΔS – резерв плазматической мембраны (μm^2); $S(CT)$ – площадь поверхности клетки, после инкубации в сильногипотонической среде (μm^2); $S(I)$ – площадь поверхности клетки, после инкубации в изотонической среде (μm^2)

Относительный мембранный резерв (MR) гемоцитов в сильногипотоническом растворе определялись использованием формулы (Орлов, Новиков, 1996):

$$MR = (\Delta S/S(CT)) * 100\%,$$

где MR – доля используемого мембранного резерва (%); ΔS – резерв плазматической мембраны (μm^2); $S(CT)$ – площадь поверхности клетки, после инкубации в сильногипотонической среде (μm^2)

Изучение показателей фагоцитоза. Особенностью метода является то, что объектом фагоцитоза являются живые пекарские дрожжи *S. cerevisiae*. Для исследования фагоцитарной реакции гемоцитов *S. cerevisiae* удобны и интересны по нескольким причинам: 1) одними из наиболее распространенных заболеваний насекомых являются микозы. Поэтому выявление дефекта фагоцитоза по отношению именно к грибам, может свидетельствовать о потенциальной уязвимости тестируемых организмов к микозам; 2) в клеточной стенке *S. cerevisiae* содержится зимозан, поэтому они не требуют опсонизации, что значительно упрощает постановку реакции фагоцитоза; 3) они хорошо визуализируются при микроскопии (Злотин, 1989; Присный, 2013). Приготовление суспензии дрожжей включало следующие этапы:

1. Растворение 0,5 г сухих пекарских дрожжей в 25 мл изотонического раствора.

2. Выдерживание суспензию 30 мин на водяной бане при 25 °С, фильтрация через ватно-марлевый фильтр.

3. 1,0 мл суспензии трижды отмывается изотоническим раствором путем центрифугирования при 1000 об/мин по 5 мин. К 0,1 мл осадка добавляется 9,9 мл физиологического раствора для получения рабочей концентрации дрожжей.

Для изучения фагоцитарной реакции каплю гемолимфы помещали в чашку Петри с физиологическим раствором с последующей инкубацией с культурой дрожжевых клеток (*S. cerevisiae*) при комнатной температуре в течение 30 минут. Фиксировали изменение активности клеток, появление на поверхности гемоцитов псевдоподиальных выростов и их тип, а также характер и направление движения клеток (Гребцова, 2014). Рассчитывали следующие показатели: фагоцитарный индекс (ФИ) – процент гемоцитов, участвовавших в фагоцитозе из числа сосчитанных фагоцитов; фагоцитарное число (ФЧ) – среднее число объектов, поглощенное одним активным фагоцитом.

Изучение морфологических структур гемоцитов. Окрашивание мазков гемолимфы проводили ацетокармином, эозино-кислым метиленовым синим с

докраской азуром-эозином (по Папенгейму), окраской по Браун-Брену в модификации Хмельницкого, основным фуксином по Пфейферу, также использовали окрашивание гематоксилином Делафильда (Меньшикова и др., 2016). После фиксации и окраски мазков производилась визуализация изображений и сравнение результатов для каждого метода. Ядра учитывались в клетках, имеющих отчетливую, непрерывно гладкую границу, чтобы исключить повреждение клеточного содержимого при растягивании мазка. Ядрышки идентифицировались как округлые хроматиновые тела с непрерывным гладким краем, лежащие в одной плоскости с ядром, и имеющие тот же рисунок хроматина и окраску той же интенсивности (Haszcz, 2016).

Анализ изображений и статистическая обработка. Анализ изображений, полученных при помощи визуализирующих систем микроскопов, идентификация и фенотипирование клеток осуществляли с помощью CellProfiler (Carpenter et.al., 2006). Статистическая обработка проводилась в Past v.3.17 (Hammer, Harper, Ryan, 2001; Хромов-Борисов, 2015). Использовались критерии Шапиро-Уилка (W), Тест Харке-Бера (JB), а также метод Монте-Карло (р Monte Carlo) (Лемешко, 2014; Войта, Зажигин, 2017).

1.7 Изучение динамики природных популяций картофельной коровки

Модельный участок, на котором проводились исследования популяционной динамики, представляет собой четырехугольник с углами, находящимися в координатах 43.860944, 131.974475; 43.857302, 131.987698; 43.842997, 131.975218; 43.846855, 131.962886 (рисунок 2). Участок был разделен на шесть типичных биотопов питания и размножения, представляющих собой частные дачные уголья, где преобладающим видом является *Solanum tuberosum*. Для учета имаго все участки в районе исследования обследовались с интервалом в восемь дней в течение всего периода исследования. Все участки обследовались в течение одного дня. Все имаго, взятые руками на растениях-хозяевах, были помечены индивидуально при первой по-

имке. Маркировка обычно проводилась путем прокалывания надкрылий швейной иглой (0,4 мм в диаметре) по Hirano (Hirano, 1981).



Рисунок 2 – Расположение модельного участка на карте.

Биотопы обозначались арабскими цифрами для удобства обследования (1-6) (таблица 1).

Таблица 1 – Описание модельных биотопов.

№	Площадь	Типичная растительность
1	100 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Elytrigia répens</i> , <i>Ambrósia artemisiifólia</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Solánium melongéna</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Solánium lycopérsicum</i> , <i>Cucumis sativus</i> , <i>Cucurbita pepo</i>
2	250 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Hibiscus trionum</i> , <i>Humulopsis scandens</i> , <i>Elytrigia répens</i> , <i>Ambrósia artemisiifólia</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Solánium melongéna</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Solánium lycopérsicum</i> , <i>Cucumis sativus</i> , <i>Cucurbita pepo</i>
3	150 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Solánium melongéna</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Solánium lycopérsicum</i> , <i>Cucumis sativus</i> , <i>Elytrigia répens</i> , <i>Ambrósia artemisiifólia</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Glycine max</i> , <i>Brassica oleracea</i> , <i>Acalypha australis</i>
4	320 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Acalypha australis</i> , <i>Elytrigia répens</i> , <i>Ambrósia artemisiifólia</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Trifolium pretense</i> , <i>Equisetum arvense</i>
5	200 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Eriochloa villosa</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Cirsium arvense var. integrifolium</i> , <i>Commelina communis</i> , <i>Zea mays</i>
6	100 м ²	<i>Solanum tuberosum</i> , <i>Ambrósia artemisiifólia</i>

Жуки нового поколения (через два-три дня после появления) были помечены маникюрным лаком, поскольку трудно было пометить иглой без травм. При повторном отлове этих жуков помечали иглой. Ни один из этих

методов не оказал вредного влияния на выживание помеченных имаго. Жуков выпускали на то же растение, на котором они были пойманы. Учетные данные были проанализированы по методу, описанному Jolly (Jolly, 1965) и Seber (Seber, 1973). *Изучение фотопериодизма картофельной коровки.* Кладки для исследования температурных норм развития яиц были получены в лаборатории. Для этого жуков держали в прозрачных пластиковых контейнерах объемом 0,5 л, с отверстиями в крышке, в которых корм заменяли через 2-е суток. Отложенные жуками яйца собирали каждый день. Кладки разных видов помещались в отдельные чашки Петри диаметром 40 мм, а затем три чашки Петри помещали в чашку Петри диаметром 100 мм, дно которой покрывали влажной ватой, для поддержания необходимой влажности. Кладки распределялись по десяти экспериментальным режимам. Были использованы термостатированные камеры с постоянными температурами 4, 10, 12, 15, 19, 22, 25, 28, 30 °С и семью фотопериодическими режимами – длинный день (18, 20, 21, 22, 24 часов света в сутки) и короткий день (4, 12 часов света в сутки). После выхода личинок из яиц их пересаживали от 2-5 штук в стеклянные сосуды объемом 800 мл, в которые предварительно помещали на дно смоченную водой салфетку и листья картофеля. Появившихся молодых имаго до начала их питания взвешивали на электронных аналитических весах с точностью до 0.01 мг. Температура в камерах поддерживалась с точностью 0.1 – 0.3 °С. Реальные температуры для каждой термостатированной камеры были рассчитаны на основе показаний регистрирующих устройств.

Изучение демографических параметров популяции картофельной коровки. Данные были проанализированы с использованием процедур, разработанных для двуполой таблицы дожития (Chi, Liu, 1985.). Рассчитывался коэффициент выживаемости на стадии возраста (S_{xj}) (где S_{xj} - вероятность того, что только что отложенное яйцо доживет до возраста x и разовьется до стадии j), и плодовитость (f_{xj}) (количество яиц, отложенных взрослой самкой в возрасте x). Возрастная выживаемость l_x и возрастная плодовитость m_x были рассчитаны как:

$$\sum_{j=1}^m S_{xj} = l_x$$

$$\frac{\sum_{j=1}^m S_{xj} f_{xj}}{\sum_{j=1}^m S_{xj}} = m_x$$

где m - число стадий.

Параметры популяции, т.е. внутренняя скорость роста r , конечная скорость роста λ , кумулятивный репродуктивный коэффициент R_x , чистый коэффициент репродуктивности R_0 и среднее время генерации T были рассчитаны соответствующим образом. Кумулятивный репродуктивный коэффициент к возрасту x был рассчитан как

$$R_x = \sum_{i=0}^x l_i m_i$$

Чистый коэффициент воспроизводства (R_0) - это количество потомков, которое может произвести средняя особь в течение своей жизни. Это также кумулятивный репродуктивный коэффициент за всю жизнь, который рассчитывается следующим образом:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Ожидаемая продолжительность жизни (e_{xj}) - это период времени, в течение которого особь в возрасте x и стадии j , как ожидается, выживет. Рассчитывается по Chi, Su (Chi, Su, 2006), как:

$$e_{xj} = \sum_{i=x}^{\infty} / \sum_{y=j}^m S'_{iy}$$

где S'_{iy} - вероятность того, что особь возраста x и стадии j доживет до возраста i и стадии y при условии, что $S'_{xj} = 1$.

Внутренняя скорость роста (r) рассчитывается с помощью формулы Эйлера-Лотки с индексом возраста от 0 (Goodman, 1982) как:

$$\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1$$

Среднее время генерации определялось как время, необходимое популяции для увеличения в R_0 - раз ($R_0 = e^{rt}$, $T = \ln R_0 / r$) по мере того, как популяция приходит к стабильному возрастно-стадийному распределению. Для оценки вариаций и стандартных ошибок параметров популяции использовался метод бутстрепа (Efron, Tibshirani, 1993).

Анализ таблиц дожития был упрощен с помощью компьютерной программы TWOSEX-MSChart (Chi, 2017).

Коэффициент потребления в зависимости от возраста и стадии (c_{xj}), т.е. площадь листьев, потребляемая жуком в возрасте x и на стадии j , был рассчитан на основе ежедневной нормы потребления всех особей согласно Chi, Yang (Chi, Yang, 2003). Возрастная норма потребления (k_x) - это средняя площадь листьев, потребляемая жуком в возрасте x , рассчитывалась как:

$$k_x = \frac{\sum_{j=1}^m S_{xj} C_{xj}}{\sum_{j=1}^m S_{xj}}$$

С учетом возрастного коэффициента выживаемости, возрастной коэффициент чистого потребления (q_x) был рассчитан как:

$$q_x = k_x l_x$$

Кумулятивный коэффициент потребления (C_x) представляет собой общую площадь листьев, потребленную особью в возрасте от 0 до x , и рассчитывается как:

$$C_x = \sum_{i=0}^x q_i$$

Коэффициент чистого потребления (C_0) дает общую площадь листьев, потребляемую средней особью в течение всей ее жизни, и рассчитывается как:

$$C_0 = \sum_{x=0}^{\infty} q_x = \sum_{x=0}^{\infty} k_x l_x = \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=1}^m S_{xj} C_{xj}$$

Скорость трансформации (Q_p) была рассчитана как:

$$Q_p = \frac{C_0}{R_0}$$

Это значение представляет собой общее количество листьев, необходимое для производства яиц одной картофельной коровки. Также рассчитывался кумулятивный коэффициент конверсии (P_x) по формуле:

$$P_x = \frac{R_x}{C_x}$$

где P_x представляет собой среднее количество яиц картофельной коровки, преобразованных из потребленных листьев особями, дожившими до возраста x . Конечный коэффициент потребления (ω) рассчитывался как:

$$\omega = \lambda \psi = \lambda \sum_{x=0}^{\infty} / \sum_{j=1}^m a_{xj} c_{xj}$$

где a_{xj} - стабильное возрастное распределение, а ψ - стабильная норма потребления (Yu, Chi, Chen, 2013). Для анализа уровня потребления использовалась компьютерная программа CONSUME (Chi, 2017). Для того чтобы обеспечить правильную связь между таблицей жизни и нормой потребления, использовались одни и те же бутстреп-образцы, т.е. данные о времени развития, выживаемости, плодовитости и уровне хищничества одних и тех же особей.

Компьютерная программа TIMING (Chi, 2017) была использована для прогнозирования роста популяции и потребления листьев *H. vigintioctomaculata*. Потребление листьев в момент времени t рассчитывалось как:

$$p(t) = \sum_{j=1}^m (\sum_{x=0}^{\infty} c_{xj} n_{xj,t})$$

где $n_{xj,t}$ - это количество особей возраста x и стадии j в момент времени t . Скорость роста каждой стадии между двумя последовательными днями рассчитывалась как (Акса et al., 2015.):

$$\varphi_{j,t} = \log\left(\frac{n_{j,t+1} + 1}{n_{j,t} + 1}\right)$$

В настоящем исследовании для оценки изменчивости параметров популяции использовался метод бутстрепа (копийность – 100 тыс.).

Изучение влияния изоляции на скорость воспроизводства картофельной коровки. В исследовании использовались 300 особей картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857), полученные из яиц от лабораторной популяции. Условия создания и содержания инсектарной колонии картофельной коровки приведены выше (Мацшина и др., 2021). Насекомые были разделены в подопытные группы по 100 особей, с преобладанием самок, поскольку их численность в популяции выше, чем у самцов. Подобные группы подвергались половой изоляции на 0, 2, 4, 6, 8 сутки после отрождения. Учитывались время развития каждой стадии, период до яйцекладки взрослых особей (имматурный), общий период до яйцекладки, дни яйцекладки и плодовитость самок. Параметры популяции, такие как внутренняя скорость роста r , конечная скорость роста λ , кумулятивный репродуктивный коэффициент R_x , чистый коэффициент репродуктивности R_0 и среднее время генерации T рассчитывались по Chi, Su (Chi, Su, 2006). Анализ таблицы дожития был упрощен с помощью компьютерной программы TWOSEX-MSChart (Chi, 2017).

1.8 Изучение пищи как фактора физиологического состояния популяции картофельной коровки

Для изучения морфометрических признаков характеристик тела были взяты по 25 насекомых различных возрастов (от личинок до имаго) на вариант. Вариантами эксперимента являлись растения-реципиенты: картофель, тыква, огурец, фасоль, баклажан, томаты, липа. Измерения длины и ширины

яиц, длины и ширины тела разных личиночных возрастов, длины и ширины куколки, длины и ширины головы, груди и надкрылий имаго проводились с использованием стереомикроскопа Nikon SMZ 25 и программы NIS-Elements. Перед началом постановки эксперимента были собраны свежие яйцекладки с листьев кормовых растений. Яйцекладки содержали в чашках Петри, на фильтровальной бумаге, которую смачивали по мере необходимости. Проводили наблюдения за инкубационным периодом, в результате которых фиксировали процент выводимости для линий. Когорты отродившихся личинок разделяли сразу после отрождения и по десять особей размещали в стеклянные сосуды объемом 80 мл, закрытые плотной бязью. В качестве корма личинкам предлагали свежесобранные листья кормовых растений. Пищу меняли ежедневно. Эксперимент проводили до появления взрослых особей. Данные о продолжительности возрастов личинок, предкуколки, куколки, общего периода развития и репродуктивных фаз самок жука (периода до яйцекладки, яйцекладки и периода после яйцекладки) учитывали отдельно для всех кормовых растений. Для расчета процента выживаемости личинок и процента появления взрослых особей личинки были разделены на 6 групп по 25 особей в каждой, питающихся основными кормовыми растениями 28-пятнистой коровки в Приморском крае: баклажан *Solanum melongena*, томат (*Solanum lycopersicum*), огурец (*Cucumis sativus*), тыква (*Cucurbita pepo*), картофель (*Solanum tuberosum*), липа (*Tilia amurensis*), тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia*), аралия маньчжурская (*Aralia elata*), бархат амурский (*Phellodendron amurense*), боярышник Максимовича (*Crataegus maximowiczii*), виноград амурский (*Vitis amurensis*), лопух большой (*Arctium lappa*). Взрослые особи, получившиеся в результате такого содержания, были спарены и разделены после спаривания, чтобы оценить плодовитость самок. Скорость и константа роста, продолжительность инкубационного периода, а также периода дожития были проанализированы с использованием TWOSEX (Chi, 2016). Полученные результаты обрабатывали статистически и сравнивали с помощью t-критерия Стьюдента. Различия между показателями счита-

ли достоверными при $p \leq 0,05$. В тексте данные представлены в виде среднего и стандартного отклонения ($\bar{x} \pm Sx$) (McDonald, 2014)

Изучение влияния сортов картофеля на картофельную коровку. Для эксперимента по изучению влияния сортов на картофельную коровку были отобраны только активные отродившиеся личинки из лабораторной колонии со скоростью отрождения, близкой к 100 % (Вилкова и др., 2003), и без симптомов заболеваний. При закладке опыта личинок первого возраста в количестве 10 штук помещали в стеклянную ёмкость объемом 80 мл, содержащую от одного до пяти листьев одного сорта картофеля. Количество листьев варьировалось в зависимости от скорости развития личинок и нормы потребления пищи. В садки также помещалась фильтровальная бумага, которую заменяли по мере загрязнения или каждые 2 дня. Емкости были покрыты хлопчатобумажной тканью и расставлены на полках в лаборатории. За семьями наблюдали до выхода имаго, и регистрировали дату и сроки перехода личинок с одной стадии онтогенеза на другую, смертность личинок, любые наблюдаемые морфологические аномалии и деформации. Было рассчитано время развития и выживаемость личинок на каждой стадии. Все эксперименты проводились в трёх повторностях.

Полевые эксперименты. При постановке эксперимента использовались методы Павлюшина и Вилковой (Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2003; Павлюшин и др., 2005). На опытном поле, площадью 40 м² картофель высаживали на гребнях 90x30 см, размер делянок 25 см² по 50 клубней. Почва лугово-бурая оподзоленная. Применялась зяблевая вспашка, ранневесеннее боронование, предпосевная культивация, две культивации по вегетации. Культура-предшественник – гречиха. Картофель выращивался в монокультуре на этом поле в течение 3-5 лет, чтобы повысить уровень вредителей и болезней и обеспечить достаточный уровень естественной инфекции для оценки сорта (Вилкова и др., 2003). Четвертая повторность каждого сорта была опрыскана инсектицидом (в дозе 10 г/га), чтобы создать условия, при которых можно было количественно оценить влияние питания жуков на урожай-

ность картофеля. Оценка сортов проводилась по следующим показателям: 1) количество личинок всех возрастов, напр./растение; 2) количество взрослых особей, напр./растение; 3) количество массы яиц (напр./растение) и яиц в них (напр./масса яйца); 4) повреждение растений картофеля в масштабе от 0 до 5 (0 = без повреждений; 1 = потеря до 10 % от общей площади листьев; 2 = от 11 до 25 % потерь; 3 = от 26 до 50 % потерь; 4 = от 51 до 80 % потерь; 5 = более 80 % потерь). В конце вегетационного периода была зарегистрирована урожайность с обработанных и необработанных рядов (ц/га) (Вилкова, Фасулати, 2001; Павлюшин и др., 2005). Также учитывалось развитие некроза под яйцекладками, появление дополнительных стеблей и увеличение урожайности. Период вегетации от посадки до образования клубней и отмирания надземной части растений продолжался с начала июня до конца сентября. Все использованные в эксперименте образцы картофеля достигли фазы цветения, образовали клубни и сформировали нормальные растения, которые по своим морфологическим признакам полностью соответствовали описаниям соответствующих сортов или видов (Цветкова и др., 2004).

Все исследованные виды картофеля принадлежат к роду *Solanum* (сем. *Solanaceae*).

Solanum demissum Lindl.

Растения розетковидные с выполненным стеблем. Венчик слабо расчеченный, почти пятиугольный. Листья темно-зеленого цвета с узкими долями, слегка завиты на нижнюю сторону. Вид морозоустойчив (Цветкова и др., 2004).

Solanum tuberosum L.

Культурный вид, получивший самое широкое распространение во всем мире и отличающийся наибольшим разнообразием селекционных форм. В нашей работе использованы различные сорта данного вида, краткая характеристика которых приводится в соответствии с Реестром сортов (<https://reestr.gossortrf.ru/>):

1. Смак – включен в Госреестр по Дальневосточному (12) региону. Среднепоздний, столового назначения. Растение средней высоты, листового типа, полупрямостоячее. Лист крупный, промежуточный, зеленый. Венчик среднего размера. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика отсутствует или очень слабая. Товарная урожайность – 169-315 ц/га, на уровне стандартов Ветеран, Сиреневый туман. Максимальная урожайность – 465 ц/га, на 18 ц/га выше стандарта Янтарь (Приморский край). Клубень овально-округлый с глубокими глазками. Кожура и мякоть желтая. Масса товарного клубня – 100-126 г. Содержание крахмала – 12,8-14,1%. Вкус отличный. Товарность – 76-92%. Лежкость – 94%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, восприимчив к золотистой картофельной цистообразующей нематодe. По данным ВНИИ фитопатологии, умеренно-восприимчив к возбудителю фитофтороза по ботве и клубням.

2. Юбиляр – включен в Госреестр по Западно-Сибирскому (10) региону. Раннеспелый, столового назначения. Растение промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера, открытый, темно-зеленый. Волнистость края средняя. Венчик крупный. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика сильная, доля синевы отсутствует или очень мала. Товарная урожайность 167-360 ц/га, на уровне стандарта Любава. Урожайность на 45-й день после полных всходов (первая копка) 97-197 ц/га, на уровне стандарта Любава, на 55-й день (вторая копка) 127-217 ц/га, на уровне стандарта Любава. Максимальная урожайность 409 ц/га, на 34 ц/га выше стандарта Алена (Республика Алтай). Клубень овально-округлый с глазками средней глубины. Кожура красная. Мякоть желтая. Масса товарного клубня 94-210 г. Содержание крахмала 14,5-15,7%. Вкус хороший. Товарность 76-96%. Лежкость 88%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематодe. По данным оригинатора, умеренно устойчив к возбудителю фитофтороза, устойчив к морщинистой мозаике.

3. Казачок – включён в Госреестр по Дальневосточному (12) региону. Среднепоздний, столового назначения. Растение очень высокое, стеблевого

типа, раскидистое. Лист среднего размера до крупного, промежуточный, зелёный. Венчик крупный. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика отсутствует или очень слабая. Товарная урожайность – 120-256 ц/га, на уровне стандарта Ветеран и на 44 ц/га выше стандарта Янтарь. Максимальная урожайность – 385 ц/га, на 159 ц/га выше стандарта Зекура (Сахалинская обл.). Клубень округлый с мелкими глазками. Кожура и мякоть жёлтая. Масса товарного клубня – 80-116 г. Содержание крахмала – 12,6-13,9%. Вкус отличный. Товарность – 79-92%. Лежкость – 94%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, восприимчив к золотистой картофельной цистообразующей нематодe. По данным ВНИИ фитопатологии, умеренно восприимчив к возбудителю фитофтороза по ботве и восприимчив по клубням.

4. Сантэ (Sante) – среднеранний, универсального использования. Растение высокое, от прямостоячего до полупрямостоячего, окраска цветков белая. Клубни овальной формы, крупные, кожура желтая, мякоть светло-желтая, глазки мелкие. Урожайность высокая, товарность хорошая, лежкость хорошая, содержание сухого вещества высокое, вкусовые качества хорошие. Устойчив к раку, картофельной нематодe, фитофторозу, вирусам, среднеустойчив к парше обыкновенной, восприимчив к ризоктониозу. Ценность сорта: высокая урожайность, нематодоустойчивость, устойчивость к фитофторозу и вирусам, пригодность к переработке на картофель фри.

5. Дачный – включен в Госреестр по Дальневосточному (12) региону для выращивания в ЛПХ. Среднеспелый, столового назначения. Растение среднее до высокого, промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера, промежуточный, зелёный. Венчик мелкий. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны отсутствует или очень слабая. Товарная урожайность 189-353 ц/га, на уровне стандартов Ладожский и Кетский. Максимальная урожайность 424 ц/га, на уровне стандартов (Магаданская обл.). Клубень овально-округлый с глазками средней глубины. Кожура желтая. Мякоть кремовая. Масса товарного клубня 99-142 г. Содержание крахмала 14,7-15,9%. Вкус хороший и отличный. Товарность 80-97%. Лежкость

94%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, восприимчив к золотистой картофельной цистообразующей нематоде. По данным оригинатора, среднеустойчив к возбудителю фитофтороза.

6. Августин – среднеспелый, столового назначения. Клубни округлые, желтые. Глубина глазков от мелкой до средней. Мякоть клубня желтая. Урожайность 33,7-46,0 т/га, товарность 89,4-90,1%, масса товарного клубня 145-150 г. Вкус от хорошего до отличного. Мякоть клубня не разваривается, после варки не темнеет. Обладает полевой устойчивостью к вирусным болезням, ризоктониозу и парше.

7. Янтарь – включен в Госреестр по Дальневосточному (12) региону. Среднепоздний, столового назначения. Растение высокое, стеблевого типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера до крупного, открытый, зеленый. Товарная урожайность – 183-286 ц/га, на 19-177 ц/га выше стандартов Никулинский и Евгирия. Максимальная урожайность – 354 ц/га, на 77 ц/га выше стандарта Евгирия (Сахалинская область). Клубень овально-округлый с глазками средней глубины. Кожура гладкая, желтая. Мякоть желтая. Масса товарного клубня 93-208 г. Содержание крахмала 12,5%. Вкус хороший и отличный. Товарность 91-99%. Лежкость 94%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, восприимчив к золотистой картофельной цистообразующей нематоде. По данным ВНИИ фитопатологии, восприимчив по ботве и клубням к возбудителю фитофтороза.

8. Лаперла (Laperla) – включен в Госреестр по Средневолжскому (7) региону. Раннеспелый, столового назначения. Растение средней высоты, листового типа, раскидистое. Лист среднего размера до крупного, закрытый до промежуточного, зеленый до темно-зеленого. Венчик среднего размера до крупного. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика средняя до сильной. Товарная урожайность 170-393 ц/га, на 116-154 ц/га выше стандартов Розара, Самарский. Урожайность на 45-й день после полных всходов (первая копка) 48-131 ц/га, на уровне стандарта Нора и выше на 49 ц/га стандарта Удача, на 55-й день (вторая копка) 120-159 ц/га, на 33-56

ц/га выше стандартов. Максимальная урожайность 484 ц/га, на 275 ц/га выше стандарта Розара (Самарская обл.). Клубень овально-округлый с мелкими глазками. Кожура желтая. Мякоть светло-желтая. Масса товарного клубня – 94-174 г. Содержание крахмала – 13,2-13,4%. Вкус отличный. Товарность – 70-95%. Лежкость – 94%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематодой. По данным оригинатора, устойчив к скручиванию листьев.

9. Лилли (Lilly) – включен в Госреестр по Средневолжскому (7) региону. Среднеранний, столового назначения. Растение средней высоты до высокого, промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера, закрытый до промежуточного, светло-зеленый до зеленого. Венчик крупный. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика отсутствует или очень слабая. Товарная урожайность – 108-167 ц/га, на уровне стандартов Невский, Ильинский. Максимальная урожайность – 196 ц/га, на 109 ц/га выше стандарта Зекура (Самарская обл.). Клубень овальный с мелкими глазками. Кожура и мякоть желтая. Масса товарного клубня – 96-167 г. Содержание крахмала – 11,9-13,8%. Вкус отличный. Товарность – 78-91%. Лежкость – 93%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематодой. По данным оригинатора, устойчив к морщинистой полосчатой мозаике и скручиванию листьев.

10. Королева Анна (Queen Anne) – включен в Госреестр по Средневолжскому (7) региону. Раннеспелый, столового назначения. Растение средней высоты, стеблевого типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера до крупного, закрытый, зеленый. Венчик крупный. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика отсутствует или очень слабая. Товарная урожайность 113-304 ц/га, на уровне стандарта Удача и на 35 ц/га выше стандарта Ароза. Урожайность на 45-й день после полных всходов (первая копка) 56-140 ц/га, на уровне стандарта, на 55-й день (вторая копка) 82-215 ц/га, на уровне стандарта. Максимальная урожайность 495 ц/га, на 58 ц/га выше стандарта Ароза (Респ. Мордовия). Клубень удлиненно-овальный с

очень мелкими до мелких глазками. Кожура желтая. Мякоть желтая. Масса товарного клубня – 84-137 г. Содержание крахмала – 13,1-14,4%. Вкус отличный. Товарность – 82-96%. Лежкость – 93%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематодой. По данным оригинатора, устойчив к морщинистой полосчатой мозаике и скручиванию листьев.

11. Ред Леди (Red Lady) – Включен в Госреестр по Северо-Кавказскому (6) и Средневолжскому (7) регионам. Раннеспелый, столового назначения. Растение средней высоты, промежуточного типа, прямостоячее до полупрямостоячего. Лист среднего размера, закрытый до промежуточного, зеленый до темно-зеленого. Волнистость края слабая до средней. Бутоны опадают недоразвившись. Товарная урожайность 167-298 ц/га, на уровне и на 60 ц/га выше стандарта Удача. Урожайность на 45-й день после полных всходов (первая копка) – 90-193 ц/га, на уровне стандарта, на 55-й день (вторая копка) 143-270 ц/га, на уровне стандарта. Максимальная урожайность 345 ц/га, на 65 ц/га выше стандарта Удача (Республика Татарстан). Клубень удлиненно-овальный с очень мелкими до мелких глазками. Кожура красная. Мякоть светло-желтая. Масса товарного клубня 114-142 г. Содержание крахмала 12,5-16,8%. Вкус хороший и отличный. Товарность 80-94%. Лежкость 92%. Устойчив к возбудителю рака картофеля и золотистой картофельной цистообразующей нематодой. По данным ВНИИ фитопатологии, восприимчив по ботве и умеренно восприимчив по клубням к возбудителю фитофтороза.

12. Лабелла (Labella) – Включен в Госреестр по Северо-Кавказскому (6) региону. Раннеспелый, столового назначения. Растение средней высоты до высокого, листового типа, полупрямостоячее. Лист крупный, промежуточный, зеленый. Товарная урожайность 176-264 ц/га, на уровне стандарта Горянка. Максимальная урожайность 342 ц/га, на уровне стандарта (Ростовская обл.). Клубень удлиненно-овальный с очень мелкими до средней глубины глазками. Кожура красная. Мякоть желтая. Масса товарного клубня 78-102 г. Содержание крахмала 15,8%. Вкус отличный. Товарность 91-92%.

Лежкость 98%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематоде. По данным оригинатора, высокоустойчив к вирусу скручивания листьев.

13. Бельмонда (Belmonda) – Включен в Госреестр по Средневолжскому (7) региону. Среднеранний, столового назначения. Растение средней высоты, промежуточного типа, полупрямостоячее. Лист среднего размера до крупного, закрытый до промежуточного, светло-зеленый. Венчик среднего размера. Интенсивность антоциановой окраски внутренней стороны венчика средняя. Товарная урожайность – 106-170 ц/га, на уровне стандарта Королева Анна. Максимальная – урожайность 206 ц/га, на уровне стандарта (Ульяновская обл.). Клубень овально-округлый с мелкими глазками. Кожура и мякоть желтая. Масса товарного клубня – 98-143 г. Содержание крахмала – 13,2-15,0%. Вкус отличный. Товарность – 79-93%. Лежкость – 93%. Устойчив к возбудителю рака картофеля, золотистой картофельной цистообразующей нематоде.

Весь посевной материал (клубни и микроклубни), клонально размноженный и стандартизированный в соответствии с сортовыми или видовыми характеристиками, любезно предоставлен сотрудниками отдела картофелеводства и овощеводства ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Количественная оценка содержания гликоалкалоидов в клубнях и листьях картофеля. В работе по изучению содержания гликоалкалоидов в свежей ткани листьев картофеля, содержанию адреналина в теле насекомых и активности ингибиторов протеиназ использовались личинки первого летнего поколения картофельной коровки, собранные в полевых условиях на посадках культурного картофеля. (Шпирная и др., 2006а). Отобранных особей, группами по 6-8 шт. подсаживали на листья четырех – пяти верхних ярусов индивидуальных растений картофеля. Для того, чтобы избежать свободного перемещения коровок, их заключали в садки из марли, укрепленные у основания листа. За подсаженными коровками периодически наблюдали и удаля-

ли их с растения после того, как коровки уничтожали приблизительно 1/3 часть всей площади листовой пластинки (Шпирная и др., 2006б). Сразу же после этого коровок умерщвляли и использовали для количественного определения адреналина. Часть поврежденного коровками листа срезали ножницами через 1, 3 и 5 суток после начала эксперимента. Контролем, отобранным одновременно с поврежденными листьями, служили: а) неповрежденные листья индивидуальных растений (интактные); б) листья с неповрежденных растений. Для чистоты эксперимента на всех контрольных листьях и листьях в опыте также были укреплены капроновые садки (без коровок). Собранные листья помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу для транспортировки в лабораторию, и не позднее чем через 2 часа приступали к фиксации собранного материала и выделению из него экстрактов белков и гликоалкалоидов (Шпирная, Ибрагимов, 2006).

Для определения суммарного содержания гликоалкалоидов в листьях растений картофеля пользовались ускоренным методом, предложенным Тукало и др. (Тукало, Царик, 1970). Навеску свежих тканей (0,2-1,0 г) растирали до гомогенного состояния в фарфоровой ступке и переносили в коническую колбу, снабженную обратным шариковым холодильником с водяной рубашкой. В колбу прибавляли 100 мл 2%-ного раствора уксусной кислоты и экстрагировали гликоалкалоиды при постоянном помешивании и нагревании на водяной бане до 65 °С в течение 1 часа. Затем раствор фильтровали через бумажный фильтр в мерную колбу на 100 мл; объем полученного раствора доводили до метки (охладив его до 20° С) 2%-ной уксусной кислотой, используемой для ополаскивания конической колбы и промывания осадка растительной массы, оставшейся на фильтре. Аликвоту фильтрата (от 10 до 50 мл в зависимости от величины навески) гидролизovali 30 мин с 1 мл концентрированной соляной кислоты на кипящей водяной бане с обратным холодильником. Затем рН раствора доводили до 4,0 сначала 50%-ным, а затем (после достижения рН, равного 3,8) 1%-ным раствором натриевой щелочи (Ибрагимов, Шпирная, 2006). Полученный раствор количественно переноси-

ли в делительную воронку, прибавляли 2 мл 0,05%-ного водного раствора метилового оранжевого и образовавшееся окрашенное соединение экстрагировали хлороформом отдельными порциями по 5 мл, которые затем собирали в мерную колбу (суммарный объем хлороформа, требуемый для полной экстракции – 25 мл). Оптическую плотность окрашенных растворов определяли против чистого хлороформа на спектрофотометре СФ-26 в стандартных кварцевых кюветах (длина оптического пути – 1 см) при 420 нм. Концентрацию соланидина (агликон, оставшийся после гидролиза гликоалкалоидов соляной кислотой) в хлороформных экстрактах определяли с помощью калибровочного графика. При составлении калибровочного графика 0,1000 г соланидина растворяли в воде в мерной колбе на 100 мл, а далее поступали также как при определении гликоалкалоидов, используя для экстракции хлороформом от 0,1 до 0,6 мл приготовленного раствора соланидина. Полученный калибровочный график имеет форму прямой в пределах концентрации соланидина от 0,004 до 0,024 мкг/мл, соответствующих величинам оптической плотности от 0,07 до 0,4. Именно этого диапазона величин оптической плотности мы старались придерживаться для получения достоверных и строго воспроизводимых результатов о содержании гликоалкалоидов в растительных тканях.

Количественная оценка активности ингибиторов протеиназ из клубней и листьев картофеля. Активность ингибиторов протеиназ определяли спектрофотометрически по изменению скорости гидролиза субстрата ($\Delta A/\text{мин}$) трипсином, α -химотрипсином и папаином в присутствии белковых ингибиторов из разных тканей картофеля (Dao, Friedman, 1994). В кварцевой спектрофотометрической кювете на 3 мл (длина оптического пути – 1 см) смешивали буферный раствор, раствор протеиназы и раствор субстрата. Величину поглощения инкубационной смеси (ΔA) измеряли на спектрофотометре СФ-26 немедленно и через 3 мин. Контролем для этих и всех последующих измерений служила инкубационная смесь, содержащая все компоненты за исключением раствора протеиназы. Полученная величина скорости

гидролиза субстрата, рассчитанная как $\Delta A/\text{мин}$ (единица активности – E), является более-менее постоянной характеристикой данного препарата протеиназы, и может быть определена лишь однажды при условии, что готовые запасные растворы всех компонентов инкубационной смеси, включая сам фермент, в течение всей серии экспериментов хранились на холоду ($+4^\circ\text{C}$) и не более 1 мес. Для определения активности ингибиторов протеолиза в разных тканях растений картофеля использовали экстракты нативных водорастворимых белков из клубней и листьев. Экстракты готовили в соответствии с прописью. Навеску свежих листьев (от 0,2 до 0,5 г) гомогенизировали в фарфоровой ступке на холоду с 0,1-кратным (по отношению к массе растительного материала) объемом раствора антиоксиданта (сульфит натрия – 4 г, тиосульфат натрия – 3 г, вода – до 100 мл) и двукратным объемом 0,05М Трис-HCl буфера (pH 8,5), содержащим 20% сахарозы. Гомогенат выдерживали при $+4^\circ\text{C}$ в течении часа периодически встряхивая его для полной экстракции водорастворимых белков из растительного материала, а затем центрифугировали 30 мин при 18000 g и температуре $+4^\circ\text{C}$. Полученный экстракт белков из листьев (супернатант) использовали немедленно или хранили замороженными при -18°C не более недели в герметично закрывающихся пластиковых пробирках типа Эппендорф (1,5 мл). Экстракты перед употреблением разбавляли в 7-10 раз дистиллированной водой до концентрации общего белка 75-100 мкг/0,1 мл для определения ингибиторов трипсина, и 100-150 мкг/0,1 мл - химотрипсина и папаина (Bradford, 1976). Далее, в спектрофотометрической кювете смешивали буферный раствор, раствор протеиназы и 20 мкл разбавленного экстракта белков из клубней или листьев картофеля. Смесь выдерживали 6 мин при комнатной температуре для адсорбции ингибиторов на молекулах фермента, затем прибавляли раствор субстрата, тщательно пипетировали и измеряли величину поглощения ΔA^*) немедленно и через 3 мин. По результатам измерений вычисляли скорость гидролиза субстрата протеиназой в присутствии ингибитора как $\Delta A^*/\text{мин}$ (E^*). Активность ингибиторов

протеиназ рассчитывали как относительное понижение гидролитической активности препарата протеиназы в присутствии ингибиторов.

Определение содержания гормонов стресса у личинок картофельной коровки. Для количественного определения содержания гормонов стресса у картофельной коровки пользовались методом Ронина (Ронин, Старобинец, 1989), модифицированным для работы с личинками и имаго насекомых (Методические рекомендации..., 1993). Навеску личинок (4-5 особей общей массой 400-500 мг) гомогенизировали в 50-и кратном (по отношению к точно известной массе насекомых) объеме дистиллированной воды. Полученный гомогенат центрифугировали 25 мин при 8000 g и температуре +4°C. К 1 мл супернатанта прибавляли 4 мл 10%-ного раствора карбоната натрия, 0,5 мл раствора Фолина, разбавленного в 10 раз дистиллированной водой, и тщательно перемешивали. Через 1-2 мин полученную смесь разбавляли 10%-ным раствором карбоната натрия, доводя её суммарный объем до 10 мл, а затем фотометрировали при 650 им на спектрофотометре СФ-26 против контроля, содержащего вместо экстракта тел личинок картофельной коровки 1 мл дистиллированной воды. Расчет содержания гормонов стресса в пробах производили с помощью калибровочного графика, построенного при использовании в качестве стандарта аптечного раствора адреналина, концентрация которого равна 0,4 мг/мл, и выражали в миллиграмм-процентах (мг%) по отношению к сырой массе тел личинок картофельной коровки (Методические рекомендации..., 1993).

1.9 Сравнительный анализ колорадского жука и картофельной коровки.

В основу работы с колорадским жуком положены собственные сборы и наблюдения автора в 2008-2023 гг. в Приморском крае. Всего собрано и изучено 14 тыс. экземпляров имаго и 26 тыс. личинок колорадского жука. Обследовано 870 участков, из них 12 – производственные посадки. Выполнено 920 учетов численности имаго, личинок и яйцекладок колорадского жука. Проведено 16 лабораторных и 18 полевых экспериментов. Кроме того, были

использованы материалы Федеральной служба по ветеринарному и фитосанитарному надзору (Россельхознадзор) по Приморскому краю и Инспекции по карантину растений.

Маршрутные обследования проводились автором в 2008-2023 гг. на территории восьми районов Приморского края: Уссурийского, Михайловского, Анучинского, Чугуевского, Яковлевского, Спасского, Черниговского и Кировского. Всего выполнено более 200 маршрутных обследований.

Экспериментальные исследования по изучению особенностей пищевой специализации и фенологии колорадского жука проводились в селах Ивановка (2008-2010 гг.) и Ширяевка (2011 г.) Михайловского района Приморского края. Лабораторные опыты по изучению влияния температуры и фотопериода на рост и развитие колорадского жука, плодовитости, а также сроков развития вредителя проводились на отдела биометода ФГБНУ ДВНИИЗР (филиал ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки», г. Уссурийск.

При изучении влияния температуры на рост и развитие колорадского жука, плодовитости, динамики численности и фенологии вредителя были использованы общепринятые методы (Добровольский, 1969).

Наблюдения по влиянию температуры воздуха на рост и развитие колорадского жука проводили путем ежедневной фиксации температуры и возрастных стадий с последующим анализом продолжительности развития вредителя. Исследования проводились в лабораторных условиях. При изучении продолжительности эмбрионального развития предварительно подсчитанные яйца помещали в стеклянные сосуды (далее – садки) объемом 1 л, которые закрывались бязью. На дно помещался сложенный гармошкой бумажный фильтр. Яйцекладки прикрывались листом картофеля, чтобы не допустить их высыхания. Ежедневно фиксировали появление личинок. Только что отродившихся личинок пересаживали в другие садки. В каждом садке находилось по 10 личинок. Повторность опыта трехкратная. Личинок выкармливали листьями сорта Адретта, срезанных с верхнего или среднего яру-

са кустов. Корм менялся два раза в сутки. При обнаружении предкуколок, в садки, примерно до половины его объема, досыпались опилки. С наступлением фазы куколки фиксировалась дата, из садков убирался корм. На протяжении всей стадии куколки опилки увлажнялись. Велось наблюдения за выходом молодых жуков (Добровольский, 1969).

Для картофельной коровки использовались методики, описанные в предыдущих разделах главы. Исследования проводились в период с 2008 по 2023 гг.

Экологический статус двух видов оценивался при помощи пакета программ ECOSTAT (режим доступа – <https://ipae.uran.ru/lab106>). Анализ и интерпретация графиков TPS-RPM проводилась по Е.Я. Фрисману (Фрисман, 1986). Для моделирования экологических ниш, занимаемых видами, применялся метод многомерного шкалирования с применением коэффициента Жаккара (Мочалов, 2010; Титар, Некрасова, 2012 г). Этот способ используется для анализа корреляционных матриц, так как позволяет изобразить отношения между признаками в наглядной форме.

1.10 Изучение векторных свойств картофельной коровки в отношении грибов рода *Fusarium* и фитовирусов картофеля.

Эксперимент проводился в 2019 – 2022 гг. Сбор насекомых осуществляли на инфекционном фоне естественного заражения фитофторой отдела картофелеводства и овощеводства ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки». Общая выборка проанализированных насекомых составила 950 особей, выборка растений – 25 шт. 25% особей была препарирована с целью отделения головы с ротовыми органами, конечностей, извлечения кишечника. Препарирование производилось по стандартным методикам (Солодовников, 2012). При сборе материала особи, с целью сохранения, сразу после отлова фиксировались в 70 % спирте. Выдерживание в спирте не изменяло окраски отпрепарированного материала. Конечности, головной отдел с ротовыми органами и извлечение кишечника проводили на неподсушенном материале. Содержимое кишечника, отрывок, экскрементов,

Смывы с ног изучались методом микроскопирования при помощи сканера клеток ZOE Fluorescent Cell Imager (Biorad, США). Кроме того, отрывки, экскременты собирались стерильным ватным тампоном с поверхности стеклянных емкостей, в которых содержались насекомые, с последующим пересевом на овсяно-сахарозный агар с целью подтвердить правильность идентификации патогена. Для доказательства сохранения вирулентности патогенов после прохождения через пищеварительную систему фитофага, содержимое отрывки, экскрементов и кишечника наносили методом штриховки стерильной препаровальной иглой на листья и корневую шейку оздоровленных *in vitro* растений картофеля сорта Смак. Учет поражения и развития болезни проводили на 3, 7, 14 сутки. Поражение оценивалось в баллах по шестибальной шкале (Yikilmazsoy et al., 2021).

Статистическую обработку проводили в программе Past v. 3.17, рассчитывали среднее квадратичное отклонение ($\text{Mean} \pm \text{SD}$), коэффициент вариации (Cv) (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

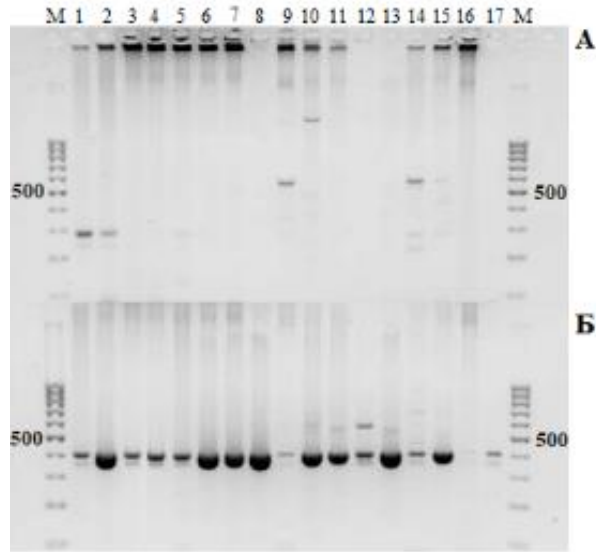
ГЛАВА 2 ЕСТЕСТВЕННАЯ ПОПУЛЯЦИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ В СОСТОЯНИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ

2.1. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

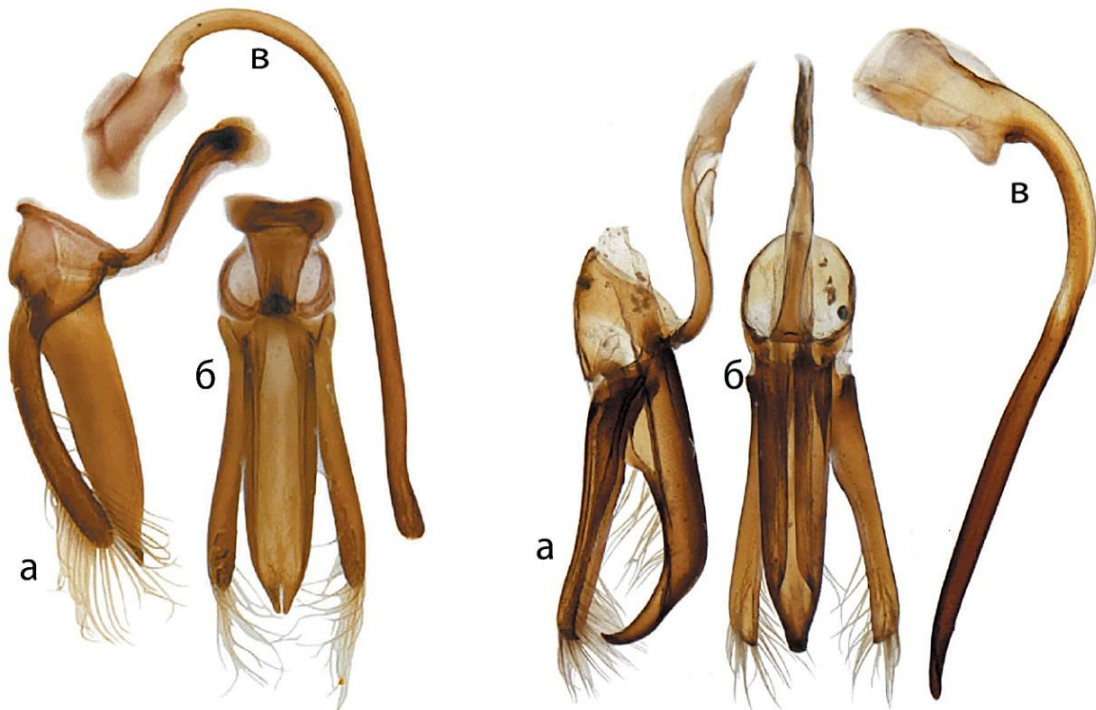
Henosepilachna vigintioctomaculata (Motschulsky, 1858)

Божьи коровки (Coccinellidae) – одно из крупных семейств отряда жесткокрылых (Coleoptera), насчитывающее в мировой фауне более 5200 видов (Katakura, 1997; Katoh et al., 2014). Семейство кокцинеллиды (Coccinellidae) включает подсемейство Epilachninae, которое представлено растительноядными видами, распространенными преимущественно в странах с теплым и тропическим климатом (Szawaryn, 2011). В отличие от других подсемейств кокцинеллид, это подсемейство состоит исключительно из фитофагов и включает опасных вредителей многих овощных культур (Hirai et al., 2006). На Дальнем Востоке России это подсемейство представлено трибой Epilachnini, которая включает 4 рода: *Henosepilachna* Li, 1961 с 1 видом, *Epilachna* Chevrolat, 1837 с 1 видом, *Subcoccinella* Huber, 1842 с 1 видом, *Synegetis* Dejean, 1837 с 1 видом (Kuznetsov, 1997).

По нашим данным, в природе юга Дальнего Востока России двадцативосьмипятнистая картофельная коровка представлена исключительно видом *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, вопреки мнению ряда исследователей, утверждавших, что под этим названием скрывается Hv-complex (комплекс, включающий два родственных вида, *H. vigintioctomaculata* (Hv) and *H. vigintioctopunctata* (Hp) (Kurisaki, 1932; Kawabe, 1947; Ikemoto, 1955; Koyama, 1962). Это подтверждается анализом морфологии копулятивного аппарата и ПЦР-анализом выборки из популяций Приморского края и Амурской области (рисунок 3). Как видно из рисунка 3, стабильно амплифицируется только видоспецифичный маркер к *H. vigintioctomaculata*, а копулятивные органы двух видов значительно различаются.



2

*H.vigintioctopunctata*

(цит. по Zhang et al., 2023)

H.vigintiotomaculata

(Фото автора)

Рисунок 3 – Дифференциация видов р. *Henosepilachna*: 1 – Анализ популяции картофельной коровки с использованием видоспецифических ПЦР-маркеров гена COI мтДНК: А — видоспецифичный маркер для *H.vigintioctopunctata*, 400 п.н.; Б — видоспецифичный маркер для *H.vigintiotomaculata*, 406 п.н.; М — маркер длин фрагментов 100 b.p. ladder; 1-6 — Амурская область, 7-17 — Тимирязевский; 2 – Морфология копулятивных органов: а - тегмен, вид сбоку; б — тегмен, вид снизу; в- пенис.

По строению головы, ротовых частей личинок и имаго, а также по образу жизни *Epilachninae* отличаются от других подсемейств *Coccinellidae*. Жуки картофельной коровки сравнительно небольшого размера (4-7 мм) (рисунок 4). Тело двухцветное, овальное, сильно выпуклое, полушаровидное (Маки, 1966). Голова буро-рыжая, поперечная, плоская с верхней стороны, почти вертикально втянута в переднеспинку, поэтому малозаметна. Темя черное. Лоб желтый, черный или двуцветный, в 1,6 раза уже головы, слабо-выпуклый. Усики 11-члениковые, булавовидные. Верхняя губа четырехугольная. Мандибулы многозубчатые, с 4 сильно сближенными зубцами. Максиллы с коротким стипесом, узкой лацинией, широкой галеа. Переднеспинка желтого цвета с черными пятнами (от 3 до 7), которые, сливаясь, могут зачернить ее полностью; вдвое шире длины, в 1,8 раза уже надкрылий. Боковой край переднеспинки спереди широко закруглен, сзади выпрямлен, задние углы тупые. Надкрылья яйцевидные, сзади сужены, конические. Надкрылья желтые или буроватые с 28 округлыми или более или менее 4-угольными черными пятнами.



Рисунок 4 – Имаго картофельной коровки (фото автора).

Некоторые пятна, в особенности вдоль шва, могут сливаться попарно на том же надкрылье или на обоих. Изменчивость окраски сводится к размеру пятен и количеству их слияний (Liu, 1963). Наиболее диагностичной считается окраска надкрылий, пронотума и задних ног. Классификация пронотальных пятен и окраски конечностей картофельной коровки была предложена Dieke (Dieke, 1947) по двенадцати моделям – от без пятен до полностью черной.

Крылья удлиненные, широкие, у вершин закругленные, задний край почти на три четверти от основания имеет глубокую выемку, начиная от которой он покрыт маленькими, негусто посаженными волосками. В вершинном углу, сзади сгиба крыла, расположены два продолговатой формы пятна серого цвета (Takahashi, 1932). Жилки хитинизированы, коричневого цвета, все крыло покрыто мелкими щетинками. Низ черный, иногда частично осветлен, ноги желтые, голени и бедра обычно с черными пятнами, реже черные. Эпистерны заднегруди косо срезаны. У самца окраска тела внизу светлее, чем у самки, переднегрудь, эпимеры средне- и заднегруди и вершинный край стернитов брюшка обычно желтые, реже затемненные. Анальный стернит брюшка с двувыемчатым изгибом. У самки низ тела черный, вершинный край анального стернита выпрямлен и с плоским вдавлением. Генитальные пластинки овальные. Размер самцов 4-6 мм, самки крупнее (5-7 мм). Все голени со шпорами (Katakura, 1981).

У личинок подсемейства *Epilachninae* тело овальное, эпикраниальный и фронтотрипеальный швы хорошо развиты, фронтальный шов Y-образной формы. Мандибулы с 4-5 большими зубцами. Галеа очень крупная, на вершине усечена, с множеством мелких волосков (Katakura et al., 2001). Личинки первого возраста очень мелкие, длиной до 1,5 мм (рисунок 5). Цвет тела сероватый. Спинные хетоиды черные. Нижний ряд боковых хетоидов брюшка, ноги и щупики грязно-желтые. Хетоиды 4 спинных рядов брюшка несут по три щетинки (Li, Cook, 1961).



Отрождающиеся личинки

Личинка I возраста

Рисунок 5 – Отрождающиеся личинки и личинка I возраста
картофельной коровки (фото автора)

Личинки второго возраста длиной до 2,5 мм (рисунок 6). Хетоиды внутренних рядов брюшных сегментов имеют по 4 отростка (Kuwayama, 1967). Личинки третьего возраста длиной до 3,5 мм (рисунок 6). Окраска тела грязно-желтая, хетоиды 4 спинных рядов брюшка имеют по 7 отростков. На нижних боковых рядах 2-3-го грудного и 1-6-го брюшных сегментов появляются ветвящиеся хетоиды с 3-6 отростками (Kuwayama, 1967).



II возраст

III возраст

Рисунок 6 – Личинки II и III возраста картофельной коровки (фото автора)

Личинки четвертого возраста длиной 5,5 мм, светло-желтые (рисунок 7).



IV возраст



Предкуколка

Рисунок 7 – Личинка IV возраста и предкуколка картофельной коровки (фото автора)

Первый грудной сегмент на переднем крае имеет 4 хетоида. Между наружными и внутренними хетоидами имеется по одной направленной вперед грубой щетинке. Задний край 1-го грудного сегмента покрыт короткими щетинками. На 2-3-м грудных и 4-11-м брюшных сегментах хетоиды расположены в шесть продольных рядов. Из них два внутренних 1-го грудного сегмента расположены на переднем крае и имеют по 12 отростков, а наружные по 14. Все остальные хетоиды несут по 10-12 больших отростков и 4-5 маленьких, находящихся у основания хетоидов. Голова сзади закруглена, снабжена многочисленными щетинками, на ней имеется 3 треугольных пятна темного цвета (Kuwayama, 1967).

Куколка свободная, светло-желтая (рисунок 8). На вершине брюшка сохраняется личиночная шкурка. На спинной стороне грудных сегментов по два крупных черных пятна, на брюшных сегментах пятна мельче. По телу куколки разбросаны довольно длинные торчащие щетинки (Kuwayama, 1967).



Рисунок 8 – Куколка картофельной коровки (фото автора)

Половая система самок картофельной коровки имеет два яичника, занимающих у взрослых насекомых всю полость брюшка. Личиночные яичники состоят из скопления мелких митотических клеток мезодермального происхождения. Закладка овариол и образование гермария происходит с ростом зародышевых клеток. Оогенез у картофельной коровки начинается в конце 4-го личиночного возраста. В этот момент парные яичники самок состоят из яйцевых трубок, окруженных соединительнотканной оболочкой. Почти всю овариолу занимает гермарий, заполненный оогониями и соматическими мезодермальными клетками. Это так называемая зародышевая зона. Митотическое деление оогоний происходит до фазы предкуколки включительно. Куколочная фаза характеризуется прекращением деления оогоний и превращением их в ооциты. Непосредственно за этим ядро ооцита проходит ряд характерных изменений, носящих общее название профазы мейоза, в течение которых хромосомы претерпевают последовательные превращения (Вронских,

1974). На 4-й день кукольного развития большая часть клеток гермария находится на зиготенной стадии, характеризующейся подготовкой к конъюгации хромосом. В апикальном конце яйцевой трубки небольшое количество клеток все еще на стадии лептонемы, а на границе зародышевой зоны и префолликулярной ткани часть клеток уже на пахитенной стадии. Куколка развивается в лабораторных условиях в течение 5 дней (Вронских, 1974; Katakura et.al., 1994).

Жуки нового поколения в первые дни жизни имеют мягкие покровы светло-желтого цвета. Их яичники небольшие, компактные, покрыты соединительнотканым чехликом, под которым расположены многочисленные телотрофические овариолы. Число последних непостоянно и колеблется от 22 до 38. Основная масса клеток в зародышевой зоне овариол находится на пахитенной стадии. В первый день жизни жука происходит дифференцировка клеток на трофоциты и ооциты. Ооциты мигрируют из зародышевой зоны в префолликулярную ткань, располагаясь там плотным скоплением. Фолликулярные клетки группируются вокруг ооцитов, образуя впоследствии фолликул, который постепенно вытесняется в вителлярый (Вронских, 1974). На 3-й день жизни жука ядра питающих клеток превышают размерами ядра ооцитов в 1,5-2 раза и резко отличаются от них своей морфологией. В плоских ядрах трофоцитов видна крупная сетка из гетерохроматина, образовавшаяся в результате эндомитоза хромосом. В отличие от питающих клеток ядра ооцитов пузыревидные, светлые, прозрачные, с тонкими длинными диплотенными хромосомами. От питающей камеры к ооцитам идут трофоплазматические тяжи. Фолликулярные клетки вокруг ооцита делятся митотически, образуя эпителий. На 4-1 день половое созревание жуков обычно заканчивается, к этому моменту кожные покровы твердеют и жуки начинают спариваться (Вронских, 1974).

После спаривания яичники продолжают развиваться. На 7-й день первая яйцевая камера окончательно сформировывается, окружающие ооцит клетки многослойного фолликулярного эпителия интенсивно делятся. Свободные

префолликулярные клетки начинают группироваться вокруг следующего ооцита. На 15-й день самки приступают к откладке яиц. В овариолах в этот момент кроме зрелого яйца имеются по два сформировавшихся фолликула, к которым идут трофоплазматические тяжи, и третья яйцевая камера, только начинающая формироваться (Вронских, 1974).

Яйца картофельной коровки удлиненные, с заостренной вершиной и плоским основанием, желтого цвета (рисунок 9).



Рисунок 9 – Яйца картофельной коровки (фото автора)

Поверхность яйца с характерной мелкочаеистой структурой. Длина яйца около 1,5 мм (Вронских, 1974). Ряд авторов указывает на потемнение яиц у жуков рода *Henosepilachna* в процессе эмбриогенеза (Hossain et al., 2008), а также при заражении энтомофагами и энтомопатогенными грибами (Riddick et al., 2009). В литературе имеются указания, что яйца картофельной коровки внешне схожи с таковыми у (*Coccinella septempunctata* L.) (Шапиро, 1985). Однако, яйца семиточечной коровки крупнее, оранжевые, заострённые на вершине, расширенные к середине и резко суживающиеся к основанию (Определитель насекомых..., 1992).

2.2. ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Henosepilachna vigintioctomaculata имеет типичный узнаваемый внешний вид, характерный для Coccinellidae. Фенооблик определяется фоновой окраской и пигментными пятнами, формирующими рисунок. Фоновая окраска связана с накоплением каротиноидов и варьирует от оранжево-золотистого до красно-коричневого цвета. Надкрылья яйцевидные, к вершине резко сужены, каждое с 14 чёрными пятнами различной формы (Kuwayama et al., 2010). Различия в пигментации живых и мертвых экземпляров незначительны и заключаются в потемнении фоновой окраски, но не пятен. Пятна остаются хорошо различимы и пригодны для идентификации. По данным Н. Katakura (Katakura, 1947), у жуков не наблюдается значимых различий полиморфизма рисунка надкрылий, как, например, у *Harmonia axyridis*, а фенетические вариации в основном проявляются в виде слияния и исчезновения пятен надкрылий. Вариации размера и расположения пятен также были обнаружены у Hv-complex (комплекс, включающий два родственных вида, *H. vigintioctomaculata* (Hv) and *H. pustulosa* (Hp) (Kurisaki, 1932; Kawabe, 1947; Ikemoto, 1955; Koyama, 1962), но они до сих пор не проанализированы. В наших исследованиях, в результате анализа рисунков элитр локальной популяции картофельной коровки было выделено 8 морфотипов (рисунок 10) (Matsishina et al., 2023).



Рисунок 10 – Вариации окраски элитр картофельной коровки (фото авторов, Nikon SMZ 25, x20)

Морфотип А1: пятна № 5 (69,39 μ), № 7 (52,49 μ) и № 11 (59,44 μ) сходны по размеру, имеют одинаковую интенсивность окраски; пятна № 5 и 8 не сливаются; пятно № 8 (53,67 μ) маленькое и нечетко очерченное; пятно № 12 (76,39 μ) большое и овальное; пятна № 13 (39,74 μ) и 14 (33,02 μ) - маленькие и располагаются далеко друг от друга (рисунок 11).



Рисунок 11 – Морфотип А1

Морфотип А2: пятна отличаются высокой интенсивностью окраски; пятна № 5 (263,71 μ), 7 (287,93 μ) и 11 (104,98 μ) крупные; пятно № 5 располагается близко ко шву надкрылий; пятна № 8 (275,5 μ) частично слившиеся; пятно № 12 (297,01 μ) большое, четко очерченное, изогнутое; пятна № 13 (135,39 μ) и 14 (207,29 μ) средние; пятна № 13 частично или полностью сросшиеся (рисунок 12).



Рисунок 12 – Морфотип А2

Морфотип А3: все пятна большие, гиперпигментированные; пятна № 5 (74,23 μ) частично или полностью слившиеся у шва надкрылий; пятна № 8 (95,43 μ) слившиеся; пятна № 13 (62,69 μ) и 14 (60,72 μ) частично слившиеся между собой или попарно (рисунок 13).



Рисунок 13 – Морфотип А3

Морфотип А4: пятна одинаковой окраски; пятна № 5 (83,5 μ) не слившиеся; пятно № 12 (131,66 μ) большое и изогнутое; пятна № 13 (58,8 μ) и 14 (72,23 μ) мелкие, не слившиеся; пятна № 8 (83,97 μ) слившиеся в большое пятно с высокой интенсивностью окраски (рисунок 14).



Рисунок 14 – Морфотип А4

Морфотип А5: пятна крупные, гиперпигментированные; пятна № 5 (86,96 μ) не слившиеся; пятна № 8 (60,18 μ) и 13 (65,43 μ) слившиеся у шва надкрылий; пятно № 7 (86,96 μ) самое большое; пятно № 12 (110,31 μ) большое и изогнутое; пятна № 6 (112,9 μ) того же размера, что и пятна № 7, имеют перетяжку между собой. (рисунок 15).



Рисунок 15 – Морфотип А5

Морфотип А6: пятна № 5 (119,18 μ) и № 7 (81,75 μ) имеют одинаковую интенсивность пигментации; пятна № 5 не слившиеся; пятна № 8 (86,28 μ) не слившиеся или сросшиеся частично; пятна № 13 (46,04 μ) и 14 (44,18 μ) мелкие, не сросшиеся; пятно № 12 (109,24 μ) средних размеров; пятно № 11 (46,04 μ) небольшое, имеет меньшую интенсивность окраски, едва заметно по сравнению с остальными (рисунок 16).



6

Рисунок 16 – Морфотип А6

Морфотип А7: пятна № 5 (103,75 мкм), № 7 (76,09 мкм), 11 (84,07 мкм), 12 (79,33 мкм) гиперпигментированы, пятна № 5 не сросшиеся; пятна

№ 8 (94,42 мкм), 13 (44,42 мкм) и 14 (59,65 мкм) мелкие, гипопигментированные; пятно № 12 самое крупное на надкрыльях, гипертрофировано (рисунок 17).



Рисунок 17 – Морфотип А7

Морфотип А8: все пятна большие, гиперпигментированные; пятна № 5 (104,05 мк), 8 (121,24 мк) и 13 (67,74 мк) сросшиеся у шва надкрылий; имеются перетяжки между пятнами № 8, 10 (93,5 мкм), 13 (107,06 мкм) и 14 (67,74 мкм) (рисунок 18).



Рисунок 18 – Морфотип А8

Проведенные измерения показали, что морфотипы достоверно различаются линейными размерами пятен элитр (рисунок 19).

Полученные данные подтверждают корректность выделения фенотипов картофельной коровки по рисунку надкрылий. Наиболее крупными пятнами характеризовалась форма А2, средние размеры рисунка варьировали от $104,98 \pm 0,071$ до $297,01 \pm 0,065 \mu$, наиболее мелкими – форма А1. Для формы

A8 отмечалась перетяжка между пятнами №№ 13 и 14 длиной $104,89 \pm 0,005 \mu$ (рисунок 19).

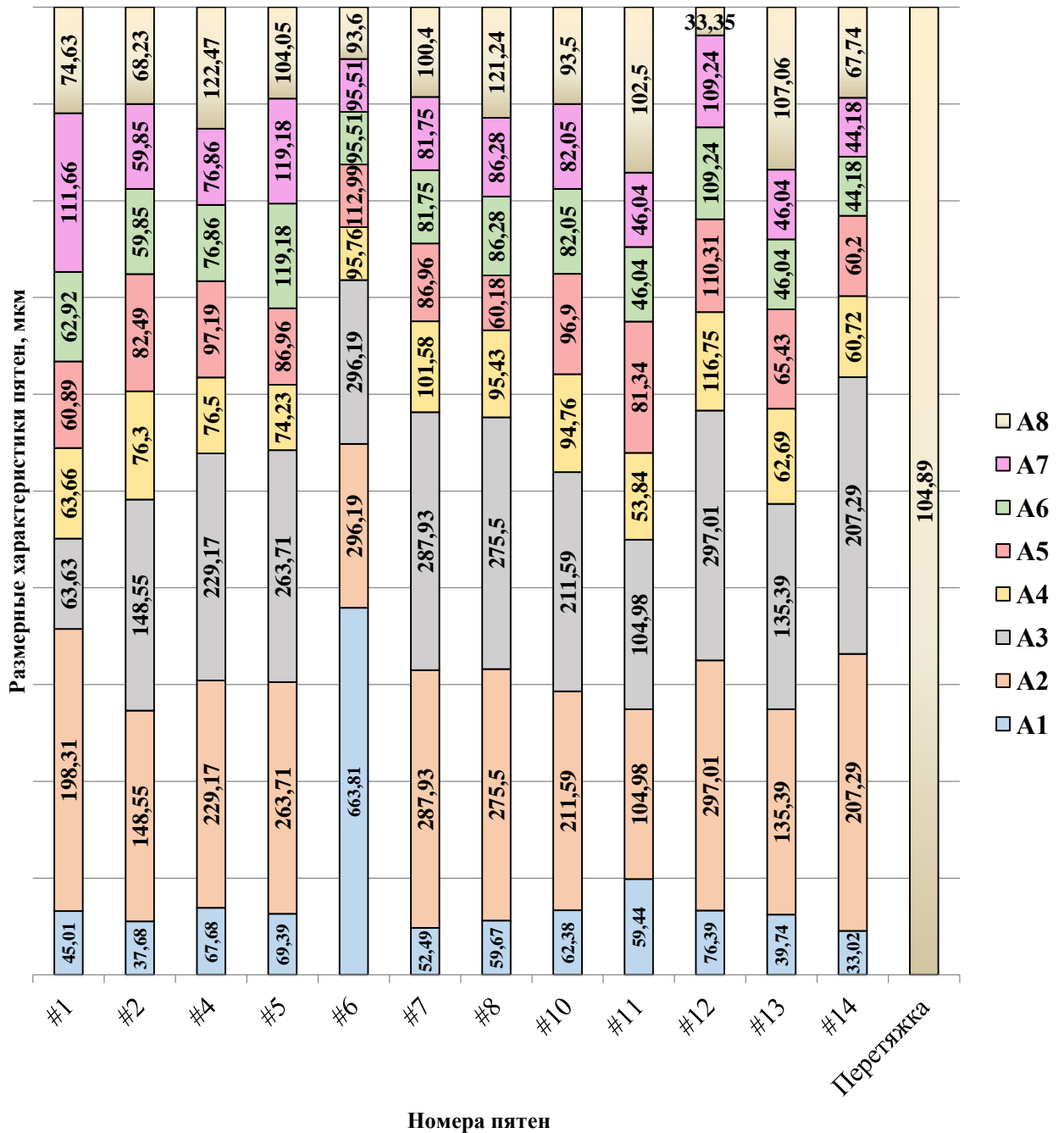
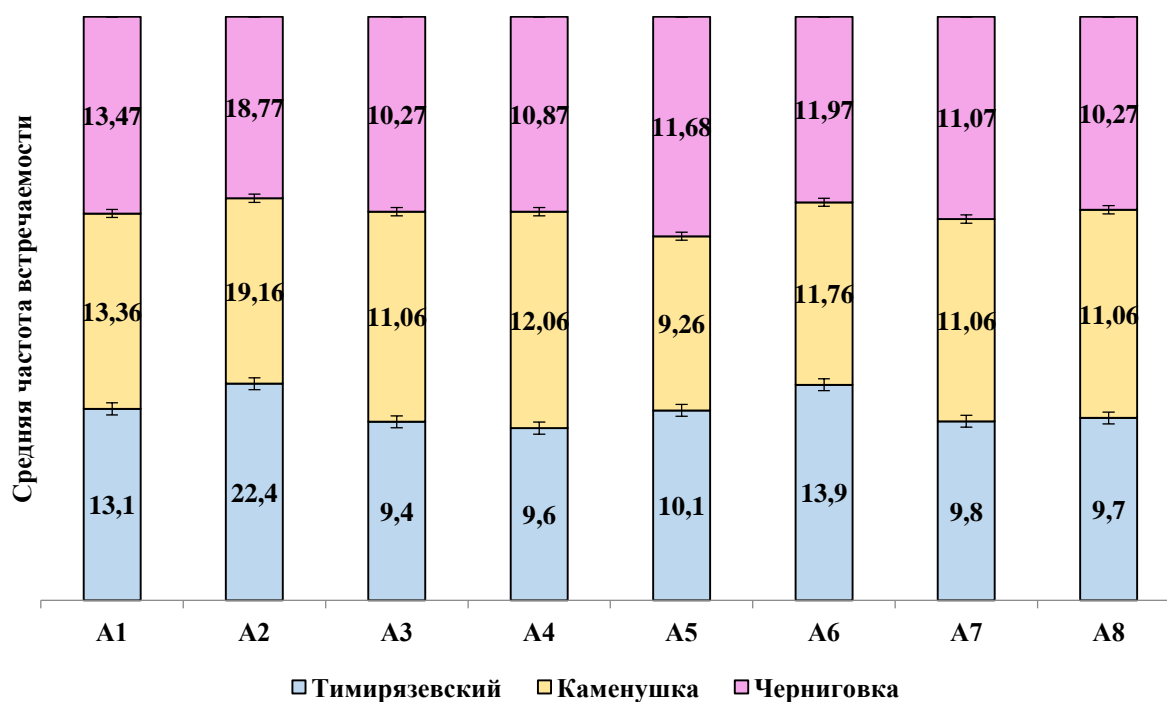


Рисунок 19 – Средние линейные размеры пятен надкрылий (1-14) у каждого изученного морфотипа *H. vigintioctomaculata* (A1-A8). Оценка проводилась с использованием индекса Животовского.

Часто встречаемыми вариациями морфотипов являются A1 и A6, составляющие 31,19% и 29,65% в среднем соответственно (рисунок 20).



Фенотип	Сравнение	
	MMD	χ^2
A1	0,009	0,29
A2	0,0299	3,14
A3	-0,0091	0,34
A4	-0,0037	0,74
A5	-0,012	0,20
A6	-0,015	0,03
A7	0,017	2,12
A8	0,153	0,40

Рисунок 20 – Средняя частота встречаемости фенотипов картофельной коровки в локальных популяциях Приморского края (%).

Распределение значений доли пятен соответствует нормальному ($\chi^2=7,48$, $df=3$, $p=0,05$), что указывает на практически непрерывную изменчивость исследуемого признака. Проведенная система скрещиваний жуков, маркированных восьмью фенотипами, показала отсутствие единообразия фенотипического состава потомства, а также зависимость фенотипического состава потомства от фенотипической принадлежности родителей не позволила установить характер наследования изучаемых фенотипов. На наш взгляд, полученные результаты объясняются тем, что в данной работе мы, по всей вероятности, изучали наследование не фенотипов, а их комплексов.

Соотношение вариаций окраски элитр, изучаемой локальной популяции, может быть связано с определенными условиями обитания и адаптации популяции к ним, а также с пищевой специализацией на сортовом уровне. Для картофельной коровки не найдено данных о проводимых исследованиях в этой области, но имеются сведения для других видов насекомых. Так, для немеланистического фенотипа *Harmonia axyridis* характерна модификационная изменчивость, проявляющаяся в различии числа, размеров и степени слияния черных пятен на светлом фоне в зависимости от температуры в период развития преимагинальных стадий (Michie et al., 2010; Круглова, 2020). В работе Yasuko Kawakami с соавт. приводятся данные о географической изменчивости полиморфизма окраски надкрылий *Cheilomenes sexmaculata*. Авторами выделены 20 морфотипов надкрылий (Kawakami et al., 2013). По данным ряда авторов, полиморфизм окраски надкрылий у насекомых семейства Coccinellidae указывает на экологическую пластичность видов (Lombaert et al., 2007a; Lombaert et al., 2007b; Wan et al., 2023; Li et al., 2023; Courtier-Orgogozo, 2023).

Таким образом, полученные данные об изменчивости рисунка картофельной коровки подтверждают характерный для данного вида внутривидовой полиморфизм и экологическую пластичность, которые позволяют быстро и успешно адаптироваться, в том числе и к антропогенным воздействиям.

2.3 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Морфологические признаки насекомых обусловлены как внешними, так и генетическими факторами. Внешние факторы (механические, термические, химические, радиационные), особенно при отклонении от средних значений, зачастую вызывают нарушения морфологии насекомых, именуемые аномалиями (Короткова, Дубинин, 2018). Терминологию для жуков предложил еще в 1948 г. J. Balazuc и детализировал А.В. Присный (Присный, 1983). Предложенная ими классификация тератозов основана на признаках, характерных в той или иной степени для данной аномалии, на разделении всех от-

клонений в морфологии жуков на деформации, травмы, анатомофизиологические нарушения. Вопросу изучения аномалий посвящено большое количество работ, однако для *Henosepilachna vigintioctomaculata* (картофельной, или 28-точечной, божьей коровки), опасного вредителя сельского хозяйства, подобные исследования ранее не проводились. В биологии и медицине для обозначения «нормального» и отклоняющегося от нормального, «ненормального» состояний признаков используется несколько терминов: «норма», «аномалия», «патология», «уродство», «девиация», «модификация», «мутация», «фенокопия», «морфоз», «аберрация», «атавизм», «мальформация». В биологии и медицине норма понимается как оптимум функционирования и развития организма или же рассматривается, как некая точка отсчёта, эталон, стандарт – для сравнения с другими вариантами состояния живого объекта (объектов) (которые могут рассматриваться, как девиация, патология и др.) (Тетенков, 2020). В то же время, согласно определению, представленному в «Национальной философской энциклопедии», патология (от греч. *pathos* – страдание и *logos* – учение) – это «учение о болезнях; отклонение от нормы. Патологический – больной, ненормальный (Национальная философская энциклопедия. URL: <http://window.edu.ru/resource/021/49021>). В биологии и медицине термин патология и аномалия применяют главным образом для обозначения результатов отклонения от нормального развития, присущей данному биологическому виду, т. е. возникновения нетипичного строения и деятельности органов или всего организма. К возникновению аномалии могут привести как недоразвитие или чрезмерное развитие зачатка органа, так и изменение времени его закладки. Аномалии могут быть обусловлены генетическими, физическими (механическими, термическими, радиационными), химическими и иными повреждениями развивающегося зародыша, внутриутробной инфекцией плода и т. д. К аномалиям относят пороки развития и уродства – наиболее резко выраженные аномалии, изучаемыми тератологией (Галочкина, 2016). Применительно к нашей работе морфологическими аномалиями обозначаются явные отклонения в строении особей исследуемых

видов по сравнению с их типичными формами, вызванные внутренними или внешними факторами на любом этапе индивидуальной жизни, т.е. не только нарушения развития, но также экзогенные повреждения (деформации, травмы, некрозы и др.)

В собранном материале (6043 экземпляра) 179 особей имели различные морфологические аномалии (рисунок 21) (Мацишина и др., 2021). Были выделены две группы аномалий – механические повреждения и тератозы. К первой относились надломы, проколы, трещины и обрывы. Они были отмечены у 2,73 % экземпляров. Наиболее часто встречаемые деформации при этом – надломы, проколы и трещины, зафиксированные у 1,85 % особей. Механические повреждения в данном случае можно объяснить только естественными причинами в связи с отсутствием какого бы то ни было регулярного антропогенного прессинга. Вторая группа – тератозы, формируется на преимагинальном этапе онтогенеза и является следствием как механического воздействия на куколку, так и результатом действия химически активных веществ и генетических изменений.

В нашем исследовании наиболее распространенными были трематэлитрия (11,15 %), куковидная деформация надкрылий (6,0 %) и гематомы надкрылий (19 %). Кроме того, наблюдалась зияющая щель надкрылий второй степени (18,3 %). Передний край крыла при этом был загнут кверху, а на вершинах отмечалось вздутие, ограниченное гематомами. Распределение аномалий среди 179 изученных экземпляров дано на графике (рисунок 21) (Мацишина и др., 2021).

Редукция правой задней ноги с сохранением основания бедра, обнаруженная у 8,9 % особей, характеризовалась укороченным левым задним бедром и голенью. Голень была искривлена с небольшим бугровидным образованием сбоку. При этом лапка была нормального строения и длины. У 4,42 % особей отмечалась схистомелия.

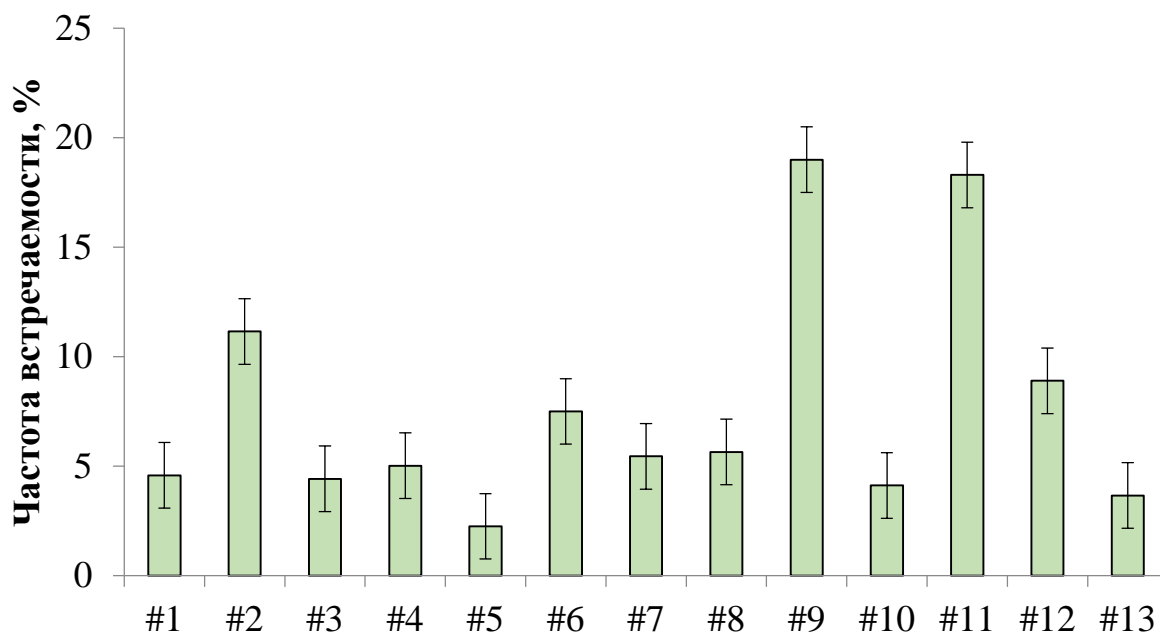


Рисунок 21 – Частота встречаемости морфологических аномалий в онтогенезе *Henosepilachna vigintioctomaculata*: 1 – механические повреждения; 2 – трематэлитрия; 3 – схистомелия; 4 – брахэлитрия; 5 – кукловидность; 6 – кукловидная деформация надкрылий; 7 – аномалии межкубитальной жилки правого крыла; 8 – аномалии межкубитальной жилки левого крыла; 9 – гематома надкрылий; 10 – зияющая щель надкрылий I степени; 11 – зияющая щель надкрылий II степени; 12 – редукция правой задней ноги; 13 – аномалии развития личинок и куколок.

Вблизи середины внутреннего края правой передней голени находился искривленный отросток, направленный внутрь и вперед под углом к продольной оси голени. Лапка, ункус и мукро на вершине отростка не были обнаружены, длина конечности оставалась нормальной. У отдельных экземпляров (4,12 %) отмечалась зияющая щель надкрылий первой степени. Они симметрично расходились в стороны, вблизи вершин были отогнуты кверху и сильно приподняты. Наличник был ассиметричен, короче, чем у нормальных особей, со сглаженными и сильно закругленными внешними углами.

У 2,25 % особей выявлена кукловидность – общее недоразвитие имаго (рисунок 22). Онтогенез не был успешно завершен и при выходе из куколки получалась особь с неразвитыми крыльями, плохо функционирующими конечностями и ротовым аппаратом, покровы были блестящими, гиперпигментированными, малоцетинистыми. Такие имаго оказались неспособными питаться и быстро погибали. Для данной аномалии нами были описаны не-

сколько степеней тяжести.

Первая степень (I) характеризовалась наличием частично сформированных крыльев и атрофией остальных частей тела при сохранении нормальных размеров груди и головы. Для второй (II) отмечалось неотхождение экзuvia и редукция размеров надкрылий и крыльев. Такие особи некоторое, непродолжительное время питались и передвигались. Третья и четвертая степень (III и IV) имели ларвальный вид и погибали почти сразу после отрождения (Мацишина и др., 2021). Отдельно следует отметить аномалию «шести-члениковые усики» (5,05 %). В целом усики были нормального строения, но сильно уменьшены, отсутствовали членики с седьмого по одиннадцатый. Отсутствие видимых повреждений, а также нормальное строение и сегментация члеников антенны позволили сделать вывод о нетравматическом происхождении аномалии.

Выявлены также коровки с брахэлитрией, которая характеризовалась укорочением дистальной части, что приводило к уменьшению надкрылий. В некоторых случаях это было связано с неполным расправлением надкрылий при выходе имаго из куколки. Брахэлитрия описана для 5,02 % имаго (рисунок 23). Наблюдаемые факты вполне согласуются с предполагаемыми о независимости проявлений изучаемых аномалий на разных сторонах тела, а также о корреляции между проявлениями и характером питания.

Причину морфологических аномалий следует искать в физиологии насекомых. Известно, что структуру покровов определяют эпидермальные клетки. Они выделяют ферменты, разрушающие старую кутикулу, всасывают продукты, возникающие в ходе ее разрушения, и синтезируют химические вещества новой кутикулы. Важно отметить, что изменения гиподермы насекомых при метаморфозе носят характер передифференцировки ткани, и во время этого процесса гиподерма более чувствительна к внешним воздействиям (Barbosa et al., 2014; Kaya, Vega, 2022).

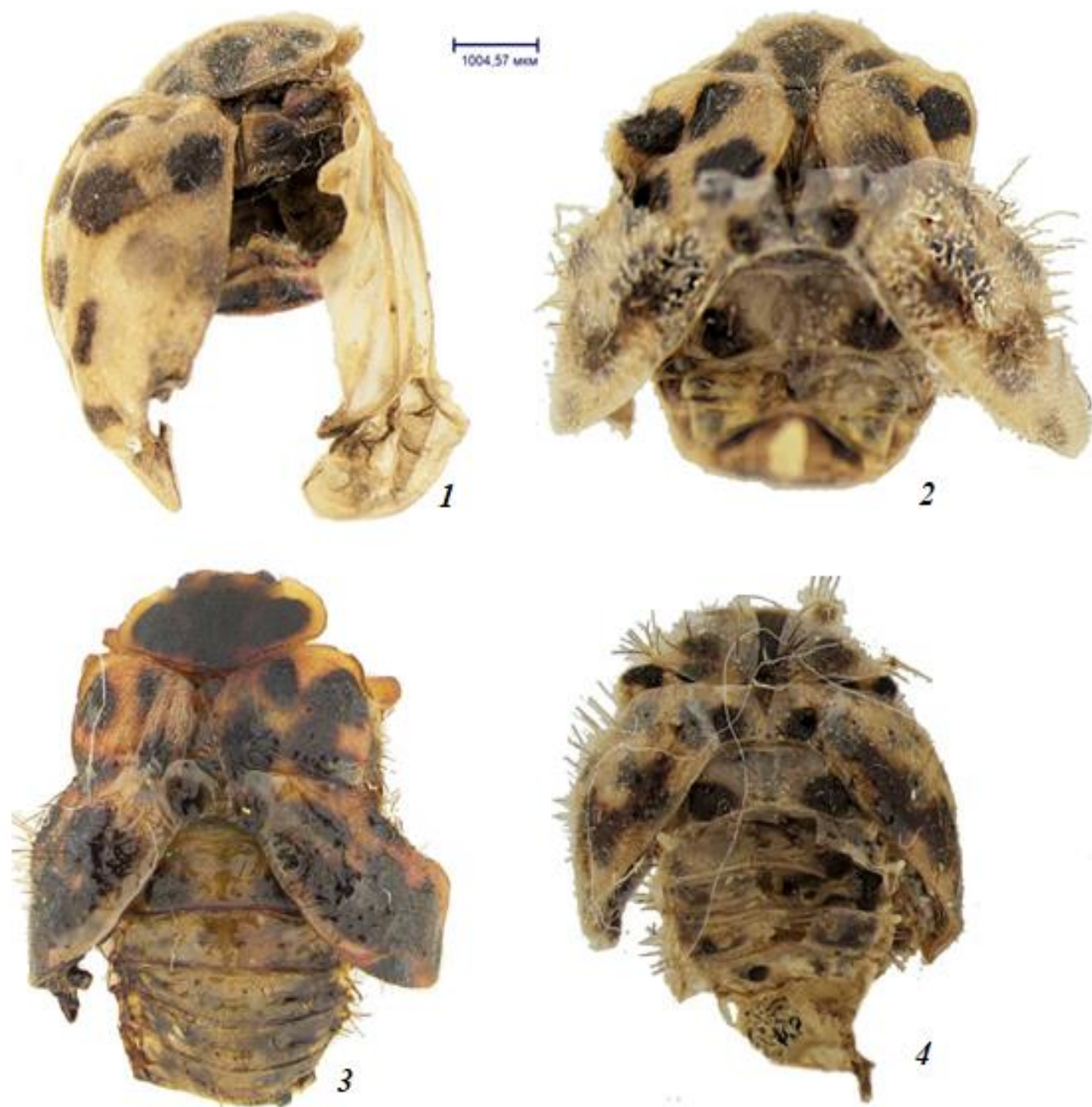


Рисунок 22 – Кукловидность имаго. 1 – I степень; 2 – II степень; 3 – III степень; 4 – IV степень



Рисунок 23 – Брахэлитрия с шагреневоcтью при недоразвитии сегментов брюшка у *Henosepilachna vigintioctomaculata*.

Под воздействием экзогенных и эндогенных факторов этот процесс нарушается. Так, причиной возникновения аномалий антенн являются наследственные травмы имагинальных дисков, полученных в последнем личиночном возрасте (Boucias, Pendland, 1998). Измятость надкрылий носит невосстановимый характер и обычно сопровождается деформацией других частей тела. Прободения и краевые выемки возникают вследствие отторжения вещества надкрылья до окончания его формирования (Vega, 2008). Возникновение отклонений ног вызвано деформацией зачатков бедра и голени на стадии куколки под воздействием экзогенных факторов. Атрофия зубцов может возникать в результате сильного пересыхания того участка тела, каким куколка прикрепляется к листу, в результате чего нарушается процесс высвобождения жука из экзувия. Увеличение влажности при уже сформированной куколке приводит либо к ее гибели, либо к возникновению на пораженных участках различного рода гематом (Tarasco, De Luca, 2021.). Нарушения любого из процессов склеротизации покровов провоцируют образования трематэлитрий, брахэлитрий и гипопигментации. Согласно взглядам Э. Штейнхауза (Штейнхауз, 1952), приводимая здесь категория нарушений

нормальной морфологии экзоскелета относится к неинфекционным заболеваниям организма насекомого, а именно к повреждениям – любому вреду или нарушению, вызванному другими факторами. Согласно теории критических периодов аномалии развития возникают в основном в период органогенеза, когда зачатки различных органов наиболее активно развиваются или когда они возникают из группы малоспециализированных клеток, то есть когда устанавливаются их форма и соотношения частей (Балахонов, 1990) По нашему мнению, таковыми могут стать особенности взаимодействия фитофага и растения, выраженные в форме антибиоза и антиксеноза (Glare et al., 2016), поскольку тип аномалии определяется сочетанием типа тератогенного фактора и стадии развития, во время которой он оказал действие на организм.

2.4 ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ МЕТОДОМ АНАЛИЗА ГЕМОЛИМФЫ

Гемоциты насекомых представляют собой комплекс разных типов клеток, отличающихся морфологически и функционально. Гемоциты распознают чужеродные объекты, способны к фагоцитозу, инкапсуляции, коагуляции, обладают цитотоксическими свойствами (Анисимова, 2011; Беклемишев, 1964). Особенности разных типов гемоцитов могут несколько отличаться между видами. В результате гемоциты насекомых остаются не до конца охарактеризованными из-за нехватки проведенных исследований по различным видам (Галактионов, 1995). Кроме того, физиологические показатели могут использоваться в целях биоиндикации. Рекомендуется использовать исследования форменных элементов гемолимфы для описания состояния популяции насекомых. Для этого необходимо изучение морфологии и состава, поскольку они у разных видов претерпевают изменения в зависимости от стадии онтогенеза и абиотических факторов (Соколова и др., 2000). Так как роль *H. vigintioctomaculata* в различных экосистемах и агроценозах довольно неоднозначна и требует дальнейшего изучения, а гемоцитарный состав гемо-

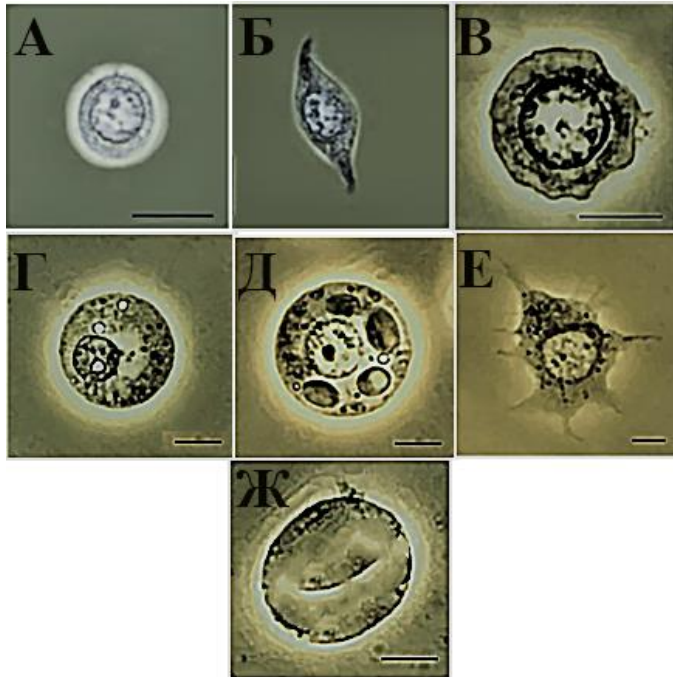
лимфы картофельной коровки не изучен, подобное исследование представляет теоретический и практический интерес.

При вскрытии *H.vigintioctomaculata* нами отмечено, что гемолимфа имаго желтая, с характерным резким запахом. В гемолимфе образцов всех возрастов были обнаружены восемь типов гемоцитов: плазмоциты, гранулоциты, сферулоциты, прогемоциты, эноцитоиды, фагоциты, адипогемоциты и цистоциты. В гемолимфе взрослых особей наиболее многочисленными являются прогемоциты. Прогемоциты (Pr) характеризуются наименьшими размерами. Клетки имеют правильную округлую форму, псевдоподий не образуют. Ядро крупное, цитоплазма занимает пристеночное положение. Прогемоциты, как правило, компактные, с относительно гладкими контурами. Ядерно-цитоплазматическое отношение максимально среди всех типов клеток. Клетки медленно закрепляются на субстрате, практически не распластываются и не меняют свою форму (рисунок 24А.).

Плазмоциты (Pl) – полиморфные крупные клетки, центрально расположенное ядро окружено мелкозернистой цитоплазмой. Данный тип форменных элементов демонстрирует тенденцию формировать агрегаты, число клеток в которых может достигать до 12-16. Подобное явление позволяет предположить участие этих гемоцитов в регенеративных и иммунных реакциях. Способность плазмоцитов к быстрому распластыванию на субстрате и адгезии к другим клеткам подтверждает их основную роль в процессах инкапсуляции инородных объектов. При инкубации с дрожжевыми клетками адгезируют их на своей поверхности и некоторое время могут двигаться с ними с последующим поглощением (рисунок 24Б).

Гранулоциты (Gr) – круглые или овальные клетки, цитоплазма заполнена мелкими гранулами. Ядро крупное, занимает как центральное, так и периферическое положение. При инкубации с дрожжами образуют множество ложноножек, активно передвигаются, распластывание на субстрате идет медленно (рисунок 24В). Сферулоциты (Sph) – крупные полиморфные клетки. Цитоплазма заполнена множеством везикул, которые иногда маскируют

небольшое овальное или бобовидное ядро, расположенное эксцентрично. Данный тип форменных элементов гемолимфы не способен к образованию псевдоподий (рисунок 24Д).



А – Прогемоцит
 Б – Плазмоцит
 В – Гранулоцит
 Г – Эноцитоид
 Д – Сферулоцит
 Е – Цистоцит
 Ж - Адипогемоцит

Рисунок 24 – Определительная таблица гемоцитов гемолимфы картофельной коровки: А (AxioLab 5, x1000, фазовый контраст)

При добавлении к нативным сферулоцитам культуры дрожжевых клеток происходит быстрый выход везикул из цитоплазмы и окружение ими инородных объектов. Эноцитоиды (Oe) – овальные или округлые крупные клетки. Ядро небольшое (около $3,5 \mu\text{m}$), расположено эксцентрично. Цитоплазма гомогенная, содержит различные комплексы канальцев, гранул или кристаллов. Клетки неподвижные. Одна из особенностей эноцитоидов – их неустойчивость; они особенно хрупки *in vitro* и быстро разрушаются, выпуская материал в окружающую среду (рисунок 24Г).

Во всех выборках имаго наибольшие размеры имели сферулоциты и эноцитоиды, большой и малый диаметры которых составляют $17,15 \pm 6,51$ и $14,64 \pm 4,02$; $16,08 \pm 2,93$ и $13,04 \pm 2,04$ мкм соответственно. Размеры адипогемоцитов и цистоцитов были несколько меньше: $15,57 \pm 3,88$ и $10,04 \pm 3,02$; $14,04 \pm 4,48$ и $11,04 \pm 4,01$ мкм соответственно. Размеры плазматоцитов и гранулоцитов не различались: $14,9 \pm 2,50$ и $9,70 \pm 1,91$; $14,12 \pm 2,30$ и $10,01 \pm 1,91$ мкм. Наименьшие размеры имели прогемоциты $10,09 \pm 2,11$ и $9,42 \pm 1,85$ мкм.

В гемолимфе личинок наиболее многочисленными являются прогемоциты с базофильным ядром (32,07%), прогемоциты с эозинофильным ядром (38,12%) и плазматоциты (19,4%). В процессе развития личинок на II и III возрастах формируются фагоциты веретеновидные, что может быть связано с легким заражением энтомопатогенными грибами. Адипогемоциты, эноцитойды и цистоциты у личинок всех возрастов обнаружены не были. Размерные характеристики гемоцитов личинок представлены в таблице 2.

Для куколки характерны все типы гемоцитов. При этом наибольшее количество отмечено для прогемоцитов (64,3%), размеры, которых совпадали с таковыми для имаго ($1,09 \pm 2,11$ и $9,45 \pm 1,85$ мкм). Так же совпадали размеры адипогемоцитов и цистоцитов ($15,57 \pm 3,88$ и $10,04 \pm 3,02$; $14,04 \pm 4,48$ и $11,04 \pm 4,01$ мкм), в то время, как размеры остальных форменных элементов гемолимфы были достоверно меньше, чем у имаго: сферулоциты – $15,14 \pm 0,42$ и $13,42 \pm 0,56$ мкм; эноцитойды – $15,08 \pm 0,88$ и $12,57 \pm 2,04$ мкм; плазматоциты – $10,09 \pm 2,50$ и $6,07 \pm 1,91$ мкм; гранулоциты – $11,02 \pm 2,30$ и $8,01 \pm 1,91$ мкм (Ermak, Matsishina et al., 2022).

Таблица 2 – Размерные характеристики гемоцитов личинок *H. vigintioctomaculata*, d_b – продольный диаметр, d_m – поперечный диаметр

Наименование	Возраст							
	I		II		III		IV	
	db, мкм	dm, мкм	db, мкм	dm, мкм	db, мкм	dm, мкм	db, мкм	dm, мкм
Прогемоциты с базофильным ядром	4,4	4,2	4,98	4,26	4,37	4,56	5,46	5,14
Прогемоциты с эозинофильным ядром	10,35	9,64	12,19	11,21	12,42	10,14	15,54	11,42
Плазматоциты	6,04	3,42	6,42	3,96	2,14	4,56	8,12	5,4
Гранулоциты	3,42	2,14	4,42	3,15	5,12	4,42	7,42	5,12
Сферулоциты	17,61	16,68	17,13	16,57	16,17	16,24	18,39	14,42
+/- SE	2,53	2,50	2,24	2,15	2,43	1,95	2,75	2,11

Сравнение состава гемолимфы личинок I-IV возраста и имаго показало, что четыре типа гемоцитов: прогемоциты, плазматоциты, гранулоциты, сферулоциты присутствуют на всех стадиях онтогенеза. Преобладающим типом гемоцитов были прогемоциты. По данным Brehelin, Zachary, это обусловлено

тем, что они являются неспециализированными форменными элементами гемолимфы, из которых формируются другие типы гемоцитов, в частности, плазмоциты и гранулоциты (Brehelin, Zachary, 1986). На стадии имаго были обнаружены адипогемоциты, энцитойды и цистоциты, которые не наблюдались на стадии личинки (рисунок 25).

Можно предположить, что это может быть связано с выполняемыми ими функциями: адипогемоциты – синтетические и секреторные (Beckage, 2008), энцитойды – участвуют в процессе меланизации, часто связываемым с процессами инкапсуляции и заживления ран (Huang et al., 2010), цистоциты участвуют в процессе коагуляции (Kevin, 2009).

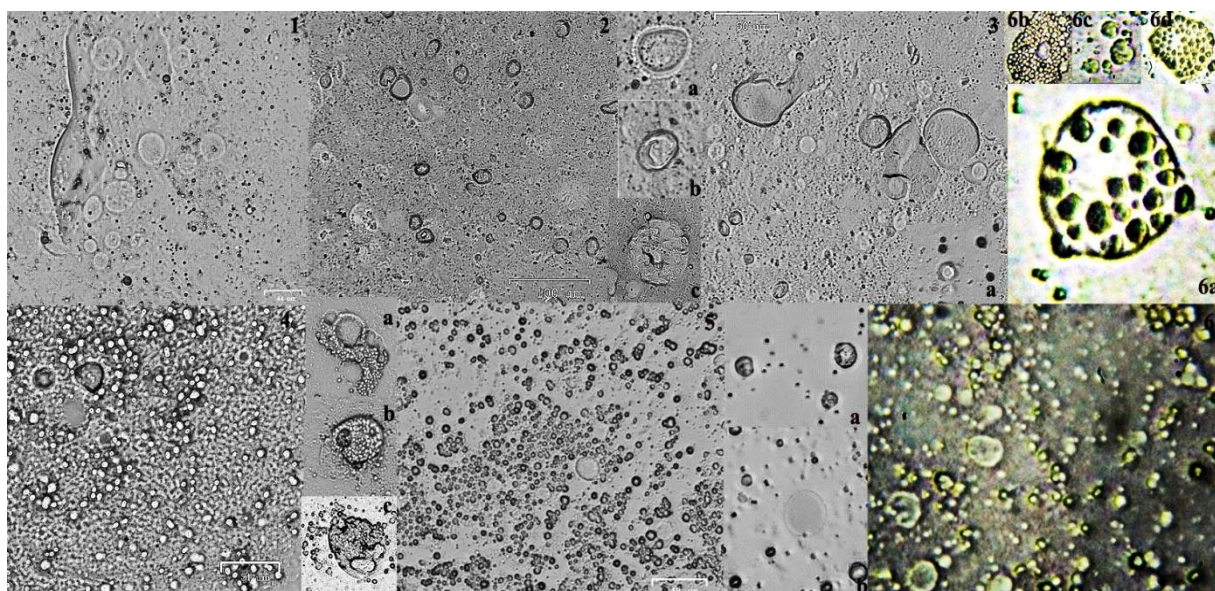


Рисунок 25 – Микроскопическое изображение мазка гемолимфы на разных стадиях жизненного цикла: 1-личинка I возраст; 2-личинка II возраст: 2a-сферулоцит, 2b-прогемоцит, 2c-плазмоцит; 3-личинка III возраст 3a-прогемоцит; 4-личинка IV возраст: 4a-фагоцитоз, 4b-гранулоцит, 4c-фагоцитоз; 5-куколка: 5a-прогемоцит, 5b-цистоцит; 6-имаго: 6a- гранулоцит, 6b-сферулоциты, 6c-прогемоцит, 6d-гранулоцит.

Сравнивая размерные характеристики гемоцитов на всех личиночных стадиях, стадии куколки и имаго можно сделать вывод, что гемоциты не статичны, изменяются с возрастом (рисунок 26). Так, плазмоциты на стадии личинки I возраста имеют диаметр $6,04 \pm 0,80$; личинки II возраста $6,42 \pm 0,80$; личинки III возраста $7,14 \pm 0,61$; личинки IV возраста $8,12 \pm 0,70$; стадия куколки $10,09 \pm 2,50$; имаго $14,09 \pm 2,50$. Гранулоциты, соответственно, имеют сле-

дующие размерные характеристики: $3,42 \pm 0,36$; $4,42 \pm 0,36$; $5,12 \pm 0,30$; $7,42 \pm 4,11$; $11,02 \pm 2,30$; $14,04 \pm 4,48$. Прогемоциты на стадии личинки также увеличиваются ($10,35 \pm 0,25$; $12,19 \pm 0,24$; $12,42 \pm 0,18$; $12,4 \pm 0,25$). На стадии куколки все процессы роста прекращаются, прогемоциты уменьшаются в размере и по размерным характеристикам соответствуют прогемоцитам свойственным для стадии имаго ($10,09 \pm 2,11$).

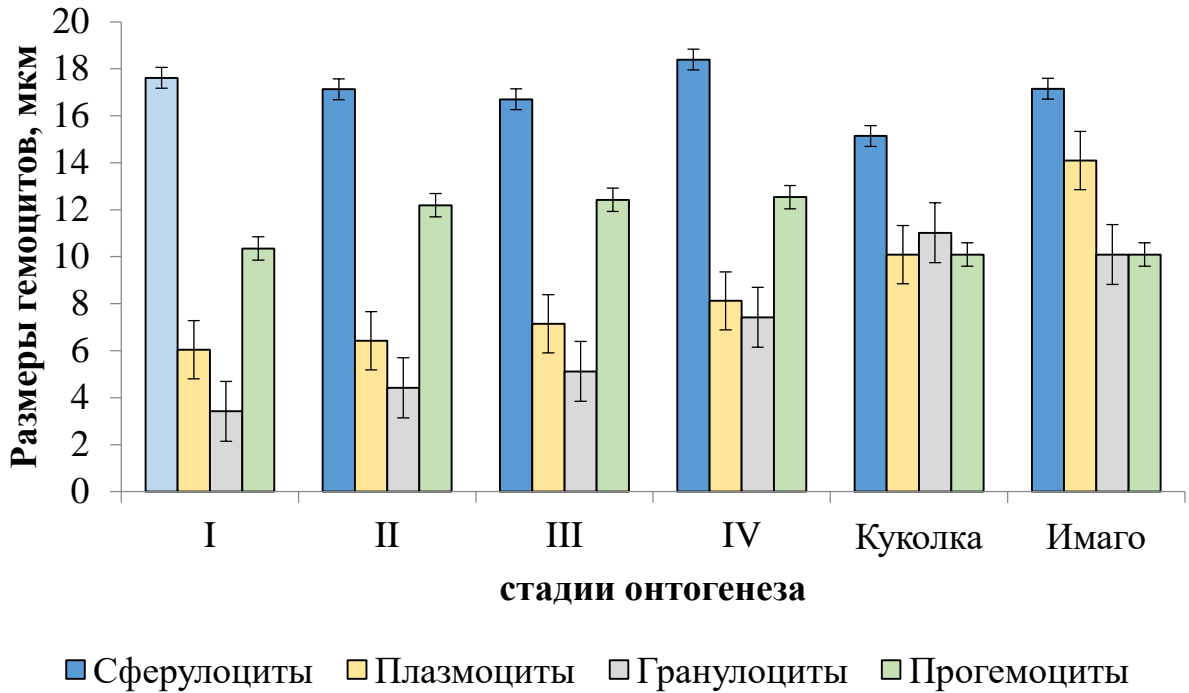


Рисунок 26 – Изменение размеров гемоцитов в онтогенезе

Сферулоциты имеют зигзагообразную динамику роста ($17,61 \pm 0,40$; $17,13 \pm 0,39$; $16,7 \pm 0,29$; $18,39 \pm 0,45$; $15,14 \pm 0,42$; $17,15 \pm 6,51$) (Ermak, Matsishina, et al., 2022). Анализ с применением электронного микроскопа показал, что гемолимфа двадцативосьмиточечной коровки богата белками (рисунок 27).

Следует заметить, что в результате изучения гемоцитов при помощи электронной микроскопии, мы сомневаемся в необходимости выделения вермицитов и подоцитов в отдельный от плазматоцитов класс, поскольку ультраструктурные характеристики у них идентичны.

Клетки плазматоцитов имеют вытянутое или овальное ядро и цитоплазму с хорошо развитыми клеточными органеллами. По нашим данным, ядра плазматоцитов крупные, длиной до $7,03 \pm 0,22$ мкм, шириной до $3,58 \pm 0,33$ мкм,

с хорошо визуализируемым нуклеолом. В цитоплазме чётко различимы клеточные органеллы, округло-вытянутые митохондрии и электронно-полупрозрачные везикулы разного размера. На поверхности имеются небольшие филоподии.

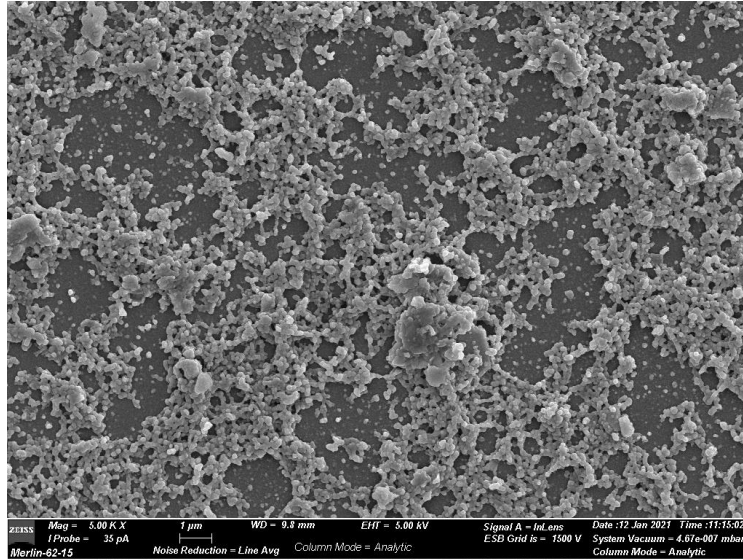


Рисунок 27 – Белки плазмы гемолимфы картофельной коровки

Прогемоциты – маленькие, сферической или овальной формы. Ядро большое, занимает почти весь объем клетки, длиной до $3,68 \pm 0,24$ мкм, шириной до $2,51 \pm 0,38$ мкм. Хроматин распределён равномерно. Цитоплазма имеет включения, представленные органеллами и везикулами (рисунок 28). Гранулоциты кругло-овальные, занимают промежуточное размерное положение между плазмоцитами и прогемоцитами. Ядро неправильной формы, длиной до $4,28 \pm 0,19$ мкм, шириной до $2,41 \pm 0,15$ мкм с выраженной центральной нуклеолой. В цитоплазме визуализируются видны круглые митохондрии и везикулы разного размера и плотности. Характерная особенность данного типа гемоцитов – большое количество электронно-плотных гранул диаметром $0,8-1,12$ мкм и образование псевдоподий на поверхности клетки.

Сферулоциты сферической или овальной формы с шаровидными выступами на поверхности. Выступы образуются из крупных крупных электронно-прозрачных вакуолей диаметром $1,75-2,18$ мкм. Эноцитойды типично дискообразной формы, клеточная поверхность не имеет выступов. Ядро длиной до $3,53 \pm 0,06$ мкм, шириной до $3,13 \pm 0,09$ мкм. В цитоплазме визуализи-

руется небольшое количество мелких электронно-плотных гранул. Устранение вариаций в картине гемолимфы путем сравнения результатов световой и электронной микроскопии позволило установить существование прогемоцита, плазматоцита, гранулоцита, эноцитоида, сферулоцита, адипогемоцита и цистоцита в качестве основных типов гемоцитов у картофельной коровки.

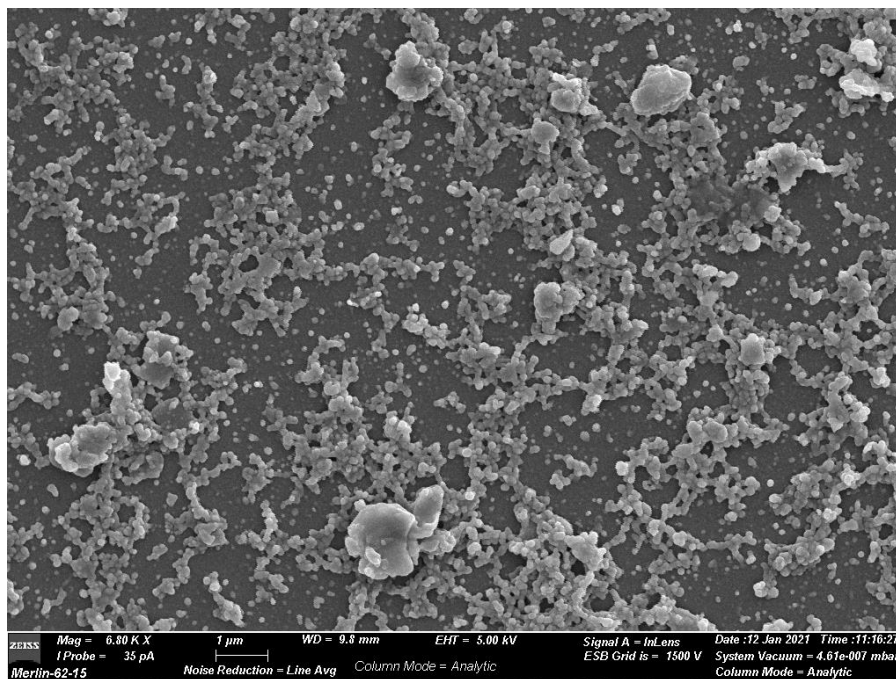


Рисунок 28 – Прогемоциты и плазматоциты гемолимфы картофельной коровки

Другие наблюдаемые включения следует рассматривать как артефакты подготовки. Также наблюдались промежуточные клеточные формы, и это объясняет трудности, с которыми иногда сталкиваются при попытках различить типы клеток. Тем не менее, световая и электронно-микроскопическая морфология гемоцитов картофельной коровки соответствует морфологии других членистоногих, в частности Coleoptera.

Большинство исследований гемолимфы было проведено на представителях семейств *Lepidoptera*, *Diptera*, *Orthoptera*, *Hymenoptera* и *Hemiptera* (Arnold, 1974; Brehelin, 1982; Tzou, Gregorio, Lemaitre, 2002; Costa et al., 2005; Kevin, 2009). Также проводились несколько исследований на представителях семейства *Coccinellidae*: *Anisolemnia dilatata* (Majumder, Ghosh, Agarwala 2017), *Harmonia axyridis* (Firlej et al., 2012) и *Coccinella septempunctata* (Suhail et al., 2007). В нашем исследовании преобладающим типом гемо-

цитов были прогемоциты (более 60 %), в то время как у других изученных видов семейства *Coccinellidae*, ведущих хищнический образ жизни, преобладали плазмоциты. Мы предполагаем, что в зависимости от типа питания могут преобладать либо прогемоциты, либо плазмоциты. Этот вопрос требует дальнейшего изучения. Сравнивая полученные данные для разных видов *Coccinellidae* можно сделать вывод, что размерные характеристики гемоцитов существенно не отличаются друг от друга и являются видовой нормой. По нашему мнению, это соответствует условно здоровой выборке особей и может служить стандартом для дальнейших исследований.

При воздействии на гемоциты картофельной коровки растворов различной солености установлены изменения показателей объема клеток (рисунки 29, 30, 31).

В условиях гипосмотической нагрузки происходит увеличение объема всех типов клеток. Прогемоциты имеют высокие значения мембранного резерва. Объем клетки в гипотонической среде составляет до 21, 2 мкм. В гипертонических условиях объем прогемоцитов значительно снижается (до 20%). К фагоцитозу не способны (рисунок 29,30,31).

Плазмоциты слабо устойчивы к гипосмотической нагрузке, что проявляется в резком увеличении объема клетки посредством сильного набухания и сопровождается разрывом мембраны. Величина мембранного резерва – 50%. При инкубации в гипо- и гипертоническом растворах не проявляют способность поглощать инородные объекты (рисунок 29,30,31).

Гранулоциты при понижении осмолярности среды увеличиваются в размере на 10%, что приводит к рыхлому распределению гранул. В гипертонической среде они уменьшаются на 22% и сохраняют способность к фагоцитозу. Способны к фагоцитозу. При инкубации в гипо- и гипертоническом растворах не проявляют способность поглощать инородные объекты. Фагоцитарный индекс составляет 8 для гипо-; 10 для гипер -; 41 для изотонического раствора (рисунок 29,30,31).

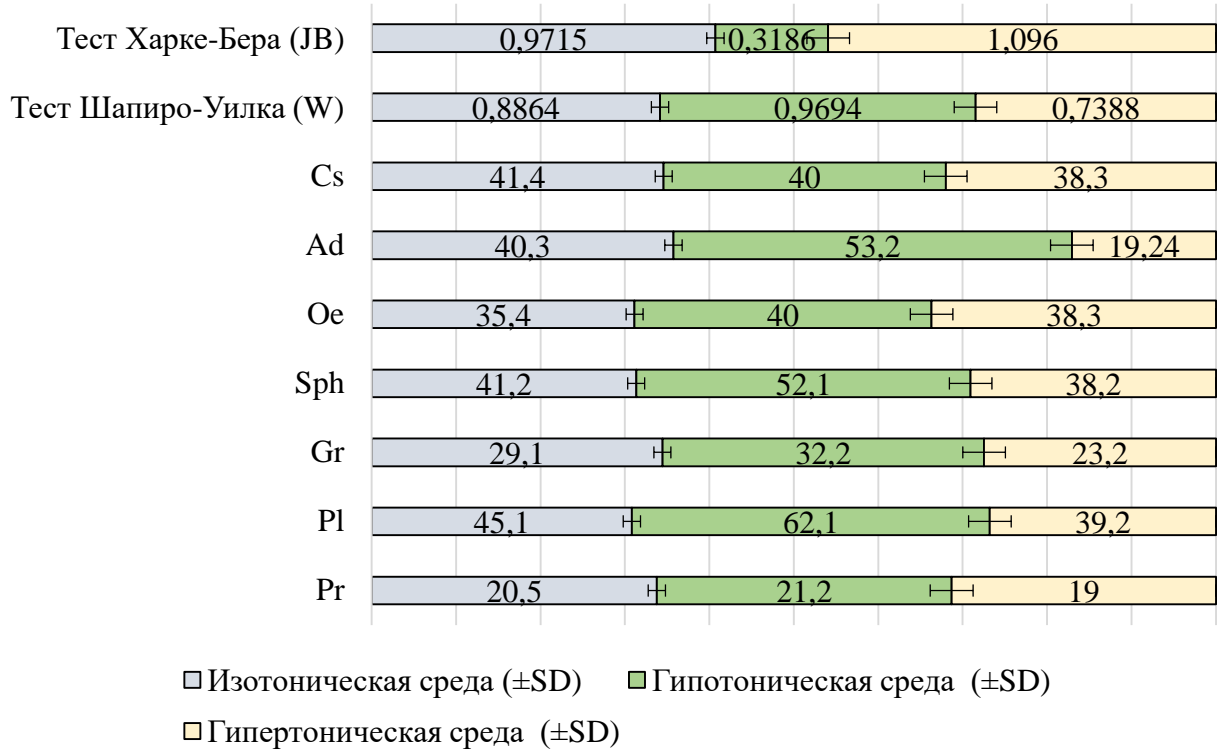
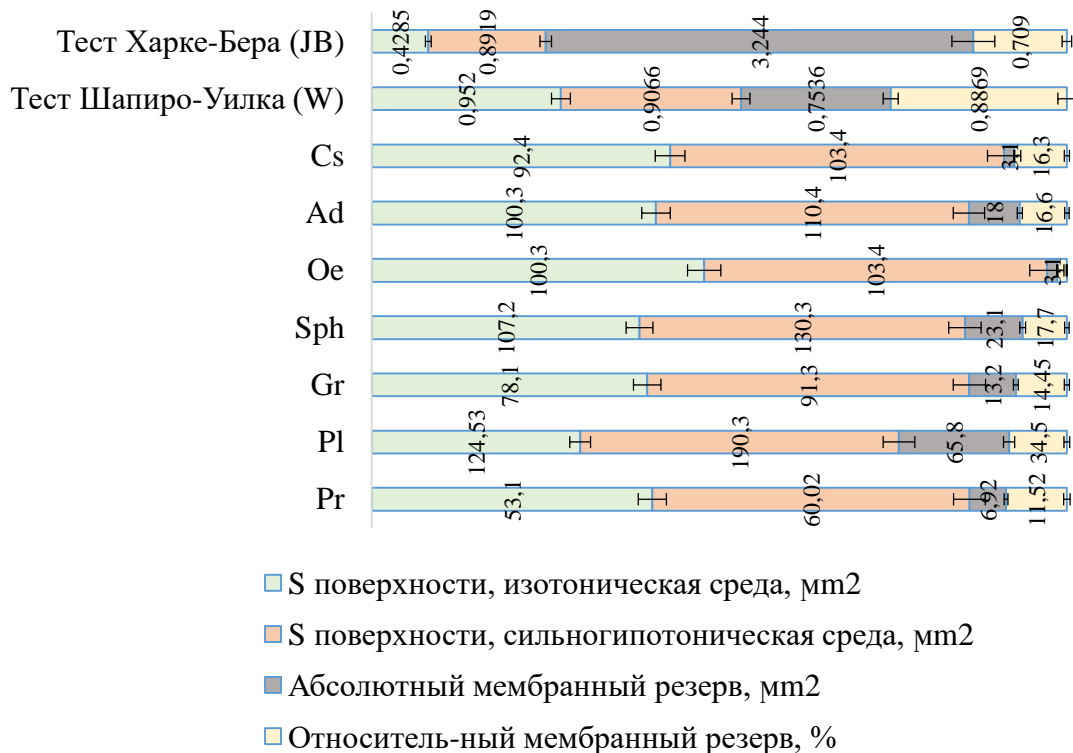
Рисунок 29 – Объем гемцитов в условиях осмотической нагрузки, м^3 

Рисунок 30 – Площадь поверхности и мембранный резерв гемцитов

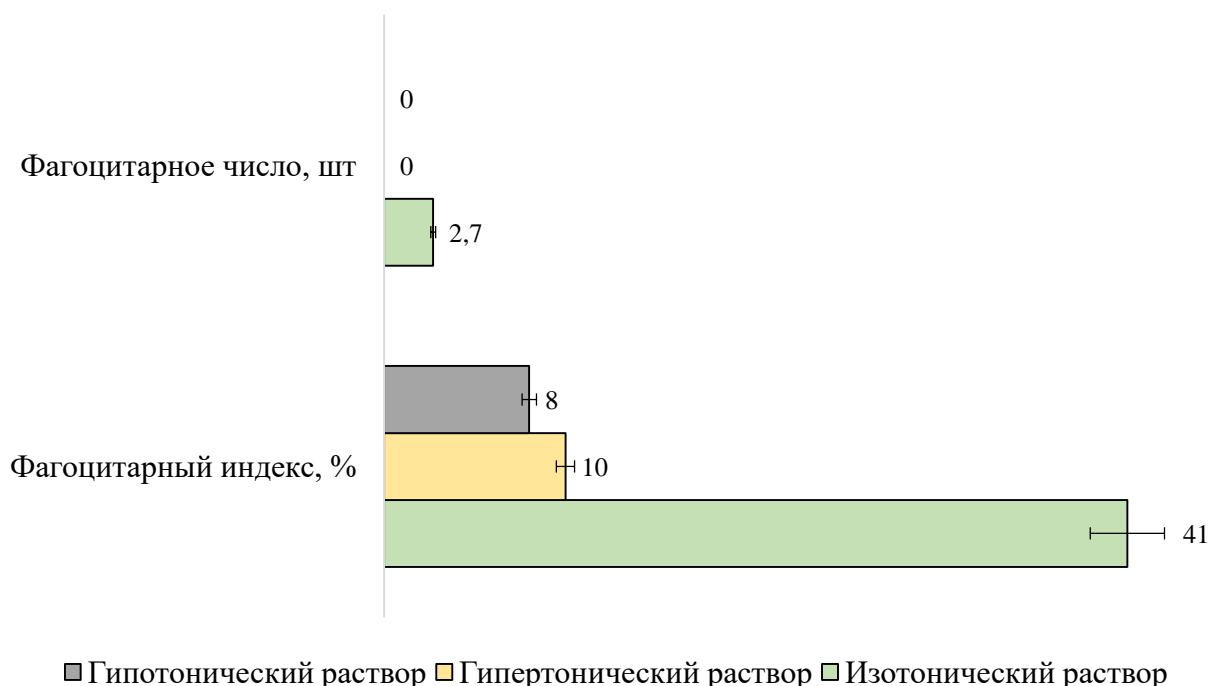


Рисунок 31 – Показатели фагоцитарной активности гемолимфы картофельной коровки.

Сферулоциты слабо устойчивы к гипоосмотической нагрузке, сильное набухание внутриклеточного содержимого приводит к быстрому увеличению объема и разрыву мембраны. Объем сферулоцитов возрастает на 33%. Способностью к фагоцитозу не обладают (рисунок 29,30,31).

Эноцитоиды увеличивают объем в условиях гипоосмотической нагрузки на 4,5%, изменения объема эноцитоидов при инкубации в гипертонической среде находятся вне пределов значимости, что подтверждается распределением Гаусса. Для них зафиксирована наименьшая величина мембранного резерва, которая составляет 3%. Способностью к фагоцитозу не обладают (рисунок 29,30,31).

Адипогемоциты увеличивают размер в условиях гипоосмотической нагрузки на 24%, в условиях гиперосмотической нагрузки уменьшаются на 42%. Мембранный резерв составляет 16,6%. Данные показатели свидетельствуют о низкой устойчивости адипогемоцитов к ионному стрессу. К фагоцитозу неспособны (рисунок 29,30,31).

Цистоциты устойчивы к изменению осмолярности, мембранный резерв составляет 16,3 процента. К фагоцитозу не способны (рисунок 29, 30, 31).

Изучение изменений морфофизиологических показателей и реактивности клеток в условиях осмотической нагрузки позволяет оценить участие отдельных гемоцитарных типов в адаптации организма в целом (Pandey, Tiwari, Kumar, 2008; Житенева и др., 2001; Pathak, 1993). Гемоциты являются необходимым компонентом иммунной системы насекомых, выполняют множество функций: коагуляция, фагоцитоз и инкапсуляция, синтез и транспорт нутриентов и гормонов для заживления ран посредством формирования соединительной ткани (Russo et al., 1996; Silva et al., 2002; Pandey, 2004; Schmidt, 1992; Berger, Slavíčková, 2008; Lawrence, 2008; Scapigliati, Fausto, Mazzini, 1993). Качественные и количественные колебания в популяции гемоцитов также могут возникать под влиянием эндокринной системы, микробных и паразитарных инфекций (Song et al., 2003; Theopold et al., 2004). Физиологическое состояние организма может быть охарактеризовано общим количеством гемоцитов в единице объема и соотношением их типов (Tiwari et al., 2002); у Hemiptera 3-8 типов (Ushiki et al., 1996; Wang et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ДЛЯ ГЛАВЫ 3

Исследуемая популяция картофельной коровки представлена 8 морфотипами с разной частотой встречаемости. Преобладают особи с морфотипом А2 (47,81%). Часто встречаемые вариации – А1 и А6 (31,19% и 29,65% соответственно). По данным кластерного анализа, выявлены три размерные группы пятен элитр. Наименьшими размерами характеризуется первый кластер, в который входят пятна №№9, 3 и перетяжка, наибольшими – второй кластер, включающий пятна №№ 4–8, 12.

В результате исследования естественной популяции картофельной коровки, описаны две группы морфологических аномалий (2,73% от численности) - механические повреждения (1,85%) и тератозы (0,88%). Для тератозов

наиболее распространены трематэлитрия (11,15%), кукловидная деформация надкрылий (6,0%), гематомы надкрылий (19%), зияющая щель надкрылий второй степени (18,3%), редукция правой задней ноги с сохранением основания бедра (8,9% особей), схистомелия (4,42%), кукловидность (2,25%). Полученное распределение аномалий можно считать популяционной нормой для природных популяций картофельной коровки в условиях существующего антропогенного воздействия, осуществляемого посредством организации агроэкосистем.

Впервые проведено изучение морфофизиологических характеристик в естественной популяции картофельной коровки. При исследовании гемоци-тарной формулы в гемолимфе образцов всех возрастов были обнаружены восемь типов гемоцитов. Впервые описаны размерные характеристики выявленных форменных элементов. Состав и структура гемолимфы отличалась на всех стадия онтогенеза. В гемолимфе имаго наиболее многочисленными являются прогемоциты. Наибольшими размерами характеризовались сферулоциты и эноцитоиды (d_6 и d_m – $17,15 \pm 6,51$ и $14,64 \pm 4,02$; $16,08 \pm 2,93$ и $13,04 \pm 2,04$ мкм соответственно). Размеры адипогемоцитов и цистоцитов: $15,57 \pm 3,88$ и $10,04 \pm 3,02$; $14,04 \pm 4,48$ и $11,04 \pm 4,01$ мкм соответственно; плазматочитов и гранулоцитов: $14,9 \pm 2,50$ и $9,70 \pm 1,91$; $14,12 \pm 2,30$ и $10,01 \pm 1,91$ мкм; прогемоцитов $10,09 \pm 2,11$ и $9,42 \pm 1,85$ мкм. В гемолимфе личинок наиболее многочисленными являются прогемоциты с базофильным ядром (d_6 и d_m – $4,40 \pm 0,05$ и $4,98 \pm 0,05$ мкм), прогемоциты с эозинофильным ядром ($10,35 \pm 0,25$ и $9,64 \pm 0,20$) и плазматочиты ($6,04 \pm 0,80$ и $3,42 \pm 0,82$). В процессе развития личинок на II и III возрастах формируются фагоциты веретенovidные. Адипогемоциты, эноцитоиды и цистоциты у личинок всех возрастов обнаружены не были. Для куколки характерны все типы гемоцитов. Наибольшее количество отмечено для прогемоцитов, размеры, которых совпадали с таковыми для имаго ($1,09 \pm 2,11$ и $9,45 \pm 1,85$ мкм). Так же совпадали размеры адипогемоцитов и цистоцитов ($15,57 \pm 3,88$ и $10,04 \pm 3,02$; $14,04 \pm 4,48$ и $11,04 \pm 4,01$ мкм). Размеры остальных форменных элементов гемолимфы были

достоверно меньше, чем у имаго: сферулоциты – $15,14 \pm 0,42$ и $13,42 \pm 0,56$ мкм; эноцитойды – $15,08 \pm 0,88$ и $12,57 \pm 2,04$ мкм; плазматоциты – $10,09 \pm 2,50$ и $6,07 \pm 1,91$ мкм; гранулоциты – $11,02 \pm 2,30$ и $8,01 \pm 1,91$ мкм; фагоциты веретенообразные – $12,40 \pm 0,22$ и $4,30 \pm 0,05$ мкм.

Впервые для картофельной коровки установлено влияние осмотической нагрузки на изменения объема форменных элементов гемолимфы. Световая и электронно-микроскопическая морфология гемоцитов картофельной коровки соответствует морфологии других членистоногих, в частности Coleoptera. Сравнивая полученные данные для разных видов Coccinellidae можно сделать вывод, что размерные характеристики гемоцитов существенно не отличаются друг от друга и являются видовой нормой. Это соответствует условно здоровой выборке особей и может служить стандартом для дальнейших исследований. Использование гемограмм гемолимфы для оценки физиологического состояния насекомых дает возможность оценить адаптационную способность организма.

Полученные данные могут быть использованы как физиологическая норма при диагностике патологического состояния *Henosepilachna vigintioctomaculata*, а также в качестве биоиндикатора изменения ситуации в популяции.

ГЛАВА 3 БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

3.1 ДИНАМИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *HENOSEPILOACHNA VIGINTIOCTOMACULATA* MOTSCHULSKY

Среди фитофагов рода *Henosepilachna* полевые популяционные исследования были впервые проведены для *H. vigintioctomaculata* (Iwao, 1971) и *H. pustulosa* (Nakamura et al., 1979) в климатических условиях Японии. Малоизученная до сих пор в условиях Дальнего Востока России динамика популяции *H. vigintioctomaculata* необходима для выяснения причин, по которым картофельная коровка стала вредителем интродуцированных культурных растений, а также разработки эффективных мер борьбы с нею и создании устойчивых сортов.

По нашему мнению, у картофельной коровки следует различать постдиапаузные биотопы (места выхода из диапаузы и периода восстановительного питания на дикорастущих растениях) и биотопы первичного заселения (места с культурной растительностью, преимущественно картофелем). По среднемноголетним данным, перезимовавшие имаго появляются на картофельных полях и начали откладывать яйца в конце мая (Ermaк et al., 2022). Имаго первого поколения появились в конце июня – начале июля. Имаго второго поколения появились в конце июля – начале августа, часть которых мигрировала в места зимовки без яйцекладки примерно в конце августа. Время выхода жуков с мест зимовки зависит от климатических особенностей местности и погодных условий года. А.Н. Иванова, исходя из многолетних наблюдений, пришла к выводу, что вылет жуков картофельной коровки с мест зимовки происходит при температуре не ниже 13-15 °С (Иванова, 1954). По данным О.Н. Горелова и Л.Ф. Ламеко (Горелов, Ламеко, 1980) выход жуков из зимовки наблюдается, когда сумма положительных температур в среднем достигнет 340°, а средняя температура воздуха 13-14 °С (10-20 мая). Эти температуры обеспечивают начало развития вида. Обычно время выхода жуков с мест зимовки длится 2-3 недели. Это объясняется тем, что станции

зимовки, расположенные в лесу, прогреваются неодинаково. Первое время жуки держатся на различных деревьях и кустарниках. В наших исследованиях выход перезимовавших жуков отмечался на дубе монгольском (*Quercus mongolica*), чистотеле большом (*Chelidonium majus*), черемухе обыкновенной (*Prunus pádus*). В целом, зимовочные биотопы картофельной коровки представляют собой широколиственные лесные насаждения с кустарниковым подлеском и разнотравьем, сухие и хорошо прогреваемые солнцем (рисунок 1 Приложения) (Ермак et al., 2022).

А.И. Куренцов (Куренцов, 1946) отмечал, что жуки картофельной коровки держатся в большом количестве на цветущем в это время растении селезеночнике волосистом (*Chrysosplechnium pilosum*). Они сидят по несколько экземпляров на одном растении, выедавая цветы, почки. Жуки встречаются на тех экземплярах этого растения, которые растут по краям лесосек, по сторонам лесных дорог, там, где больше солнечного света. Весенние колонии жуков часто встречаются на опушках тех лесов, которые вплотную подходят к огородам и полям (Мацишина и др., 2023). Жуки вначале встречаются на цветущих в это время древесных породах в основном розоцветных (Rosaceae): черемухе азиатской (*Padus asiatica*), яблоне маньчжурской (*Malus manshurica*), боярышнике Максимовича (*Crataegus maximowiczii*), груше уссурийской (*Pyrus ussuriensis*), лесных травах и затем переходит на более характерные и часто встречающиеся сорняки полей: осот полевой (*Sonchus arvensis*), паслен черный (*Solanum nigrum*) (Мацишина и др., 2023).

Жуки проходят дополнительное питание пыльцой на цветках черемухи, яблони, боярышника. С последних растений коровка переходит на картофель, но может питаться листьями огурцов, томатов, баклажана. Перелет жуков с опушек леса на картофельные поля происходит с конца третьей декады мая (Куренцов, 1941; Кузнецов, 1984). В наших исследованиях, переход на картофельные поля проходил в течение всего периода выхода имаго из диапаузы (рисунок 41) (Мацишина и др., 2023). Дополнительного питания пыльцой нами зафиксировано не было. Картофельные поля заселялись при этом

неравномерно, в зависимости от преобладающей погоды. Спустя 3-5 дней после выхода коровки из зимовки, на растениях картофеля отмечались спаривающиеся жуки (рисунок 32-1) и первые повреждения (рисунок 32-2). Типичный первичный агробиотоп заселения картофельной коровкой представлял собой посадки картофеля в фазе 5-7 листьев, окруженные межевой полосой с пыреем (*Elytrigia repens*), одуванчиками (*Taraxacum officinale*) и осотом (*Sonchus arvensis*) (рисунок 32-3). Питание на тладианте сомнительной (*Thladiantha dubia*), на которое указывает в своем труде А. Иванова (1962) нами за годы исследования было зафиксировано лишь однажды, в 2023 г. на личном придомовом участке (рисунок 33) (Matsishina, 2023). Это объясняется тем, что тладианту сомнительную в Приморском крае культивируют преимущественно в декоративных целях, в дикой природе она практически не встречается и в современной классификации её относят к антропофитам (Гуларьянц, 2017). Однако, тладианта сомнительная является удобным модельным растением для уточнения фенологии картофельной коровки (Matsishina, 2023).

Принято считать, что перезимовавшие имаго и имаго первого поколения являются находящимися в репродуктивной стадии (Woodward, 1952; Xu et al., 2014; Reznik et al., 2022). Некоторые из них доживают до периода появления следующего поколения, и не маркированных (см. «Материалы и методы») невозможно отличить от новых. Кроме того, необходимо отметить, что места зимовки для картофельной коровки достоверно не установлены (Мащишина и др., 2023).

По результатам наших исследований, исследований Л.А. Михайловой (Михайлова, 1968) выделяются три фенологические группы коровок: 1) Жуки, массово мигрирующие осенью к определенным участкам леса, где они, вероятно, остаются в подстилке, что доказать не удалось. Однако, по данным Л.А. Михайловой, жуки этой группы образуют значительные скопления в местах зимовки.



1. Спаривание картофельной коровки на картофеле (43,85278°С, 131,96936°В)



2. Первые повреждения картофеля (43,85269°С, 131,96933°В)



3. Типичный первичный биотоп картофельной коровки: первые всходы картофеля, межевая полоса с пыреем, одуванчиками и осотом (43,85280°С, 131,96926°В).

Рисунок 32 – Стации расселения картофельной коровки



Рисунок 33 – Питание имаго картофельной коровки на *Thladiantha dubia*: 1 – имаго; 2- повреждения.

Указанная группа наиболее тесно связана с лесными насаждениями; 2) Менее многочисленная, мигрирующая в лес незначительными партиями группа коровок, которая уходит на зимовку позднее и распределяется в лесной подстилке рассеянно; 3). Не мигрирующая группа, зимующая в местах питания (Мацишина и др., 2023). Это жуки последнего периода отрождения, питающиеся на огородах до заморозков. Поскольку первые две группы представлены в популяции коровки наиболее широко, полагаем уместным считать зимовочными станциями лесные, а места зимовки – в пределах тех растений, на которых жук обнаруживается весной (Мацишина и др., 2023).

В целом, маркирование перезимовавших и имаго нового поколения показало, что биотопическая приуроченность картофельной коровки зависит от агрометеорологических условий. В дождливом и прохладном 2019 г. наибольшее количество имаго отмечено в наиболее сухих, хорошо прогреваемых биотопах №№ 1,3,6 (рисунок 34, 35) (Мацишина и др., 2023). Соотношение полов «самка:самец» у перезимовавших имаго составило 1,14:1 для биотопа №1, 1,44:1 для биотопа №2, 2,06:1 для биотопа №3, 2,13:1 для биотопа №4, 2,07:1 для биотопа №5, 3,75:1 для биотопа №6, идентифицировать удалось всех особей (рисунок 34). У имаго нового поколения это же соотношение составило 1,105:1 для биотопа №1, 2,46:1 для биотопа №2; 1,42:1 для биотопа №3; 2,3:1 для биотопа №4, 1,57:1 для биотопа №5 и 1,5:1 для биотопа №6. Тренд на увеличение численности самок подтверждает мнение, что самки более выносливы и адаптированы к неблагоприятным условиям, нежели самцы (Luca et al., 2019). Тенденция к преобладанию числа самок над числом самцов сохранилась и в 2020 г, однако общая численность перезимовавших имаго в среднем снизилась, что связано с заморозками мест зимовки и частичной гибелью (Мацишина и др., 2023).

Соотношение полов самка:самец у перезимовавших имаго в 2020 г для биотопа №1 составило 1,8:1, для биотопа №2 – 1,88:1, для биотопа №3 – 1,89:1, для биотопа №4 – 2,72:1, для биотопа №5 - 1,66:1, для биотопа №6 – 1,31:1 (рисунок 36) (Мацишина и др., 2023). Сниженная численность перезимовавших имаго не привела к снижению количества имаго нового поколения. Напротив, по сравнению с 2019 г. отмечается достоверная прибавка населения для всех биотов за исключением №6 (рисунок 37). Соотношение самок к самцам у нового поколения в 2020 г составило 2,62:1 для биотопа №1, 3,7:1 – для биотопа №2, 1,55:1 – для биотопа №3, 3,23:1 для биотопа №4, 1,78:1 – для биотопа №5, 2,2:1 – для биотопа №6 (Мацишина и др., 2023).

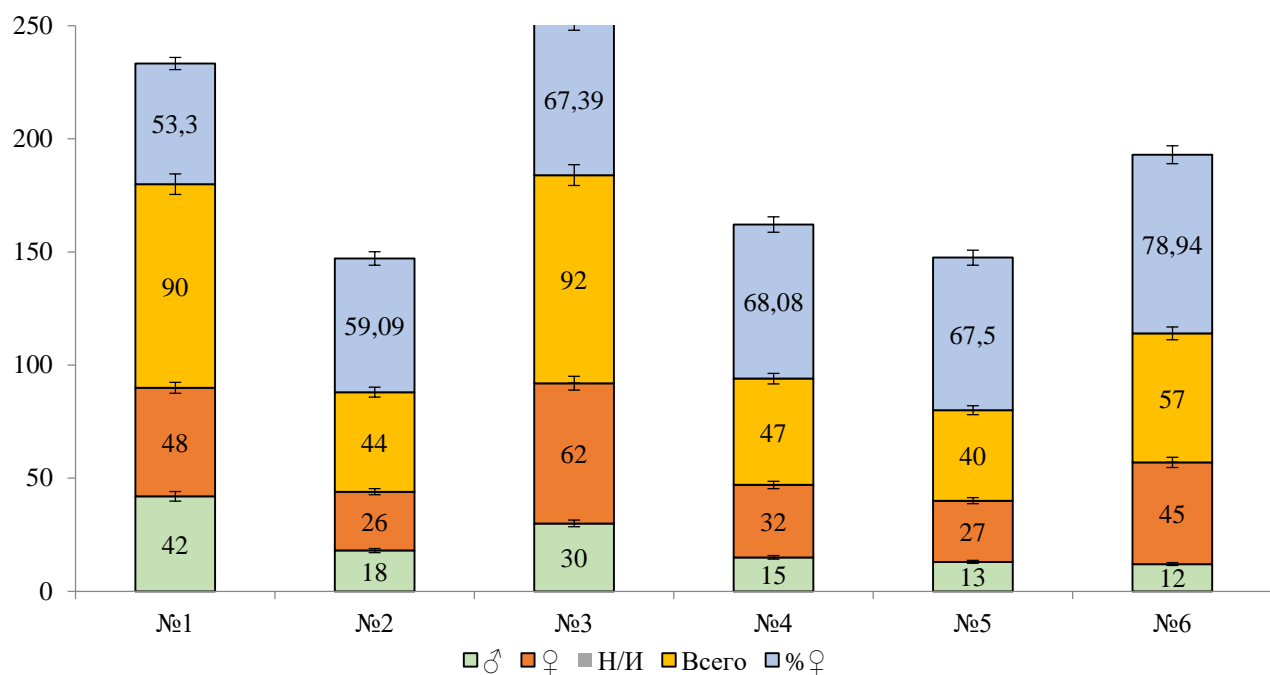


Рисунок 34 – Общее количество помеченных перезимовавших имаго и соотношение полов, 2019 г.; Н/И – не идентифицирован пол.

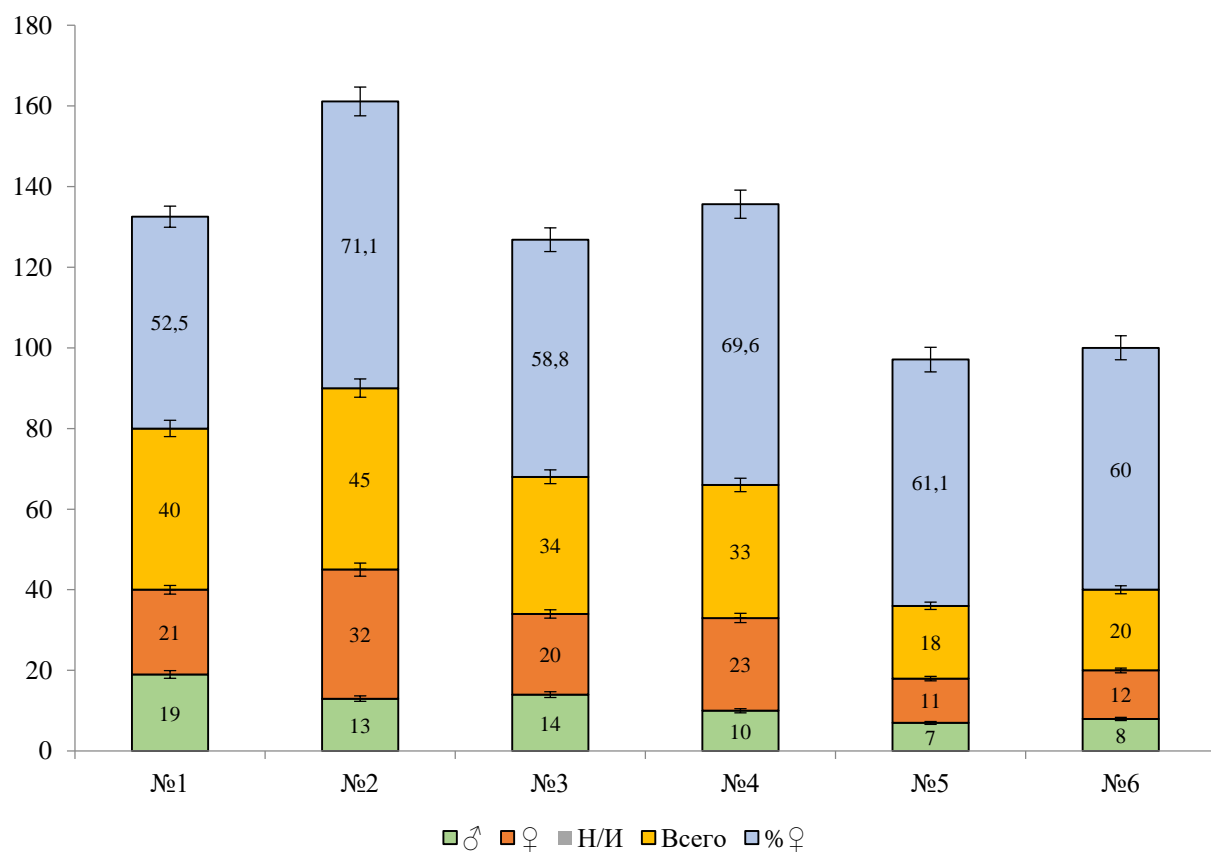


Рисунок 35 – Общее количество помеченных имаго нового поколения и соотношение полов, 2019 г. Примечание: 1-6 – номера биотопов (см. Глава 1); Н/И – не идентифицирован пол

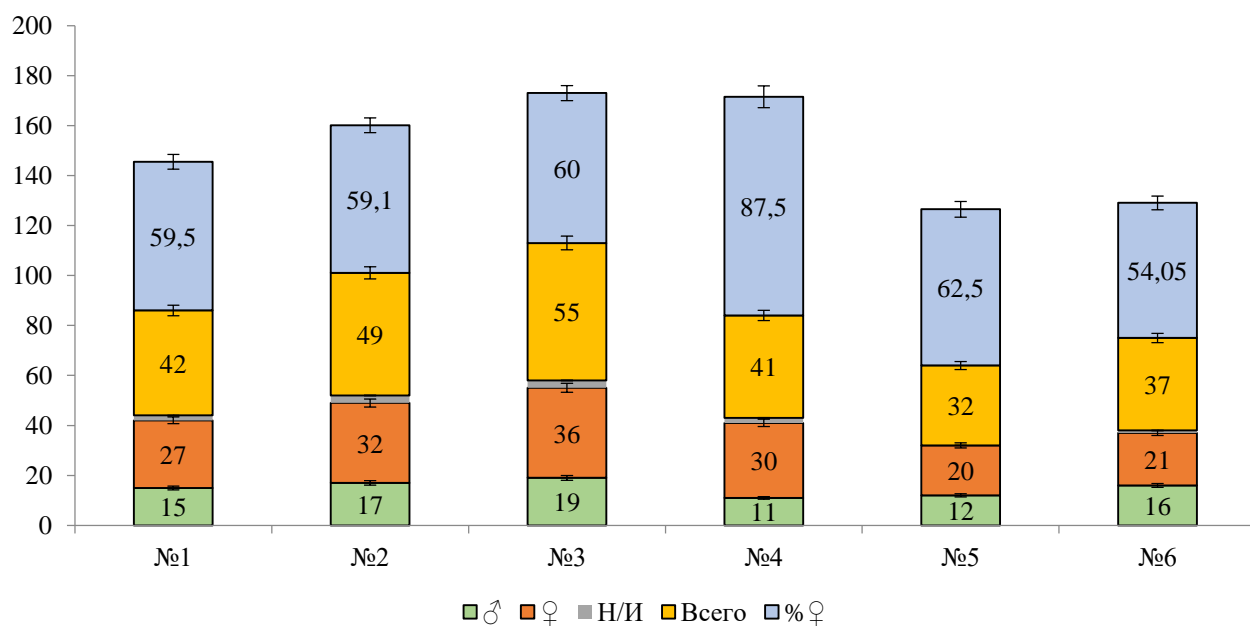


Рисунок – 36 Общее количество помеченных перезимовавших имаго и соотношение полов, 2020 г. Примечание: 1-6 – номера биотопов (см. Глава 1); Н/И – не идентифицирован пол

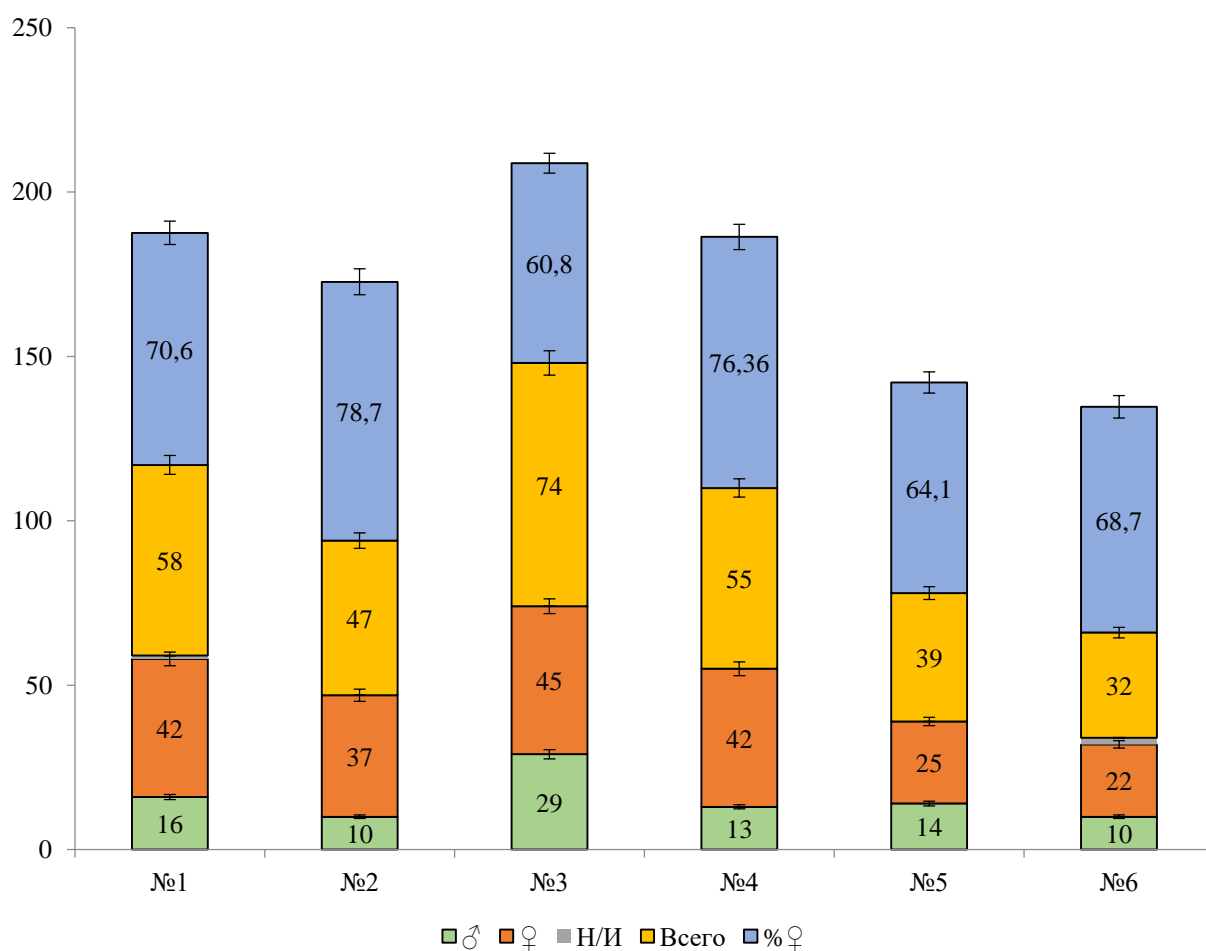


Рисунок 37– Общее количество помеченных имаго нового поколения и соотношение полов, 2020 г. Примечание: 1-6 – номера биотопов (см. Глава 2); Н/И – не идентифицирован пол

Несмотря на то, что осень 2020 года была благоприятна для ухода на зимовку, неконтролируемые палы травы и подлеска весны 2021 г привели к снижению численности зимующих имаго, а для биотопов 5 и 6 – полному отсутствию весеннего заселения (рисунок 38) (Мацишина и др., 2023). Численность нового поколения в этих биотопах складывалась из расселительной и репродуктивной активности имаго биотопов №№4 и 5, о чем свидетельствуют данные маркировки (рисунок 39) (Мацишина и др., 2023). Соотношение полов у перезимовавших имаго составило 1,41:1 в биотопе №1, 1,5:1 в биотопе №2, 1,66:1 в биотопе №3, 1,83:1 в биотопе №4 для «самка:самец» соответственно. Соотношение полов «самка:самец» для имаго нового поколения составило в биотопе №1 – 4:1, 0,57:1 – в биотопе №2, 2,2:1 – в биотопе №3, 2,4:1 – в биотопе №4, 2,4:1 – в биотопе №5, 2,14:1 – в биотопе №6 (рисунок 40) (Мацишина и др., 2023).

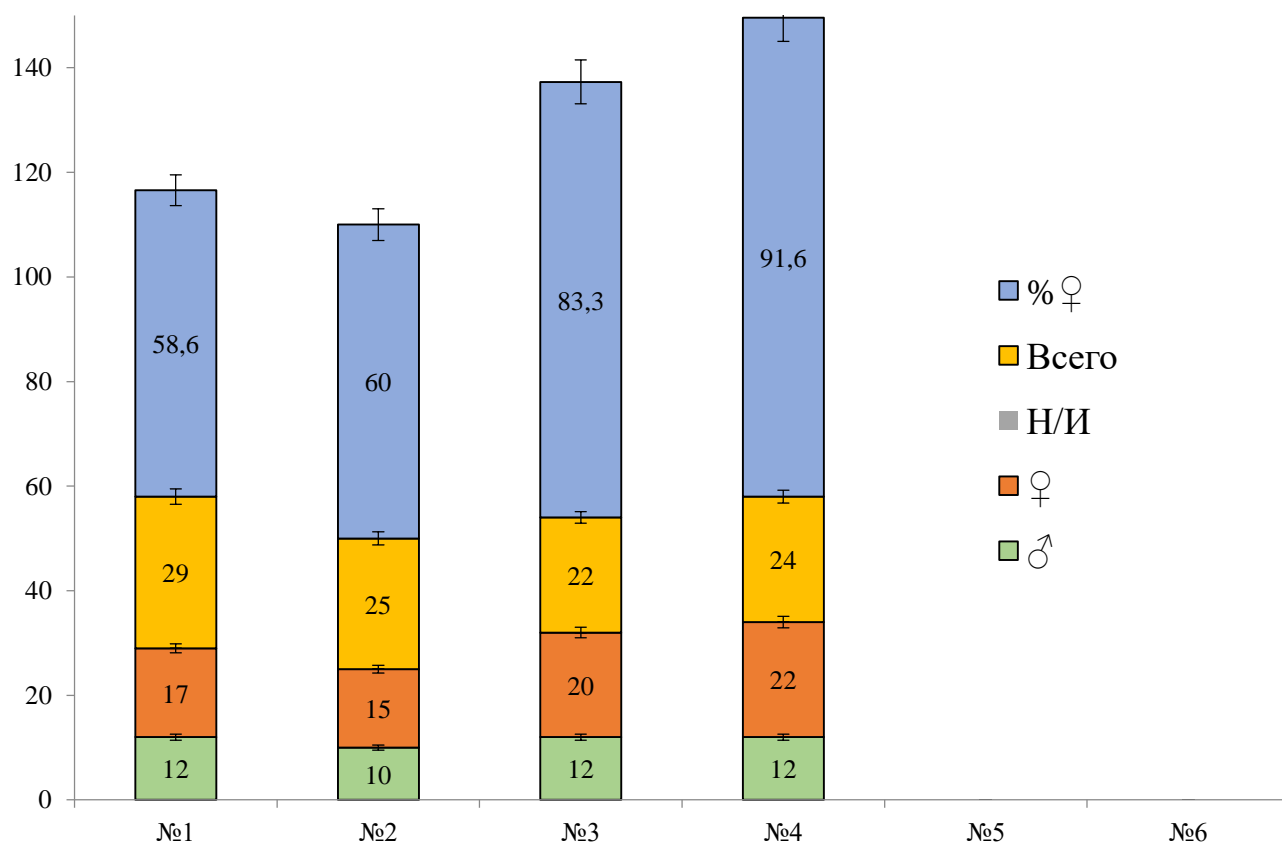


Рисунок 38 – Общее количество помеченных перезимовавших имаго и соотношение полов, 2021 г. Примечание: 1-6 – номера биотопов (см. Глава 1); Н/И – не идентифицирован пол

Анализ процентного соотношения самок в изучаемых выборках показывает несостоятельность постулатов Л.Ф. Радыгиной об эффективности применения хемотрериянтов самцов для борьбы с картофельной коровкой (рисунок 40) (Радыгина, 1977, 1980, 1981). В своих работах Людмила Федоровна отмечает, что самки картофельной коровки способны носить запас семени одного самца в течение всего периода жизни (Радыгина, 1977)

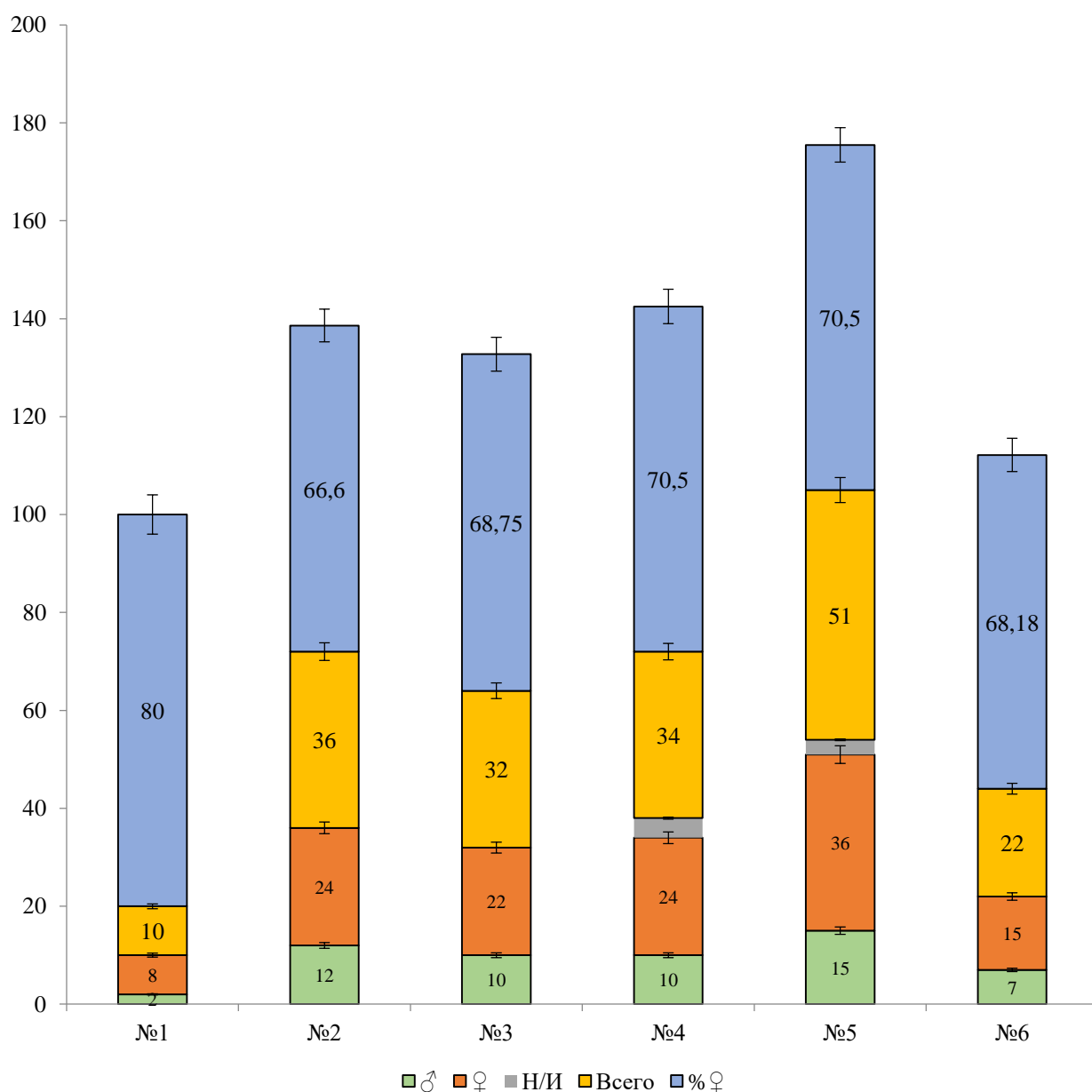


Рисунок 39 – Общее количество помеченных имаго нового поколения и соотношение полов, 2021 г. Примечание: 1-6 – номера биотопов (см. Глава 1); Н/И – не идентифицирован пол.

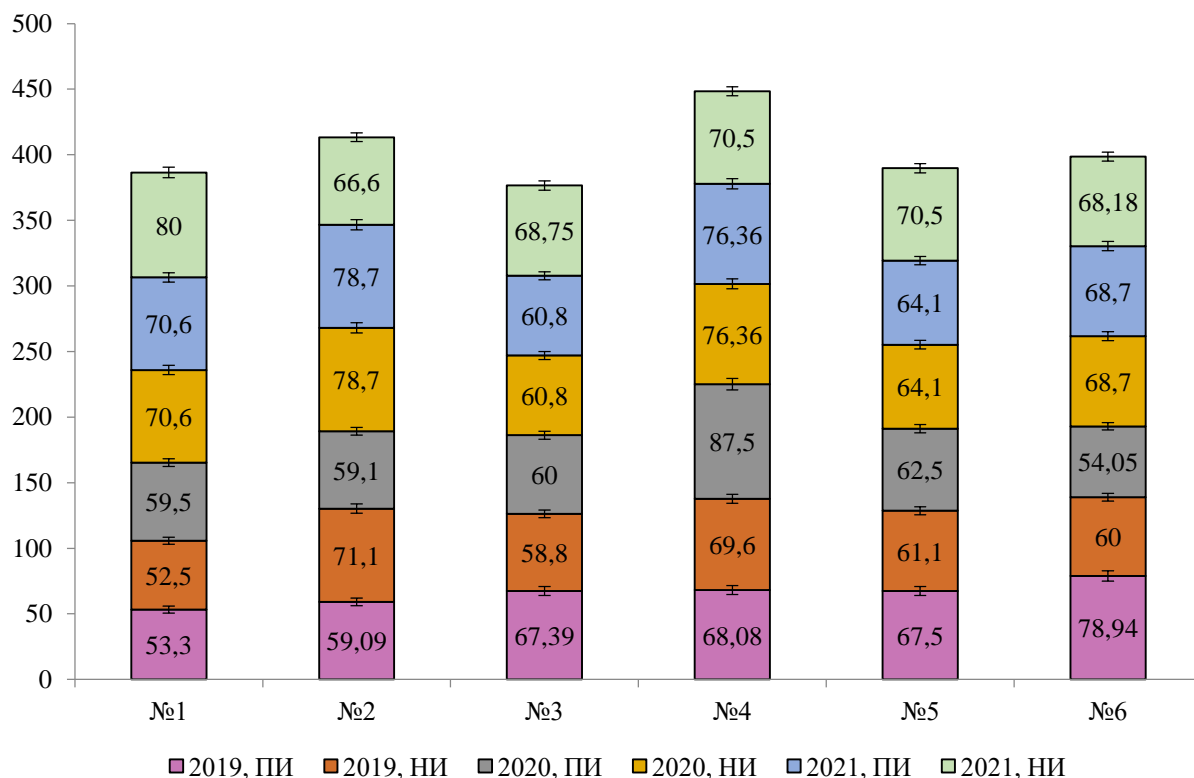


Рисунок 40 – Количество самок (% от общей выборки) в изучаемых биотопах по годам исследований. Примечание: 1-6 номера биотопов (см. Глава 1); ПИ – перезимовавшие имаго; НИ – имаго нового поколения.

Учитывая превосходящую численность самок над самцами в популяции, хемотрерияция самцов не будет иметь экономической эффективности и интересна скорее в модельных исследованиях (Мацишина и др., 2023).

Первая яйцекладка жуков картофельной коровки на картофеле в условиях Приморья отмечается в конце мая – начале июня, массовая - с 15-17 июня. Самки откладывают яйца, как правило, на нижнюю сторону листьев картофеля или на сорные растения: коммелина обыкновенная (*Commelina communis*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*). Яйца откладываются группами, в которых насчитывается от 14 до 60 яиц. По данным Т.К. Коваленко, для Приморского края, период откладки яиц очень растянут: начинается с первой декады июня и продолжается до начала августа (Коваленко, 2001, 2005; Мацишина и др., 2023). В условиях северной части Японии этот период длится в зависимости от температуры от 10 до 44 дней (Katakura, 1981).

В наших исследованиях, в 2020 году первые всходы картофеля появились 20 мая. Массовый выход картофельной коровки из диапаузы был отмечен 23 мая (таблица 3) (Мацишина и др., 2023).

Таблица 3 – Фенология развития картофельной коровки в Приморском крае (п. Тимирязевский) в 2020г.

Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	-
■	■	●	●	●	●	●	●	●										
			○	○	○	○	○											
			■	■	■	■	■	■										
						□	□	□	□									
								●	●	●	●	●	●	■	■	■	■	■
								○	○	○	○							
								■	■	■	■							

Примечания. ● – активные имаго; ■ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Личинки первого поколения были отмечены со второй декады июня до третьей декады июля, куколки с первой декады июля по первую декаду августа. Молодые жуки второго поколения были отмечены с третьей декады июля по вторую декаду сентября. Часть жуков второго поколения отложила яйца, из которых отродились личинки. В первой декаде сентября личинки начинают гибнуть. Со второй декады сентября имаго начинают готовиться к диапаузе, переходят на питание древесными растениями, произрастающими вблизи картофельного поля (Мацишина и др., 2023).

В 2021 году массовый выход картофельной коровки из диапаузы отмечен 18-20 мая (таблица 4). Первые всходы картофеля были отмечены 19 мая. 20-21 мая на всходах были обнаружены первые повреждения картофельной коровкой. Первые яйцекладки были отмечены во второй декаде июня, после периода дополнительного питания (Мацишина и др., 2023).

Личинки первого поколения были отмечены с конца второй декады июня, массовое окукливание личинок наблюдалось в период второй - третьей декады июля, вылет жуков второго поколения отмечен в период третьей декады июля – первой второй декады августа (Мацишина и др., 2023).

Таблица 4 – Фенология развития картофельной коровки в Приморском крае (п. Тимирязевский) в 2021г.

Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	-
■	■	●	●	●	●	●	●											
			○	○	○	○	○											
			■	■	■	■	■	■										
						□	□	□	□									
								●	●	●	●	●	●	■	■	■	■	■
								○	○	○	○							
								■	■	■								
									□	□								
									●	●	●	●	■	■	■	■	■	■
										○								
										■	■							

Примечания. ● – активные имаго; ■ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Молодые жуки второго поколения откладывают яйца до первой декады сентября включительно. В третьей декаде августа был отмечен выход молодых жуков третьего поколения. Также в этом период наблюдались яйцекладки и личинки первого и второго возраста. Из-за снижения среднесуточных температур (17 °C) с конца второй декады сентября, развивающиеся личинки погибают; взрослые особи готовятся к уходу в диапаузу, переселяются с картофельного поля в находящейся поблизости лесной массив (Мацишина и др., 2023).

Сравнивая фенологию картофельной коровки в 2020-2021 годах, было обнаружено, что в 2021 году картофельная коровка имеет две генерации на картофеле. Можно предположить, что в более сухие и жаркие года картофельная коровка имеет больше одной генерации. Также мы наблюдали наложение второго и третьего поколения друг на друга, что может дать ложное представление о числе генераций (Мацишина и др., 2023). Исследования 2019-2023 гг. показали, что после окончания вегетации картофеля, картофельная коровка переходит на паслен чёрный *Solanum nigrum*, паслён сладкогорький *Solanum dulcamara*, бахчевые культуры, а также тладианту сомни-

тельную *Thladiantha dubia*. При этом, на растениях семейства Пасленовые и гладианте сомнительной отмечается обильная яйцекладка (Мацишина и др., 2023).

Наши наблюдения на стационарном участке площадью 17 кв.м. (рисунок 41), где доминирующей растительностью являлась гладианта сомнительная *Thladiantha dubia*, показали, что вплоть до 7 октября, пока растение сохраняло зеленую массу, имаго картофельной коровки питались листьями и цветами. Кроме того, в гладиантовом массиве присутствовали личинки разных возрастов (рисунок 42) и куколки (Matsishina, 2023). Необходимо отметить, что заселение массива начало происходить после десикации ботвы картофеля, вызванной разными причинами: от специализированных химических обработок до развития фитофтороза. Личинки, питающиеся гладиантой сомнительной, демонстрировали слабо выраженную гетерохронию развития, однако, в $75 \pm 1,015\%$ случаев завершали своё развитие и окукливались. Из куколок выводились здоровые имаго, которые приступали к питанию гладиантой и яйцекладке. В целом, к 7 октября, на момент ухода картофельной коровки в диапаузу, численность имаго в гладиантовом массиве составляла $3,5 \pm 0,02$ экз./кв.м. Таким образом, по нашим данным, картофельная коровка может давать еще одно-два дополнительных поколения после завершения питания на картофеле (Matsishina, 2023).

По нашему мнению, фенологию картофельной коровки следует разделить на два этапа, в зависимости от используемого кормового ресурса: 1) развитие в агроэкосистеме картофеля в период его вегетации; 2) развитие на дикорастущих кормовых ресурсах после окончания вегетации картофеля (Matsishina, 2023).

Данный аспект экологии картофельной коровки не учитывался предыдущими исследователями. Считалось, что после окончания вегетации картофеля, фитофаг не способен успешно завершить начатые циклы развития, а имаго уходят в диапаузу (Волков и др., 2012; Коваленко, Новоселов, 2016). К

этому факту были привязаны сроки борьбы с вредителем, включающие в т.ч. сжигание листового опада вокруг картофельных полей (Matsishina, 2023).



Рисунок 41 – Массив гладианты сомнительной, заселенный картофельной коровкой.



Рисунок 42 – Питание личинки картофельной коровки на гладианте сомнительной.

Выявленные новые факты фенологии картофельной коровки требуют пересмотра мер борьбы с ней, а также уточнения сведений в литературных источниках. Таким образом, таблица фенологии (таблица 5) развития данного вида, по нашему мнению, выглядит следующим образом:

Таблица 5 – Фенология развития картофельной коровки (2019-2023 гг).

Культура	Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
	V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
Картофель	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	-
	■	■	●	●	●	●	●	●											
				○	○		○	○											
				■	■		■	■	■										
							□	□	□	□									
									●	●	●	●	●	■	■	■	■	■	■
										○	○	○	○						
										■	■	■							
										□	□								
										●	●	●	■	■					
Сегетальная и ан- торопофитная рас- тительность										●	●	●	●	■	■	■	■	■	■
										○	○	○							
										■	■	■							
										□	□	□							
										●	●	●	●	●	●	■	■	■	■
										○	○	○							
										■	■	■							

Примечания. ● – активные имаго; ■ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Изучению фенологии картофельной коровки и родственных видов посвящено достаточно много работ зарубежных коллег. Большой вклад внёс Kohji Hirano. Его работы дают нам возможность сравнить жизненные циклы картофельной коровки в Приморском крае и Японии. По Hirano, картофельная коровка в Японии дает две полные генерации, причем фенология фитофага аналогична таковой, характерной для 2021 г (таблица 6) (Hirano, 1995).

Таблица 6 – Фенология развития картофельной коровки в Японии, Фукуока (Hirano, 1995).

Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	-
■	■	●	●	●	●	●	●											
			○	○	○	○	○											
			■	■	■	■	■	■										
						□	□	□	□									
								●	●	●	●	●	●	■	■	■	■	■
								○	○	○	○							
								■	■	■								
									□	□								
									●	●	●	●	■	■	■	■	■	■
										○								
										■	■							

Примечания. ● – активные имаго; ■ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

К сожалению, не удалось отыскать аналогичных зарубежных работ для исследуемого периода, однако, сопоставление климатических показателей Японии и Приморского края показывает, что погодные условия этих двух регионов практически идентичны, хоть и с незначительными флуктуациями влажности (рисунок 43) (Matsishina, 2023).

Плодовитость самок *Henosepilachna vigintioctomaculata* колеблется. Так, на юге Японии одна самка за всю жизнь откладывает в среднем 645 яиц, а на севере Японии – от 200 до 1400 штук (Katakura et al., 1978). В Приморском крае плодовитость самок вредителя по данным Т.К. Коваленко (Коваленко, 2005) составляет от 219 до 450 яиц, в лабораторных условиях от 288 до 360 яиц. По данным А.Н. Ивановой (Иванова, 1962) - от 234 до 518 яиц и от 266 до 566 яиц соответственно. Срок развития зародыша внутри отложенного яйца зависит от температуры воздуха и влажности, и колеблется в Японии от 3 до 19 дней (Tanaka, Ito, 1982), а в условиях Приморского края от 4 до 15 дней, обычно – 6-10 дней.

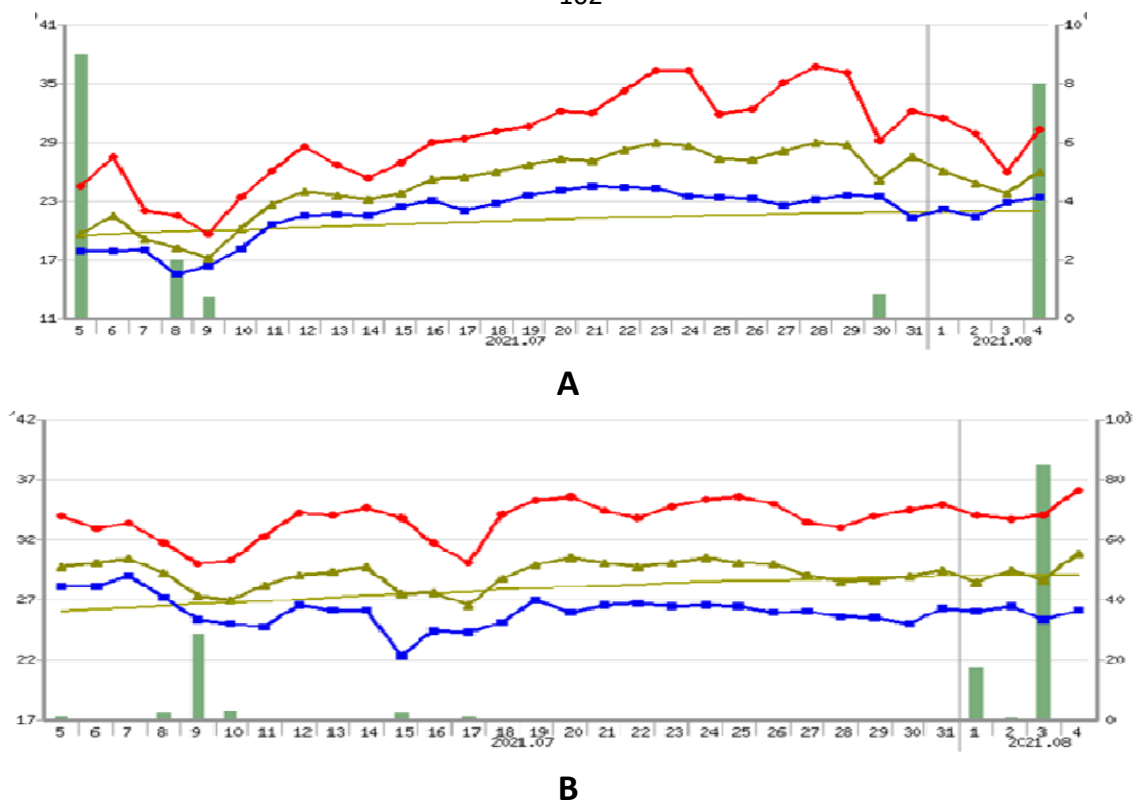


Рисунок 43 – Сезонная вариация метеорологических элементов в Фудзимаки и Тимирязевском. Зеленые, красные и синие линии показывают среднемесячные значения среднесуточной, максимальной и минимальной температуры, соответственно (по данным Японского метеорологического агентства): А – Тимирязевский; Б – Фудзимаки. Источник – https://www.data.jma.go.jp/gmd/cpd/longfcst/en/tourist_japan.html

В зависимости от географических условий картофельная коровка дает различное количество генераций. В южной Корее 28-пятнистая коровка дает три поколения в год (Kuznetsov, 1997). На юге Японии коровка развивается в двух генерациях (Katakura et al., 1978). О числе генераций в условиях Приморского края имеются противоречивые данные. Так, М.В. Бордукова (Бордукова, 1957) зарегистрировала три поколения, Р.И. Вульфсон (Вульфсон, 1936) и А.Н. Иванова (Иванова, 1962) – только одно. На развитие второго поколения на юге Приморского края указывали Г.А. Пантюхов и Л.Н. Босенко (Пантюхов, Босенко, 1969). Т.К. Коваленко достоверно установила, что второе поколение у картофельной коровки бывает ежегодно (Коваленко, Мацишина, 2015). По данным А.Н. Ивановой (Иванова 1954, 1961, 1962) жуки летней генерации усиленно питаются, но к яйцекладке не приступают, поэтому продолжительность яйцекладки перезимовавших жуков создает лож-

ное впечатление о нескольких генерациях. По нашим наблюдениям, подтверждаемым трудами Т.К. Коваленко (Коваленко, 2006; Волков, Смирнов, Коваленко, 2012; Коваленко, Пронюшкина, 2021), жуки I поколения ежегодно откладывают яйца на зеленые листья картофеля, в основном позднеспелых сортов, причем количество отложенных яиц зависит от погодных условий.

Таким образом, можно смело утверждать, что в теплом и влажном климате картофельная коровка способна давать два-три полных поколения.

3.2 ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ *HENOSEPILOACHNA VIGINTIOSTOMACULATA* В ПРИМОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ.

Роль длины дня в контроле диапаузы картофельной коровки впервые была исследована в работах Т.П. Симаковой (Симакова, 1979а; 1979б). Ею приводятся данные, что фотопериодические условия регулируют у картофельной коровки наступление репродуктивной активности или имагинальной диапаузы, причем фотопериодическая реакция имеет черты длиннодневного типа с весьма выраженной тенденцией к спонтанному возникновению диапаузы при непрерывном освещении (Мацишина и др., 2023). По данным Т.П. Симаковой, наиболее четко ФПР проявляется при 25 °С, при 20 °С она становится менее насыщенной, а при 15 °С диапауза возникает у всех особей независимо от длины дня. Однако, величина критического ФПР зависит от температуры, и у обследованной Т.П. Симаковой южноприморской популяции картофельной коровки она была равна 15 ч 50 мин при 25 °С. Также, Т.П. Симаковой методом однократного изменения фотопериодического режима была установлена чувствительная к фотопериоду стадия онтогенеза картофельной коровки (Симакова, 1981). Было выявлено, что фотопериодические условия содержания личинок и куколок не влияют на конечный фотопериодический ответ. Диапауза отсутствовала независимо от числа коротких дней, пройденных личинками и куколками в течение своего развития. С другой стороны, процент активных размножающихся или диапаузирующих жуков четко коррелировал с фотопериодическими условиями в период имагиналь-

ной жизни. Таким образом было установлено, что чувствительной стадией у картофельной коровки является имаго. Было отмечено, что самки картофельной коровки накапливают как короткодневную, так и длиннодневную информацию (Симакова, 1981).

В наших исследованиях (рисунок 44) длина фотопериода также оказывала прямое влияние на индукцию диапаузы у картофельной коровки, однако нами была отмечена корреляция между фотопериодом, смертностью личинок и нажировочным питанием имаго (рисунок 53). Максимальный средний вес имаго (мг) отмечался в варианте с 18 ч фотопериодом. Увеличение фотопериода до 24 ч не приводило к дополнительному набору веса, равно как и уменьшение до 4 ч. Наиболее оптимально процесс нажировки протекал в пределах от 12 до 18 ч (Мацишина и др., 2023). Этот же период оказался наилучшим для успешного формирования диапаузы. Увеличение ФПР до 20, 21, 22 часов значимой разницы не показало, а до 24 часов привело к полному отказу от диапаузы (рисунок 45, 46). Выше показано, что картофельная коровка способна воспринимать как короткодневные, так и длиннодневные сигналы (Мацишина и др., 2023). Это свойство довольно широко распространено среди насекомых, благодаря ему окончательный фотопериодический ответ формируется под влиянием конечного ФПР. Кроме того, как видно из рисунка 46, на фотопериодическую реакцию картофельной коровки заметное влияние оказывает температура. Так, при температуре 25°C и длине дня 18 ч приступили к размножению около 75% имаго (рисунок 46). Зависимость параметров «размножение», «температура» и «фотопериод» находится на высоком уровне статистической достоверности ($p \leq 0,01$) (Мацишина и др., 2023).

В опытах при 20°C способность к активному развитию подавляется сильнее: при 18-часов фотопериоде к яйцекладке приступили только 50% самок. Наименее благоприятными оказались сочетания «фотопериод:температура» 4 ч:10-15°C, 4 ч:30°C, 12 ч:10°C, 12 ч:4,2°C, 18 ч:10-15°C, 24ч:10-15, 20-30°C. При указанных сочетаниях температур и фотопериода

самки либо не приступали к яйцекладке, либо процент яйцекладущих был ничтожно мал (Мацишина и др., 2023).

Очень часто фотопериодическая реакция сохраняет свое действие даже после наступления диапаузы, хотя обычно в измененном виде. Эта реакция (в сочетании с температурой воздуха) в природных условиях определяет длительность и время прекращения диапаузы летнего типа, а в областях с теплой зимой – и зимней диапаузы (Pavelka et al., 2003). Ряд авторов (Numata, Hidaka, 1982.; Morita, 1999; Bradshaw, Holzapfel, 2007; Sandrelli et al., 2008; Sakamoto et al., 2009) указывают также на то, что фотопериодическая чувствительность сохраняется даже после зимовки и реактивации. В этих случаях фотопериод определяет время весеннего выхода из диапаузы и может влиять на дальнейшую судьбу перезимовавшего поколения (Мацишина и др., 2023).

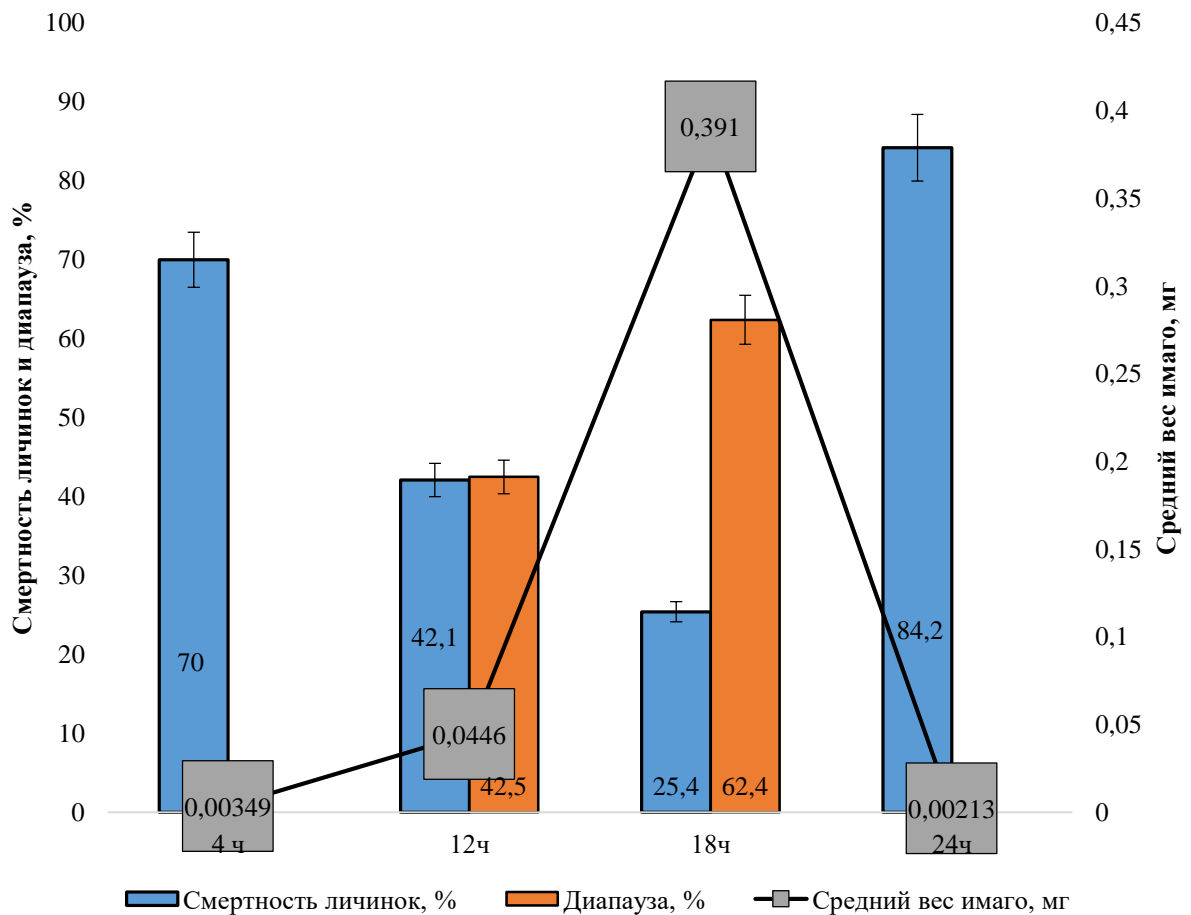


Рисунок 44 – Влияние длины дня на индукцию диапаузы и вес имаго.

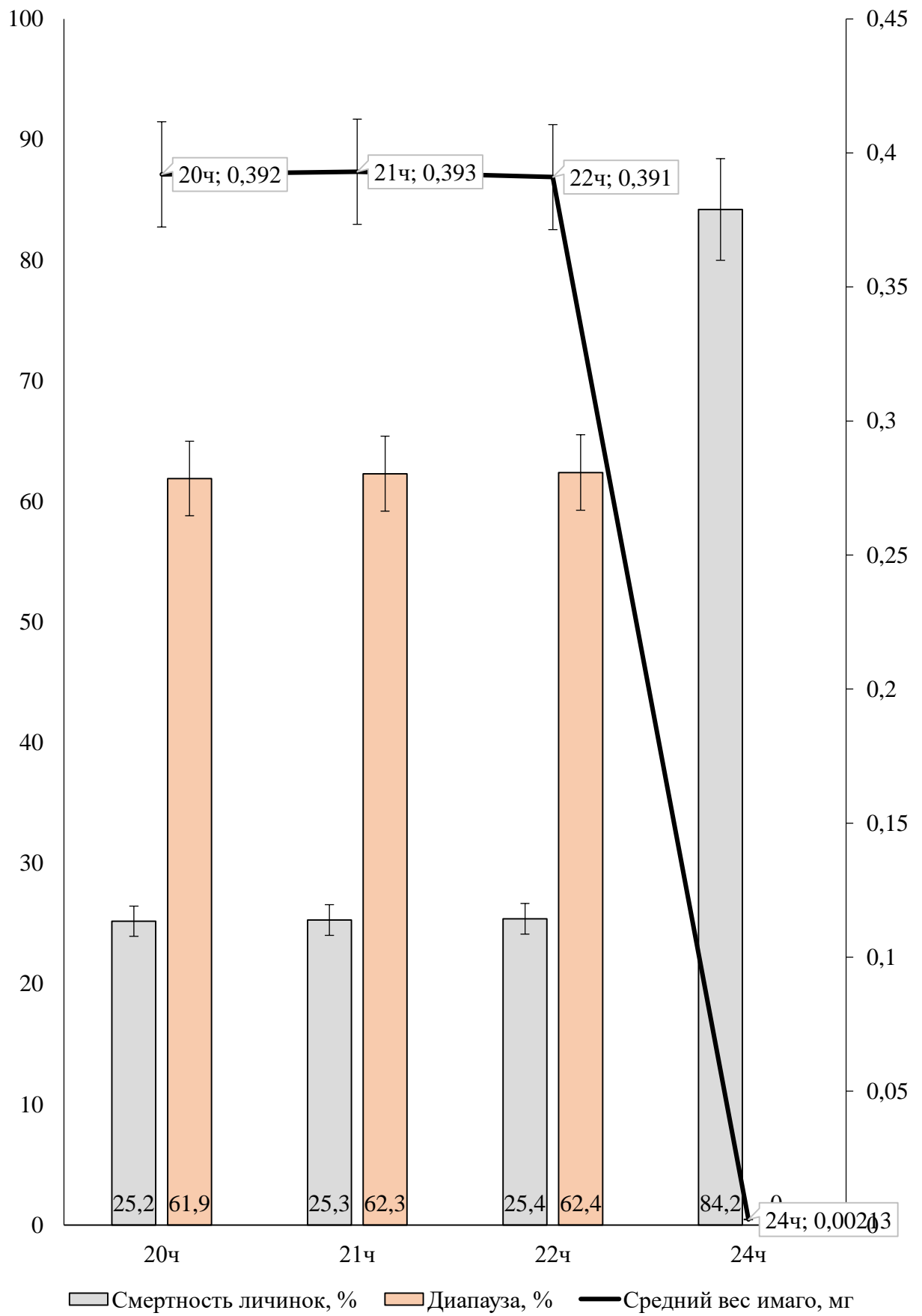


Рисунок 45 – Показатели смертности, диапаузы и среднего веса имаго при различных ФПР.

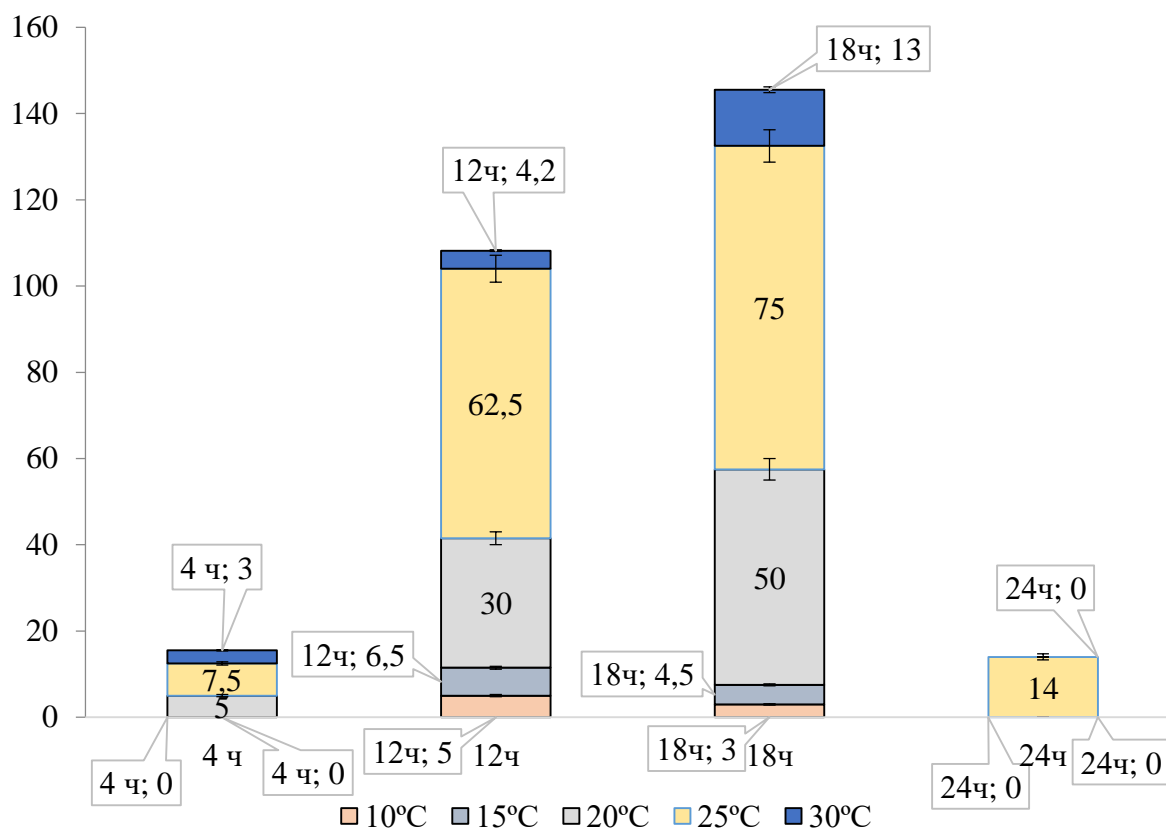


Рисунок 46 – Зависимость индукции размножения от температуры и фотопериода (% приступивших к яйцекладке самок).

Известно, что короткий фотопериод часто ускоряет преимагинальное развитие у насекомых, зимующих в стадии имаго, что обеспечивает своевременное развитие диапаузирующей стадии до начала зимы (Tauber et al., 1986; Nylin, Gotthard, 1998; Saunders, Steel, 2002). Однако видовая скорость роста естественно ограничена, поэтому быстрое развитие часто приводит к появлению особей с недоразвитым жировым телом и недобором веса (Dmitriew, Rowel, 2007; Abrams et al., 2011). С другой стороны, успешная зимовка зависит от достаточных запасов жира и гликогена, которые часто положительно коррелируют с массой тела (Hahn, Denlinger, 2011). Кроме того, крупные самки обладают большей потенциальной плодовитостью и некоторыми другими селективными преимуществами (Nedvěd, Honěk, 2012).

3.3 БИОДЕМОГРАФИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Современный подход к проблеме понимания процессов, протекающих в популяции во многом строится на физиологической модели (Carey, 2001).

В нашем исследовании, взрослая стадия и продолжительность жизни особей картофельной коровки были значительно длиннее у самцов, чем у самок, однако, существенных различий во времени развития других стадий между полами не обнаружено. Максимальная суточная плодовитость одной особи составила 101 яйцо. Максимальная пожизненная плодовитость одной самки составила 3185 яиц, тогда как средняя плодовитость самок (F) составила 1 439 яиц (таблица 7) (Мацишина и др., 2023).

Таблица 7 – Продолжительность (среднее \pm SE) каждой стадии развития (сутки), общая продолжительность жизни имаго, имматурного периода и общего периода до оплодотворения.

Стадия онтогенеза	Самки	Самцы	P
Яйцо	4,15 \pm 0,97	4,23 \pm 0,97	0,0481
Личинка	12,45 \pm 1,45	13,52 \pm 1,45	0,1650
Куколка	5,12 \pm 0,48	5,17 \pm 0,48	0,9017
Имматурные жуки	17,25 \pm 1,12	21,45 \pm 1,12	0,0868
Имаго	160,12 \pm 2,14	220,81 \pm 2,14	0,0004
Общая продолжительность	199,09 \pm 1,21	265,18 \pm 1,21	0,0002
Имматурный период	11,36 \pm 0,72	-	-
Общий период до оплодотворения	31,12 \pm 1,21	-	-

Из-за различий в скорости развития, происходящих между особями, в период развития наблюдается очевидное наложение стадий (рисунок 47). В целом, плодовитость самок до возраста 150 дней была выше, а после - снижалась. Хотя после 150 дней наблюдались пики плодовитости, их вклад в чистую плодовитость был незначительным из-за более низкой выживаемости (Мацишина и др., 2023).

Поскольку средняя продолжительность жизни самок была значительно короче, чем у самцов, уровень потребления взрослых самок был ниже (Рисунок 48). Внутренняя скорость увеличения (r), конечная скорость увеличения (λ) и среднее время генерации (T) составили 0,1312d⁻¹, 1,1402 d⁻¹ и 48,79 дней, соответственно. Чистый репродуктивный коэффициент R_0 составил 603,54 яйца. Максимум кумулятивного репродуктивного коэффициента, т.е.

чистого репродуктивного коэффициента ($R_0 = 603,54$ потомства), достигнут в возрасте 273 дней (Мацишина и др., 2023).

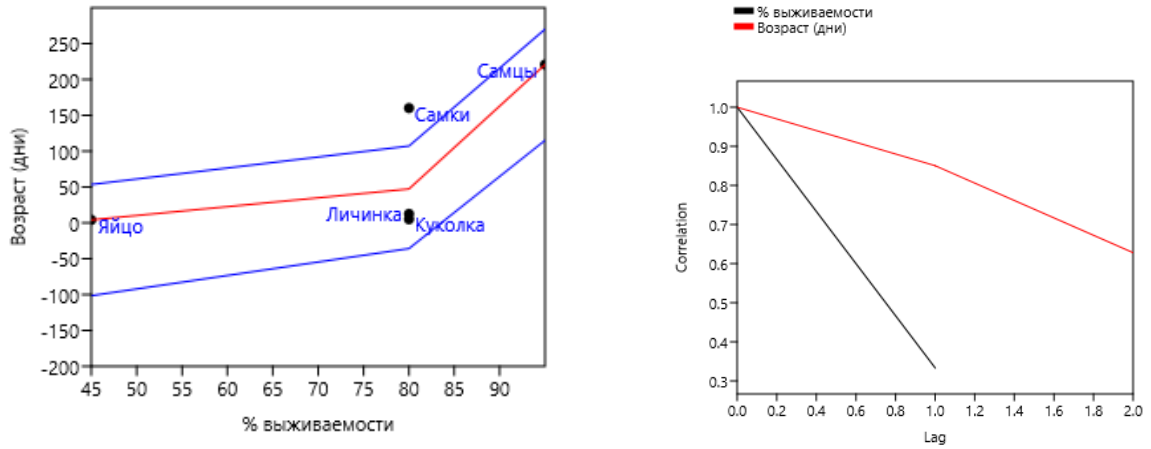


Рисунок 47 – Возрастно-стадийные коэффициенты выживаемости и возрастной коэффициент выживаемости общей когорты (l_x) *H. vigintioctomaculata*.

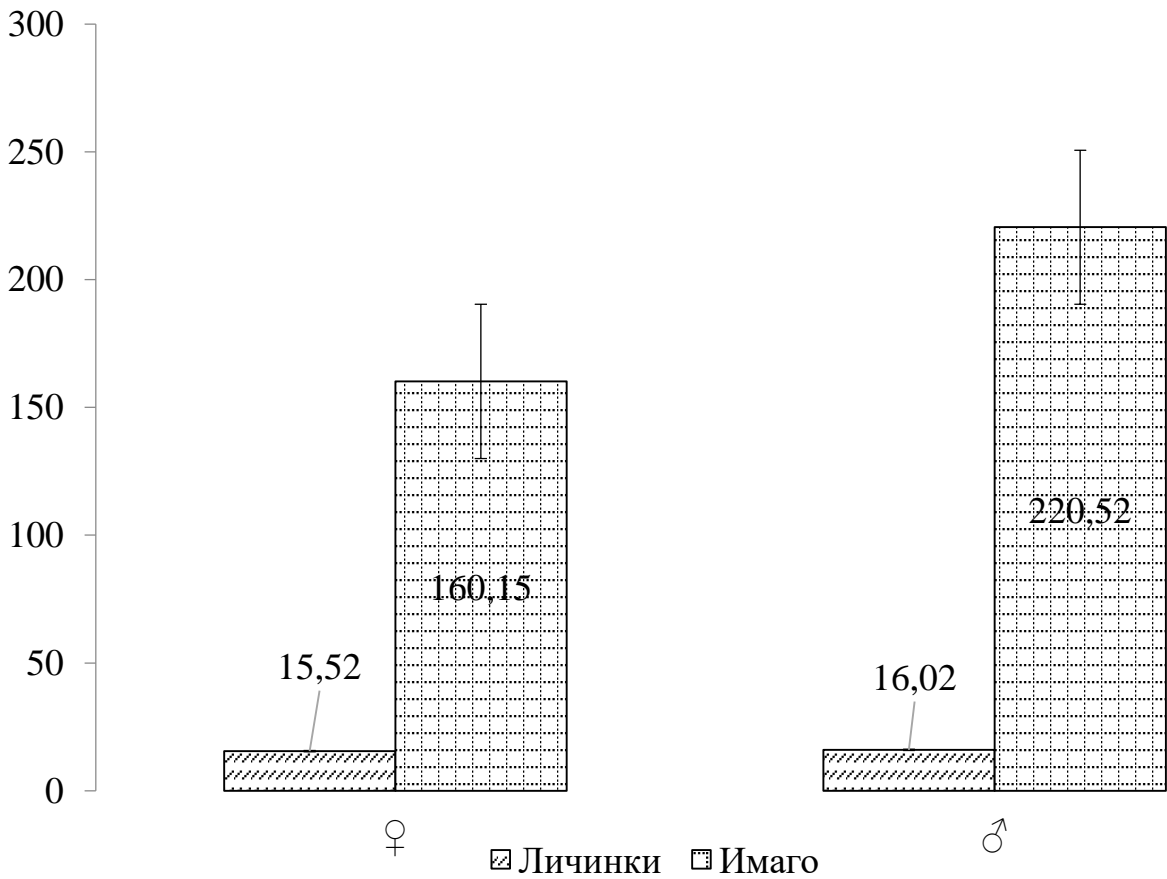


Рисунок 48 – Потребление листьев (cm^2) (среднее \pm SE) у личинок и имаго картофельной коровки.

Коэффициент трансформации Q_p составил 0,129, что означает, что картофельной коровке требовалось 0,129 см² листьев *S.tuberosum* для производства одного яйца. Коэффициент конечного потребления составил 0,1293 см² /день (таблица 8) (Мацшина и др., 2023).

В исследовании Zhou et al. (Zhou et al., 2014), был рассчитан индекс популяционной тенденции (I) равный 501,47 для *H. vigintioctopunctata*. Lewontin (Lewontin, 1965) показал, что время развития и возраст первого размножения являются важными факторами, влияющими на скорость увеличения популяции.

Таблица 8 – Популяционные параметры (среднее±SE) исходной и бутстреп-выборок (2,5 и 97,5 перцентилей) картофельной коровки.

Популяционные параметры	Оригинальная выборка	Бутстреп-выборка, основанная на R_0		Бутстреп-выборка, основанная на λ	
		2,5% R_0	97,5% R_0	2,5% λ	97,5% λ
Имматурная смертность	0,195±0,041	0,251±0,045	0,152±0,037	0,311±0,048	0,184±0,04
Плодовитость	1445,20 ±131,83	1181,1 ±154,5	1595,01 ±120,25	1302,9 ±152,41	1667,18 ±104,33
Яйцекладка, дни	68,2±4,9	60,1±6,2	70,1±4,2	59,2±6,4	68,5±3,8
Внутренний темп прироста, r (d ⁻¹)	0,1414 ±0,0045	0,1252 ±0,0050	0,1402 ±0,0034	0,1227 ±0,0050	0,1383 ±0,0036
Конечный темп прироста, λ (d ⁻¹)	1,1502 ±0,0040	1,1325 ±0,0056	1,1502 ±0,0039	1,1304 ±0,0057	1,1483 ±0,0036
Чистый репродуктивный коэффициент, R_0	604,23 ±91,71	429,61 ±81,30	789,61 ±101,77	405,9 ±78,27	806,21 ±99,64
Средняя продолжительность генерации, T (d)	49,05±0,77	49,01±1,09	48,77±0,60	49,03±1,05	48,43±0,57
Норма чистого потребления, S_0 (см ²)	78,12±5,15	68,45±5,32	8,12±4,77	67,49±5,63	77,12±5,07
Скорость трансформации Q_p (см ² /яйцо)	0,1322 ±0,0208	0,1601 ±0,0331	0,1091 ±0,0148	0,1661 ±0,0353	0,0955 ±0,0123
Стабильная норма потребления, ψ (см ²)	0,1204 ±0,0045	0,1131 ±0,0044	0,1141 ±0,0048	0,1149 ±0,0055	0,1102 ±0,0044
Конечная норма потребления ω (см ² /день)	0,1324 ±0,0053	0,1380 ±0,0057	0,1311 ±0,0051	0,1303 ±0,0065	0,1263 ±0,0052

Wang et al. (Wang et al., 2017), используя двухполую таблицу дожития с возрастными стадиями, приводят значения популяционных параметров r , λ , R_0 и T для *H. vigintioctopunctata*, выращенных на *S. nigrum*, как 0,1225 d⁻¹, 1,1303 d⁻¹, 299,6 потомства и 46,56 дней, соответственно. В нашем исследовании эти значения составили 0,1312 d⁻¹, 1,1402 d⁻¹, 603,54 потомства и 48,79 дней, соответственно. Более высокие значения являются отражением более высоких показателей плодовитости. Сравнивая различные подвиды *H. vigintioctopunctata* на *S. nigrum*, Richards и Filewood (1988) приводят значения R_0 , r и T для *E. vigintioctopunctata pardalis* (Boisduval) (Coleoptera: Coccinellidae) как 325,2 потомства, 0,04 d⁻¹ и 143,03D, а для *E. vigintisexpunctata* как 290,8 потомства, 0,06 d⁻¹ и 92,41d, соответственно. Поскольку анализ был основан на таблице дожития самок в зависимости от возраста и расчетах выживаемости на основе взрослого возраста, их значения R_0 и F не согласуются с математически доказанной у Chi (Chi, 1988; Мацишина и др., 2023).

Таким образом, на основании расчетных характеристик наблюдается прямая корреляция между количеством съеденного корма и произведенным потомством. Двухполые таблицы дожития точно описывают дифференциацию стадий, а также изменения в их структуре, что подтверждается и другими работами.

3.4 ВЛИЯНИЕ ИЗОЛИРОВАНИЯ САМЦОВ ОТ САМОК НА СКОРОСТЬ ВОСПРОИЗВОДСТВА У КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Скорость воспроизводства является важным физиологическим фактором, влияющим на рост популяции вида. Поскольку спаривание и откладывание яиц являются двумя наиболее важными формами поведения, связанными с размножением, возраст первой копуляции важен как фактор, влияющий на выбор партнера и адаптацию у насекомых (Hata et al., 2014; Martin et al., 2016; Kelly, 2018). Задержка копуляции часто влияет на репродуктивную физиологию и приводит к снижению продуктивности и приспособляемости потомства насекомого (Kruger, 2005). Было показано, что это явление существует у многих видов (Wenninger, Averill, 2006; İşci et al., 2016; Athanassiou et al., 2016; Wu et al., 2018; Saxena et al., 2020).

Нами было установлено, что изолирование самцов от самок негативно влияет на успех оплодотворения у *H. vigintioctomaculata*. Успешность совокупления была самой низкой при изоляции в 8 дней, что привело к снижению плодовитости на 25–32%. (рисунок 49) (Мацишина и др., 2023).

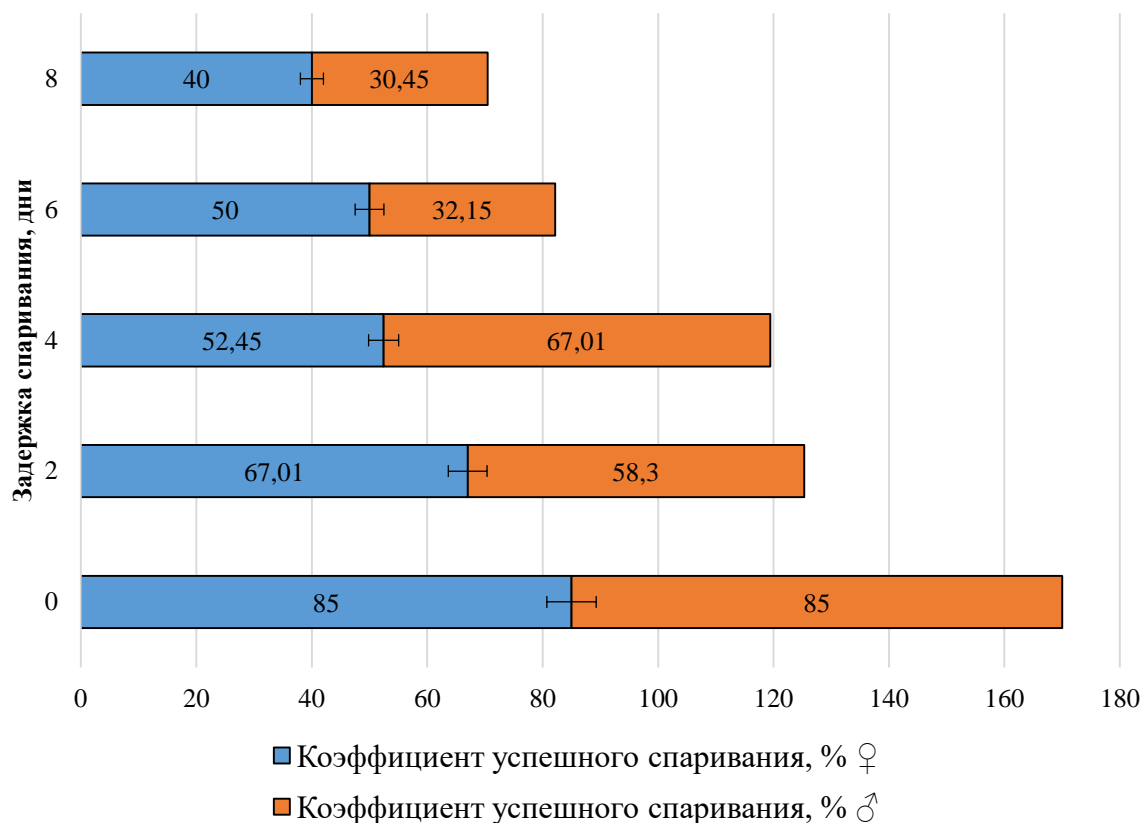


Рисунок 49 – Влияние продолжительности изоляции на успешность спаривания у картофельной коровки

Период перед яйцекладкой составлял 13 дней, в случае, если спаривание происходило вовремя, но уменьшался по мере старения самцов и самок, продолжаясь всего 4,25 дня, если спаривание самок откладывалось на 8 дней (рисунок 49). Выявлена отрицательная связь между продолжительностью изоляции и периодом до яйцекладки (количество дней от момента спаривания до откладки первого яйца) (Мацишина и др., 2023). Период яйцекладки без отсрочки копуляции составил 95,33 дня. При задержке спаривания со стороны самок, период яйцекладки значительно сокращался, при этом самый короткий период яйцекладки происходил после 8-дневной задержки (рисунок 50) (Мацишина и др., 2023). Количество отложенных яиц уменьшалось после 2 и 4 суток изолирования, но стабилизировалось при отсрочке спаривания на

6 сутки, по сравнению с самками с нулевой задержкой. Плодовитость снизилась на 50% при 8-дневном изолировании. В случае, когда копуляция откладывалась самцами, период яйцекладки самок значительно сокращался, количество яиц было значительно ниже по сравнению с самками с нулевой задержкой копуляции (Мацишина и др., 2023).

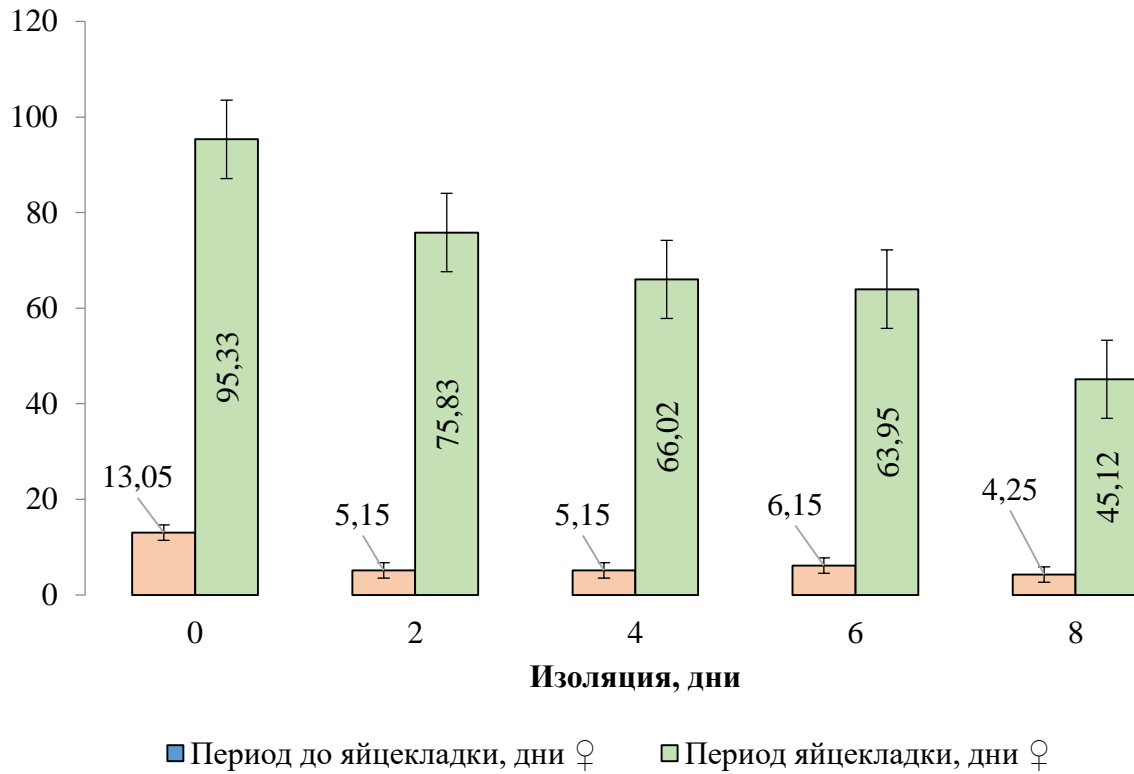


Рисунок 50 – Влияние изоляции на период яйцекладки картофельной коровки.

Самая высокая продуктивность потомства была при изолировании 0 дней, с незначительным изменением плодовитости, происходящим после 2-х дневной изоляции. В дальнейшем, плодовитость постепенно снижалась с увеличением числа дней изолирования. Изоляция не только значительно снижала плодовитость картофельной коровки, но и уменьшала долю оплодотворенных яиц в их потомстве, особенно при отсроченном спаривании самок (Мацишина и др., 2023). Изолирование повлияло не только на размножение *H. vigintioctomaculata*, но и на показатели таблицы продолжительности жизни популяции (таблица 9). Отсроченное спаривание самок или самцов приводило к более низким показателям чистой репродуктивной способности: процент спаривания, плодовитость, скорость вывода, период перед яйцекладкой и пе-

риод яйцекладки были отрицательно связаны с количеством дней задержки спаривания (Мацишина и др., 2023).

Таблица 9 – Влияние изолирования на параметры таблицы дожития.

	Пол	Дни изоляции, сутки				
		0	2	4	6	8
R ₀	♀	462,08±25,70	330,70±21,23	150,01±9,89	130,61±7,15	94,99±5,92
	♂	468,08±25,70	285,45±21,23	250,20±9,89	150,52±7,15	68,01±5,95
T	♀	155,17±7,01	147,01±3,91	152,12±6,91	155,00±2,51	166,00±5,41
	♂	155,17±7,01	155,00±3,91	153,00±6,91	152,00±2,51	161,00±5,41
r _m	♀	0,041±0,002	0,040±0,001	0,032±0,002	0,031±0,003	0,028±0,002
	♂	0,041±0,002	0,037±0,001	0,036±0,002	0,032±0,003	0,027±0,002
D	♀	18,02±0,91	17,55±0,57	21,3±1,13	22,01±0,23	25,21±0,83
	♂	18,02±0,91	17,52±0,57	21,3±1,13	22,05±0,23	25,22±0,83
λ	♀	1,05±0,002	1,04±0,001	1,09±0,002	1,03±0,003	1,02±0,001
	♂	1,05±0,002	1,04±0,001	1,03±0,003	1,02±0,003	1,01±0,001

Среднее время генерации варьировало от 146,83 до 165,33 дня, когда самки откладывали спаривание на 0–8 дней. Однако, существенных различий в среднем времени генерации на разных возрастных стадиях при задержке спаривания самцов не отмечено. Время удвоения популяции удлинялось с увеличением возраста половозрелых особей (Мацишина и др., 2023). Известно, что зависящий от возраста успех спаривания может сильно различаться у разных видов. Вероятность успешного спаривания *Zygogramma bicolorata* Pallister (Coleoptera: Chrysomelidae) увеличивалась с удлинением взрослого возраста, в то время как плодовитость и продолжительность жизни снижались. Omkar et al. показали, что увеличение брачного возраста самцов влияло только на скорость отрождения яиц (Omkar et al., 2010). Nata et al., Wenninger, Averill, а также Gerken, Campbell обнаружили, что изолирование значительно снижает успешность спаривания, приводит к снижению репро-

дуктивной способности особей (Wenninger, Averill, 2006; Hata et al., 2014; Gerken, Campbell, 2018).

Исследования подтверждают, что возраст спаривания является решающим фактором в успехе спаривания самок насекомых (Wu, 2006). Наши результаты показали, что снижение успешности спаривания *H. vigintioctomaculata* на 25–32% было вызвано 8-дневной половой изоляцией, независимо от того, была ли эта задержка у самцов или самок. Подобные результаты получены для нескольких других видов, включая *Spodoptera frugiperda* (Wang et al., 2021), *Coccinella septempunctata* (Srivastava, 2004), *Dasylepida ishigakiensis* (Hata et al., 2014) и *Plutella xylostella* (Wang et al., 2011; Song et al., 2014). Снижение успешности спаривания вызвано истощением ресурсов по мере старения насекомых или предельным возрастом яиц (Singh, 2009). По нашим результатам, отсроченное спаривание значительно сократило период до яйцекладки. У некоторых видов насекомых спаривание часто изменяет поведение самок, вызывая физиологические изменения (Simmons, 2001). Такие изменения могут инициировать созревание яйцеклеток и могут быть вызваны не только продуктами семенной жидкости, но и физическими стимулами, такими как вставка эдеагуса и последующее растяжение копулятивной сумки (Simmons, 2001; Himuro, Fujisaki, 2015).

Самый длинный период перед яйцекладкой составлял 13, 17 дней, когда изолирование самок составляло 0 дней, в то время как период перед яйцекладкой был значительно короче, при половой изоляции, составляющей 2, 4, 6 и 8 дней. Это может быть связано с тем, что самка была более зрелой после 2-дневной задержки спаривания и могла лучше удерживать сперму или использовать дополнительные вещества эякулята во время процесса оплодотворения (Eberhard, Cordero, 1995; Himuro, Fujisaki, 2015). При изолировании самцов менее 4 дней период до яйцекладки значительно укорачивается. Это может быть связано с тем, что продолжительность спаривания удлинялась с увеличением возраста самцов, а физиологические изменения самок были вызваны физической стимуляцией (Himuro, Fujisaki, 2015). Возраст насекомого

при спаривании является важным фактором, влияющим на его репродуктивную способность (Gerken, Campbell, 2004; Hata et al., 2014; Sharon et al., 2016; Amoah et al., 2019).

Наши результаты показывают, что количество дней изолирования могут иметь негативное влияние на репродуктивную функцию картофельной коровки, причем степень воздействия различается между полами. Самки, которых не изолировали, отложили более 1000 яиц за весь период яйцекладки, результат аналогичен тому, о котором сообщили Zhou et al. (Zhou et al., 2014). Количество яиц уменьшалось по мере увеличения дней половой изоляции. (Fox et al., 2003; Srivastava, 2004; Singh, Singh, 2006; Singh, 2009; Cotter et al., 2010; Omkar, 2010; Wang et al., 2011; Hata et al., 2014; Song et al., 2014; Sharon et al., 2016; Wang et al., 2021). Это может быть следствием того, что яйца задерживаются или даже резорбируются в яичниках, когда самки откладывают спаривание, что приводит к снижению скорости производства потомства (Mbata, 1985; Amoah et al., 2019).

Также возможно, что по мере старения самцов их репродуктивные железы постепенно дегенерируют, что влияет на качество и количество спермы; таким образом, количество секрета их половых желез, передаваемое самке во время спаривания, могло быть недостаточным, что привело к снижению плодовитости (Park et al., 1998; Jones et al., 2001; Xu et al., 2009; Kawazu et al., 2014; Zhang et al., 2016).

Кроме того, скорость отрождения зависит от половой изоляции у самок по сравнению с самцами, и варьирует в зависимости от вида, значительно влияя на оплодотворяемость яиц (Fox et al., 2003; Mishra, 2004; Pervez et al., 2004; Srivastava, 2004; Wenninger, Averill, 2006; Singh, Singh, 2006; Omkar et al., 2010; Hata et al., 2014; Saxena et al., 2020). Однако, в нашем исследовании наблюдается явление, заключающееся в том, что влияние изолирования на самок линейно уменьшалось в течение 4 дней, но не было существенной разницы между 4, 6 и 8 днями. Это может быть связано с тем, что при задержке копуляции менее 4 дней жизнеспособность яйцеклетки или продукты

деградации ооцитов мешают миграции сперматозоидов или успешному оплодотворению яйцеклетки (Fox et al., 2003; Omkar et al., 2010; Nata et al., 2014;). После более чем 4-дневной задержки спаривания большое количество ооцитов могло реабсорбироваться (Bell, Bohm, 1975) из-за процесса апоптоза (Moore, Sharma, 2005), что привело к снижению яйценоскости. При этом объем спермы, переданной от самца к самке, вероятно, был одинаковым. Обнаружено, что изолирование по-разному влияет на продолжительность жизни взрослых особей у разных видов. У некоторых видов отсроченное спаривание может увеличить продолжительность жизни имаго (Maklakov et al., 2007; Lentini et al., 2018; Wu et al., 2018;). Широко распространено мнение, что это результат снижения расхода энергии, связанного с воспроизводством (Jiao et al., 2006; Burke, Bonduriansky, 2018). Omkar et al. (Omkar et al., 2010) и Bakker et al. (Bakker et al., 2011) показали, что задержка спаривания может быть причиной сокращения продолжительности жизни взрослых особей *Zygotogramma bicolorata* и *Anastrepha ludens*, возможно, из-за того, что самцы преднамеренно причиняют вред самкам, чтобы стимулировать более высокую скорость яйцекладки. Mahroof et al., утверждает, что у картофельной коровки наблюдалась слабая корреляция между долголетием и продолжительностью изолированиям в случае, если возраст спаривания имаго откладывался с 3 до 11 дней. (Mahroof et al., 2018). Proshold et al. предположили, что связь между возрастом самок при спаривании и продолжительностью жизни связана с изменением распределения пищевых резервов в ответ на спаривание (Proshold et al., 1982).

До сегодняшнего времени, исследования особенностей размножения картофельной коровки проводились только Л.Ф. Радыгиной с целью биологического обоснования метода химической стерилизации (Радыгина, 1984). По её данным, один перезимовавший самец может копулировать от 5 до 14 раз. Среднее количество спариваний, проведенных одним самцом, составляет 8,5-8,9. При этом 50-70% самцов проводят от 7 до 14 спариваний. Успех спа-

ривания и откладка яиц – два фундаментальных фактора, определяющих рост популяции насекомых в следующем поколении (Dhillon et al., 2018).

По нашим данным, половая изоляция влияет на каждый из демографических параметров. С увеличением количества дней задержки спаривания чистая половая скорость, а также внутренняя и конечная скорости увеличения у самок снижались, в то время как время удвоения популяции увеличивалось, когда возраст спаривания превышал 11 дней (Мацишина и др., 2023). Эти закономерности указывают на то, что потенциал роста популяций картофельной коровки будет снижаться по мере увеличения дней половой изоляции. Наши результаты (Мацишина и др., 2023) аналогичны результатам, полученным в других работах (Nischala, Hari, 2017; Lentini et al., 2018; Amoah et al., 2019), что указывает на то, что половая изоляция потенциально полезна для контроля плотности популяции вида. Хотя влияние половой изоляции на снижение плотности популяции вредителей не было подтверждено в полевых условиях, оно дополняет теоретическую основу интеграции факторов, влияющих на динамику популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 3

В результате исследования обобщены данные о динамике природных популяций картофельной коровки. Фенологию картофельной коровки следует разделить на два этапа, в зависимости от используемого кормового ресурса: 1) развитие в агроэкосистеме картофеля в период его вегетации; 2) развитие на дикорастущих кормовых ресурсах после окончания вегетации картофеля.

Зимовочные биотопы достоверно не установлены. Выход перезимовавших жуков отмечался на дубе монгольском (*Quercus mongolica*), чистотеле большом (*Chelidonium majus*), черемухе обыкновенной (*Prunus padus*) в третьей декаде мая. Переход на картофельные поля проходил в течение всего периода выхода имаго из диапаузы. Типичный первичный агробиотоп засе-

ления картофельной коровкой представлял собой посадки картофеля в фазе 5-7 листьев с сегетальной и рудеральной растительностью. Установлено преобладание количества самок над самцами, как у перезимовавших имаго, так и у имаго новой генерации (от 1,14:1 до 2,3:1). В зависимости от агрометеорологических условий года отмечено от 2 до 3 поколений. Изучены фотопериодические реакции картофельной коровки в условиях муссонного климата. Картофельная коровка является насекомым длиннодневного фотопериода. Процесс нажировки протекает в пределах от 12 до 18 ч. Этот же период оказался наилучшим для успешного формирования диапаузы. Увеличение ФПР до 24 часов привело к полному отказу от диапаузы. Большой вклад в изменение популяционных реакций картофельной коровки вносит фактор температуры. Наиболее благоприятным оказалось сочетание «фотопериод:температура» при 18ч:25°C. При иных сочетаниях температур и фотопериода самки не приступали к яйцекладке.

Впервые описаны влияние потребления пищи на биодемографические параметры популяции картофельной коровки. Выявлено, что для производства одного яйца требуется 0,129 см² листьев *S.tuberosum* ($Q_p = 0,129$). Это подтверждается расчётами: коэффициент конечного потребления – 0,1293 см² /день; внутренняя скорость увеличения (r), конечная скорость увеличения (λ) и среднее время генерации (T) популяции – 0,1312d⁻¹, 1,1402 d⁻¹ и 48,79 дней, соответственно. Чистый репродуктивный коэффициент R_0 – 603,54 яйца. На основании расчётных характеристик наблюдается прямая корреляция между количеством съеденного корма и произведенным потомством. Впервые показано влияние изоляции самцов и самок на скорость воспроизводства популяции. Установлено, что увеличение продолжительности изолирования негативно влияет на успех оплодотворения, что подтверждается укорочением периода яйцекладки и снижением коэффициента отрождения личинок у *H. vigintioctomaculata* (25-32%). Таким образом, эти закономерности указывают на то, что потенциал популяционной динамики зависит от её постдиапаузной плотности и соотношения полов.

ГЛАВА 4 ПИЩА КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

4.1 АЛЛЕЛОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ТРОФИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ «КАРТОФЕЛЬНАЯ КОРОВКА – КОРМОВОЕ РАСТЕНИЕ»

Для изучения механизмов аллелохимических взаимодействий в системе «картофельная коровка – растение картофеля» нами был поставлен эксперимент по исследованию содержания и динамики гликоалкалоидов в листьях интактных и поврежденных растений картофеля различных сортов. О физиологическом состоянии группы особей коровки, питавшихся на листьях картофеля, судили по содержанию гормонов стресса, выражаемых в мг% адреналина (рисунок 51).

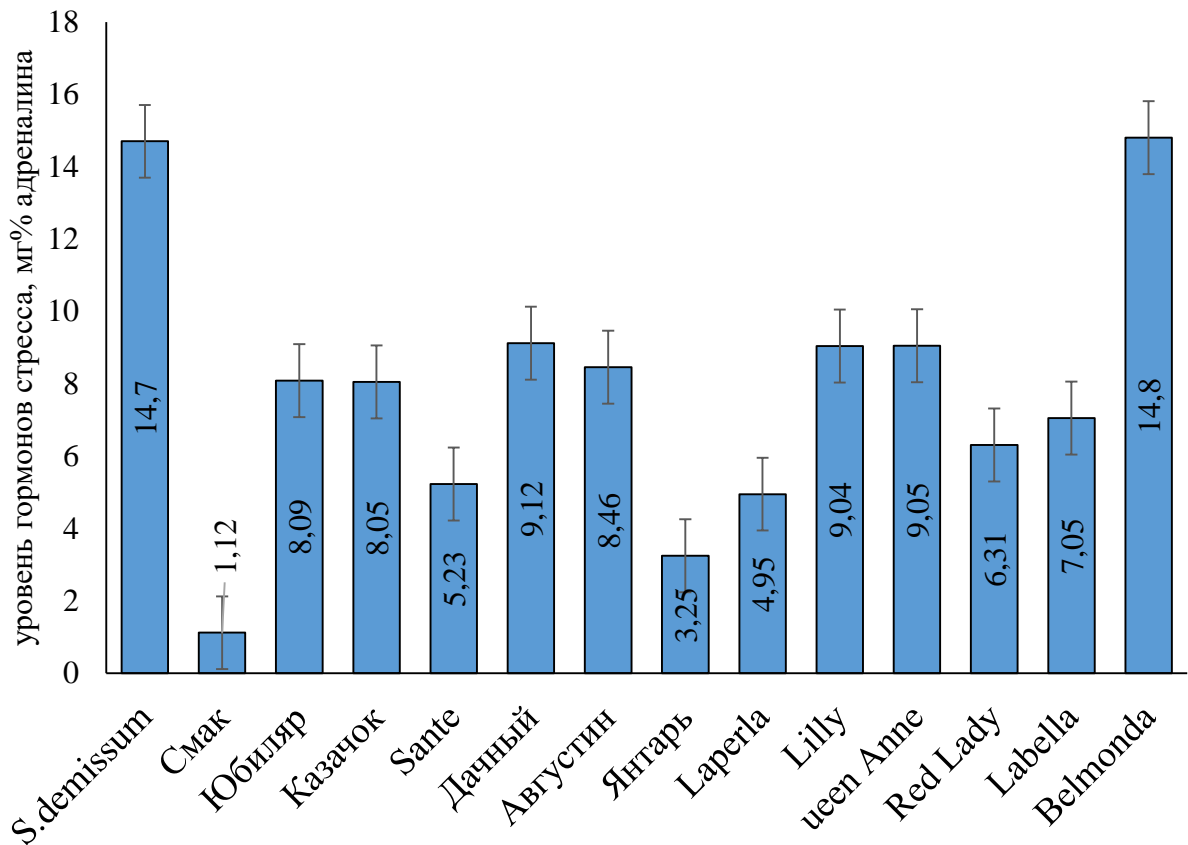


Рисунок 51 – Содержание гормонов стресса (мг% адреналина) в теле личинок картофельной коровки при питании различными сортами картофеля.

Наибольший уровень стресса демонстрировали личинки, питающиеся на растениях сортов Belmonda, Queen Anne, Lilly, Дачный, Казачок, Юбиляр и Августин. Наименьший - при питании на сорте Смак. Для сорта Belmonda

содержание гормонов стресса незначительно превышало аналогичный показатель для *Solanum demissum* и составило 14,8 мг% адреналина. По данным Вилковой и др., (Методические рекомендации..., 1993), известно, что содержание гормонов стресса у колорадского жука при питании на устойчивых сортах может составлять 12 мг% адреналина и более. В нашем исследовании этот показатель для картофельной коровки превышает 14 мг%. Определённый уровень стресса, выражаемый в повышении уровня гликоалкалоидов, демонстрировали так же и растения картофеля, повреждаемые фитофагом (рисунок 52) (Matsishina et al., 2023).

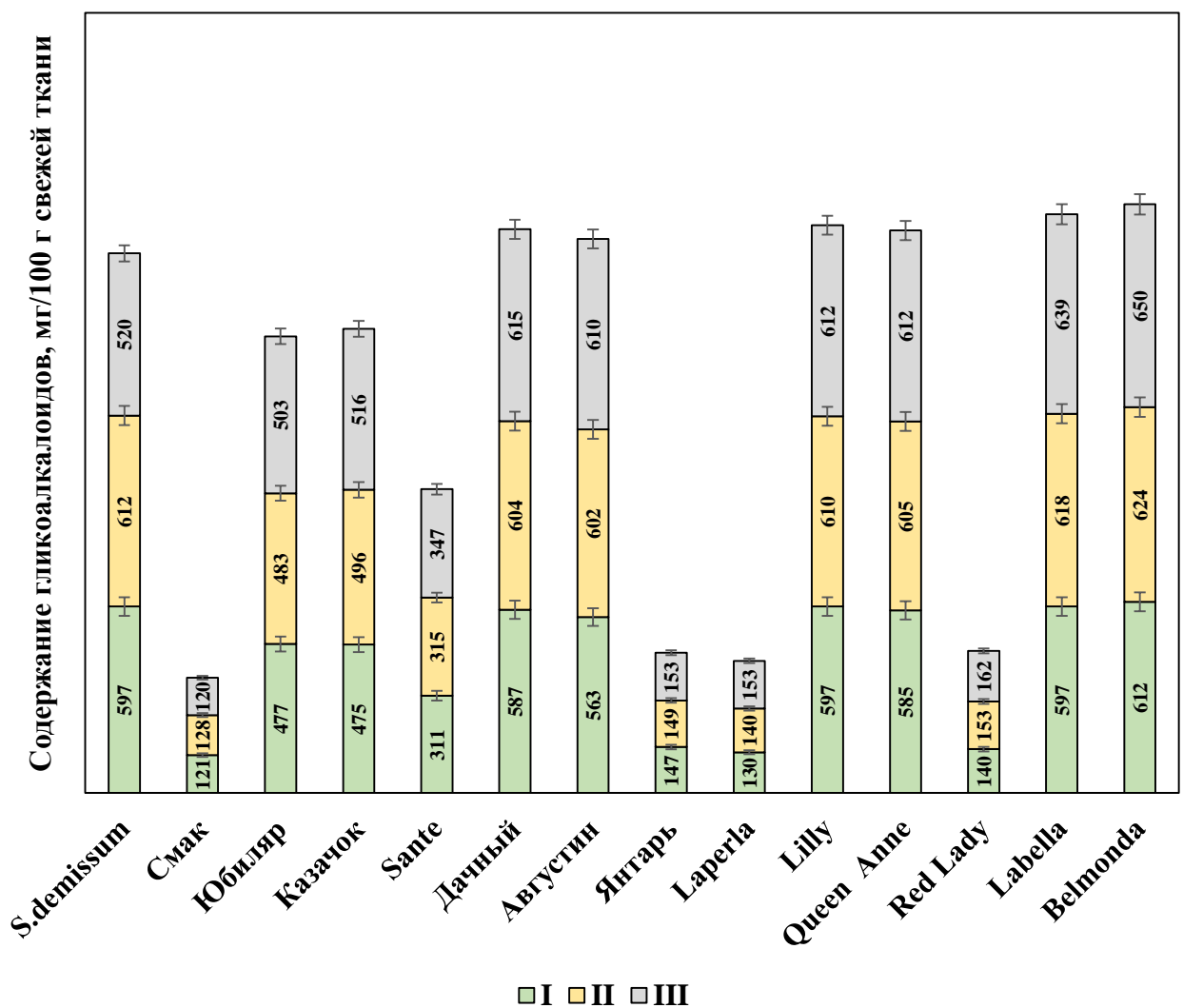


Рисунок 52 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях поврежденных картофельной коровкой растений картофеля: I – первые стуки; II – 3 сутки; III – 5 сутки

В целом, в наших исследованиях более высоким содержанием гликоалкалоидов отличались дикорастущие виды картофеля. Сорта культурного картофеля отличались значительным разнообразием содержания гликоалкалоидов. Так, сорта Бельмонда, Лабелла, Королева Анна, Лилли, Казачок и Августин характеризовались высоким уровнем содержания вторичных метаболитов, сравнимое с дикими видами. Однако, сорт Санте показывал значительно меньший уровень, а Лаперла, Ред Леди и Янтарь – сопоставимый со Смаком, который имел самый низкий показатель содержания гликоалкалоидов (120-128 мг/100 г). Повреждение листьев картофеля коровкой у ряда исследованных образцов вызвало прогрессирующий во времени прирост содержания гликоалкалоидов, наблюдаемый уже через 24 часа после подсаживания фитофага. Так, для сорта Бельмонда было характерно увеличение содержания гликоалкалоидов по сравнению с контролем в 1,3 раза первые сутки, в 1,4 раза на 3 сутки, 1,5 раза на 5 сутки. Для большинства прирост содержания гликоалкалоидов через 5 суток достигал до 20% от первоначального уровня. В отличие от большинства сортов растения сорта Смак не демонстрируют значимого увеличения содержания алкалоидов в зеленой массе в ответ на повреждение (Matsishina et al., 2023).

В неповрежденных листьях поврежденных растений (интактные растения) содержание гликоалкалоидов не оставалось постоянным, а прогрессировало в течение эксперимента практически синхронно (рисунок 53).

Так, у сорта Бельмонда содержание гликоалкалоидов в листья интактных растений увеличилось в 1,32 раза на 3-и сутки. У сорта Казачок – в 1,004 раза на 3-и, а на 5-е сутки - в 1,12 раз, что незначительно превышает этот показатель для поврежденных растений. Сорт Смак не демонстрировал каких-либо иммунных реакций, более того, на 5-е сутки произошло снижение количества гликоалкалоидов в 1,18 раз.

Вместе с тем, механическое повреждение, имитировавшее повреждение от коровок, незначительно влияло на содержание гликоалкалоидов (рисунок 54).

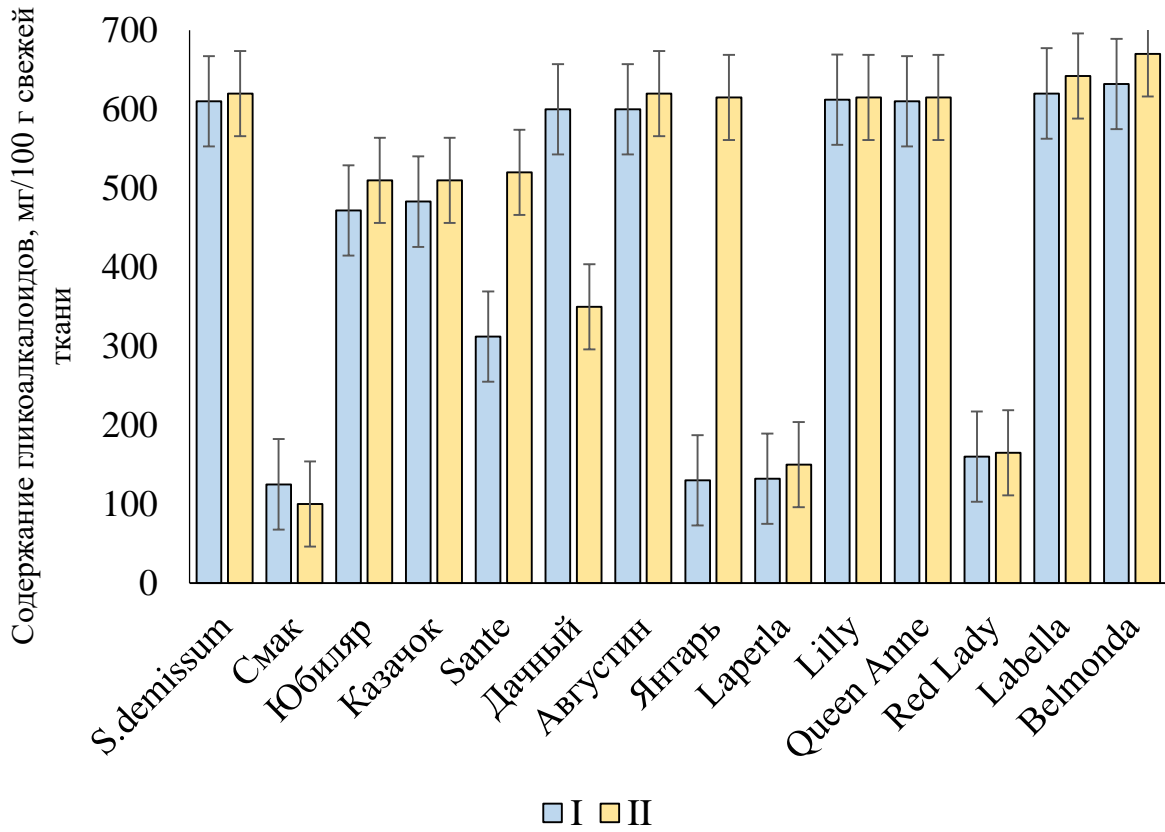


Рисунок 53 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях интактных растений картофеля: I – 3 сутки, II – 5 сутки

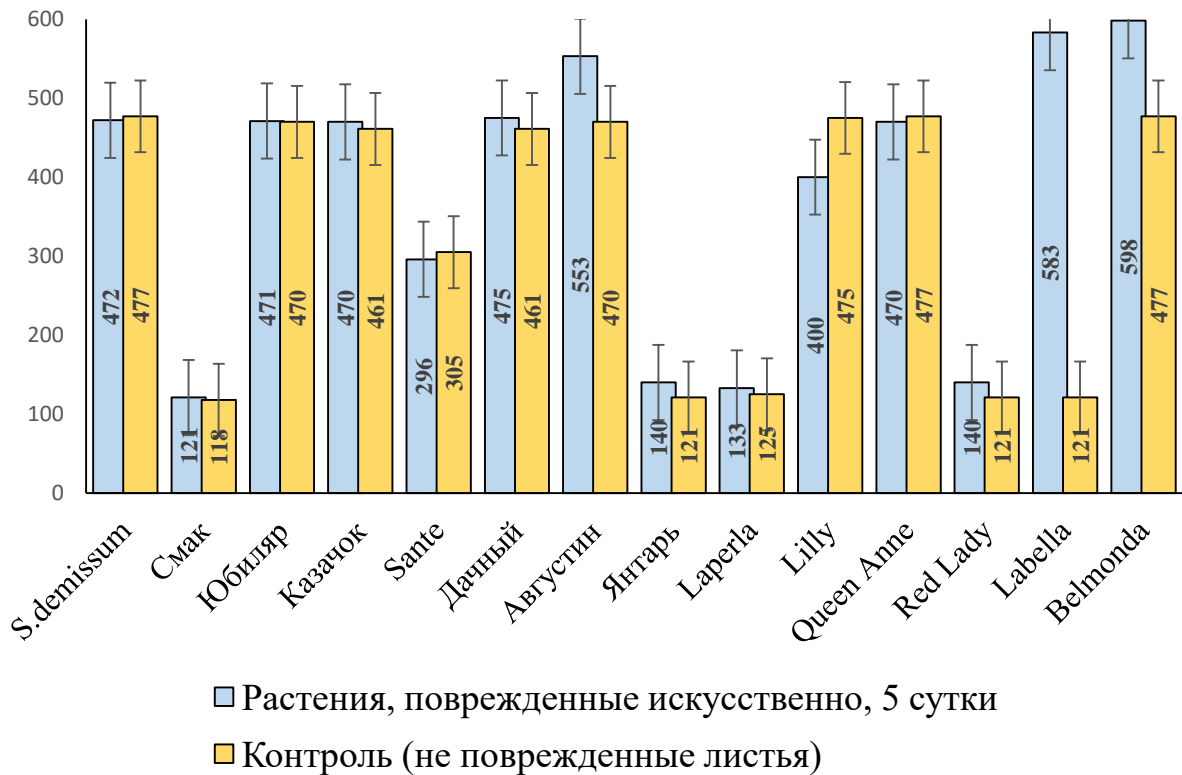


Рисунок 54 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях растений картофеля, поврежденных искусственно.

Кроме того, питание картофельной коровкой на растениях различных сортов картофеля вызывало прогрессирующий во времени прирост ингибиторов протеаз (% к контролю) (таблица 11). Как видно из таблицы 11, для сорта *Belmonda* характерна высокая, достоверно превышающая стандарт *S. demissum*, активность ингибиторов трипсина, хемотрипсина и папаина во всех вариантах эксперимента. Сопоставимо высокими являются показатели для сортов *Queen Anne* и *Дачный*, в то время как сорт *Смак* демонстрирует отсутствие какого-либо негативного воздействия на картофельную коровку (таблицы 10, 11) (Matsishina et al., 2023).

Таблица 10 – Корреляционный анализ исследуемых параметров по методу Спирмена (R), $p \leq 0,01$.

R/R ²	Уровень гормонов стресса, мг% адреналина	Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежих листьях)	Активность ингибиторов протеаз (%)	Смертность (%)	Вес куколки, мг	Онтогенез, дни
Смертность	0,9345 /0,8733	0,8143 /0,6631	0,6536 /0,4272	-	-0,7556 /0,5709	0,4464 /0,1993
Вес куколки	-0,7619 /0,5805	-0,4913 /0,2414	-0,7404 /0,5482	-0,7556 /0,5709	-	-0,7144 /0,5104
Онтогенез, дни	0,6134 /0,3763	0,2038 /0,0415	0,5976 /0,3571	0,4417 /0,1951	-0,7146 /0,5107	-
Уровень гормонов стресса, мг% адреналина	-	0,86 /0,7396	0,3958 /0,1567	-	-	-

Нами была установлена корреляция между показателями смертности (%), активности ингибиторов протеаз (%), динамики гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) и уровнем гормонов стресса (таблица 10, рисунок 55). Методом попарных сравнений и построения корреллограмм было выявлено, что достоверная линейная корреляция наблюдается между параметрами «уровень гормонов стресса – динамика гликоалкалоидов» и «уровень гормонов стресса – активность ингибиторов протеиназ» (таблица 10, рисунок 65, 66), которую необходимо трактовать как «чем выше уровень гликоалкалоидов и активность ингибиторов протеиназ в тканях растений картофеля – тем закономерно выше уровень стресса у питающейся на них картофельной ко-

ровки». Однако, корреляционные тренды для других показателей далеко не так однозначны (таблица 10).

Таблица 11 – Активность ингибиторов протеиназ (%) в листьях поврежденных и интактных растений картофеля. Примечание: 1 – интактные листья поврежденных растений; 2 – листья неповрежденных растений; 3 – листья, поврежденные ножницами; 4 – листья, поврежденные коровкой.

Сорт	Ингибиторы трипсина				Ингибиторы хипотрипсина				Ингибиторы папаина			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>S.demissum</i> (st)	8,6	8,2	12,5	13,0	13,2	12,8	29,8	31,4	8,3	8,5	16,3	17,5
Смак	<5	<5	6,3	6,8	6,5	6,2	12,3	11,8	0	0	6,2	5,8
Янтарь	<5	<5	6,5	7,2	7,0	6,8	21,2	20,4	0	0	18,4	19,5
Red Lady	<5	<5	6,4	6,9	7,3	7,5	28,3	27,2	<5	<5	13,4	14,5
Laperla	6,2	6,0	8,3	9,6	8,3	8,7	23,8	24,2	5,3	<5	14,1	14,8
Sante	6,3	6,0	9,3	10,4	10,4	10,6	15,2	16,4	5,8	6,2	17,3	18,2
Юбиляр	6,8	7,2	8,4	9,7	10,4	11,6	22,3	25,3	6,6	7,0	10,5	11,3
Labella	7,2	7,5	8,4	9,6	11,5	12,6	24,3	26,8	6,5	6,2	11,8	12,3
Казачок	6,5	7,0	28,5	32,3	13,2	12,8	29,8	31,4	6,6	7,0	10,5	12,4
Августин	6,3	6,0	11,6	12,8	11,5	12,6	24,3	25,4	7,3	7,5	19,4	19,8
Lilly	7,8	8,1	13,6	15,0	19,6	21,3	25,4	26,8	8,3	8,7	23,8	24,2
Queen Anne	8,6	8,2	12,5	13,0	11,2	19,6	19,8	21,3	8,4	8,9	19,8	20,4
Дачный	8,1	7,6	19,4	20,1	21,2	19,8	28,7	32,3	8,3	8,5	16,3	17,5
Belmonda	11,4	9,8	28,5	32,3	32,3	19,8	28,7	32,3	10,2	10,5	20,0	23,5
±SE	0,9	0,8	2,0	2,2	1,9	1,4	1,4	1,6	0,9	1,03	1,3	1,3
±SD	3,5	3,3	7,5	8,4	7,0	5,2	5,4	6,0	3,3	3,9	4,8	5,04

Так, корреляционный тренд для пары показателей «уровень гормонов стресса – смертность» хоть и имеет тенденции к линейности, однако, имеет расхождения в своей конечной части (рисунок 56). Вес куколки слабо коррелирует с уровнем гормонов стресса (рисунок 57), сроки онтогенеза от уровня гормонов стресса не зависят (рисунок 58), зато слабо коррелируют с показателем «динамика гликоалкалоидов» (рисунок 63).

Отмечается четкая зависимость между показателями «смертность – активность ингибиторов протеиназ» (рисунок 60). Вес куколок не коррелирует ни с показателем активности ингибиторов протеиназ, ни с динамикой гликоалкалоидов (рисунок 61, 62). Эти тренды указывают на влияние пока неустановленных факторов на физиологическое состояние особей картофельной коровки.

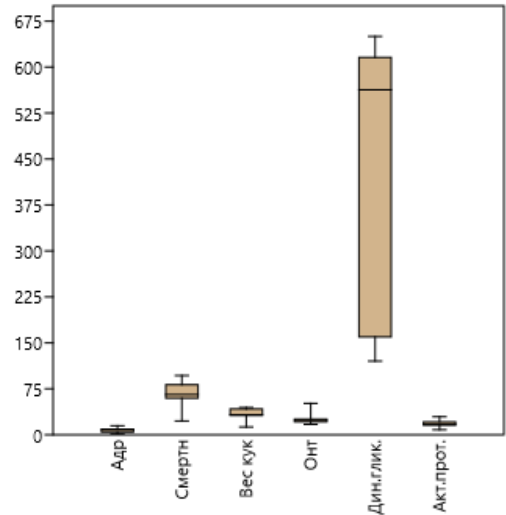
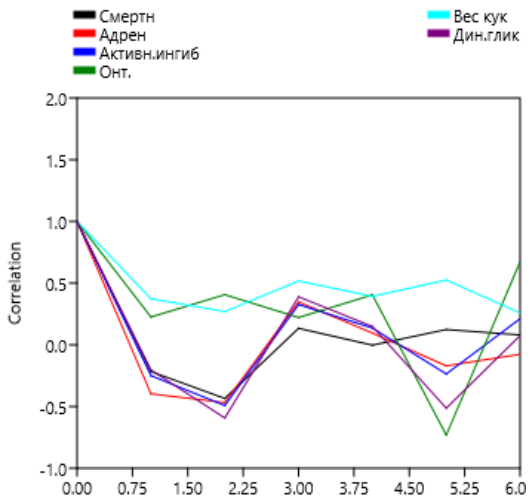


Рисунок 55 – Корреляционные тренды и +/- SD

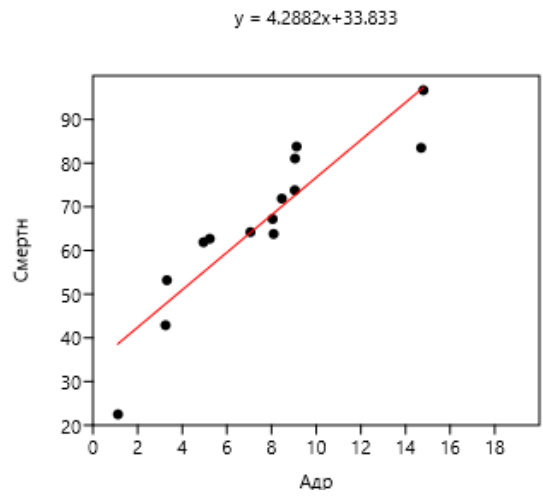
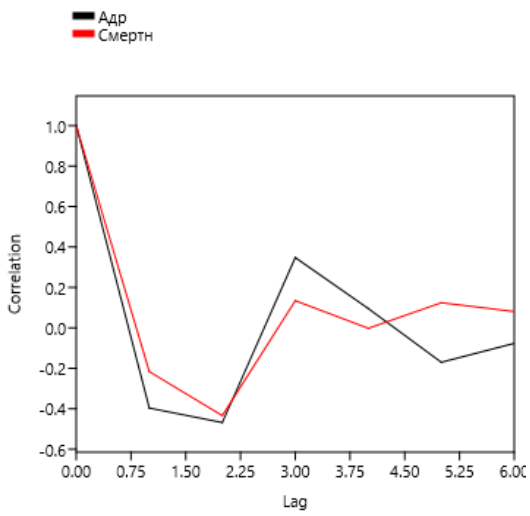


Рисунок 56 – Корреляционные тренды для показателей «Уровень гормонов стресса – смертность».

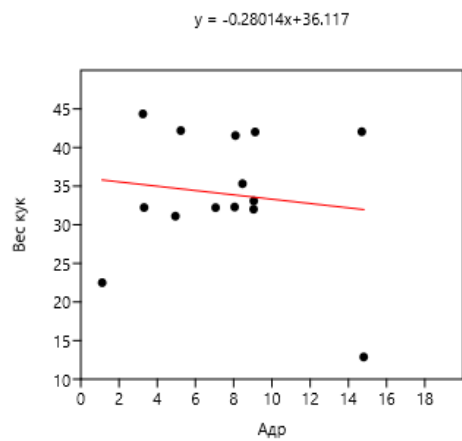
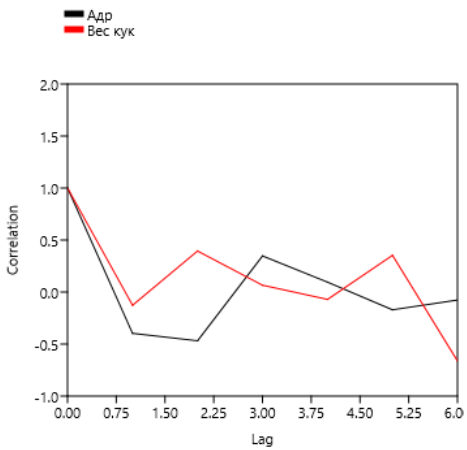


Рисунок 57 – Корреляционные тренды для показателей «Уровень гормонов стресса – вес куколки».

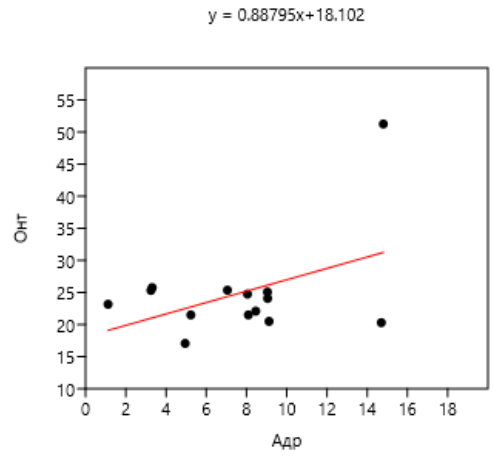
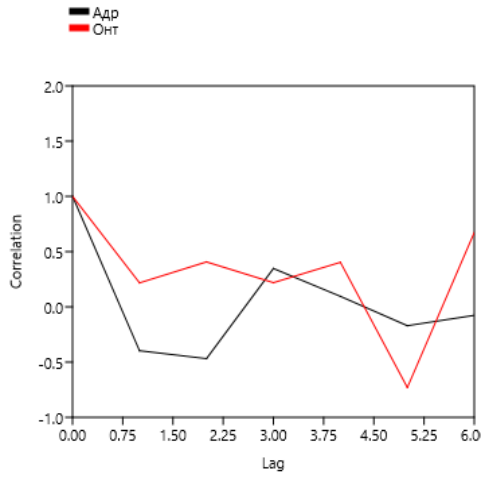


Рисунок 58 – Корреляционные тренды для показателей «Уровень гормонов стресса – сроки онтогенеза».

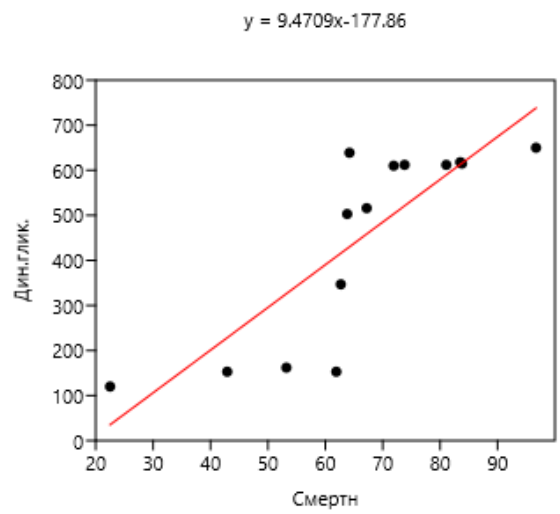
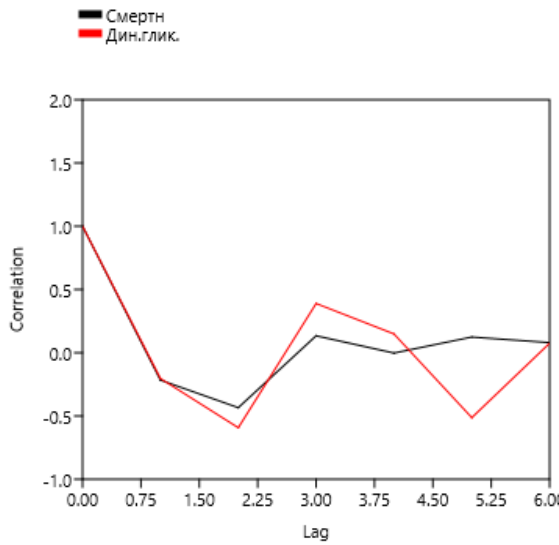


Рисунок 59 – Корреляционные тренды для показателей «Смертность – динамика гликоалкалоидов».

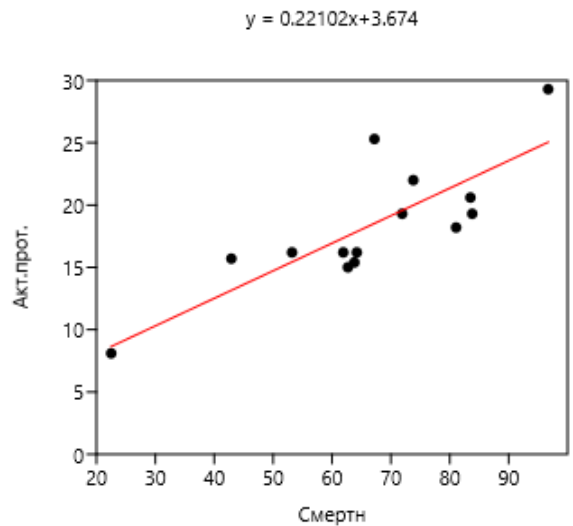
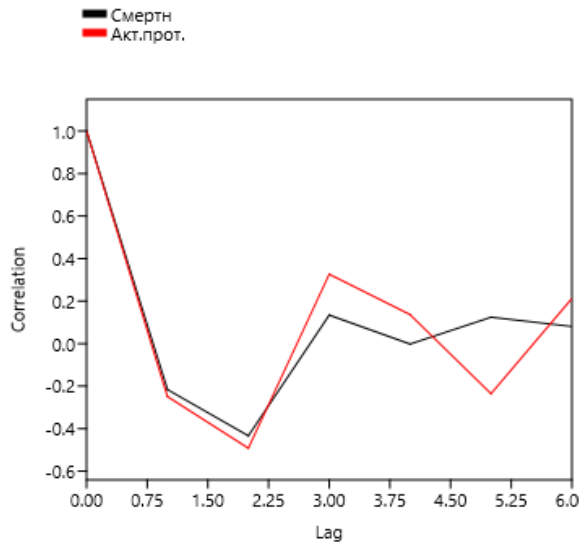


Рисунок 60 – Корреляционные тренды для показателей «Смертность – активность ингибиторов протеиназ».

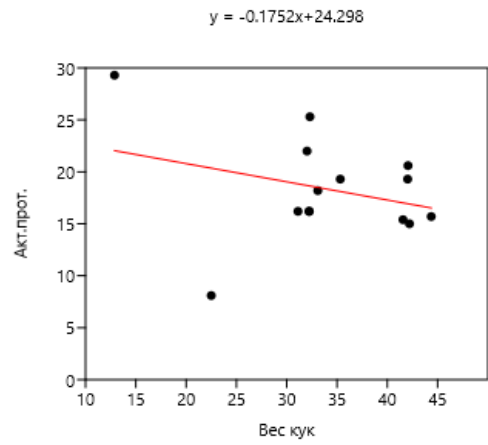
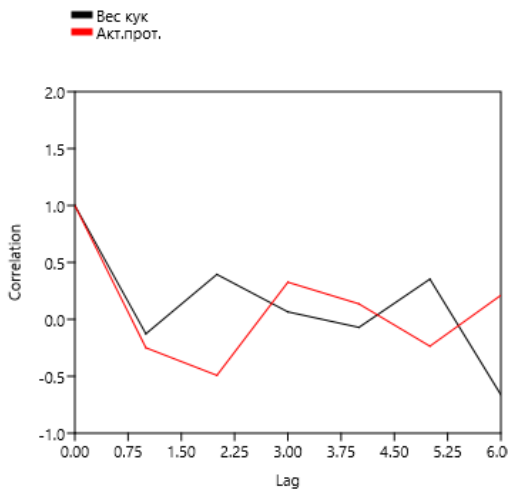


Рисунок 61 – Корреляционные тренды для показателей «Вес куколок – активность ингибиторов протеиназ».

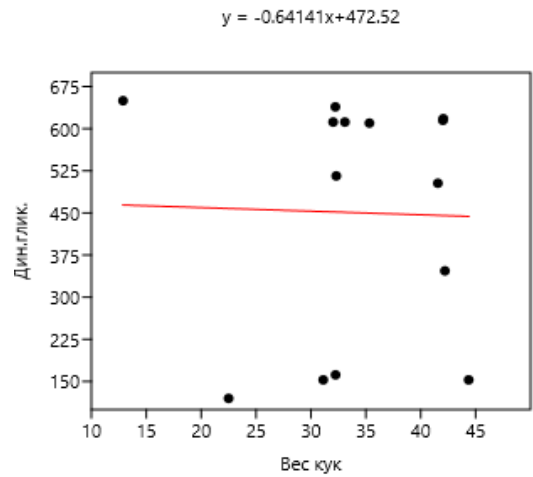
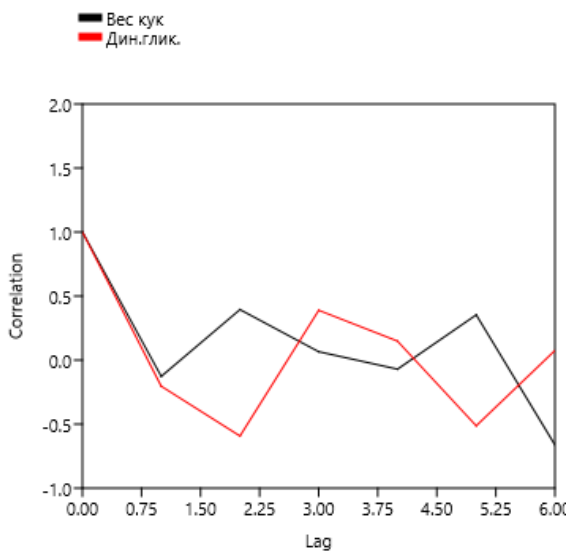


Рисунок 62 – Корреляционные тренды для показателей «Вес куколок – динамика гликоалкалоидов».

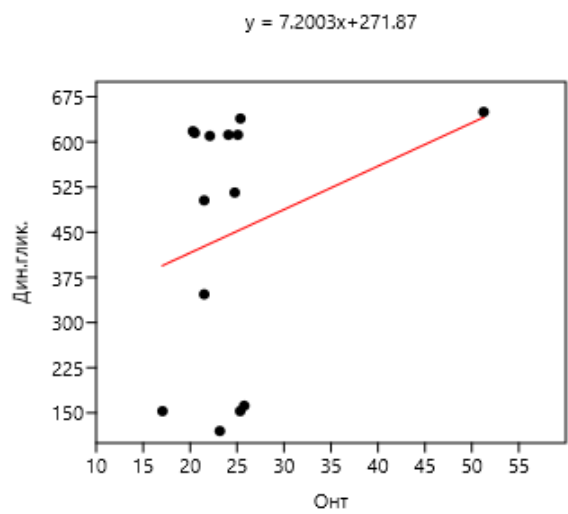
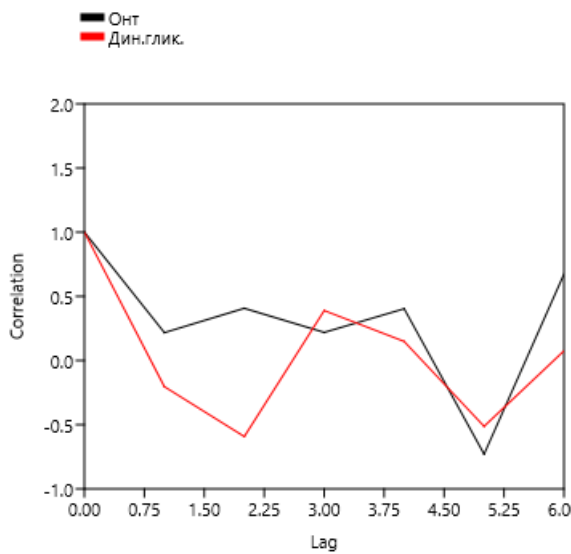


Рисунок 63 – Корреляционные тренды для показателей «Сроки онтогенеза – динамика гликоалкалоидов».

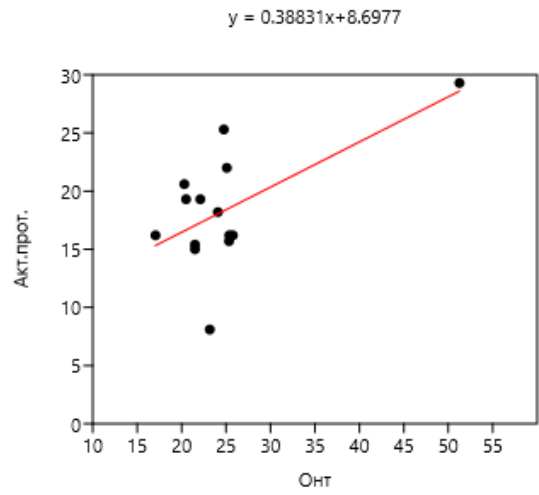
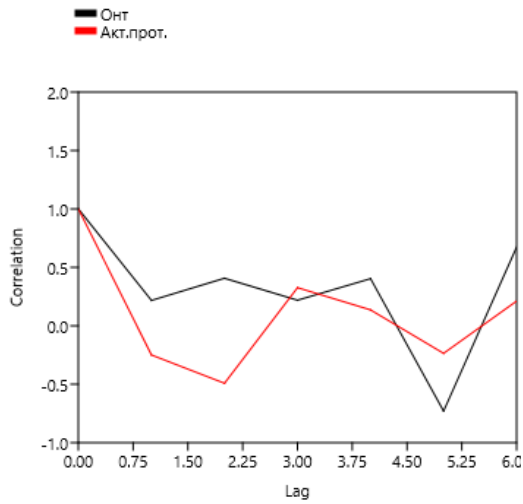


Рисунок 64 – Корреляционные тренды для показателей «Сроки онтогенеза – активность ингибиторов протеиназ».

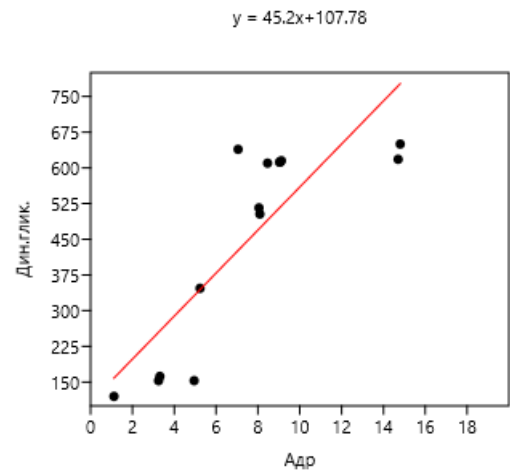
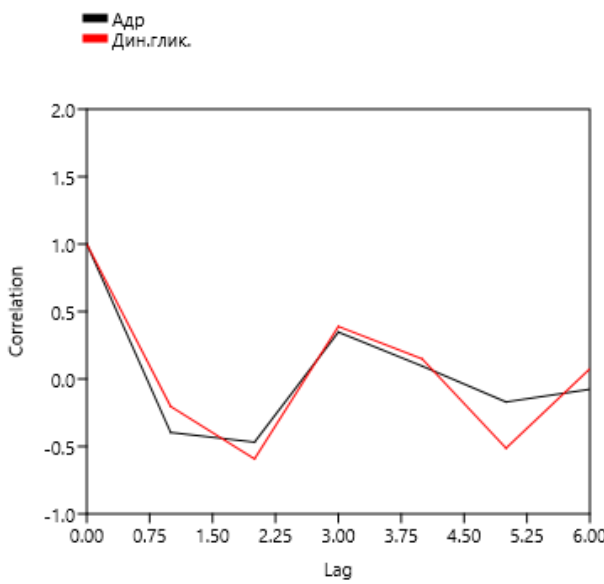


Рисунок 65 – Корреляционные тренды для показателей «Уровень гормонов стресса – динамика гликоалкалоидов».

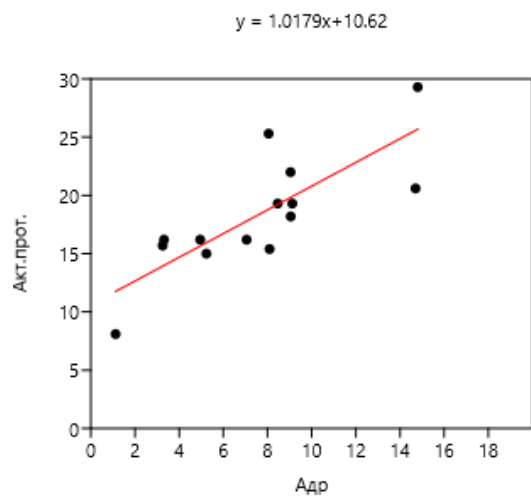
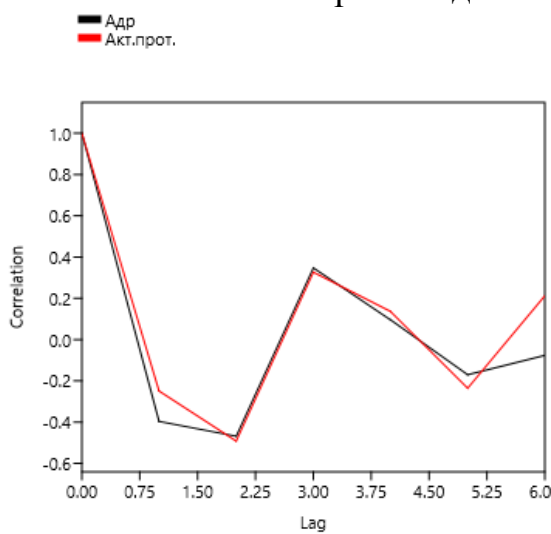


Рисунок 66 – Корреляционные тренды для показателей «Уровень гормонов стресса – активность протеиназ».

При этом анализ корреляционных трендов между показателями «смертность – вес куколок» (рисунок 67), «сроки онтогенеза – смертность» (рисунок 68) и «вес куколок – сроки онтогенеза» (рисунок 69) указывает на наличие слабой зависимости между нажировочным питанием и сроками прохождения онтогенеза.

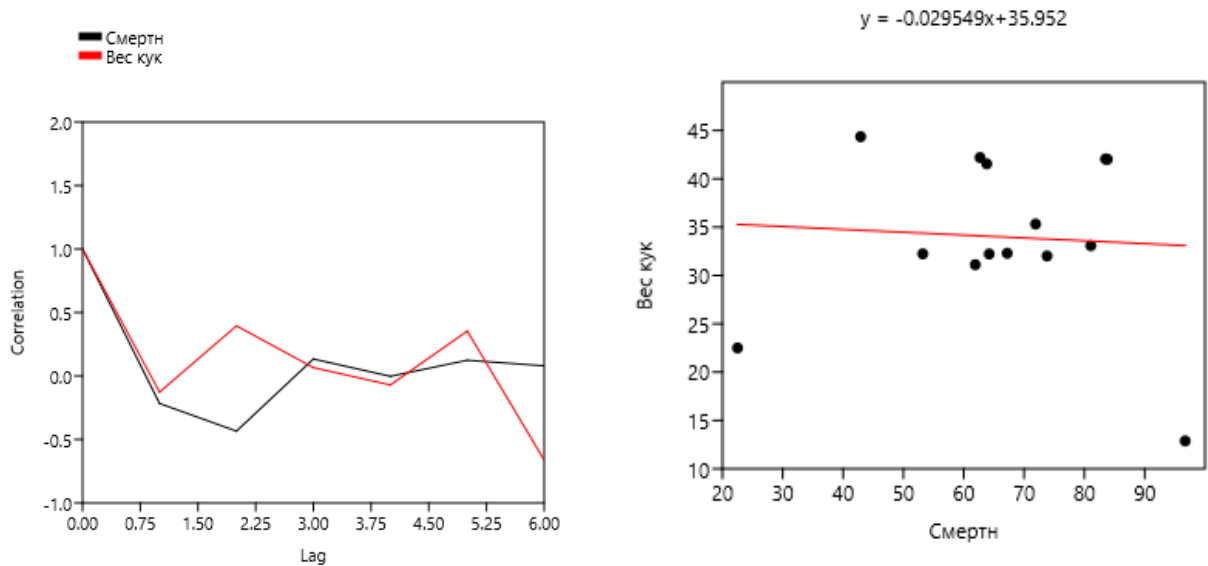


Рисунок 67 – Корреляционные тренды для показателей «смертность – вес куколок»

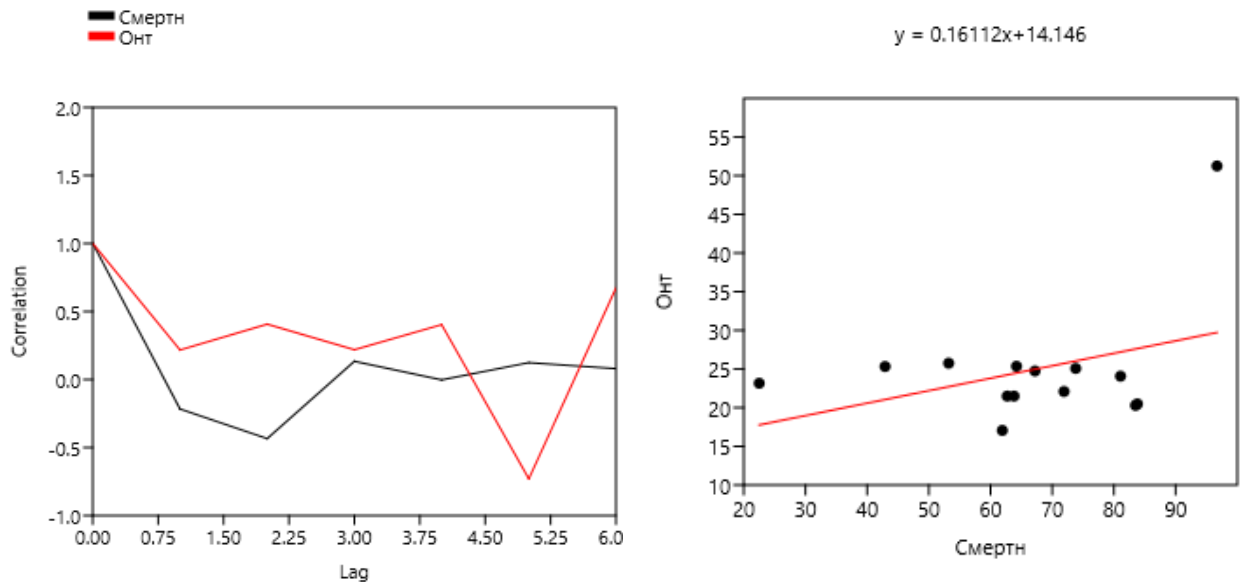


Рисунок 68 – Корреляционные тренды для показателей «смертность – сроки онтогенеза»

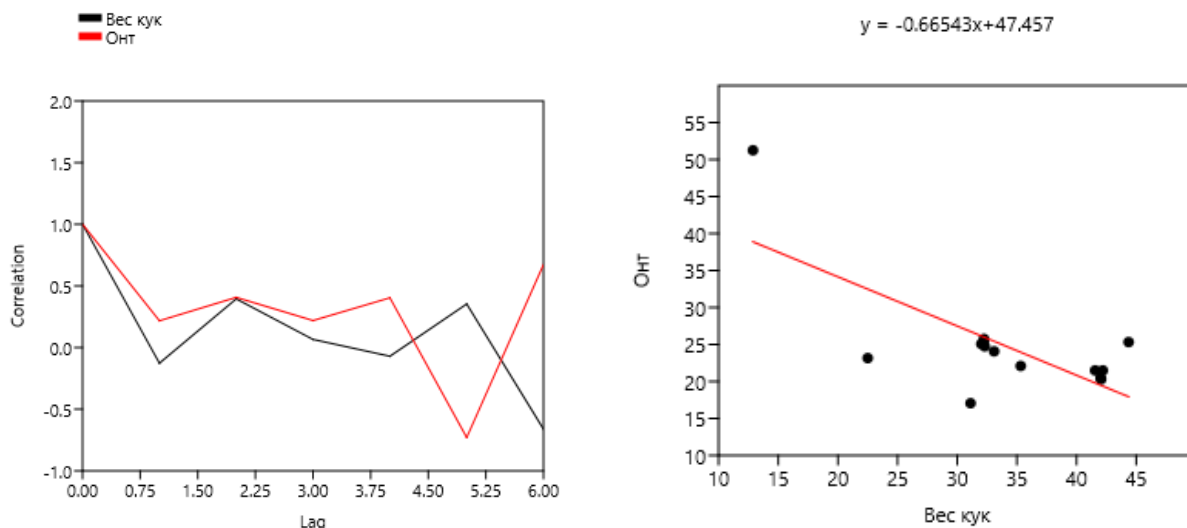


Рисунок 69 – Корреляционные тренды для показателей «сроки онтогенеза – вес куколок»

Krasowski et al., McGehee, et al. установлено, что гликоалкалоиды картофеля способны ингибировать ацетилхолинэстеразу, что затрудняет проведение нервного импульса и блокирует координирующую деятельность центральной нервной системы, в том числе и у насекомых (Krasowski et al., 1997; McGehee, et al., 2000).

Рядом авторов установлено, что гормоны стресса проявляют специфическое воздействие на нервную систему насекомых и таким образом вызывают смену периодов гиперактивности состоянием прострации. Кроме того, гормоны стресса влияют на такие физиологические состояния организма насекомого, как регуляция углеводного обмена, контроль распада гликогена через образование циклического аденозин-3',5'-фосфата в мышцах, жировом теле, а также уровень свободной трегалозы в гемолимфе насекомого (Воскресенская, 1969; Иващенко, 1988; Методические рекомендации..., 1993). Гормоны стрессы также ингибируют секрецию в гемолимфу проторакотропного гормона, вследствие чего снижается титр гормона линьки, происходит задержка развития, возникают проблемы при прохождении линек. Селезнев, Раушенбах, Еремина и др. отмечали резкое снижение активности эстераз ювенильных гормонов, отчего увеличивается аллатотропная активность мозга, в результате чего повышается содержание ювенильных гормонов и по этой причине насекомые не могут пройти личиночно-имагинальную линьку,

на имаго выходят особи с тератозами, часто бескрылые, имеющие куколочное строение брюшка (Селезнёв, Раушенбах, 2003; Еремина, Грунтенко, 2017).

Следовательно, при питании на устойчивых сортах картофельная коровка испытывает стресс-реакцию. Стрессор – это воздействие на организм абиотических и физиологических факторов, таких как: тепло, холод, эмоциональное воздействие, болевые раздражения, голодание, интоксикация и т.д (Еремина, Грунтенко, 2017). Чтобы доказать, что на физиологическую реакцию организма фитофага не влияют стрессы иного генеза (абиотические и биотические), был поставлен эксперимент с дизайном – по Е.А. Чертковой и др. (Черткова и др., 2016) в нашей модификации: в схему эксперимента добавлены контроль 1 (обработка дистиллированной водой) и контроль 2 (питание на устойчивом сорте картофеля *Belmonda*) (рисунок 70).

Для моделирования абиотического стресса были применены воздействия по Чертковой и др., 2016 (Черткова и др., 2016). Экстремальное повышение уровня гормонов стресса (мг% адреналина) зафиксировано в варианте с ожогом. В первые сутки после воздействия показатель превысил 12,7 раз вариант с обработкой водой и был достоверно равен показателю контроля 2 – питание на листья устойчивого сорта *Belmonda* ($14,53 \pm 1,25$ и $14,9 \pm 1,21$ соответственно). Перегрев и переохлаждение приводили к повышению уровня гормонов стресса, однако, высокая адаптированность картофельной коровки к флуктуациям муссонного климата Приморского края нивелировала данные воздействия, вследствие чего уровень гормонов стресса (мг% адреналина) на третьи сутки даже незначительно снижался (рисунок 70). Сопоставимые результаты были получены в работе Е.А. Чертковой с соавт. (Черткова и др., 2016) для колорадского жука. Однако, в работе коллег не указано, на листьях какого сорта картофеля содержались личинки в процессе эксперимента, и в результатах нет поправки на стрессовое воздействие кормового растения.

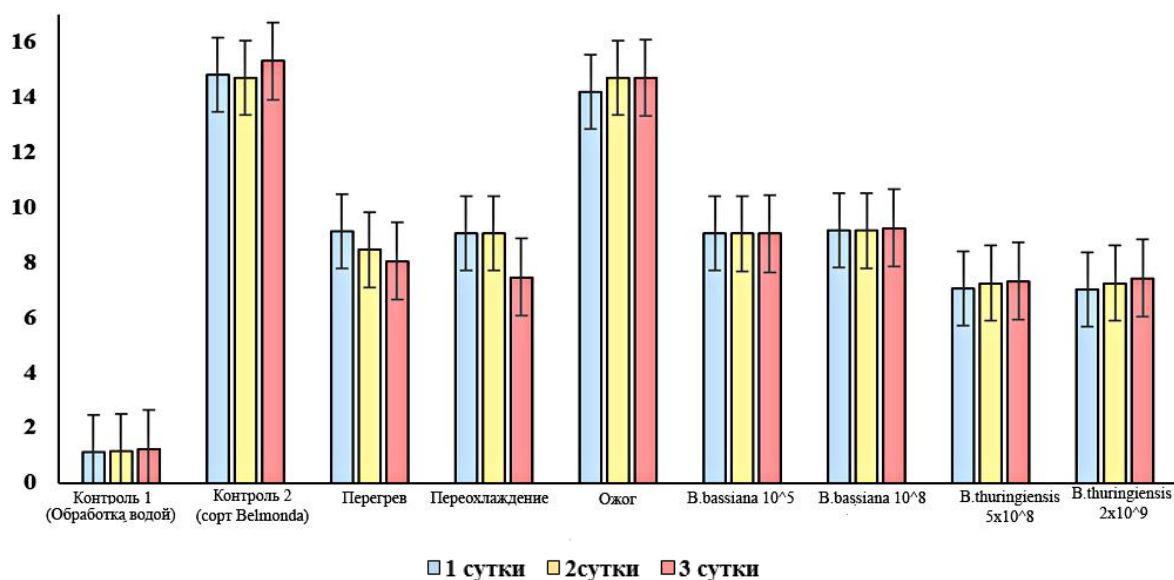


Рисунок 70 – Изменение уровня гормонов стресса (мг% адреналина) в зависимости от стрессового воздействия.

При инфицировании личинок картофельной коровки бактериями *Bacillus thuringiensis* было отмечено увеличение уровня гормонов стресса (мг% адреналина) по отношению к контролю 1 (обработка водой), однако, в сравнении с контролем 2 (питание на устойчивом сорте Belmonda) это оказался самый слабый стрессор. Заражение *Beauveria bassiana* также приводило к увеличению уровня гормонов стресса (мг% адреналина) относительно контроля 1 (обработка водой), причём воздействие стрессора оставалось стабильным, что указывает на развитие патогенеза микоза. На третьи сутки коровки, зараженные спорами *Beauveria bassiana*, теряли подвижность и прекращали питаться. При этом, уровень гормонов стресса в данном варианте эксперимента был ниже, чем в контроле 2 (питание на устойчивом сорте Belmonda) в 1,62 раза (рисунок 70).

Тем не менее, при заражении личинок колорадского жука энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana* отмечалось достоверное повышение титра дофамина в гемолимфе. Поскольку дофамин является предшественником норадреналина в метаболомных путях (Замощина, 2006), это напрямую свидетельствует о стрессовом воздействии энтомопатогенов на организм насекомого и отчасти подтверждает наши результаты. Необходимо обратить внимание, что питание на устойчивом сорте картофеля по силе стрессового воз-

действия оказалось сопоставимо с ожогом – повреждением тканей организма, вызванном действием высокой температуры. Это указывает на важное значение пищевого фактора для популяции двадцативосьмипятнистой картофельной коровки (рисунок 70).

Ибрагимов и др., Lapous et al., Lange et al., Yang et al., установили, что накопление гликоалкалоидов в листьях зависит не только от механических повреждений насекомыми, но и от веществ, находящихся в слюне фитофагов, которые при питании попадают в клетки растений и запускают механизмы иммунного ответа. Известно, что мевалоновая кислота определяет синтез стеролов и изопреноидов, и сама находится под контролем 3-гидрокси-3-метилглутарил-КоА-редуктазы (Yang et al., 1991; Lapous et al., 1998; Lange et al., 1998; Ибрагимов и др., 2005). Компоненты, выделяемые слюнными железами насекомого, индуцируют специфическую экспрессию этого изофермента (ген *hmg1*), который катализирует образование мевалоновой кислоты. Расходясь в изопреноидном пути, она служит в качестве источника углерода для биосинтеза стероидной группы гликоалкалоидов, что в конечном итоге приводит к повышению их содержания в клетке. В то же время, растения картофеля характеризуются высоким содержанием в тканях ингибиторов протеолитических ферментов (Шпирная и др., 2006а). Сериновые протеазы, особенно трипсин и химотрипсин, выполняют пищеварительную функцию, т.е. разрывают пептидные связи в крупных белках с образованием более мелких пептидов (Jiang, Kanost, 2000; Li et al., 2004). Ингибирование их активности снижает вес личинок и куколок, задерживает их рост и продлевает время их генерации, причем эти ингибирующие эффекты более значительны на ранних стадиях развития (Wu et al., 2013).

В своих исследованиях мы также наблюдали, что сорта с разной активностью ингибиторов протеаз оказывали различное подавляющее действие на протеазную активность и, следовательно, продлевали рост и периоды развития картофельной коровки (Мацишина и др., 2019). Данные факты подтверждаются нашим следующим экспериментом по изучению активности

собственных протеаз картофельной коровки (рисунок 71, 72). На сортах Смак, Янтарь, Red Lady наблюдается наименьшая активность инвертазы и α -амилазы, в то время как у остальных сортов она выше в среднем от 3 до 18 раз. Вместе с ростом адреналина это свидетельствует о торможении синтеза гликогена и активизации его расщепления (Митрофанов, 2007).

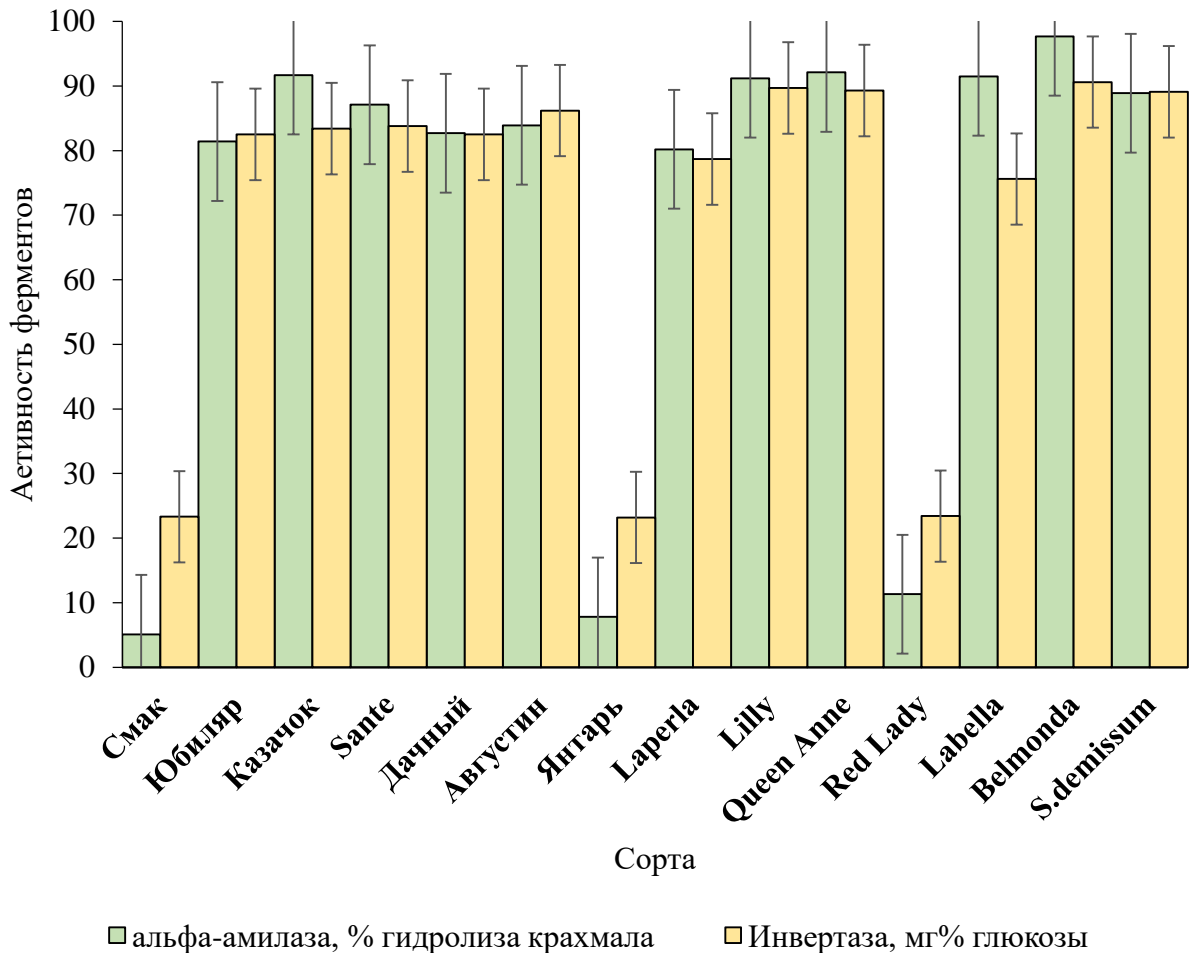


Рисунок 71 – Активность ферментов инвертазы и α – амилазы в теле личинок картофельной коровки в ответ на питание различными сортами.

Наибольшая активность липолитического фермента трибутириназы отмечена на сорте Смак, что превышает показатели остальных сортов в 1,3-1,8 раза (рисунок 72). По-видимому, на при питании на сорте Смак наблюдается нормальный липидный обмен, что позволяет личинкам эффективно использовать своё жировое тело. В то же время, происходит уменьшение эффективности использования запасных жиров у личинок, кормящихся на отличных от Смака сортах, что приводит к недоразвитию жирового тела.

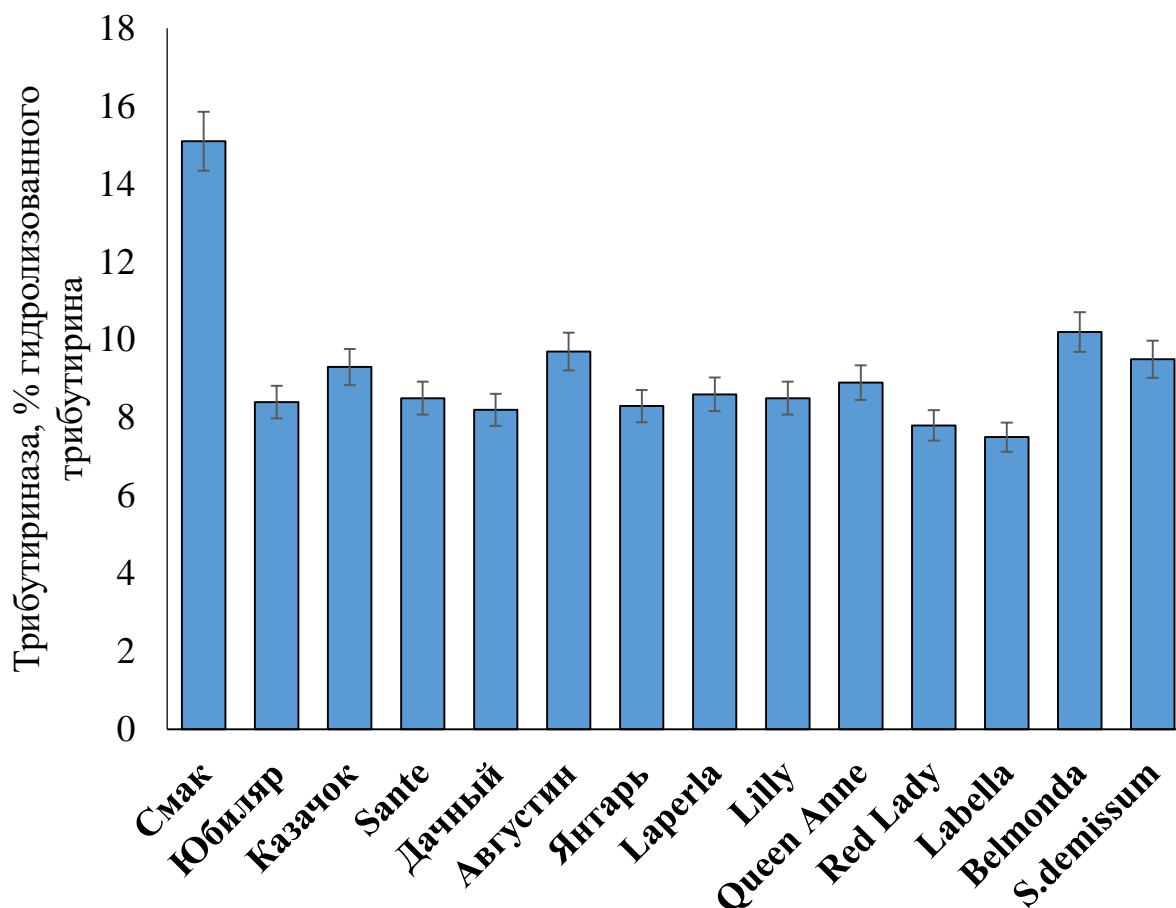


Рисунок 72 – Активность фермента трибутириназы в теле личинок картофельной коровки в ответ на питание различными сортами

Проведенный анализ по Спирмену показал наличие положительной корреляции между показателями «активность ингибиторов трипсина» и «активность протеиназы типа трипсина» ($R=0,2338$, коэффициент детерминации $0,0547$, $p \leq 0,01$).

На устойчивых сортах резко замедляется акт питания картофельной коровки (рисунок 73). Активность пищеварительных ферментов, гидролизующих белки, углеводы и жиры, повышается. Реакция гиперфункции пищеварительной системы указывает на резкое возрастание энергетических затрат на усвоение пищи при питании на относительно устойчивых сортах и свидетельствует о снижении коэффициента её полезного действия. Физиологически, это свидетельствует о слабом окислении жирных кислот, что затрудняет вхождение углеводов в цикл Кребса, затем в организме ослабляется дей-

ствие глюкозы на липолиз, происходит гиперактивация липолиза в результате выделения катехоламинов.

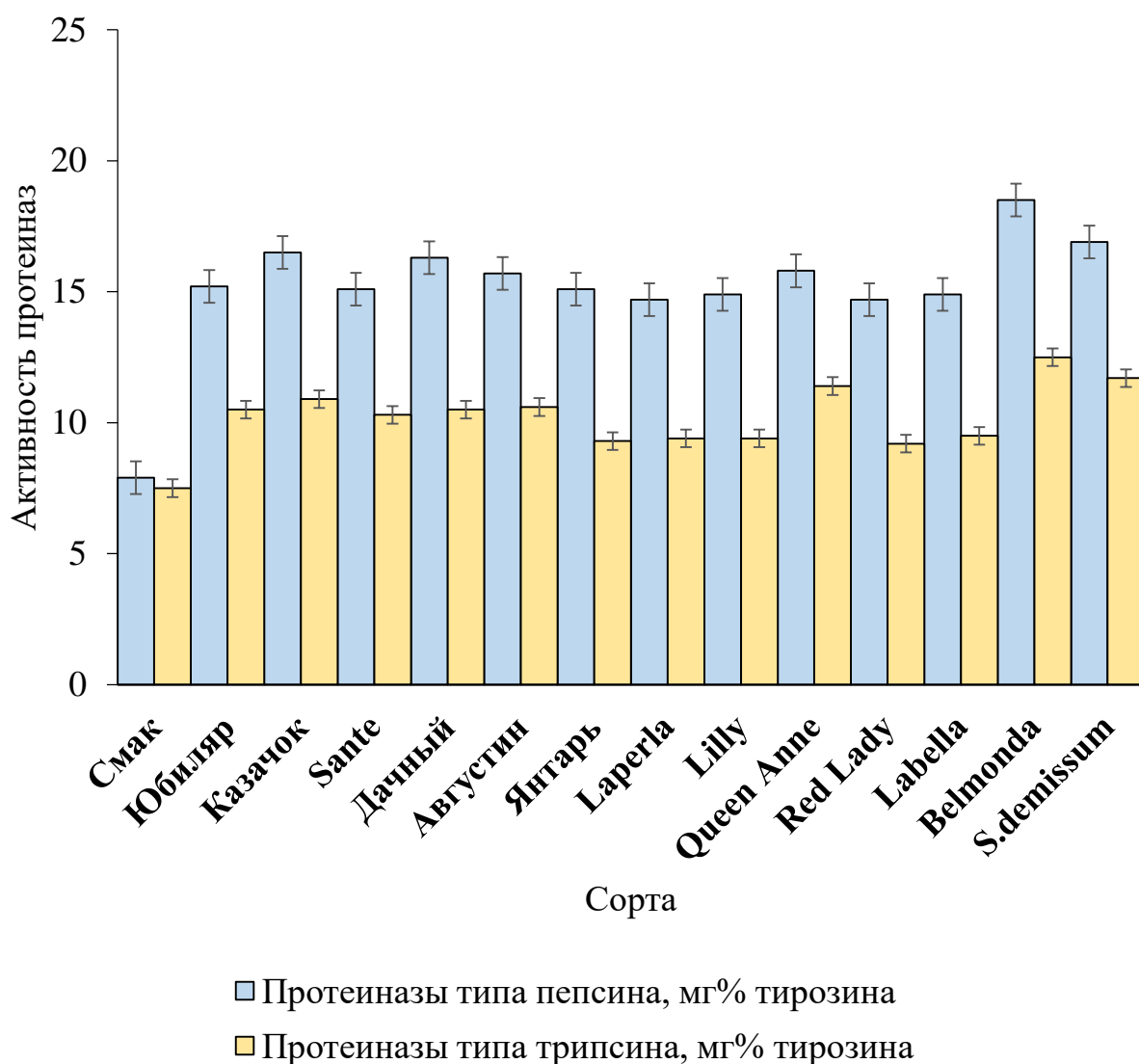


Рисунок 73 – Совместная активность протеиназ типа трипсина (в насекомом) и ингибиторов трипсина (в растении) при питании на различных сортах картофеля.

При действии на организм чрезвычайных раздражителей количество совершаемой в нем работы возрастает, что приводит к повышенному расходу липидов и недоразвитию жирового тела. После потребления растительной ткани фитофагом, ингибиторы протеаз связываются и подавляют активность протеолитических ферментов в кишечнике насекомого. Поскольку ингибиторы протеиназ не обладают каталитическими функциями, их способность помешать росту насекомого зависит от накопления относительно концентрации пищеварительных ферментов.

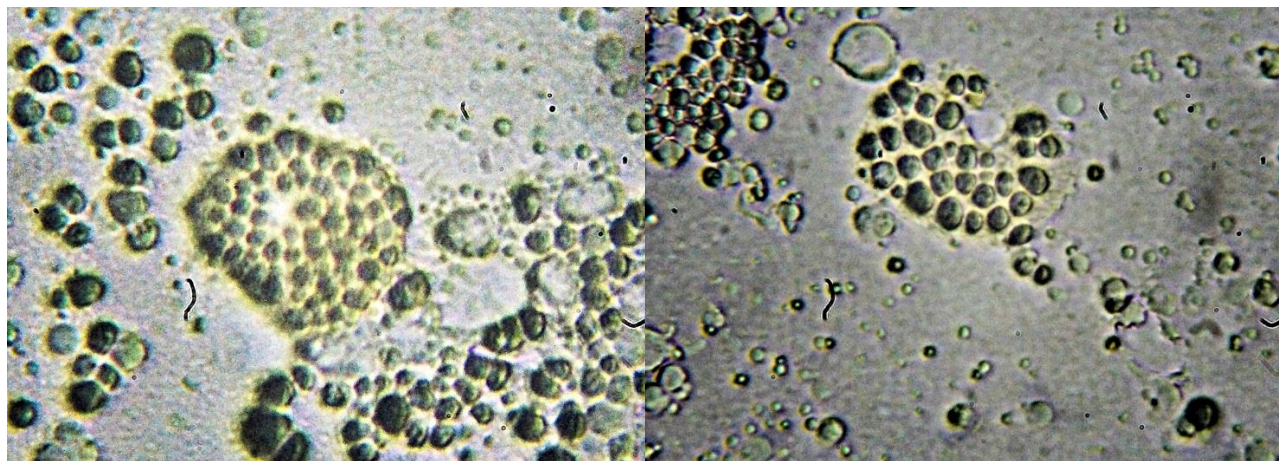
В наших исследованиях, питание на сорте *Belmonda*, концентрация ингибиторов протеаз в котором превышала 20 мг% тирозина, приводило к замедлению роста и развитие, синдрому неполного голодания, смещению рамок онтогенеза, развитию морфологических аномалий (таблица 9, рисунок 84). Данный факт подтверждается экспериментами зарубежных коллег. Так, в экспериментах Zhao et al. (Zhao et al., 2019), период роста и развития *Plutella xylostella*, проглотивших различные концентрации ингибиторы протеаз, значительно отличались по сравнению с контролем. Результаты этого исследования совпали с мнением Ortego et al. (Ortego et al., 1998) о том, что различные ингибиторы протеаз имеют разные уровни ингибирования роста насекомых, причем периоды роста и развития зависят от концентрации ингибитора. Насекомые обладают определенной способностью к адаптации. Так, при выкармливании *Prodenia litura* Fabricius (Lepidoptera, Noctuidae) в течение нескольких поколений пищей, содержащей большое количество ингибиторов трипсина, ингибирующий эффект на личиночный вес и вес куколки снижался (Ogunlabi, Agboola, 2007; Opitz, Mvller, 2009). Wang и Qin (Wang, Qin, 1996), Upadhyay и Chandrashekar (Upadhyay, Chandrashekar, 2012) показали, что чем выше концентрация ингибитора, тем очевиднее ингибирующий эффект: если личинки насекомых в течение длительного периода проглатывали низкие концентрации ингибиторов протеаз, активность химотрипсина увеличивалась, активность высокощелочного трипсина уменьшалась, в то время как активность общей протеазы оставалась неизменной. Ингибиторы протеаз нарушают баланс между протеазами, вызывая расстройство в пищеварительной системе, что влияет на рост и размножение насекомых (Chougule et al., 2005).

Необходимо отметить, что ферменты растений могут проявить свои защитные свойства даже при низких концентрациях. К этой выявленной ранее особенности проявлялось малое внимание исследователями до недавнего времени (Мосолов, 1983; Валуева, Мосолов, 2002; Лаврова и др., 2017). Исследования о защитной роли растительных ферментов сосредотачивались

главным образом на окислительных ферментах (полифенолоксидаз и другие), которые имели способность ковалентно модифицировать/изменять растительные белки и тем самым снижать усвояемость и перевариваемость растительной пищи (Abad et.al., 2008; Ревина и др., 2012; Удалова и др., 2014; Ali et.al., 2018). Однако, комплекс гидролитических ферментов кишечника насекомых является одной из основных мишеней для действия защитных реакций растения, т.к. именно этими ферментами определяется доступность структурных веществ (белков, сахаров, липидов) для фитофагов. Поэтому ферменты кишечника фитофагов играют одну из ведущих ролей в механизмах адаптации насекомых к энтоморезистентности кормовых растений. В частности, при синтезе в кормовых растениях ингибиторов протеиназ в результате индуцированной энтоморезистентности, в кишечнике насекомого может изменяться состав ферментов, что приводит к уходу от действия этих ингибиторов. Так, например, скармливание листьев картофеля, обработанных жасмоновой кислотой (т.е. с имитацией, индуцированной энтоморезистентности) колорадскому жуку, приводит к увеличению экспрессии цистеиновых протеиназ в его кишечнике. В обработанных листьях при этом наблюдается синтез ингибиторов аспарагиновых протеиназ (Bolter, Jongsma, 1995; Baldwin, Preston, 2002; Cabrera-Brandt et al., 2010; Wadleigh, 1988; Musser, et al., 2005). De Souza et al. показали, что колорадский жук, повреждая листья картофеля и томатов, запускает в растениях процессы синтеза ингибиторов протеаз (de Souza et. al., 2013). Atkinson et.al. установили, что растительные белки, описанные как ингибиторы трипсина и химотрипсина, являются эффективными ингибиторами ферментов кишечника насекомых (Atkinson et.al., 2009). Подавление активности протеиназ у насекомых приводит к задержке их роста и развития, а в некоторых случаях к их гибели, как это мы наблюдали в наших экспериментах. Активность цистеиновых протеиназ насекомых эффективно подавляется цистеинами из растений. Поскольку у большинства насекомых в кишечнике содержится набор ферментов, принадлежащих к различным классам, наибольший эффект подавления их активности достигается при совместном действии ингибиторов

сериновых и цистеиновых протеиназ (Bolter, Jongsma, 1995; Baldwin, Preston, 2002; Cabrera-Brandt et al., 2010; Wadleigh, 1988; Musser, et al., 2005). Однако, в ходе эволюции насекомые-фитофаги выработали алгоритмы, позволяющие обходить негативное влияние растительных ингибиторов протеаз. Простейший механизм, который нейтрализует воздействие ингибиторов на пищеварительную систему насекомых – расщепление теми протеиназами из кишечника, которые устойчивы к их воздействию (Britton, Murray, 2002.). Способность синтезировать протеазы, не чувствительные к действию ингибиторов возникла у насекомых-фитофагов в процессе естественного отбора и является результатом постоянного контакта с растениями-реципиентами, для которых характерно высокое содержание ингибиторов протеолитических ферментов (Lilley, Inglis, 1986). Другой способ уменьшения негативного действия связан с увеличением секреции протеиназы в ответ на введение ингибитора (Шапиро, Вилкова, 1976).

В наших исследованиях, отрицательное влияние неблагоприятного кормового ресурса (устойчивого сорта) на картофельную коровку обуславливается его пониженной пищевой ценностью. Трудности в использовании пищи при питании на нём сказываются на поступлении питательных веществ в гемолимфу. Все эти факторы в совокупности оказывают прямое влияние на протекание онтогенеза, что выражается в увеличении продолжительности периода наживочного питания, осложненном прохождении возрастных стадий, появлении морфологических аномалий личинок и имаго, а также увеличении общей смертности. В зависимости от генотипа кормового растения изменялись параметры таблицы дожития (таблица 1 Приложения). При питании на благоприятных растениях (Смак, Янтарь, Red Lady, Sante, Юбиляр) большинство параметров были на уровне либо превышали показатели оригинальной выборки. В то время как на остальных значительно снижалась жизнеспособность популяции вплоть до невозможности её поддержания (Belmonda). Питание на этих растениях также влияло на структурные характеристики гемоцитов гемолимфы картофельной коровки (рисунок 74).



А

Б

Рисунок 74 – Гранулоциты картофельной коровки при питании сортом Бельмонда. А – норма; Б – рыхлое распределение гранул, разрыв клеточной стенки. Axiolab 5.0, Carl Zeiss, x1000, тёмное поле

Воздействие веществ вторичного обмена растений приводило к более рыхлому распределению гранул у гранулоцитов вплоть до разрыва оболочек. Гранулоциты теряли способность формировать псевдоподии, при этом фагоцитарный индекс и фагоцитарное число были равно 0, т.е. клетки гемолимфы утратили способность к фагоцитозу.

Таким образом, пищевой фактор может быть лимитирующим в природных популяциях фитофага. Питание на устойчивых сортах снижает жизнеспособность и плодовитость особей, что сказывается как на численности популяции, так и на её генетическом разнообразии. По нашим данным, картофельная коровка питается на растениях различных семейств растений (Ермак, Мацишина, 2022), однако, среди разнообразия растений-реципиентов она предпочитает картофель *Solanum tuberosum* (Ермак, Мацишина, Фисенко, 2022). В настоящее время нет единого мнения о причинах избирательности фитофагов при выборе корма, а для картофельной коровки такие исследования не проводились вовсе. Однако, для колорадского жука, чьи пищевые реакции ряд исследователей считает сходными с таковыми для коровки (Иванова, Фасулати, 2017) известно, что низкая пищевая активность отдельных сортов картофеля обусловлена плотными, грубыми листьями с сильной опушенностью, высоким содержанием аскорбиновой кислоты, глутатиона, фе-

нольных соединений, демисина, а также белков (Pelletier et al., 2011). При этом, вышеперечисленные особенности картофеля ухудшают в значительной степени пищевую пригодность растений для фитофагов (Alvarez et al., 2006). Очевидно, что устойчивые к биотическим и абиотическим воздействиям сорта сельскохозяйственных культур определяют характер специализации многих фитофагов, резко изменяя видовой состав насекомых в агробиоценозах: от привлечения насекомых с дикой растительности на культурную до элиминирования отдельных видов (Dangles et al., 2009). Пищевой фактор воздействует на насекомых-фитофагов не только как индуктор микроэволюционных процессов, но и лимитирует их период активной жизнедеятельности, онтогенез и здоровье популяции посредством иммунологических барьеров. Это показано на примерах многих видов сельскохозяйственных вредителей (Berlocher, Feder, 2002). Развитие у фитофагов морфологических, физиологических и поведенческих особенностей, которые обеспечивают им получение питательных веществ от реципиентов, не даёт им эффективных алгоритмов преодоления изменения качества пищевого ресурса во времени. В связи с тем, что в процессе развития у насекомых меняются пищевые потребности, фитофаг вынужден постоянно и своевременно реагировать на биохимические показатели кормового растения. Задержка в поступлении необходимых веществ приводит к снижению плодовитости, увеличению сроков онтогенеза и гибели. Данный факт имеет значение для борьбы с растительноядными насекомыми-вредителями и имеет отношение к теориям об оптимальности пищевого поведения (Simpson, Simpson, 1990), поскольку основой взаимодействия фитофага с кормовыми растениями являются пищевые потребности насекомого. Вилкова и др. показали, что пищевая специализация фитофагов обусловлена физиологическими и биохимическими особенностями, как растения – реципиента, так и насекомого – фитофага (Вилкова и др., 2015). Устойчивость растений к фитофагам обусловлена специфическими факторами иммунитета растений, ограничивающих разнообразие растений и их органов, и тканей, используемых насекомыми и клещами для питания. В современной

науке система «фитофаг-растение-реципиент» рассматривается как результат процессов коадаптации и коэволюции животных-фитофагов и кормовых растений (Зотеева, Фасулати, 2006).

При питании на растениях устойчивых сортов затрачивается в 2-3 раза больше времени и энергии на биохимические реакции внутри организма вредителя на каждый акт питания. Это было установлено, например, при исследовании вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Фролов, 1987). Наши эксперименты это также подтверждают. Для особей коровки, питавшихся на сортах с высоким содержанием ингибиторов протеаз, характерна повышенная активность ферментов инвертазы и α -амилазы. Это свидетельствует о трудностях в переваривании пищи. Таким образом, устойчивость растений к насекомым-вредителям определяется комплексом физиолого-биохимических реакций, каждая из которых способствует защите от вредителя (Stoner, 1996; Вилкова, Конарев, 2010). Наши исследования указывают на доминирующее положение пищевых связей (Matsishina et al., 2023). У фитофагов при питании на устойчивых сортах сельскохозяйственных культур наблюдается дезориентация пищевого поведения, увеличиваются затраты на поиски мест питания, акт питания, увеличивается смертность, снижается масса особей, их плодовитость (Вилкова, Иващенко, 1991). Всё это делает сорта картофеля удобным модельным объектом для изучения влияния пищевого фактора на популяцию фитофагов в целом и картофельной коровки в частности.

4.2 ПРОХОЖДЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ НА РАЗЛИЧНЫХ СОРТАХ КАРТОФЕЛЯ

В наших исследованиях питание на картофеле влияло на нажировочное питание картофельной коровки, сроки онтогенеза и выживаемость (рисунок 75,76,77). По среднегодовым данным, наиболее оптимальным для нажировки, роста и развития всех возрастных стадий картофельной коровки стал сорт Смак. На нем отмечена самая низкая смертность (рисунок 76) и самая высокая плодовитость (Мацшина, и др, 2019). К наименее благоприятным для питания картофельной коровки сортам нами отнесены Королева Анна, Lilly, Дачный и Казачок, для которых характерна максимальная смертность при допустимых

смещениях онтогенетических сроков. В результате исследования сорт *Belmonda* оказался абсолютно непригоден как пищевой ресурс для роста и развития картофельной коровки.

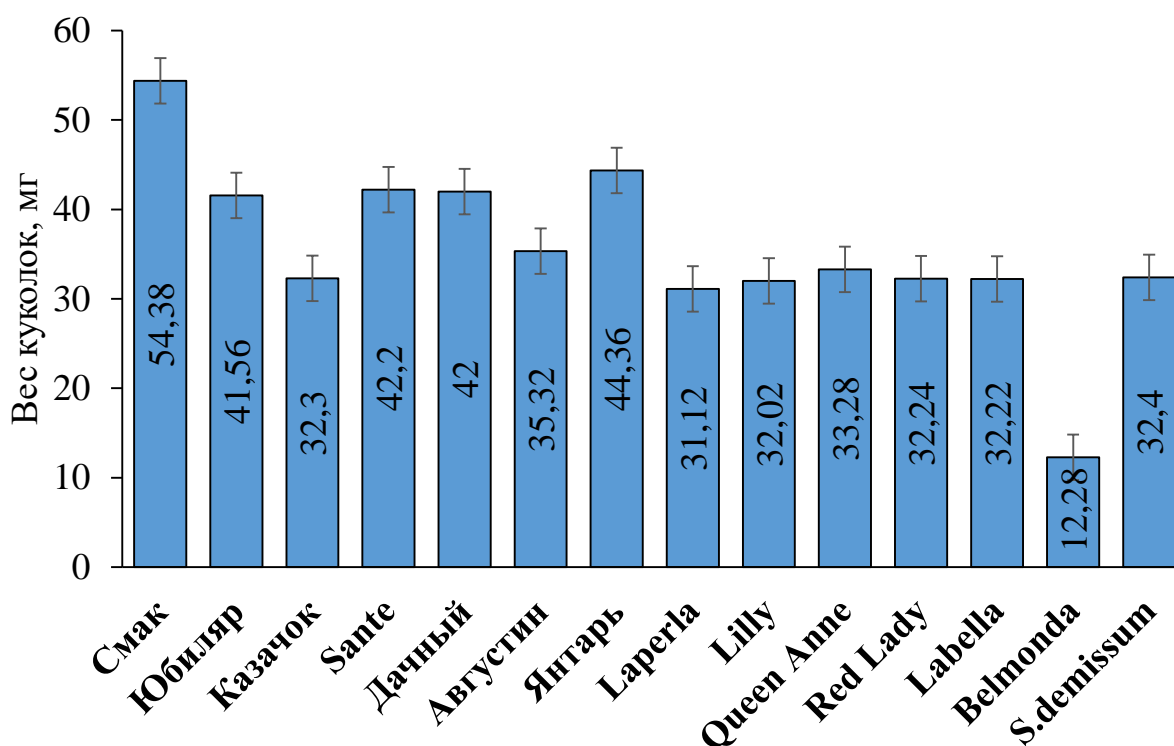


Рисунок 75 – Показатели веса куколок (мг) картофельной коровки в лабораторном эксперименте на различных сортах картофеля.

При питании им зафиксирована наибольшая смертность (100%) при удлинении временных рамок онтогенеза (рисунок 77). Максимальные показатели веса куколок были отмечены для сортов Смак ($\bar{a}=54,38$ мг) и Юбиляр ($\bar{a}=41,5$ мг). Минимальные – для сорта *Belmonda* ($\bar{a}=12,28$ мг). На остальных сортах наблюдалась равномерное распределение веса, что согласуется с показателями сроков онтогенеза и смертности (Рисунок 87). Результаты лабораторных экспериментов подтверждаются также исследованиями в условиях энтомофитопатологического участка (ЭФУ) естественного заселения картофельной коровкой (таблица 2 Приложения).

Наибольшее количество яйцекладок и яиц в них на растении отмечено у сорта Юбиляр (4/401), наименьшее – на сорте Lilly (1,5/23,6) (Matsishina et.al., 2022). Максимальное количество личинок старших возрастов и имаго зафиксировано для сорта Смак, минимальное – для Red Lady в случае имаго,

и Лабеллы – в случае личинок. Наивысший балл повреждения наблюдался на сорте Казачок (5,0), наименьший – на сорте Labella (2,2).

У сортов Казачок (5 баллов повреждения), Королева Анна (3,1 балл) и Red Lady (3,1 балл) наблюдались признаки наличия антибиоза. Были отмечены некрозы под яйцекладками и появление дополнительных стеблей. Для сорта Belmonda зафиксированы проявления также и антиксеноза, выражающегося в том, что растения данного сорта не выбирались коровкой ни для питания, ни для откладки яиц. Для коровки характерно использование растения не только для акта питания, но и для откладки яиц. Сортовые особенности растения-реципиента, выражающиеся в реакции сверхчувствительности к секрету яйцеклада самки, приводят к гибели отложенных яйцекладок, что, в свою очередь, является одной из причин сокращения количества и площадей репродуктивных биотопов. Растение-реципиент играет средообразующую функцию в биоценозах, создавая не только специфические микроклиматические условия, в разной степени насыщенные алломонами, но и фрагментирует ареалы фитофага, сокращая полезную площадь для размножения и питания, что приводит к увеличению плотности населения на благоприятных участках.

Нами были проведены эксперименты по изучению дистантной ориентации личинок III-IV возрастов картофельной коровки (рисунок 78) по отношению к сортам картофеля.

Для питания им предлагались листья изучаемых сортов, выложенные в марлевом изоляторе на равном удалении от личинок и друг друга. Исследуемая выборка составила 25 особей, время экспозиции – 4 часа, количество итераций опыта – 5. Было установлено, что сорт Belmonda является непривлекательным для личинок. За время проведения эксперимента ни в одной из итераций опыта его не выбирали для питания. В то же время, сорт Смак обладал абсолютной привлекательностью.

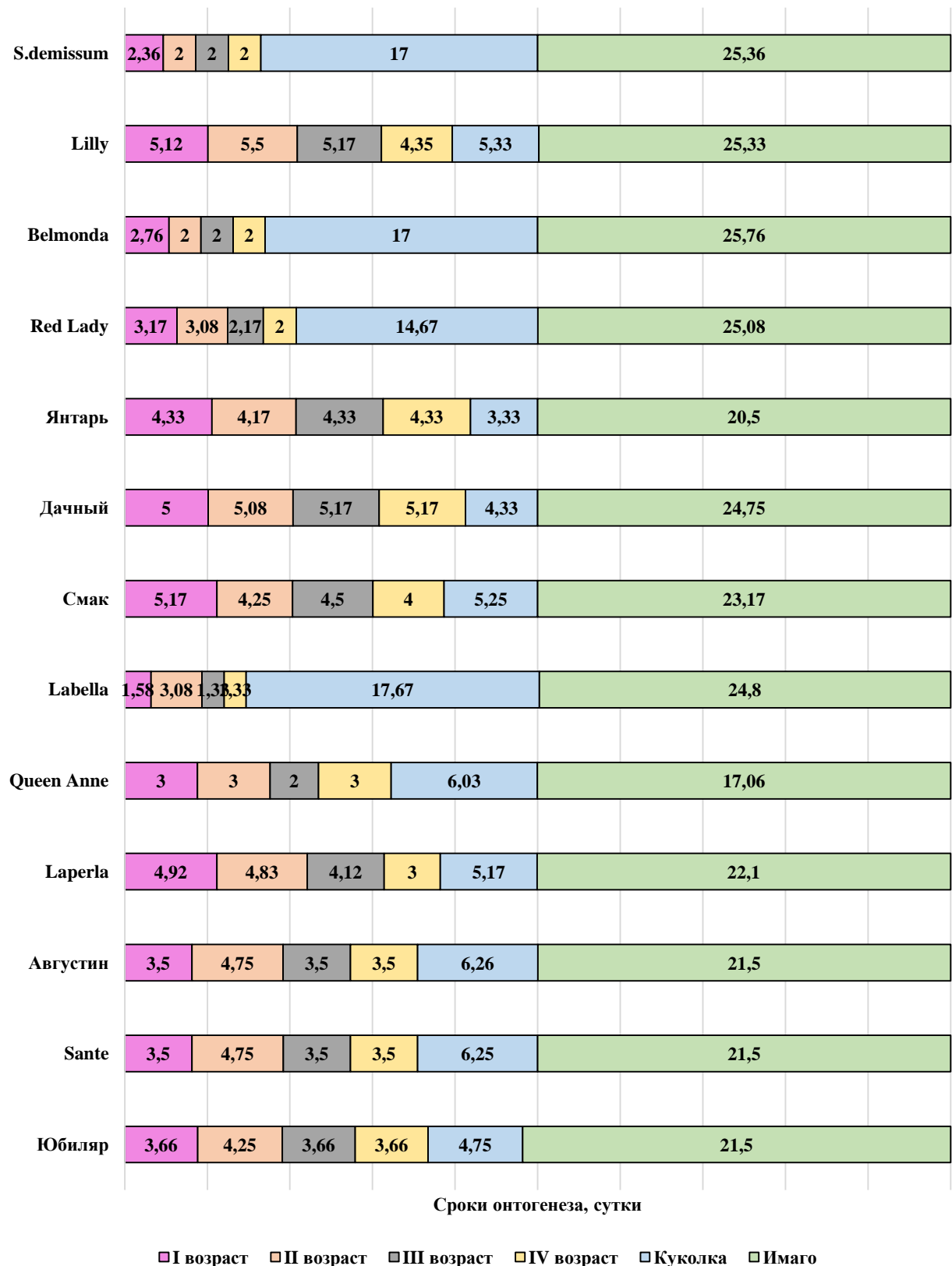


Рисунок 76 – Сроки постэмбрионального развития картофельной коровки на разных сортах картофеля в лабораторных условиях (2019-2021 г.).

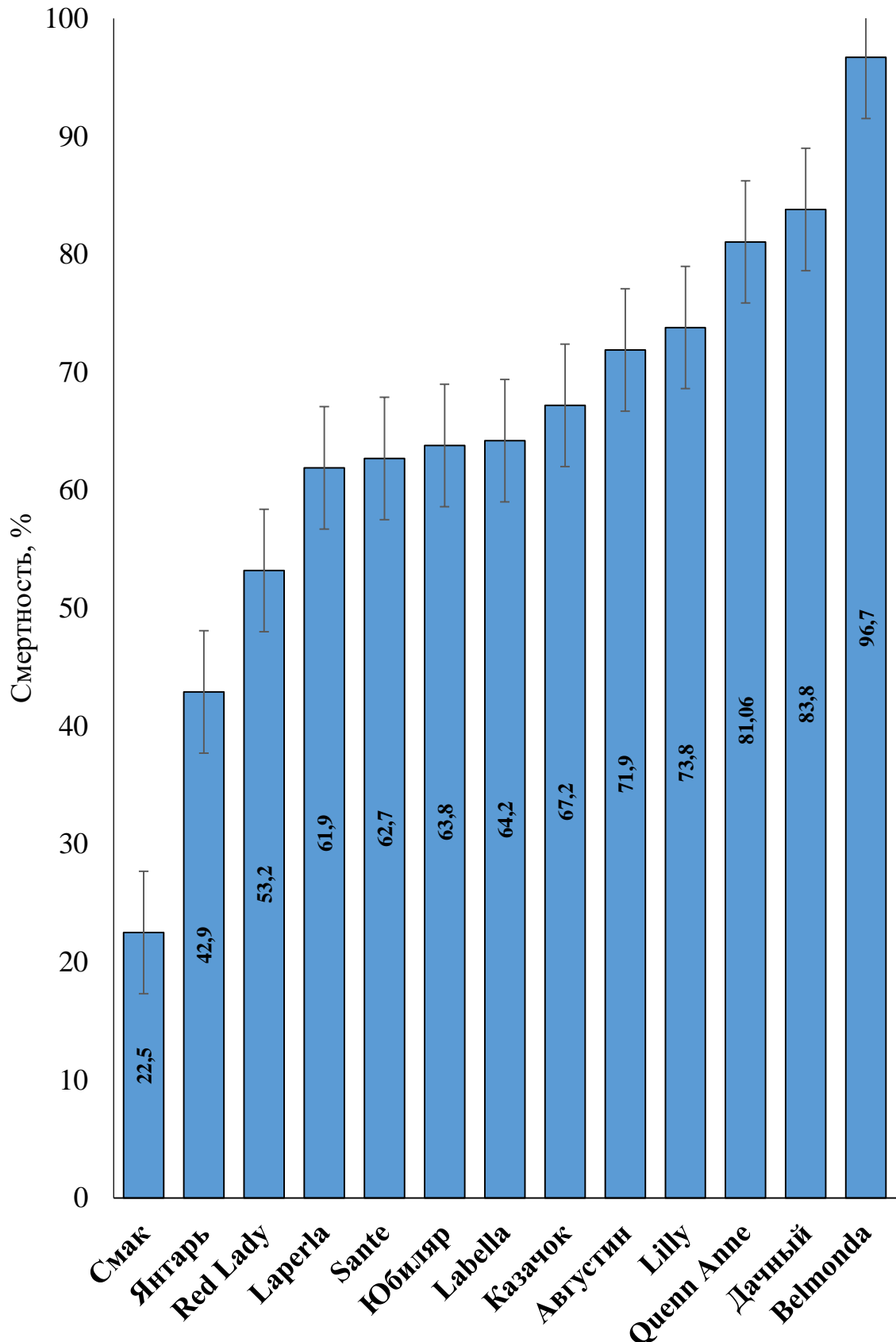


Рисунок 77 – Смертность личинок картофельной коровки при питании различными сортами картофеля: 1- Смак; 2- Янтарь; 3 – Red Lady; 4 – Laperla; 5 – Sante; 6 – Юбиляр; 7 – Labella; 8 – Казачок; 9 – Августин; 10 – Lilly; 11 – Queen Anne; 12 – Дачный; 13 – Belmonda

			ВРЕМЕННОЙ ОТРЕЗОК, МИН						
			5	10	30	60	120	180	240
Смак			3	10	14	20	20	20	25
Юбиляр			0	3	3	3	5	20	0
Казачок			0	2	2	0	0	5	0
Sante			0	1	1	0	0	0	0
Дачный			0	1	1	2	0	0	0
Августин			1	1	1	0	0	0	0
Янтарь			0	0	1	0	0	0	0
Laperla			0	1	1	0	0	0	0
Lilly			0	0	1	0	0	0	0
Queen Anne			0	1	0	0	0	0	0
Red Lady			0	0	1	0	0	0	0
Labella			0	1	0	0	0	0	0
Belmonda			0	0	0	0	0	0	0

Рисунок 78 – Дистантная ориентация личинок картофельной коровки по отношению к сортам картофеля.

Личинки, начавшие питаться на других сортах, вскоре покидали их, перемещаясь на листья Смака. В меньшей степени ими избирались сорта Юбиляр, Дачный, Августин и Казачок. Сорта Sante, Янтарь, Lilly, Red Lady и Labella выбирались в среднем одной особью из выборки (Matsishina et.al., 2022).

В ходе проведения эксперимента обнаружена специфическая зависимость уродств от сорта. Следует отметить, что все аномалии имеют сочетанный характер, однако между совокупностями их проявления прямой зависимости нет (рисунок 4 Приложения). Нами зафиксированы 17 нарушений нормального строения: трематэлитрия, кукловидность имаго, частичная атрофия правой средней голени, неотхождение кукольного экзувия, деформация переднеспинки, дистрофия последних члеников средних лапок, гематомы надкрылий, точечные травмы, брахэлитрия, полная редукция члеников передней правой лапки с сохранением метатарзуса, зияющий шов надкрылий, редукция правой задней

ноги с сохранением основания бедра, шестичлениковые усики, схистомелия, аномалия кубитальных жилок правого и левого крыла, деформации крыльев при внешней асимметрии надкрылий (рисунок 79) (Matsishina et al., 2021). При питании на сорте Belmonda уродства наблюдались чаще, чем на остальных – в 97,3% случаев, кроме того, на сортах Belmonda и Lilly наблюдались аномалии развития личинок. Тело становилось удлинённым, тонким и растянутым, части старой кутикулы остались на новых покровах, были утрачены щетинки, а также структуры, расположенные на концах ног и ротовой части. Кутикула приняла однородный, темно-серый цвет, а несколько грудных сегментов были дорсально раздуты. Вскрытие не показало патогенеза, присущего развитию паразита или микоза, что позволило сделать вывод о неинвазивном характере аномалии.

Некоторые куколки имели участки с аномально тонкой кутикулой. При этом наблюдалось изменение пигментации и появление черных пятен в результате гипермеланизации. В 12% случаев на сорте Belmonda отмечалась смерть во время линьки, при которой личинки оставались запутанными в старых экзuviaх. Тело куколки в 10% для сорта Lilly и в 4% на Бельмонде было сморщенным и деформированным. В то же время, частота отдельных аномалий - трематэлитрии, кукловидной деформации надкрылий и гематом надкрылий, соотносятся с таковыми или выше для особей, воспитанных на сортах Lilly, Дачный и Королева Анна соответственно (Matsishina et al, 2021).

Особи с морфологическими аномалиями имеют ограниченную подвижность вследствие поражения локомоторного аппарата, часть из них неспособна размножаться по причине тератозов яйцеклада. Однако, насекомые, имеющие нормально развитые половые органы, могут размножаться и давать здоровое потомство. Необходимо отметить, что только особи с сохранённой локомоторной функцией способны покинуть неблагоприятный пищевой ресурс (устойчивый сорт картофеля) и дать потомство.

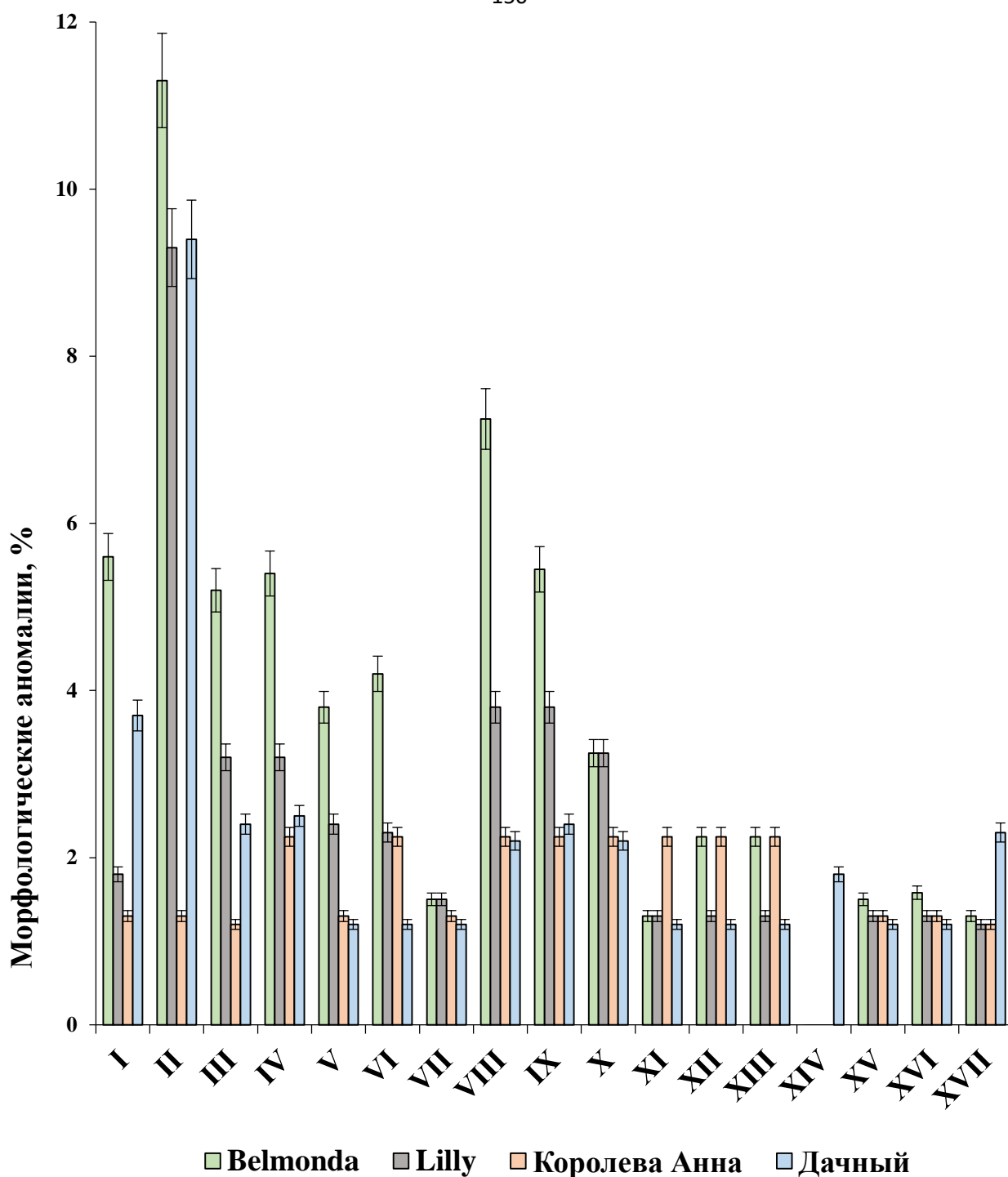


Рисунок 79 – Распределение морфологических аномалий по сортам картофеля, %. Пояснения. I – Частичная атрофия правой средней голени; II – ТрEMATЭлитрия; III – Куклоподобность имаго; IV – Аномалии развития личинок; V – Неотхождение куколичного экзuvia; VI – Деформация переднеспинки; VII – Дистрофия последних члеников средних лапок; VIII – Гематомы надкрылий; IX – Точечные травмы; X – Брахэлитрия; XI – Полная редукция члеников передней правой лапки с сохранением метатарзуса; XII – Зияющий шов надкрылий; XIII – Редукция правой задней ноги с сохранением основания бедра; XIV – шестичлениковые усики; XV – схистомелия; XVI – аномалии кубитальной жилки; XVII – деформации крыльев при внешней ассиметрии надкрылий.

Нарушения подвижности у имаго приводят к гибели от воздействия абиотических и биотических факторов среды (переувлажнение, перегрев, хищники, антибиотические воздействия сорта). Это элиминирует часть генотипов из популяции и снижает генетическое разнообразие.

По данным Yamamura et al., Pureswaran et al., Reddy et al., насекомые-фитофаги способны увеличивать свой вес на 20% в день. Это обеспечивается высоким уровнем потребления пищи и, как следствие, сильным объеданием кормового растения (Yamamura et al., 2006; Pureswaran et al., 2015; Reddy et al., 2015). В фазе пика численности популяции они могут оставить целый массив деревьев без листьев или «голым» поле, засеянное сельскохозяйственными культурами. Наиболее существенный урон наносят эруптивные виды. (Yamamura et al., 2006; Pureswaran et al., 2015; Reddy et al., 2015).

Согласно последним данным, главным в устойчивости картофельного растения к вредителю является высокая концентрация гликоалкалоидов в листьях, а также отсутствие или блокирование стероидов, недостаток необходимых для развития картофельной коровки аминокислот, каротиноидов и витаминов (Barbour, Kennedy, 1991). Гликоалкалоиды также являются тератогенами, вызывающими различные уродства и аномалии развития насекомых, что подтверждается нашими данными (Matsishina et al., 2023). Коровки, питающиеся на растениях картофеля с высоким содержанием гликоалкалоидов в листьях, отличались высоким уровнем смертности и развития тератозов по сравнению с особями, потребляющими благоприятный корм.

Растения, совместно эволюционирующие с фитофагами, снабжены механизмами защиты против них (Tscharntke et al., 2001). Фитофаги, специализировавшиеся на питании растений тех или иных семейств, в процессе совместной эволюции адаптировались к присутствию в них определенного количества веществ вторичного обмена, отличающихся значительной физиологической активностью. Однако, такая адаптация относительна. При высоких концентрациях метаболитов имеет место проявление антибиоза (Deahl et al., 1991) (рисунок 80). Например, эффект азадирахтина, нарушающий рост и вызывающий морфо-

генетические нарушения особенно во время преобразований из личинки в куколку был изучен Jagannadh и Nair (Jagannadh, Nair, 1992). Meisner и Nemny (Meisner, Nemny, 1992) также отмечали антифидерный эффект этого вещества для *Spodoptera littoralis*. Наиболее чувствительны к веществам вторичного обмена личинки насекомых младших возрастов (Sanford, Ladd, 1992).



Рисунок 80 – Схема взаимодействия «фитофаг-растение».

Следует отметить, что в эксперименте по изучению влияния растительных экстрактов на прохождение онтогенеза у *Spodoptera litura*, проведенном Summarwar и Pandey (Summarwar, Pandey, 2016), были получены результаты, аналогичные нашим, хоть и для гусениц азиатской хлопковой совки. Помимо изменения цвета личинок, они отмечали разрывы кутикулы на разных участках тела личинок, отеки грудного и брюшного отдела, размягчения конечностей, что наблюдалось и в наших исследованиях для картофельной коровки.

Все существующие сорта картофеля в той или иной степени повреждаются картофельной коровкой. Отличия между ними по степени повреждения в некоторой степени связаны с биохимическим составом, особенностями листьев, регенеративной способностью (MacGibbon, 1971; Pontoppidan et al., 2001; Francis et al., 2002). Следует отметить, что по современным данным основными глико-

алкалоидами картофеля являются α -соланин и α -чаконин (Kozukue et al., 2008; Friedman, Levin, 2016). У большинства современных используемых в пищу сортов *Solanum tuberosum* соланин и чаконин составляют не менее 95 % от содержащихся в них гликоалкалоидов, α -томатин характерен, главным образом, для томата. Многими исследователями томатин признается перспективным и малотоксичным для человека фактором повышения устойчивости других растений, в частности картофеля, к насекомым (Bultman, Bell, 2003). Что касается картофеля, то томатин, как и демиссин, найдены лишь у некоторых диких видов (*Solanum demissum*, *S. acaule* и др). Они могут присутствовать у гибридов *S. tuberosum* с такими видами, и достоверно найдены в соматических гибридах. У гибридов содержание привнесенных гликоалкалоидов со временем часто снижается. Соланин, чаконин, как и томатин, обладают тератогенной активностью в отношении различных насекомых (Douglas et al., 1967). Основной особенностью действия гликоалкалоидов является их прочное связывание с 3β -гидроксистеринами, такими как холестерин, с образованием комплексов, в результате чего структура мембраны существенно нарушается и становится возможной утечка или высвобождение содержимого внутрь клеток или липосом (Nepal, Stine, 2019). Исследованиями коллектива авторов (Wolters et al., 2023) установлены два атипичных гена устойчивости, отвечающих за продукцию тетраозостероидных гликоалкалоидов, которые обеспечивают устойчивость к *Alternaria solani* и листогрызущим вредителям. Команда обнаружила, что за иммунитет ответственны два тесно связанных гена, оба из которых кодируют ферменты, известные как гликозилтрансферазы. Дальнейшие эксперименты показали, что ферменты защищают растения путем модификации стероидных гликоалкалоидов, типичных защитных соединений, обнаруженных в картофеле и других растениях того же семейства. Гликозилтрансферазы изменяют гликоалкалоиды, добавляя сахарную группу к определенной части соединения, называемой гликоном (Wolters et al., 2023). Гликоалкалоиды проявляют явную цитотоксичность в концентрациях, обычно находящихся в диапазоне от низких до нескольких микромолярных. Цитотоксичность зави-

сит от времени, и относительная степень апоптотических эффектов на ранней и поздней стадиях может меняться со временем. Взаимодействие гликоалкалоидов с мембранами обусловлено их комплексообразованием с холестерином или другими 3 β -гидроксистеринами и чувствительно к стереохимическим и стерическим эффектам, а также к степени, в которой объединение этих комплексов в более крупные структуры обусловлено углеводно-углеводными взаимодействиями (Nepal, Stine, 2019).

4.3 ВЛИЯНИЕ КОРМОВОГО РЕСУРСА НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПЛОДОВИТОСТЬ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Вопрос кормовой специализации картофельной коровки имеет большой теоретический и практический интерес, так как изменение численности вида, расширение его ареала нередко связано с изменением условий питания. Выше приведенные данные говорят об исторической давности становления картофельной коровки вредителем.

Наблюдения А. Ивановой (Иванова, 1962) показали, что жуки картофельной коровки без резкого угнетения развиваются только на лопухе крупном *Arctium lappa*. На аралии маньчжурской *Aralia elata*, бархате амурском *Phellodendron amurense*, орехе маньчжурском *Juglans mandshurica*, боярышнике Максимовича *Crataegus maximowiczii* в садках и изоляторах только иногда можно было отметить слабое повреждение отдельных листьев. Питание жуков в наблюдениях Ивановой на аралии маньчжурской, бархате амурском, орехе маньчжурском и лопухе не способствовало росту и развитию яиц. Вскрытие показало, что картофельная коровка гибла с большим количеством несозревших яиц. Личинки первого-третьего возрастов на всех этих растениях погибали от голода через 2-6 дней.

Нами были проведены исследования по влиянию качества пищи на морфометрические показатели картофельной коровки. Они показали, что существенной разницы между длиной и шириной яиц при выкармливании самок различными культурами не было (рисунок 81). Яйца были типичного для *Henosepilachna vigintioctomaculata* строения: стебельчатые, блестяще-желтые,

удлиненно-овальные, сужающиеся к верхнему концу, с гладкой текстурой, заостренные дистально, сгруппированы вертикально. Потемнения при созревании, которое описывают ряд авторов (Hossain et al., 2008), нами отмечены не были.

По нашему мнению, разница в окраске яиц носит скорее морфемный характер и не зависит ни от питания самки, ни от степени созревания. При этом продолжительность инкубационного периода яиц достоверно различалась при питании самок на различных культурах. Так, инкубационный период на баклажане составил $3,60 \pm 0,11$ суток, томате – $5,30 \pm 1,95$, огурце – $5,20 \pm 0,87$, тыкве – $4,15 \pm 0,21$, картофеле – $2,58 \pm 0,11$, липе – $2,01 \pm 0,11$ (Мацишина, и др., 2021). Длина и ширина тела личиночных возрастов также значительно различались. Максимальная длина тела в ранних (I-II) возрастах отмечалась при воспитании на картофеле и липе (таблица 12), в то время, как личинки старших (III-IV) возрастов достигали максимальных значений на томате, огурце, баклажане и тыкве (Мацишина и др, 2021).

Соотношения длины к ширине тела личинок первого и последнего возраста оставляли для баклажана 2,9:1 и 2,26:1, для огурца – 2,85:1 и 2,4:1, для томата – 2,67:1 и 2,07:1, для тыквы – 2,7:1 и 2,1:1, для картофеля – 3,01:1 и 2,3:1, для липы – 3,5:1 и 2,1:1 соответственно. Измерения длины и ширины тела куколки (рисунок 82) достоверно различались у личинок, которых кормили баклажаном и картофелем. Питание на томатах, огурце, тыкве и липе не давало существенной разницы показателей. Показатели соотношения длины и ширины груди, а также длины и ширины надкрылий имаго картофельной коровки варьировали в пределах видовой нормы, не демонстрируя существенной разницы в зависимости от питания на различных культурах (рисунок 83) (Мацишина и др, 2021).

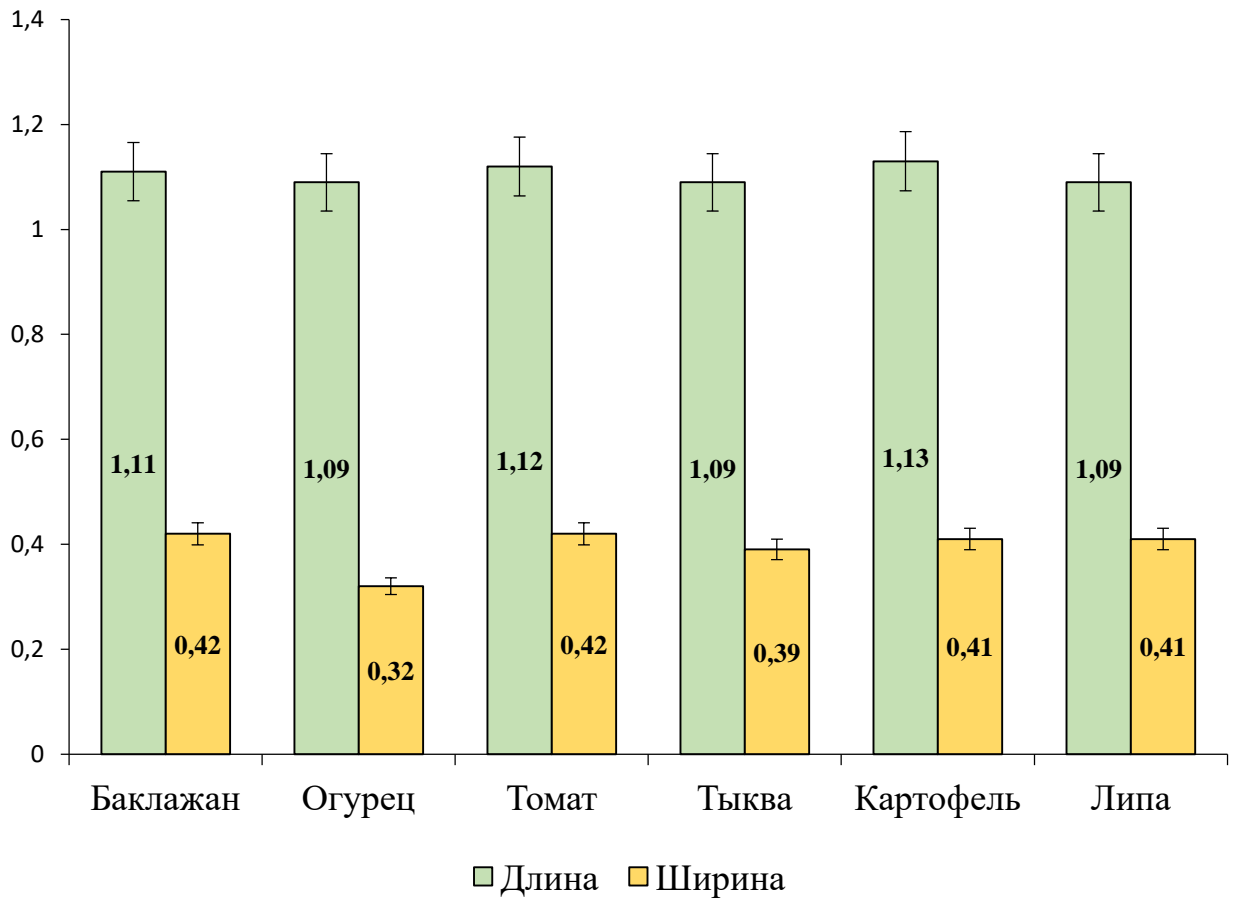


Рисунок 81 – Соотношение длины и ширины яиц картофельной коровки при питании различными культурами, мм.

Таблица 12 – Показатели длины и ширины тела личинок картофельной коровки при питании различными культурами.

	Длина, мм				Ширина, мм			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Баклажан	1,80±0,04	2,93±0,03	4,81±0,03	6,34±0,09	0,62±0,06	1,02±0,10	2,06±0,02	2,80±0,03
Огурец	1,14±0,10	2,33±0,17	4,70±0,40	6,60±0,39	0,40±0,04	0,96±0,12	1,89±0,90	2,73±0,20
Томат	1,90±0,04	2,97±0,13	4,05±0,27	6,80±0,25	0,71±0,06	1,01±0,07	1,79±0,11	3,28±0,08
Тыква	1,54±0,02	2,25±0,02	4,06±0,03	5,54±0,03	0,57±0,02	0,94±0,01	2,02±0,01	2,60±0,03
Картофель	2,05±0,27	2,88±0,32	4,04±0,39	5,80±0,70	0,68±0,14	1,12±0,60	1,52±0,34	2,52±0,51
Липа	2,03±0,27	2,52±0,32	4,70±0,40	5,54±0,03	0,57±0,02	0,92±0,01	2,01±0,01	2,60±0,03

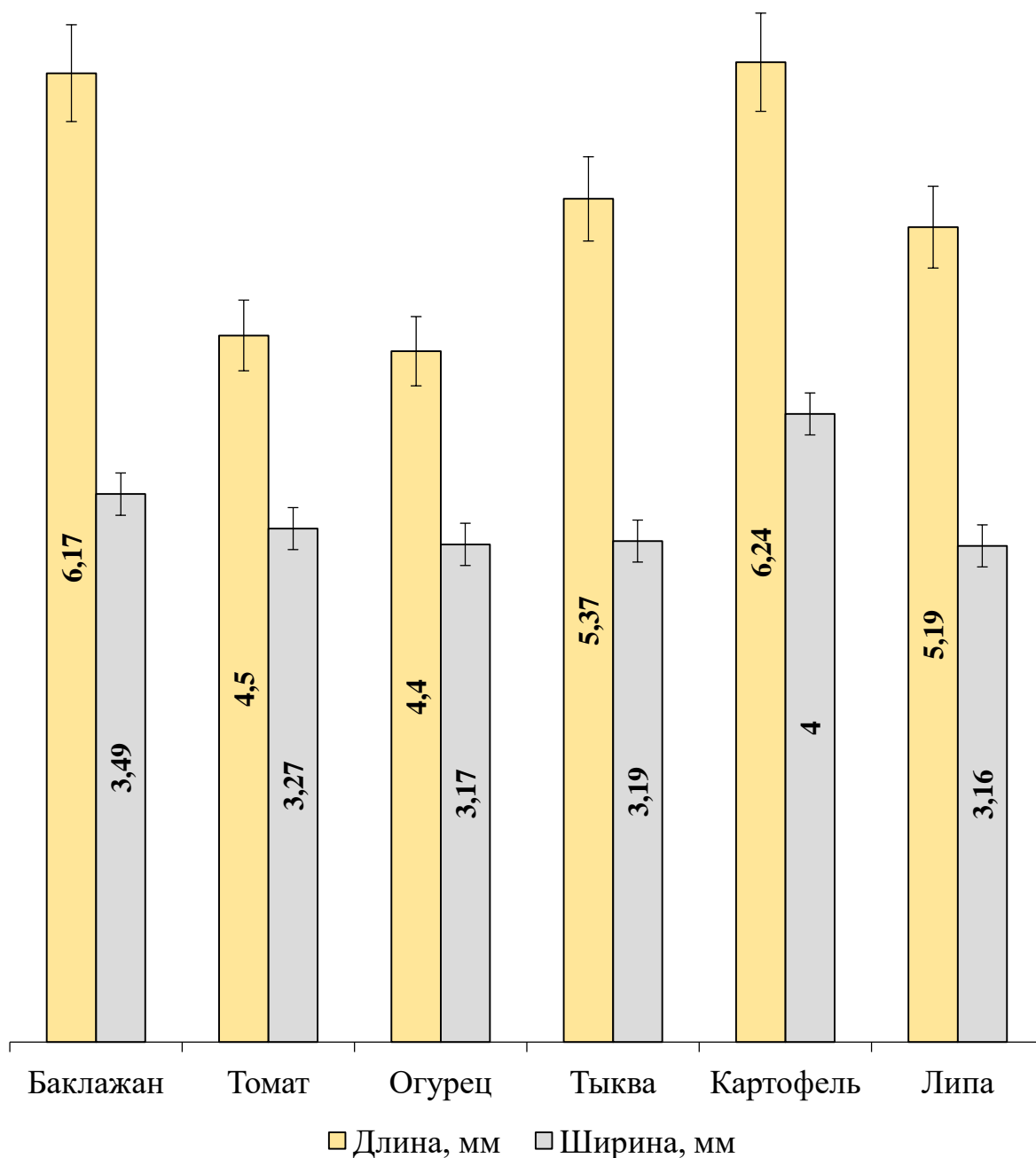


Рисунок 82 – Соотношение показателей длины и ширины куколки картофельной коровки при питании различными культурами, мм.

Следует отметить, что питание на баклажане, томате и картофеле влияло на скорость и константу роста. Максимальные результаты зафиксированы для картофеля, на котором наблюдаются самые высокие показатели этих параметров. Общий период онтогенеза при этом закономерно укорачивался и составлял $21,3 \pm 0,81$ суток для насекомых, воспитываемых на картофеле, $22,1 \pm 0,77$ – на баклажане, $23,25 \pm 0,61$ – на томате (таблица 13).

Таблица 13 – Скорость и константа роста личинок картофельной коровки при питании различными культурами.

Культура	Скорость роста	Константа роста	Общий период от яиц до имаго, сут.
Баклажан	0,26±0,02	3,12±0,26	22,1±0,77
Томат	0,26±0,02	3,12±0,26	23,25±0,61
Огурец	0,13±0,01	1,56±0,19	25,4±0,77
Тыква	0,11±0,02	1,63±0,19	28,20±0,52
Картофель	0,32±0,02	3,22±0,22	21,3±0,81
Липа	0,11±0,02	1,63±0,10	26,3±0,52

Средние значения числа яйцекладок (плодовитости) и смертности соотносятся с данными скорости и константы роста. Максимальная плодовитость отмечена на картофеле (735,4±4,90), баклажане (232±7,43) и томате (102±4,90), минимальная – на огурце (72,30±6,13), тыкве (62,30±4,90), липе (42,25±4,90). Самые высокие показатели смертности зафиксированы у особей, питавшихся томатами (32,7±0,04%), огурцом (30,0±0,04%), тыквой (25,4±0,04%), липой (25,0±0,04%). Самые низкие – на картофеле (10,0±0,04%) и баклажане (10,0±0,04%) (Мацишина и др., 2021).

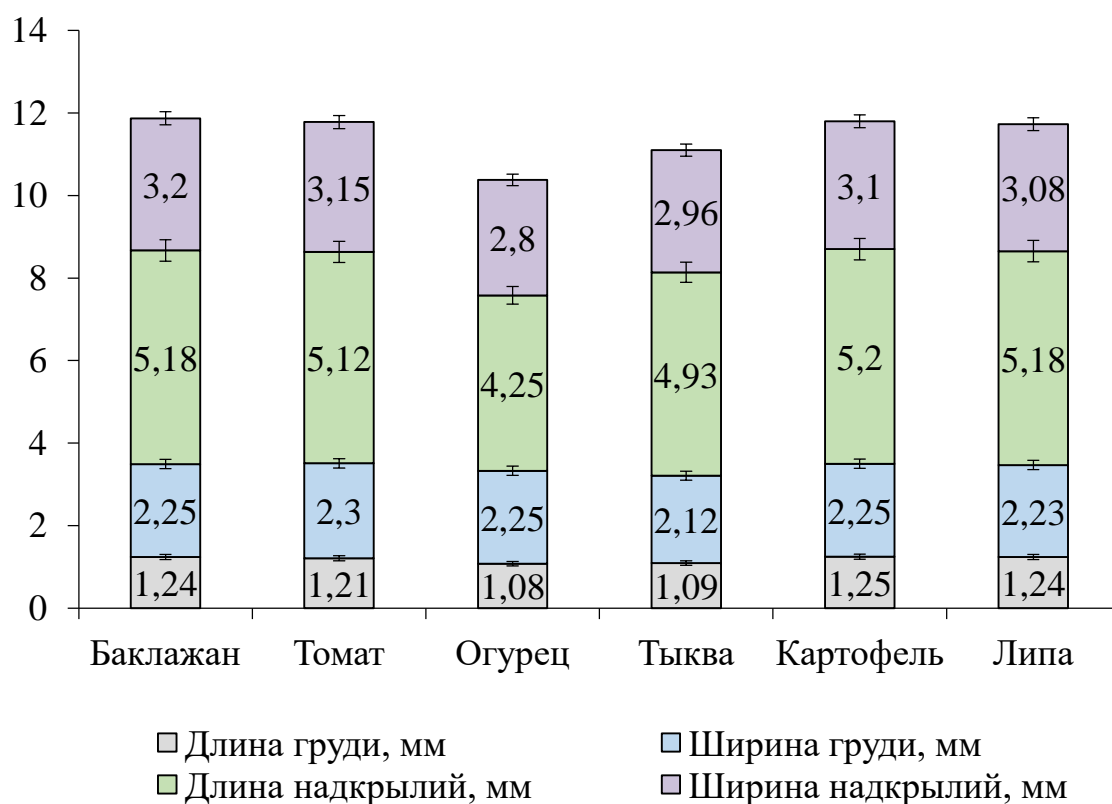


Рисунок 83 – Показатели соотношения длины и ширины груди, а также длины и ширины надкрылий имаго картофельной коровки при питании различными культурами, мм

В лабораторном эксперименте питание на аралии маньчжурской, бархате амурском и лопухе большом привело к гибели личинок во всех вариантах опыта (рисунок 84).

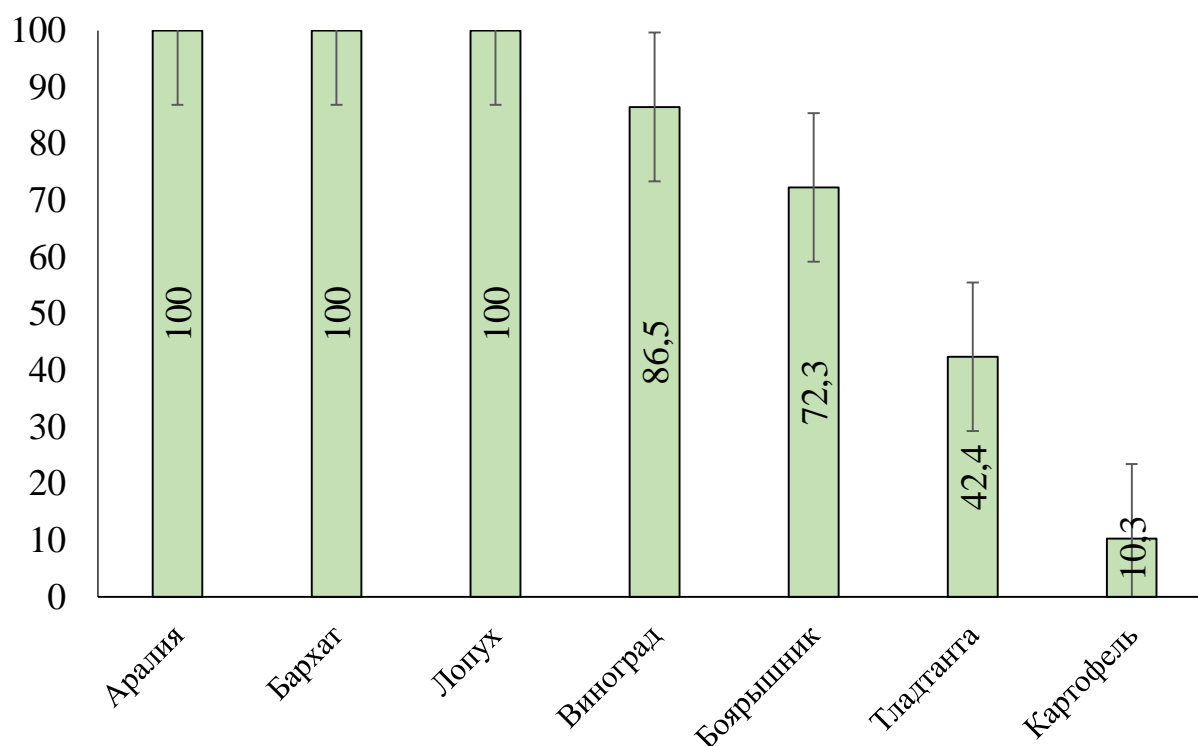


Рисунок 84 – Смертность личинок картофельной коровки при питании различными культурами.

Минимальная смертность наблюдалась на картофеле (st) (10,3%), максимальная – на винограде амурском (86,5%) и боярышнике Максимовича (72,3%). Об успешности наживочного питания на этих культурах судили по изменению веса личинок и морфометрических показателей тела. Наиболее успешно в сравнении с контролем (картофель) питание проходило на гладианте сомнительной. Привес у имаго относительно первого возраста составил $1,73 \pm 0,01$ мг (таблица 14).

Наибольшее соотношение длины тела к ширине относительно контроля (картофель) у личинок отмечалось при питании на гладианте (3,18:1,062), наименьшее – при питании на винограде (1,51:0,50). В целом, при питании на боярышнике и винограде личинки были щуплыми, со сниженным тургором покровов, что выражалось в морщинистости («эффект шарпея»). Питание на

изучаемых растениях влияло также на скорость и константу роста (таблица 15).

Таблица 14 – Показатели веса куколок картофельной коровки при питании различными культурами.

Вес, мг	Стадии развития					
	Личинки, возраст				куколка	имаго
	I	II	III	IV		
Боярышник Максимовича	5,06±0,02	6,25±0,02	8,25±0,02	10,20±0,02	10,25±0,05	10,55±0,05
Виноград амурский	5,02±0,01	7,25±0,01	8,25±0,01	9,01±0,01	9,08±0,05	9,25±0,05
Тладианта сомнительная	7,25±0,02	8,04±0,01	10,25±0,01	12,05±0,01	12,28±0,05	12,54±0,05
Картофель (st)	10,25±1,02	25,01±1,01	30,25±2,02	53,25±1,25	54,38±2,05	56,45±2,25

Таблица 15 – Скорость и константа роста при питании личинок различными культурами.

Культура	Скорость роста	Константа роста	Общий период от яйцекладки до имаго, сут.
Тладианта	0,27±0,02	3,11±0,25	22,3±0,75
Боярышник	0,08±0,01	1,06±0,19	32,4±0,75
Виноград	0,05±0,01	1,03±0,10	35,5±0,28
Картофель	0,32±0,02	3,22±0,22	21,3±0,81

Наиболее оптимальными параметрами характеризовались особи, воспитываемые на тладианте сомнительной. Питание на винограде и боярышнике снижало скорость и константу роста, увеличивая общий период онтогенеза, что приводило к задержкам развития.

О характере питания коровки написано мало работ. Naoyuki Fujiyama (Fujiyama, 2022) сообщает о появлении популяции *H. vigintioctomaculata*, зависящей почти исключительно от *Solanum megacarpum* в Ямагате, северный Хонсю. Автор предполагает, что *S. megacarpum* был первоначальным хозяином *H. vigintioctomaculata* на Хонсю.

Известно, что плодовитость самок коррелирует с качеством корма. От качества корма также зависит и скорость созревания самок, и длительность яйцекладки (Венгорек, 1958). Питание личинок колорадского жука неблаго-

приятным кормом подтверждает, что успешность прохождения онтогенеза напрямую связана с развитием жирового тела. Его существенное недоразвитие приводит к 100% гибели личинок уже 1-го возраста. При успешном образовании жирового тела развитие личинок и куколок протекает в наиболее короткие сроки, и жуки отрождаются большего веса и размера (Woczkowska, 1951). От качества корма также зависит и скорость созревания самок, и длительность яйцекладки (Ларченко, 1958). Питание личинок колорадского жука неблагоприятным кормом подтверждает, что успешность прохождения онтогенеза напрямую связана с развитием жирового тела. Его существенное недоразвитие приводит к 100% гибели личинок уже 1-го возраста. При успешном образовании жирового тела развитие личинок и куколок протекает в наиболее короткие сроки, и жуки отрождаются большего веса и размера (Ушатинская, 1958; Jones et al., 1981). Наименьшая физиологическая подготовленность колорадских жуков связана с их питанием молодым кормом с низким липоцитарным коэффициентом в листьях (Kaur, Mavi, 2005). Растения значительно различаются по смеси и концентрации питательных веществ. Белки и углеводы – это два макронутриента, которые наиболее часто упоминаются в литературе по экологии питания фитофагов, с особым упором на их влияние на производительность и выбор пищи (Simpson, Simpson, 1990; Waldbauer, Friedman, 1991; Simpson, Raubenheimer, 1993). Вместе с тем, предпочтения в еде и качество пищи у эпифаги определяются запахом, вкусом, возрастом растения, а также долей сырой клетчатки, паренхиматозной ткани и содержанием воды (Мацишина, 2015). Ранее в наших исследованиях мы показывали, что качество пищи влияет на биологию и экологию как колорадского жука (Мацишина, 2011; Мацишина, Рогатных, 2013; Мацишина и др., 2019), так и картофельной коровки (Мацишина и др., 2021). Кроме того, по мнению большинства исследователей, у насекомых, выращиваемых на искусственной диете, могут наблюдаться пониженные уровни экдистероидов, особенно непосредственно перед окукливанием (Gelman et al., 2000). Исследования зарубежных коллег также подтверждают, что колорадский жук

охотнее поедает старые листья картофеля с более высоким липоцитарным коэффициентом, успешнее завершают свой развитие на нём и уходят в диапаузу (Noronha, Cloutier, 2006).

Следует отметить, что липу необходимо считать скорее контрольным вариантом, поскольку до появления картофеля на Дальнем Востоке двадцативосьмипятнистая коровка была вредителем лесных насаждений. По нашему предположению, коллеги (Куренцов, 1941, 1946; Кузнецов, 1975) имели возможность наблюдать процессы, сходные с процессами адаптации колорадского жука к новому корму. Как известно, до ввоза в США культурного картофеля жук питался дикими пасленовыми. Его главными кормовыми растениями были паслен колючий – *S. rostratum* и *S. cornutum*. Встречался он также на *S. robustum*, *S. carolinense*, *S. jasminoides* и других. Северной границей распространения жука на Американском континенте, кроме температуры, было распространение его кормовых растений, в том числе диких пасленовых – *S. triflorum* и *S. cornutum*. В юго-западные районы США (штаты Колорадо и Небраска) культурный картофель – *S. tuberosum* был завезен в конце первой половины XIX в. и вскоре стал основным кормовым растением колорадского жука (Hare, 1990; Hoffmann, Frodsham, 1993). После перехода на питание картофелем первоначальный барьер распространения вида – недостаток корма – был устранен и колорадский жук стал быстро распространяться по Северной Америке – за 20 лет (1860-1880 годы) им была заражена площадь более 6 млн. км². Обильная кормовая база способствовала не только расширению ареала вредителя; с переменой кормового растения увеличился потенциал размножения и значительно повысилась экологическая пластичность вида, что, в свою очередь, облегчало ему продвижение в новые районы (Ferro et al., 1985). Предположение о наличии в кормовом растении колорадского жука веществ, стимулирующих его питание, было высказано уже в 1933-1936 годах. К ним относятся сахара, аминокислоты, некоторые липиды. Из сахаров наиболее выраженную реакцию кусания и поедания вызывает сахароза в концентрациях 0,025-0,1 мк. При концентрации выше 0,1 мк эта ре-

акция слабеет. Кроме сахарозы более слабую положительную реакцию вызывают такие сахара, как глюкоза, фруктоза и манноза. В отличие от других насекомых-фитофагов, которые сильнее реагируют на смесь сахаров, на личинок жука активнее действует одна сахароза (Domek et al., 1997). Некоторые аминокислоты являются также хорошими стимуляторами питания колорадского жука. Большая часть аминокислот, вызывающих реакцию питания, относится к группе алифатических. Наиболее активными из них оказались L-аланин, γ -аминомасляная кислота и L-серин. Из аминокислот, содержащих серу, небольшой стимулирующий эффект дает только L-цистеин. Исследования показали, что обязательным условием эффективности аминокислот является их растворимость в воде и, по-видимому, размеры молекул (молекулярный вес аминокислот, стимулирующих питание, не превышал 125) (Kowalski et al., 1999). Полагаем, что всё это может быть актуально и для картофельной коровки. Более питательный, чем дикоросы, картофель оказался гораздо привлекательнее для этого широкого полифага, оставляя привычные кормовые растения в качестве зимовочных биотопов. Наши исследования это подтверждают. Мы видим, что на картофеле, нежели на липе, наблюдается большая выживаемость, жуки и личинки значительно крупнее, самки плодовитее. В работах И.В. Кожанчикова (1951), подтвержденных современными, в т.ч. и нашими исследованиями, указывается, что одним из ведущих факторов в изменении наследственных биологических и морфологических особенностей насекомого является смена кормового растения (Demirjian et al., 2023). Причем, как отмечает И.В. Кожанчиков, физиологические приспособления к новому пищевому режиму у насекомых возникают заметно быстрее, чем структурные. В биоценозе растения составляют ядро сложных биологических систем – консорциев, включающих разнообразных по таксономической принадлежности гетеротрофов, в т.ч. вредителей и возбудителей заболеваний. В этом плане растения картофеля представляют собой надорганизменные, средообразующие, гетероморфные образования, находящиеся в той или иной степени симбиогенеза с гетеротрофными организмами, включая паразитов

(Kull, 2010). В биогеоценозах они определяют пространственные и временные границы, облик сообществ, структуру популяций, обилие гетеротрофов различной систематической принадлежности (Conde-Pueyo et al., 2020). Было также высказано предположение, что модели выбора реципиента у насекомых-фитофагов могли повлиять на содержание макроэлементов в растениях, на которых они обитают, в процессе, аналогичном коэволюции насекомых с защитными аллелохимическими веществами, вырабатываемыми растениями (Moran, Hamilton, 1980; Lundberg, Astrom, 1990; Augner, 1995; Berenbaum, 1995). Одним из компонентов изменчивости питания, который может играть определенную роль, является концентрация питательных веществ по отношению к неиспользуемой массе, такой как целлюлоза (Abe, Higashi, 1991; Hochuli, 1996). Сообщалось, что фитофаги иногда избегают частей растений, которые содержат высокую долю структурных соединений (Choong et al., 1992; Williams et al., 1998), но интерпретация этого остается неясной, поскольку, помимо влияния на концентрацию питательных веществ, структурные соединения влияют на жесткость листьев (Sands, Brancatini, 1991; Choong et al., 1992; Hochuli, 1996). Более того, эксперименты, которые отделяли механический эффект от эффекта разбавления объемных компонентов растений, используя искусственные диеты, показали, что фитофаги обладают хорошо развитой способностью компенсировать разбавление питательных веществ путем увеличения количества перерабатываемой пищи (Simpson, Simpson, 1990), и то же самое было продемонстрировано с использованием растительной ткани (Slansky, Feeny, 1977; Simpson, Simpson, 1990). В целом, для развития, выживания и выведения потомства насекомым необходимо получать определенные количества и соотношения питательных веществ (Simpson et al., 2015). Найти и получить доступ к правильным сочетаниям питательных веществ в природе может быть непросто, поскольку пищевые ресурсы часто сильно различаются по своему химическому/питательному профилю и не обеспечивают надежный питательный профиль, который

наилучшим образом удовлетворяет пищевые потребности насекомого (Jaraú, Hrnčir, 2009; Simpson, Raubenheimer, 2012).

Процесс приспособления к новым условиям питания в природе протекает непрерывно. Известен ряд фактов, когда переход насекомого на новое растение вызывал изменение инстинкта питания, вследствие чего насекомые не только привыкали к новой пище, но и через несколько поколений отдавали ей предпочтение. Как правило, переход насекомых с дикой растительности на культурную значительно повышает их биотический потенциал и расширяет ареал (de Souza et al., 2006). Так, колорадский жук, некогда обитавший на диких паслёновых в Колорадо, перейдя на картофель, превратился в его серьезнейшего вредителя в Америке и Европе. Таким же образом протекал переход люцерновой коровки *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata* с диких маревых на культурные (свеклу) (Baldwin, 1990). Общеизвестным примером смены пищевого растения является переход тли *Eriosoma lanigerum* с вяза американского на европейские яблони, в результате чего часть популяции утратила способность использовать американский вяз как кормовое растение (Савковский, 1990; Wearing et al., 2010). В Приморском крае, где в годы советской власти шло интенсивное сельскохозяйственное освоение таежных и горно-таежных районов, наблюдалась перегруппировка фауны и переходы с одних кормовых растений на другие. Часть видов прежних биоценозов, не находя условий для своего развития, выпала из состава новой фауны. Некоторые же в новых условиях стали массовыми вредителями сельскохозяйственных культур (например – гречишный долгоносик *Rhinoncus sibiricus*) (Потёмкина и др., 2008). Полагаем, что в недалеком прошлом (около 103 лет назад) основными кормовыми растениями картофельной коровки были травянистые растения из семейств пасленовых и тыквенных. Разреженность диких пасленовых и тыквенных в прежних местах обитания картофельной коровки сдерживала массовое размножение и расселение фитофага. Переход эпипляхны на питание картофелем оказался весьма благоприятным для вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 4

Полученные нами данные свидетельствуют о глубоком воздействии качества пищи (сортовых особенностей картофеля) на жизнеспособность картофельной коровки и в значительной степени разъясняют причины депрессивного состояния вредителя при питании на растениях устойчивых сортов. Питание на растениях неустойчивых сортов, биополимеры которых легко гидролизуются пищевыми ферментами вредителя, обеспечивает ему наиболее выгодный в энергетическом отношении уровень обмена. В результате существенно повышается выносливость всей популяции к экстремальным условиям, что служит базисом для повышения общего уровня численности вредителя и расширения его ареала. Иначе говоря, на неустойчивых сортах коровка получает не только поддерживающий, но и высокопродуктивный корм. В то же время при питании вредителя на устойчивых сортах вследствие высокого уровня энергетических затрат насекомого на добывание, гидролиз и усвоение пищи удельный вес продуктивной части корма снижается. Таким образом, ключевым фактором морфофизиологического состояния особей *H.vigintioctomaculata* является качественный и количественный состав вторичных метаболитов растений-реципиентов. Пищевой фактор может быть лимитирующим в природных популяциях фитофага. Питание на устойчивых сортах снижает жизнеспособность и плодовитость особей, что сказывается как на численности популяции, так и на её генетическом разнообразии.

В настоящее время стало очевидным, что одним из важнейших рычагов регулирования численности популяций вредных организмов и управление их адаптивной изменчивостью в агроэкосистемах является использование сельскохозяйственных культур, устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам. В условиях адаптивной интенсификации растениеводства особое значение придаётся фитоценотическому направлению в селекции сельскохозяйственных культур, предполагающему конструирование генотипов, которые помимо высокой потенциальной продуктивности характеризуются кон-

ституциональной устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессам и обладают высокой средообразующей производительностью. Устойчивые к биотическим и абиотическим воздействиям сорта сельскохозяйственных культур наиболее полно защищают посевы от повреждения вредными организмами в условиях энерго- и ресурсосбережения, охраны биосферы от загрязнения пестицидами и управления фитосанитарным состоянием агроэкосистем.

ГЛАВА 5 СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ НАТИВНОГО (*HENOSEPILOACHNA VIGINTIOCTOMACULATA*) И ИНВАЗИВНОГО (*LEPTINOATRISA DECEMLINEATA*) ВИДОВ В УСЛОВИЯХ МУССОННОГО КЛИМАТА ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Инвазия видов растений и животных приводит к сокращению естественного биоразнообразия, так как новые виды создают либо конкуренцию для аборигенных видов, либо их хищническое поведение вызывает угрозу исчезновению многих видов (Sileshi et al., 2019). Кроме этого, такие биологические инвазии представляют угрозу естественным процессам развития ценозов. Сведения о проникновении чужеродных жуков в различные регионы Европы встречаются в научной литературе по крайней мере с XVIII в. (Коор et al., 2020). Одним из первых, кто затронул проблему иммиграции видов, был Ч. Дарвин (Elton, 1958; Коор et al., 2020). Кроме иммиграции, важную роль в появлении иноземных организмов играют вызванные человеком изменения в окружающей среде. Экологические изменения под влиянием антропогенного фактора приводят к глубокой трансформации как природных, так и искусственных экосистем (Fortuna et al., 2022; Rysek et al., 2020). Человек стал эдификатором сообществ антропогенных ландшафтов, в частности агроландшафтов (Poland et al., 2021) изменив структуру биоценозов Земли. Закономерным следствием разрушения естественного биогеоценоза является его преобразование в агроэкосистемы, в состав которых нередко внедряются иноземные организмы. Эти виды называются адвентивными, или заносными, а сам процесс – адвентизацией (Williamson, Brown, 1986). Вследствие биологической инвазии вредоносного адвентивного вида, помимо расширения его ареала, происходит трансформация агроэкосистем в целом, приводящая к их структурно-функциональной дезинтеграции (Leung et al., 2002). Процесс освоения адвентивным видом новых для него экосистем – «реципиентов», является процессом адаптациогенеза за счет преодоления им различных абиотических и биотических барьеров и прохождения нескольких фаз: «вселение – акклиматизация – натурализация – интеграция» (McNeely, 2013; Venette, Morey, 2020). Биологические инвазии за пределами своего естественного диапазона среды обитания (Poland, Rassati, 2019), затрагивают экологическое коэво-

люционное единство экосистем, создавая при этом серьезную угрозу для местной биологической вариативности, функционирования экосистемы, сельского хозяйства и здравоохранения (Roy et al., 2019). Колонизация новых территорий адвентивным видом зависит от его способности развиваться в новой биотической окружающей среде: отсутствие естественных врагов, умения перераспределять энергетические ресурсы для роста и воспроизводства (Lucas, 2011; Kim et al., 2016). Интеграция нового вида в сообщество влечет за собой изменения в его структуре и функционировании. Наиболее сильные воздействия на сообщество оказывают виды-эдификаторы и виды, замыкающие трофические цепи (обычно хищники), или виды-конкуренты местных видов (Venette et al., 2010). Местные виды по отношению к эдификатору-вселенцу, связанные с ним топически и трофически становятся консортами нового вида (Estoup, Guillemaud, 2010; Cristescu, 2015). Очевидное влияние гетерогенности среды на адаптивную способность инвазивных видов отмечается фактически во всех трудах, посвященных эволюции и популяционной биологии (Пайтнер, 1953). При этом, среда рассматривается опосредовано, через определяемые ею микроэволюционные процессы отбора, дрейфа, изоляции и др. Вместе с тем, правомерно рассматривать среду, ее пространственную и временную гетерогенность как самостоятельный фактор, поддерживающий и организующий интродукцию нового вида (Antonovics, 1990). Данная концепция находит подтверждение в анализе моделей (Schowalter, 2016) и в лабораторных экспериментах в виде положительных корреляций гетерогенности среды с адаптациогенезом (Temunovic' et.al., 2012). В исследовании природных объектов, связь их изменчивости и гетерогенности среды обитания иногда рассматривают в межвидовых сравнениях (Owen, 2001).

Инвазия колорадского жука в Приморский край в начале XXI века является одним из наиболее важных для сельского хозяйства региона событий. Впервые отмечена в 2000 г. Очаги вредителя были обнаружены специалистами отдела биометода ГНУ ДВНИИЗР и сотрудниками филиала ФГУ «Россельхозцентр» по Приморскому краю на дачных участках в Кировском, Черни-

говском, Михайловском, Партизанском и Спасском районах (Прогноз распространения главнейших вредителей..., 2007), а позднее – в Чугуевском и Яковлевском районах. Первоначально распространение носило очаговый характер, картофельные посадки были заселены не полностью, жуки встречались на 5-6 растениях исключительно в центре поля, как это отмечалось и при расселении колорадского жука по территории Америки и Канады (Mas-Quarrie, Boiteau, 2003).

Карантин не был установлен, так как считалось, что вредитель не сможет акклиматизироваться в Приморском крае (Власова, 1978). По нашим данным, это привело к тому, что за десять лет колорадский жук широко распространился по территории Приморского края. В 2007 г. заселенная вредителем площадь составила 1056 га, в 2010 г. – 2200 га, в 2011 г. – 4200 га (Мацишина, Рогатных, 2013).

Интенсивное изучение инвазии колорадского жука в Приморском крае началось в 2008 г. Автором были обследованы 6 районов края (Михайловский, Анучинский, Яковлевский, Кировский, Спасский, Черниговский), где фиксировались первичные, вторичные и сплошные зоны инвазий (рисунок 85).

Численность вредителя варьировала в разные годы. Так, в теплом и сухом 2008 г. численность жуков составила 3-10 экз./раст., яиц – от 10 до 91 шт./раст., личинок – от 3 до 81 экз./растение (Мацишина, 2009; Мацишина, 2011). В 2009-2010 гг. численность жуков составила 1-8 экз./раст., а яиц – 8,1-56,8 шт./раст., причем в конце июля преобладали личинки четвертого возраста (в 2009 г. в среднем – 2,6 лич./раст., а в 2010 г. – 3,8 лич./раст.) и жуки нового поколения, заселенность которыми составила от 28% (Анучинский район) до 66% (Яковлевский район) при средней численности 0,4-1,5 экз./раст. (2009 г.) и 1,4-2,8 экз./раст (2010 г.) (рисунок 86). К 2011 г. колорадским жуком заселено 20 районов Приморского края: Дальнереченский, Лесозаводский, Кировский, Спасский, Черниговский, Дальнегорский, Кавалеровский, Ольгинский, Чугуевский, Яковлевский, Анучинский, Михайловский, Уссу-

рийский, Партизанский, Ханкайский, Красноармейский, Лазовский, Тернейский, Пожарский, Хорольский. Известен факт проникновения вредителя в Амурскую область (Мацишина, Рогатных, 2013).

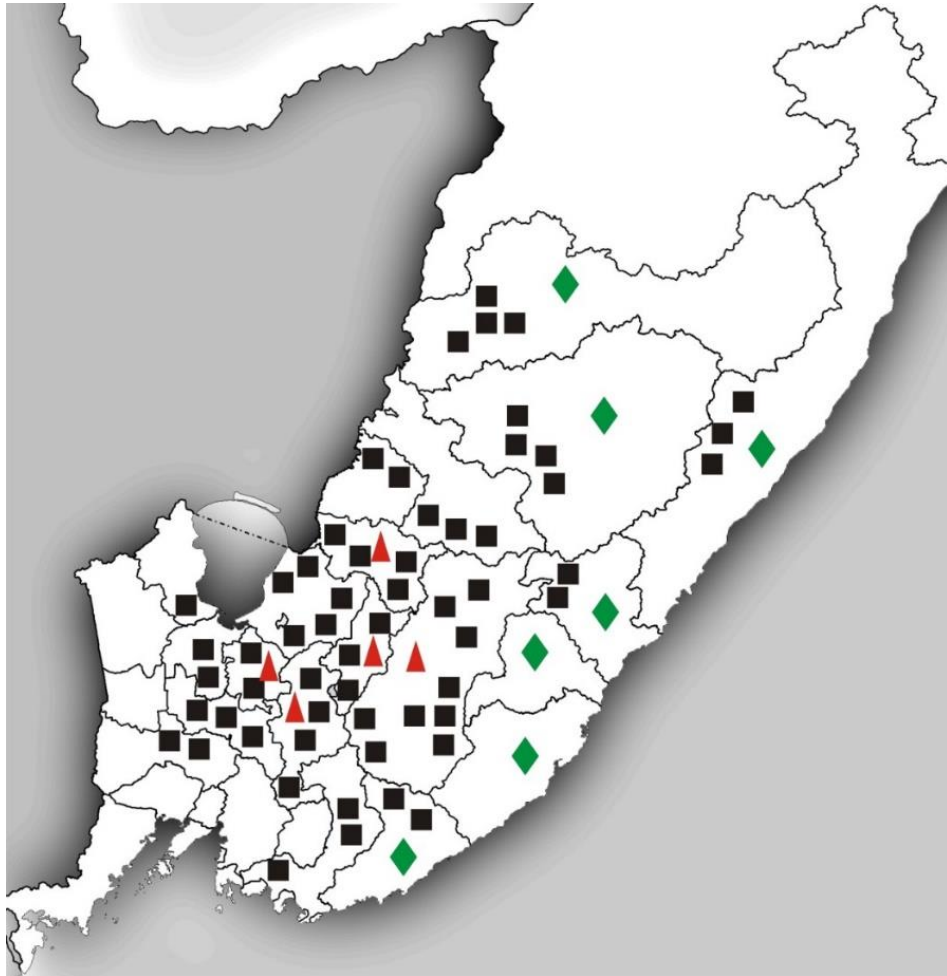


Рисунок 85 – Распространение колорадского жука в Приморском крае (цит. по Мацишина, Рогатных, 2013).

Примечания: ▲ - зоны первоначальной инвазии; ■ - зоны, известные по нашим данным; ◆ - зоны, известные по данным Управления Россельхознадзора по Приморскому краю.

Характерной особенностью расселения колорадского жука в Приморье, так же как и в Америке, было продвижение вредителя из его первичных очагов преимущественно с запада на восток со средней скоростью 40-50 км в год. В Приморском крае из года в год, вплоть до 2013 г., наблюдалась тенденция к устойчивому нарастанию численности и вредоносности колорадского жука со смыканием границ его очагов. Развитие очагов нами изучалось с 2008-2011 гг. на дачных участках в с. Староварваровка Анучинского района. Было выявлено, что изначально жуком заселяется несколько растений в

центре поля, т.е. образуется первичный очаг (рисунок 87) (Мацшина, Рогатных, 2013).

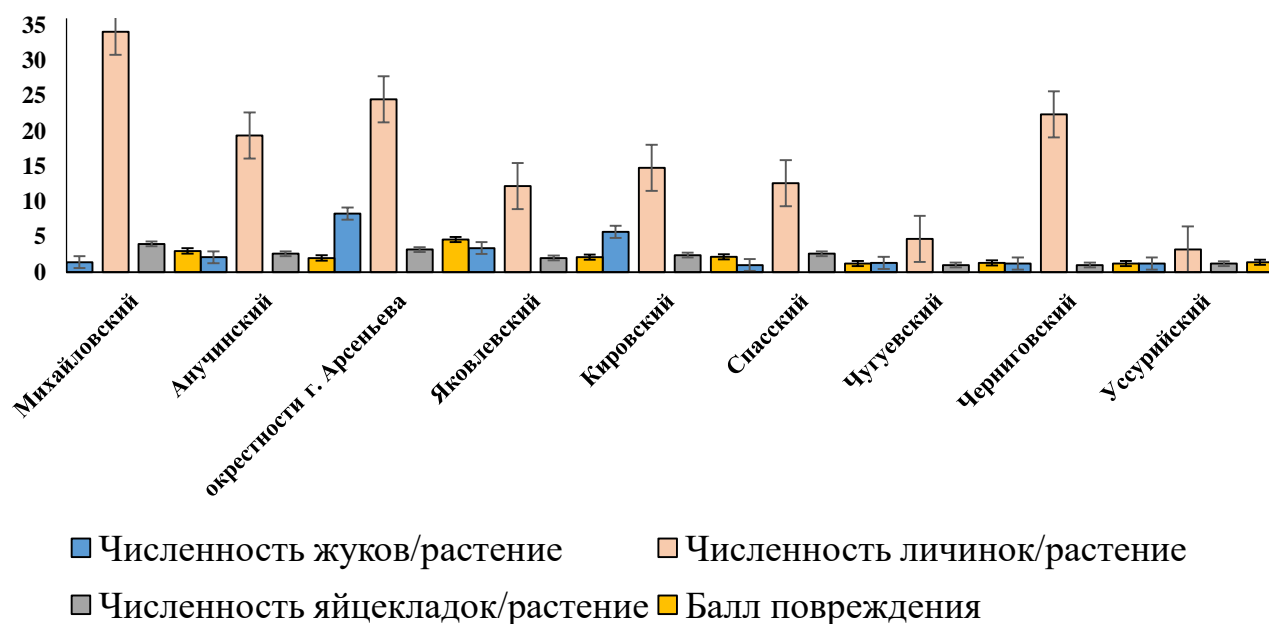


Рисунок 86 – Заселенность посадок картофеля колорадским жуком в Приморском крае (2008-2011 гг.) (цит. по Мацшина, Рогатных, 2013)

Центр поля избирается для заселения ввиду наличия специфического микроклимата в посадках картофеля – повышенные температура и влажность создают благоприятные условия для развития и размножения вредителя. Постепенно очаг расширяется от центра к периферии и поглощает все посадки в округе, сливаясь с очагом на соседнем поле. Образуется зона сплошного заселения (сплошной очаг) (Мацшина, Рогатных, 2013). Стратегия освоения и возникновения очагов у колорадского жука специфическая и отличается от известных для картофельной коровки и лугового мотылька, которые заселяют поля с периферии (стратегия края поля) (Данилевский, 1963; Журавлев, 1976, 1983а, б; Захаренко, 2001; Коваленко, 2006; Овсянникова, Гричанов, 2007) (Мацшина, 2011).

Таким образом, при расширении ареала колорадского жука его вселение происходит в несколько этапов: 1) возникновение первичного локального очага в центре поля; 2) расширение границ очага от центра к периферии поля; 3) смыкание границ первичных очагов на разных полях и образование

сплошного очага (Мацишина, Рогатных, 2013). Решающее значение в расширении ареала колорадского жука принадлежит как вагильности, так и собственной виду эврибионтности. Это обеспечивает высокую вероятность благополучной акклиматизации и натурализации колорадского жука в новых для него условиях зон вселения (Coombs et.al., 2003).



Рисунок 87 – Типичный первоначальный очаг инвазии колорадского жука в с. Староварваровка Анучинского района (фото автора). В центре снимка находятся поврежденные растения (5 баллов по 6 – балльной шкале ВИЗР), на периферии – нормально вегетирующие растения) (цит. по Мацишина, 2011).

По современным представлениям, эврибионтность и пластичность колорадского жука обусловлены спецификой условий его формирования как биологического вида на географической родине (Lawrence et.al., 2008).

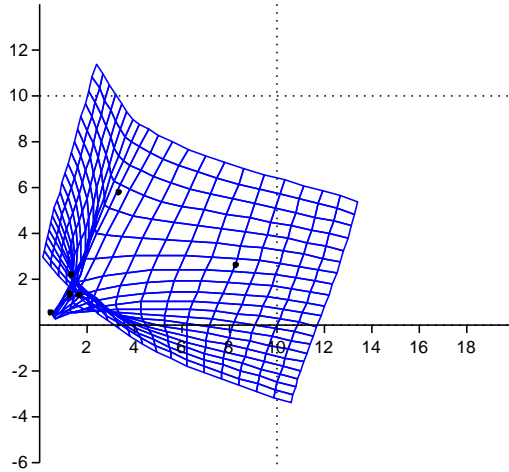
Исследования последних десятилетий убедительно доказали, что явления ускоренного адаптациогенеза популяций колорадского жука к условиям зон инвазий представляют собой ярко выраженные процессы микроэволюции (Wilde, de, 1954; Wilde, de, 1955; Горышин, 1958; Tauber, 2002; Hitchner et al.,

2008). Причиной такого хода преобразований популяций колорадского жука является, по мнению исследователей, то, что основным фактором его микроэволюции в новом ареале явился не климат, а пища (Кохманюк, 1982; Осолодкова, 2020). Выводы Н.И. Горышина с соавторами (Горышин, 1958) о преимущественной роли пищевого фактора в ускорении процессов приспособительной микроэволюции колорадского жука при его внеареальном расселении – причем полученные не прямым путем, а через анализ климатических адаптации популяций вида – весьма интересны и убедительны.

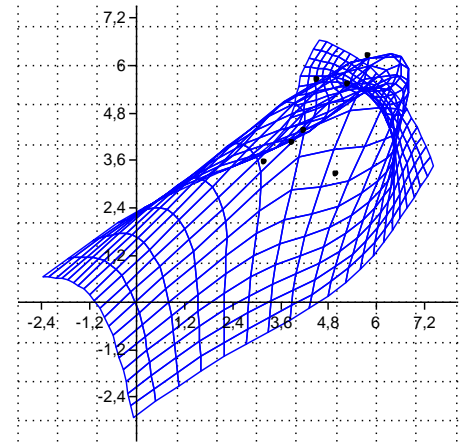
Динамику популяции колорадского жука и картофельной коровки в условиях муссонного климата мы описывали посредством уравнения роста при мелко-линейной зависимости плодовитости от численности (Гиричева, Абакумов, 2017). При помощи пакета программ ECOSTAT (режим доступа – <https://ipae.uran.ru/lab106>) нами была рассчитана элементная дискретизация (TPS-RPM) показателей мелко-линейной зависимости плодовитости от численности для колорадского жука и картофельной коровки, а также построен график динамики численности обоих фитофагов по годам исследования (рисунок 88) (Мацишина и др., 2023). Было выявлено, что популяция колорадского жука характеризовалась экспоненциальным ростом вплоть до 2012 года. При этом, имаго и личинки данного фитофага соседствовали с имаго и личинками картофельной коровки в частных и производственных посадках (Мацишина и др., 2023). Рост численности объясняется влиянием благоприятных погодных условий – жаркое и сухое лето периода 2008-2012 гг. способствовало повышению коэффициента размножения (Мацишина, 2011; Мацишина и др., 2023). Из графиков элементной дискретизации видно, что существует только одно устойчивое состояние равновесия, при котором все тренды сходятся к центральным точкам, в которых наблюдается зависимость плодовитости от численности (Мацишина и др., 2023).

Для колорадского жука график отражает увеличение плодовитости при повышении плотности популяции, что характерно для r-стратегии. Для картофельной коровки характерно нарастание плодовитости при снижении чис-

ленности (рисунок 88) (Мацшина и др., 2023). Таким образом, в отличие от колорадского жука, популяция картофельной коровки проявляет свойства саморегуляции численности, обеспечивая оптимальную структуру и плотность населения (Мацшина и др., 2023).



TPS-RPM для дробно-линейной зависимости плодовитости от численности у картофельной коровки



TPS-RPM для дробно-линейной зависимости плодовитости от численности у колорадского жука

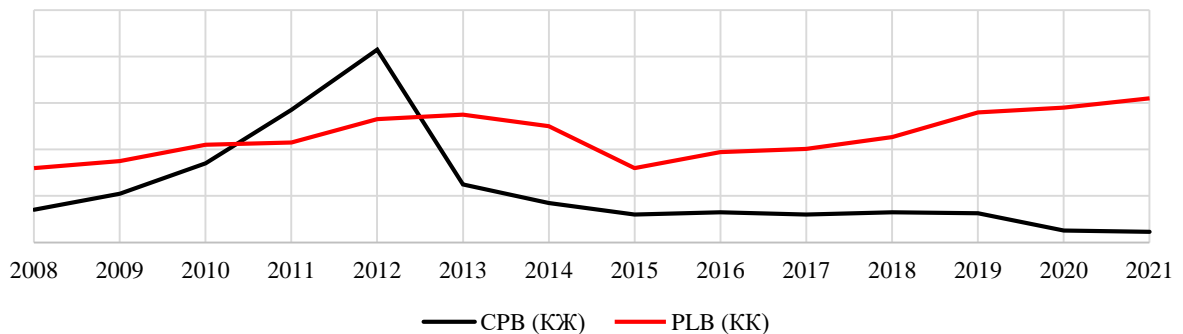


Рисунок 88 – Динамика численности колорадского жука (КЖ) и картофельной коровки (КК), имаго/куст картофеля, по годам (в среднем для Приморского края) (цит. по Мацшина и др., 2023).

Расчётные показатели популяционных параметров двух фитофагов для периода 2008-2012 гг., представленные на рисунке 89, показывают, что внутренний темп прироста, чистый репродуктивный коэффициент, норма чистого потребления и коэффициент трансформации у картофельной коровки выше, чем у колорадского жука, даже в благоприятные для развития последнего годы.

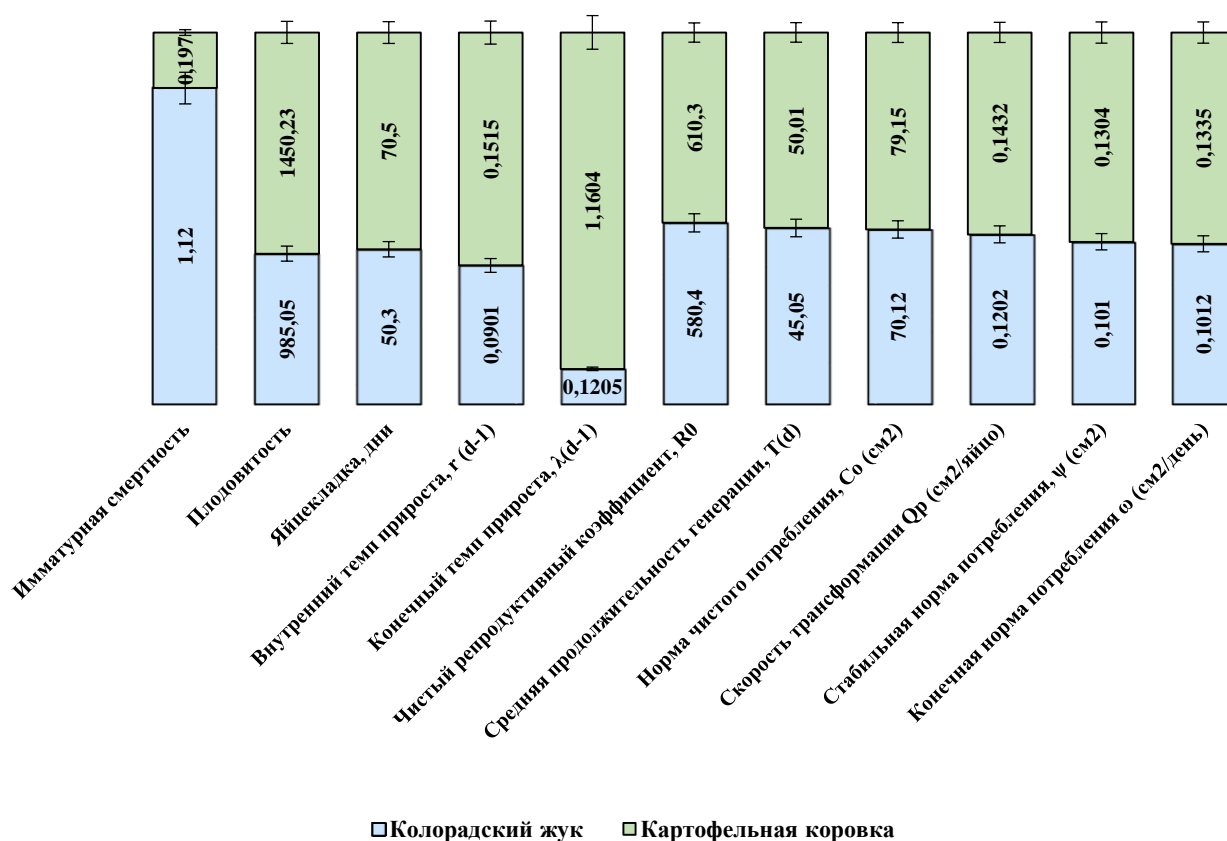


Рисунок 89 – Популяционные параметры исходных выборок картофельной коровки и колорадского жука (2008-2012 гг)

В период с 2013 по 2019 год годовое количество осадков было относительно высоким (около 700-800 мм) (рисунок 90) (Lyude et al, 2021). В эти годы на агрометеостанции пос. Тимирязевский отмечались необычно высокие суточные нормы осадков, превышающие средние значения до десяти раз, а иногда и месячные нормы (рисунок 90). Месячные осадки также распределялись неравномерно, что существенно влияет на урожайность сельскохозяйственных культур. Такое количество осадков вызывало наводнения и создавало водный стресс для сельскохозяйственных культур, что существенно сокращало кормовую базу для фитофагов. Картофельная коровка, будучи нативным видом, оказалась лучше адаптирована к флуктуирующим условиям муссонного климата юга Дальнего Востока, так как, являясь широким полифагом, способна менять кормовые станции и переключиться на нативные для региона кормовые ресурсы при наступлении неблагоприятных условий для культурных растений. Кроме того, пространственное разделение кормового и

зимовочного биотопов так же обеспечивает большую выживаемость при наступлении осеннем затоплении агроэкосистем и уходе их в зиму в переувлажненном состоянии.

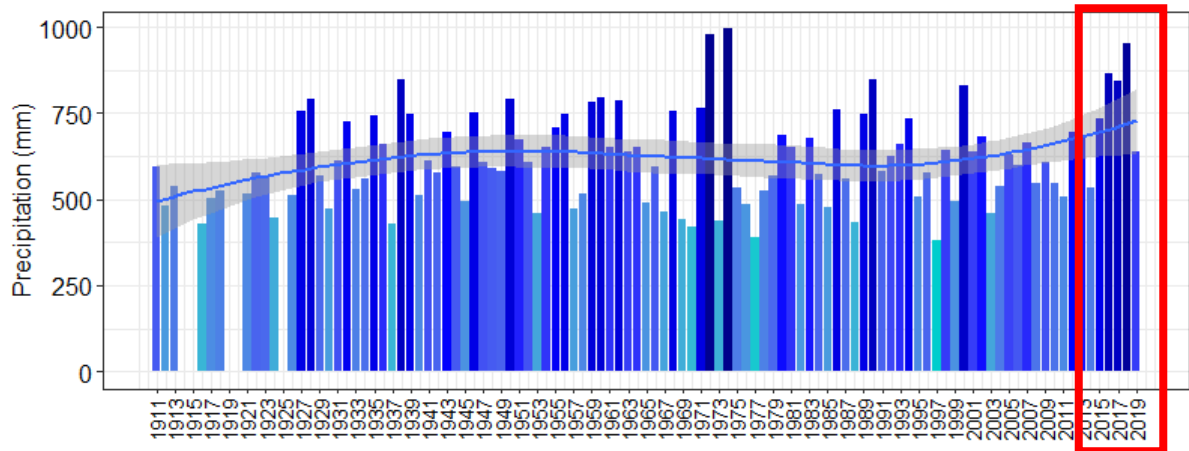


Рисунок 90 – Годовые данные об осадках в Приморье с 1911 по 2019 год (цит. по Lyude et al, 2021).

По данным Шарова, все физические факторы среды влияют на насекомых комплексно, действие каждого из них неравноценно (Sharov, 1997). Влажность оказывает как прямое воздействие на популяцию, вызывая гибель особей при резком отклонении от экологического оптимума, так и косвенное – через кормовое растение (Замотайлов и др., 2012). Это обусловлено невозможностью удовлетворить онтогенетические потребности вида и изменением характера гигротермических факторов в зоне оптимума (Черников и др., 2000).

Численность популяции определяет её возрастную структуру, которая отражает имеющееся в ней соотношение особей разных возрастов. Для каждого вида и каждой популяции характерны специфические соотношения между разными возрастными группами (Элтон, 1960). Ещё в 1925 А. Lotka доказал теоретически, что все стабильные популяции характеризуются определенной, относительно стабильной возрастной структурой: если из-за каких-то временных причин (например, оттока или притока особей) данная структура изменится, то при прекращении действия этих причин, она вновь будет стремиться к возвращению в прежнее стабильное состояние (Джиллер, 1988).

Как видно из рисунка 91, популяция колорадского жука до 2013 г. имела характеристики растущих популяций: преобладала дорепродуктивная и репродуктивная группы, в то время как пострепродуктивная, и группа смертности были представлены так скудно, что имело смысл объединить их в одну колонку.

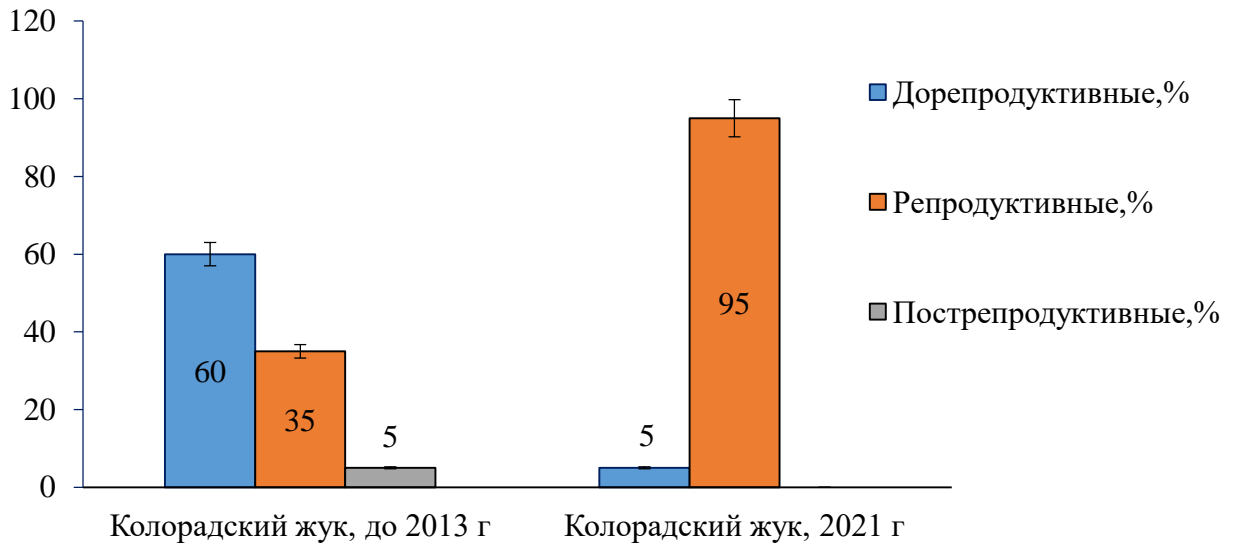


Рисунок 91 – Демографический потенциал колорадского жука в Приморском крае.

Данная демографическая пирамида соответствует модели r-стратегии, главная цель которой – максимальная скорость популяции (Расницын, 2015). Данный постулат подтверждается нашими исследованиями, согласно которым скорость приращения ареала для колорадского жука составляла до 2 тыс. га в год (Мацешина, Рогатных, 2013). После наступления неблагоприятных условий периода 2013-2015 гг. численность популяции резко снизилась, и к 2021 г остались незначительные, четко локализованные в границах сельскохозяйственных угодий очаги, для которых характерно преобладание репродуктивной формы над дорепродуктивной, причем пострепродуктивную стадию учесть не представлялось возможным по причине численности, стремящейся к нулю (Matsishina, 2023).

По нашему мнению, на данный момент популяцию колорадского жука в Приморском крае можно охарактеризовать как стабильную с тенденцией в сокращение плотности и ареала (Matsishina, 2023). Возможно, это свидетельствует, что в период 2013-2015 гг. в результате катастрофических для коло-

радского жука проявлений климата, популяция прошла через т.н. «бутылочное горлышко». Мы можем предположить, что под влиянием этих событий произошла потеря значительной части генетического разнообразия, что, в свою очередь привело к исчезновению тренда r-стратегии (Matsishina, 2023). Финаков утверждает, что колорадский жук в своем развитии и жизнедеятельности тесно связан с почвой, где проходят окукливание личинки и, переживая неблагоприятные условия, впадает в диапаузу взрослый жук (Финаков, 1956) – и в этом одно из главных отличий его от картофельной коровки. Замокание почв вследствие тайфунов, частых на юге Дальнего Востока России, приводит зимующих имаго колорадского жука к массовой гибели от удушья и вымерзания (Matsishina, 2023).

Пробуждение жука из зимней диапаузы происходит раньше, чем появляются всходы картофеля (рисунок 92). Выход перезимовавших жуков весной из почвы зависит от погодных условий года, поэтому в разных частях ареала и даже в одной и той же местности наблюдается в разные месяцы (Журавлев, 1959; Арапова Л. И., Карташевич В. Н., 1989). Вредитель может долго, до 2-3 месяцев, обходиться без пищи (Klein-Krautheim, 1950; Leib, 1951; Nare, 1990; Kuepper G., 2003; Lyytinen et al., 2007). До начала размножения колорадский жук должен восстановить свое физиологическое состояние. Продолжительность восстановительного периода зависит от температуры воздуха и влажности (Matsishina, 2023). При 20 °C этот период составляет 10 суток. За это время организм насекомых освобождается от экскретов, накопленных за зиму, восстанавливается водный баланс, повышаются газообмен и тканевый обмен (Элтон, 1960; Яковлев, 1960; Яхимович, 1967; Яхонтов, 1969; Юревич, Гончаров, Жемчужина, 1975). В Приморском крае начало выхода перезимовавших имаго колорадского жука происходит на раннеспелых и среднеранних сортах картофеля в фазы «образование листьев и стеблей» и «рост растений в длину», а в отдельные годы – до всходов картофеля (Мацшина, 2011).

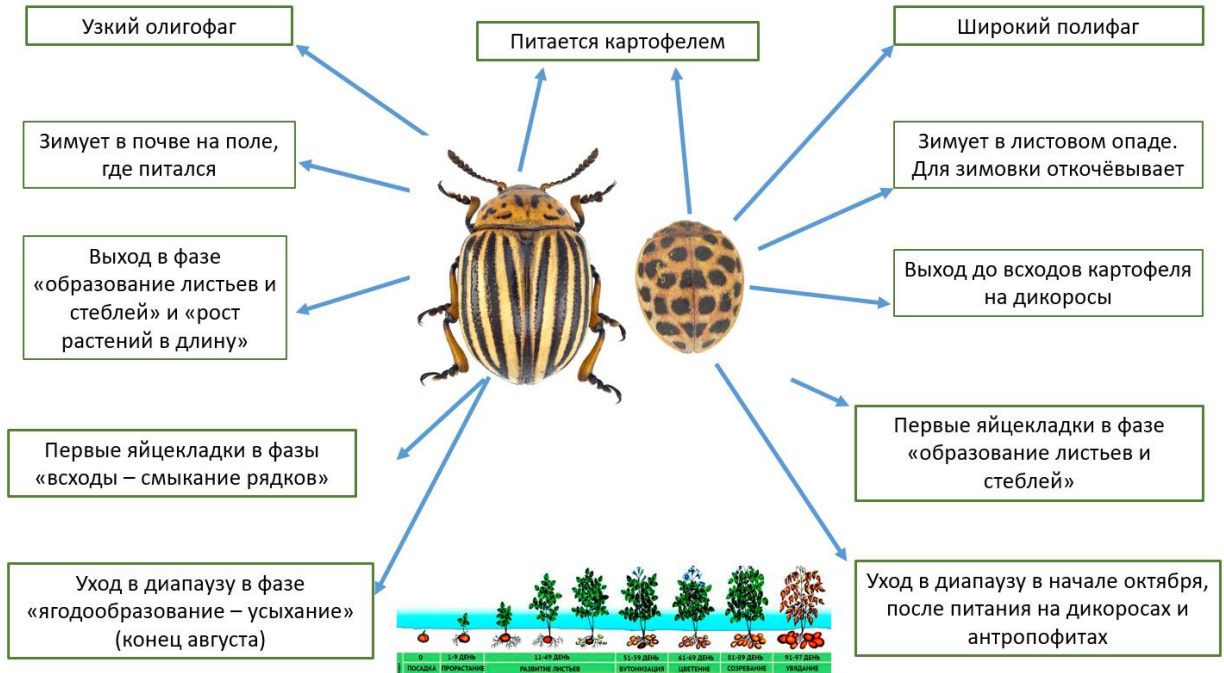


Рисунок 92 – Сравнительная характеристика колорадского жука и картофельной коровки

Массовый выход имаго происходит в фазы «рост растений в длину» и «смыкание рядков», а первые яйцекладки зафиксированы в фенофазы «всходы – смыкание рядков». Уход в диапаузу наблюдается в фенофазу «ягодообразование – усыхание куста» (конец августа) (Мацишина, 2011) (рисунок 92). При этом, как мы указывали ранее, картофельная коровка выходит из диапаузы до всходов картофеля и немедленно приступает к питанию на вегетирующих в это время черемухе, дубе, чистотеле (Мацишина, 2021) (рисунок 92). Таким образом, картофельная коровка, являясь нативным видом, способна быстрее занимать пищевые станции после выхода из зимовки, она быстрее приступает к яйцекладке, что является свидетельством пассивной конкуренции за пищевые ресурсы между фитофагами. Картофельная коровка оказывается в более выгодном положении, поскольку колорадскому жуку требуется пройти постдиапаузный восстановительный период. Восстановительный период значительно увеличивает риски гибели имаго колорадского жука от истощения, хищников и стохастических факторов (Мацишина и др., 2023).

Важнейшим фактором фенологии развития любого вида являются сроки онтогенеза. Пластичность в смещении онтогенетических рамок – косвен-

ный признак успешной адаптации к изменению климатических условий, что особенно актуально для муссонного климата юга Дальнего Востока. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что и в условиях Приморского края многолетняя динамика численности колорадского жука подчиняется тем же закономерностям, что и в других частях его ареала (Мацишина, 2011). Для выяснения сроков развития (в сутках) преимагинальных стадий вредителя (яйца, личинки и куколки) нами был проведен лабораторный эксперимент. Лабораторные исследования велись в г. Уссурийске на базе отдела биометода ДВНИИЗР (филиал ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» (2008-2012 гг.) и на базе лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» – в 2019-2021 гг. Эксперимент проводился при температуре 25 °С, влажности 85% и естественном освещении. Опыт был заложен в четырех повторностях. В качестве корма использовались листья сорта Адретта. В результате установлено, что в Приморском крае период развития яйца у колорадского жука составляет 4-5 суток, личинки (включая предкуколку) – 17-22, куколки – 8-14 суток (Мацишина, 2011а, 2014) (рисунок 93).

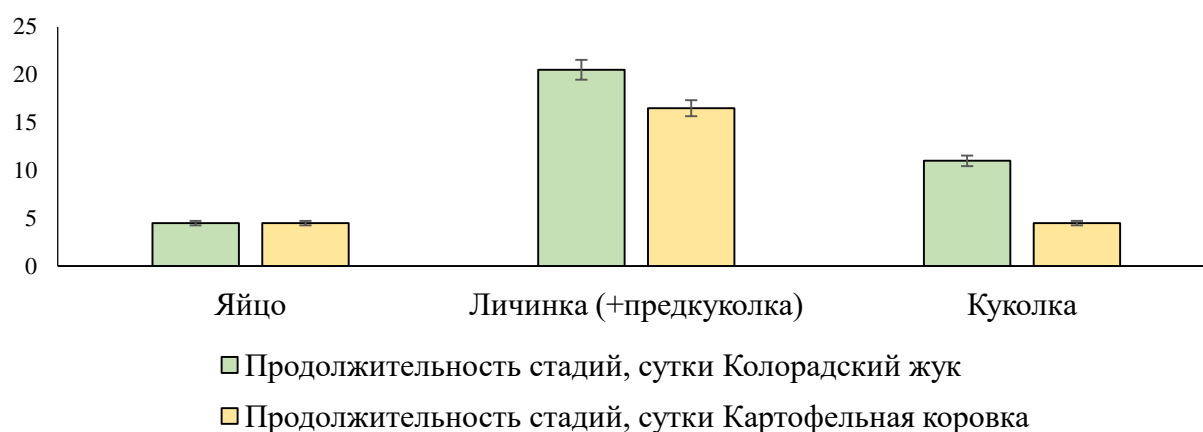


Рисунок 93 – Сравнительный анализ продолжительности развития стадий онтогенеза у колорадского жука и картофельной коровки.

Проведенный анализ показал, что различия между продолжительностью стадии онтогенеза находятся на высоком уровне статистической значимости ($p \leq 0,01$). В целом, картофельная коровка проходит стадии онтогенеза быстрее колорадского жука, сходство отмечено лишь в сроках развития яйца.

Исследования фенологии колорадского жука показали, что в южных районах Приморского края выход жуков из почвы весной наблюдается в период начала вегетации картофеля, а в северных – в начале бутонизации (таблица 16).

Таблица 16 – Фенология развития колорадского жука в Приморском крае (с. Ивановка) в 2008-2011 г.

Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	–
■	■	■	●	●	●	●	●	●										
				○	○	○	○											
				■	■	■	■											
						□	□	□	□	□								
							●	●	●	●	■	■	■	■	■	■	■	■
								○	○									
									■	■								

Примечания. ● – активные имаго; ■ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка.

На юге Приморья выход первых перезимовавших жуков отмечается в третьей декаде мая, а интенсивное отрождение начинается при прогревании воздуха до +20 °С и выше, и продолжается, как правило, в течение 6-9 дней. В Приморье период яйцекладки у колорадского жука очень продолжителен и длится до середины августа. Интенсивность яйцекладки зависит главным образом от температуры. Холодная погода со средней температурой +18 °С заметно тормозит откладку яиц.

Наивысшая интенсивность яйцекладки совпадает с периодом самых длинных дней. В условиях Приморья это отмечается сразу после выхода жуков из зимовки, в конце мая – начале июня. Молодые самки первой генерации откладывают яйца, из которых развивается второе поколение фитофага, которое, по нашим наблюдениям в 2008-2009 и 2011 гг., в Приморском крае закончить свое развитие не успевает. Однако, в 2010 г. отмечено полное второе летнее поколение колорадского жука, чему способствовали высокие летние температуры, на 1,8-3,5 °С превышающие среднемноголетние значения (Мацшина, 2011а, 2011б) (таблица 17).

Таблица 17 – Фенология развития колорадского жука в Приморском крае (с. Ивановка) в 2010 г.

Месяцы (I-XII) / декады (1-3)																		
V			VI			VII			VIII			IX			X			XI-IV
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	–
■	■	■	●	●	●	●												
			○	○	○	○												
				■	■	■	■											
					□	□	□											
						●	●	●	●	●	■	■	■	■	■	■	■	■
							○	○	○	○								
								■	■	■	■	■						
									□	□	□	□						
									●	●	●	●	●	■	■	■	■	■
										○	○							

Примечания. Условные обозначения как в табл. 5.

По нашим многолетним наблюдениям фенология вредителя связана со сроками вегетации картофеля, что также является существенным отличием от картофельной коровки. Массовый уход имаго в диапаузу может наблюдаться уже в начале августа, когда листья картофеля поражаются грибными и псевдогрибными болезнями, что приводит к усыханию кустов, в то время как картофельная коровка продолжает своё питание на бахчевых культурах, других растениях семейства паслёновые, сорняках, плодовых деревьях (Мацшина, 2011в, 2014; Коваленко, Мацшина, 2015).

В данном разделе необходимо упомянуть о сложившемся мнении о существующем экологическом параллелизме пищевых реакций между колорадским жуком (*Leptinotarsa decemlineata*) и двадцативосьмипятнистой картофельной коровкой (Гонтюров, 1964; Шапиро, 1985). Основоположником данного постулата является сотрудник Дальневосточной опытной станции ВИР И.М. Гонтюров. В своём труде «О параллелизме устойчивости картофеля к эпидемии *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch) и колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata* Say)» он утверждал, не взирая на уже существующие публикации Ивановой (1954), Куренцова (1946) и других исследователей, прямо указывающих на полифагию картофельной коровки, что полное развитие обоих вредителей воз-

можно только на растениях рода *Solanum*, а личинки коровки не многоядны. Кроме того, результаты опытов, приведенные в публикации, не соответствуют выводам (таблица 18).

К сожалению, в тексте публикации для фактических данных не приведена статистическая обработка, и не указано, в абсолютном ли количестве или среднем арифметическом данные сведены в таблицу. Нами был проведен корреляционный анализ по Спирмену выделенных устойчивых сеянцев дикорастущих представителей р. *Solanum*, приведенных автором (таблица 18). Расчёты показали отрицательную техническую корреляцию, значение R составило - 0,1318, что указывает на очень слабую связь между переменными. В своей работе сам автор отмечает, что около половины гибридов повреждались коровкой сильнее, чем колорадским жуком, при этом наиболее сходное поведение коровки и колорадского жука проявлялось только на 2 видах (*S. commersonii* и *S. jamesii*) из 13, что составляет 15% схожести (Гонтюров, 1964).

Таблица 18 – Степень расщепления сеянцев картофеля по устойчивости к колорадскому жуку и эпиляхне (при избирательном питании жуков) (цит. по Гонтюров, 1964).

Род <i>Solanum</i>	Выделено устойчивых сеянцев		Процент устойчивых сеянцев	
	К колорадскому жуку	К эпиляхне	К колорадскому жуку	К эпиляхне
<i>S. laplaticum</i>	2	0	0,6	0
<i>S. chacoense</i>	0	0	0	0
<i>S. gibberulosum</i>	36	8	2,9	1,8
<i>S. parodii</i>	10	1	3,1	1,9
<i>S. schickii</i>	35	1	3,5	1,2
<i>S. dolichostigma</i>	18	3	5,7	1,3
<i>S. boergeri</i>	19	0	5,3	0
<i>S. horovizii</i>	5	0	1,6	0
<i>S. demissum</i>	0	23	0	1

Таким образом, вывод об установленном параллелизме устойчивости картофеля к обоим вредителям оказался неверным. В результате сложилось ложное мнение, определившее на многие годы стратегию селекции картофеля на устойчивость к листогрызущим вредителям. Однако, колорадский жук, в отличие от

коровки, является олигофагом, характеризующимся наиболее широкими пищевыми связями среди листоедов рода *Leptinotarsa* (Alghali et al., 2000; Alyokhin, Ferro, 1999). Он трофически связан с растениями семейства пасленовых (*Solanaceae*), относящимся к ряду видов и форм родов *Solanum* и *Lycopersion*. В целом, по совокупным данным ряда исследователей, для развития фитофага в различной степени пригодны 23 вида растений, а среди них благоприятными для питания и развития всех фаз жука являются паслен колючий (*S. rostratum*), паслен сладко-горький (*S. dulcamara*), культурный картофель (*S. tuberosum*), баклажан (*S. melongela*) и томат (*S. lycopersicum*) (Agraia et al., 1997). Так же, как и у картофельной коровки, биоэкологические показатели колорадского жука зависят от качества корма. Для иллюстрации этого утверждения, нами был поставлен эксперимент с плодовитостью самок фитофагов.

Опыт проводился на базе отдела биометода ДВНИИЗР (филиал ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» (г. Уссурийск) и в лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур (ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» (г. Уссурийск) в 2008-2022 гг. Жуки попарно, учитывая пол, содержались в стеклянных сосудах объемом 1 л, в каждом по 5 пар. На дно сосудов помещался бумажный фильтр, сложенный гармошкой, так как белый фон позволяет эффективно обнаруживать яйцекладку в садке. Жуков выкармливали 6 изучаемыми сортами картофеля, выращиваемыми на огородном участке, примыкающем к зданию отдела биометода. Для питания имаго отбирались листья с верхних ярусов, корм менялся два раза в сутки. Одновременно со сменой корма учитывалось и количество яйцекладок. Повторность опыта четырехкратная (Павлюшин и др., 2005). Опыт для картофельной коровки проводили в 2008-2022 гг, на базе отдела биометода ДВНИИЗР (филиал ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» (г. Уссурийск) и лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки. Для со-

поставимости результатов были выбраны те же сорта картофеля, что и в опыте с колорадским жуком (рисунок 94). В результате было установлено, что максимальная плодовитость самок колорадского жука наблюдается на сортах Янтарь и Жуковский ранний (рисунок 94) (Мацишина, 2015; Мацишина, 2011в), в то время как для картофельной коровки наиболее благоприятными оказались сорта Адретта и Удача. При анализе корреляционных трендов видно, что для обоих фитофагов существует прямая линейная зависимость между числом яйцекладок и питанием самок на сортах. В связи с этим, разные внутривидовые формы даже тех видов пасленовых растений, которые отнесены к наиболее благоприятным для картофельной коровки, могут быть в различной степени непригодными для питания имаго и личинок колорадского жука. Это подтверждается также сравнением показателей смертности личинок и куколок двух фитофагов (рисунок 95).

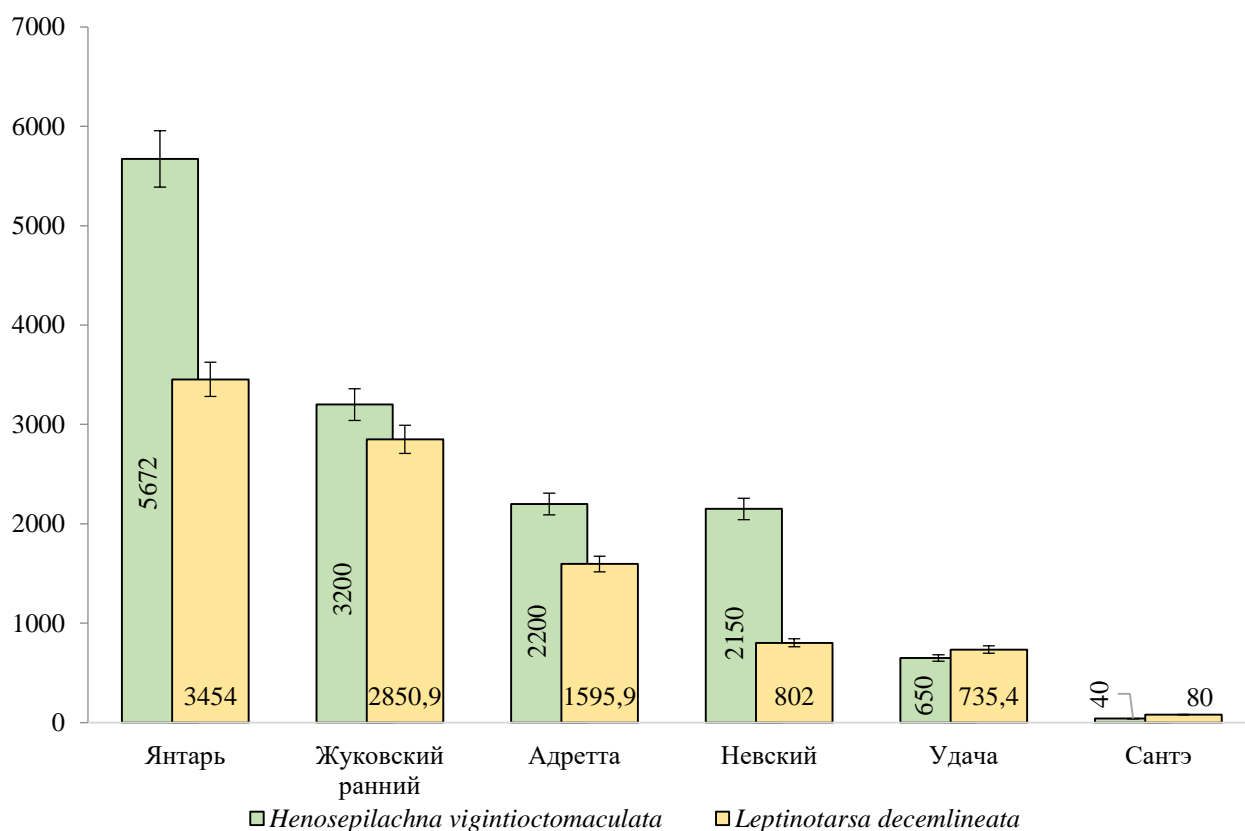


Рисунок 94 – Среднее число яиц, отложенных одной самкой колорадского жука за вегетационный период при питании различными сортами картофеля в лабораторных условиях (2008-2010 гг.); одной самкой картофельной коровки за вегетационный период при питании различными сортами картофеля в лабораторных условиях (2019-2023 гг.)

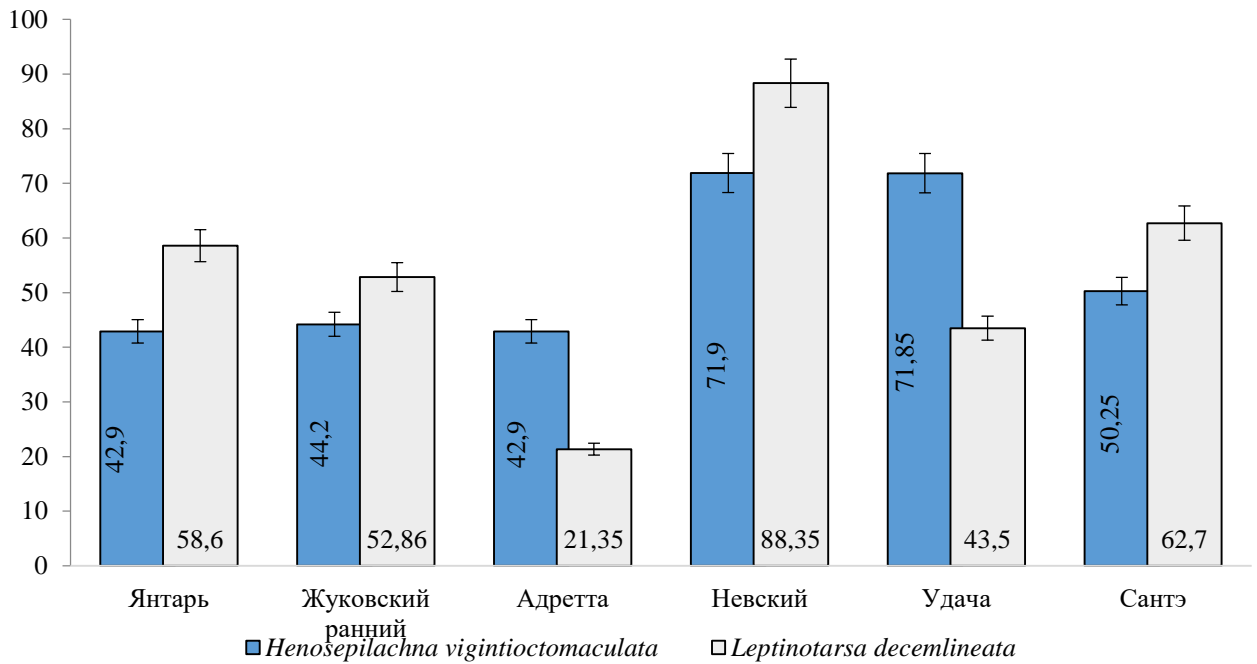


Рисунок 95 – Смертность личинок и куколок колорадского жука (2008-2009 гг) (цит. по Мацишина, 2012) и картофельной коровки (2019-2022 гг) на разных сортах картофеля в лабораторном опыте

Несмотря на некоторые общие тренды, наблюдаемые в показателях смертности (сопоставимо высокая смертность на сортах Невский и Сантэ), необходимо отметить увеличение гибели личинок и куколок картофельной коровки на сорте Адретта, достоверное снижение смертности на сортах Удача, Янтарь, Жуковский. Таким образом, по совокупности факторов, приводимых здесь и в других главах, постулат о параллелизме реакций колорадского жука и картофельной коровки нельзя считать верным.

Подытоживая сказанное, необходимо сделать вывод, что успешная натурализация колорадского жука в экосистемы Приморского края возможна лишь в благоприятные по климатическим условиям периоды. Опираясь на представления о консервативности экологической ниши (Whiens, Graham, 2005) можно ожидать, что виды, которые попали на новую территорию, будут соблюдать те же экологические принципы, что и на родине. Однако, моделирование экологической ниши колорадского жука по методу метрического двухмерного шкалирования с использованием коэффициента Жаккара (Мочалов, 2010) показало, что модель дальневосточной популяции не являет-

ся элементом модели европейской популяции и достаточно далека от североамериканской (рисунок 96).

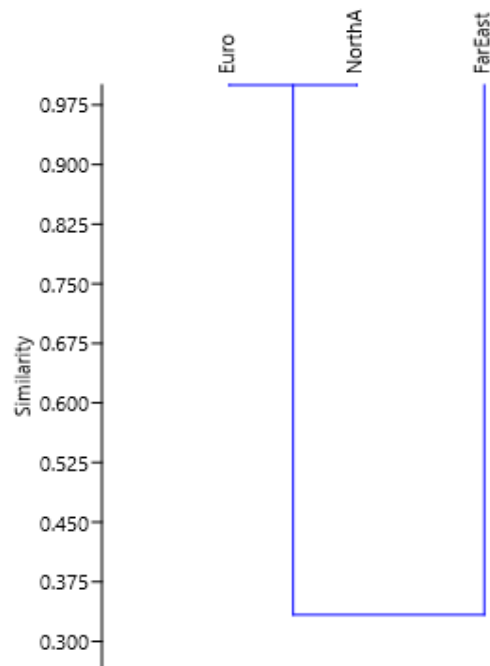


Рисунок 96 – Моделирование экологических ниш колорадского жука для дальневосточного, европейского и североамериканского ареалов методом метрического двухмерного шкалирования с применением коэффициента Жаккара.

Для картофельной коровки модель в виде дендрограммы визуализировать невозможно вследствие практически идентичных параметров экологических ниш в различных регионах её обитания. Нами был применен метод полигонального шкалирования с использованием коэффициента Жаккарда (Титар, Некрасова, 2012), благодаря которому удалось показать, что модель дальневосточной популяции картофельной коровки действительно является элементом модели экологической ниши вида с территории азиатского ареала, являющегося для неё нативным (рисунок 97).

Опираясь на концепцию Хатчинсона (Takola, Schielzeth, 2022; Замотайлов и др., 2012), мы должны констатировать, что в фундаментальной экологической нише колорадского жука существует часть, занимая которую вид в результате влияния абиотических факторов, усугубляющих межвидовую конкуренцию, не в состоянии успешно размножаться. Как отмечает Н.И. Наумова, на интенсивность процесса расселения колорадского жука в Север-

ной Америке и Европе в первую очередь повлияло наличие свободной трофической ниши на посадках картофеля (Наумова, 2015). Аналогичные процессы происходили и на юге Дальнего Востока России при появлении картофеля в отношении картофельной коровки. Инвазия колорадского жука произошла в уже занятую трофическую нишу, что стало одним из факторов, повлиявших на эффективность его натурализации в данном регионе.

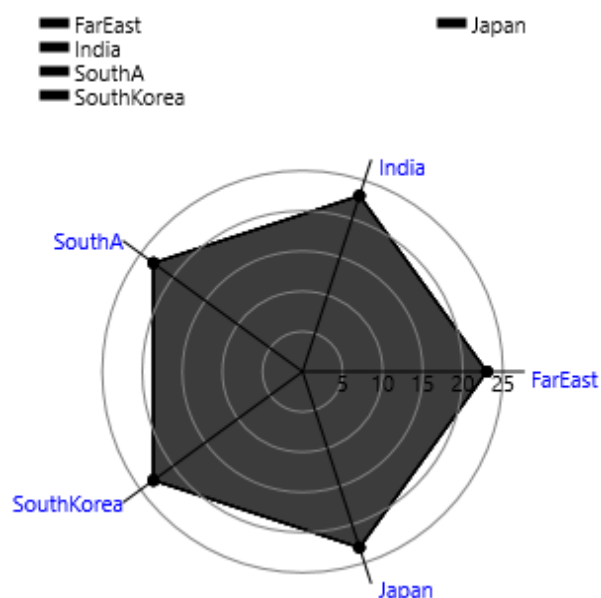


Рисунок 97 – Моделирование экологических ниш для нативного ареала картофельной коровки методом полигонального шкалирования с использованием коэффициента Жаккара.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 5

Как показали наши исследования, описываемого в литературе параллелизма между колорадским жуком и картофельной коровкой нет. Это связано с тем, что картофельная коровка значительно отличается своими биоэкологическими особенностями от колорадского жука: широкий полифаг, смена трофической и зимовочной стадий, саморегуляция плотности популяции, более высокие репродуктивный коэффициент и норма чистого потребления. Кроме того, значительно отличаются сортовые предпочтения картофеля, что говорит о разном влиянии вторичных метаболитов на онтогенез фитофагов. Всё это даёт картофельной коровке как нативному виду экологическое пре-

имущество в сравнении с колорадским жуком. *Leptinotarsa decemlineata* Say при инвазии на юг Дальнего Востока попадает в кардинально иные эколого-климатические условия по сравнению с зонами своего нативного и вторичного ареала. Следует признать, что наши ранние постулаты об успешности натурализации колорадского жука в Приморском крае необходимо считать ошибочными.

ГЛАВА 6 ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

6.1 ВРЕДНОСНОСТЬ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Картофельная коровка распространена на юге Дальнего Востока (Приморский, Хабаровский края, Амурская область, Южный Сахалин, Кунашир), в Корее, Японии, Китае, Вьетнаме (Кузнецов, 1972). Ей издавна уделяли особое внимание многие энтомологи и специалисты по защите растений (Вавилов, 1957; Булыгинская, Вронских, Чебанов, 1972; Антипова, 1950; Вронских, 1974а, 1974б). В 2021 г. картофельная коровка – неисключимый элемент агроэкосистем в Приморском крае. Однако, так было не всегда (Ермак, Мацишина, Фисенко, 2022).

Первые официальные сведения о нахождении картофельной коровки на Дальнем Востоке России приведены в отчетах Владивостокского филиала Дальневосточной станции защиты растений (ДВ СТАЗР) за 1929 г. В них указывается, что она как массовый вредитель встречается в прибрежных районах Приморья – Партизанском, Шкотовском, Надеждинском и Хасанском. В 1931 г. В.М. Энгельгардт и А.И. Мищенко приводили данные, что картофельная коровка встречается на Дальнем Востоке в Хабаровском и Владивостокском округах, но только в приморских районах она была описана как вредитель огородных растений (Михайлова, 1968). Следует отметить, местные жители связывают время её появления в посадках картофеля с периодом японской интервенции (1918-1922 гг.). Существует легенда о намеренном завозе японской армией жуков и личинок, не имеющая никаких исторических и биологических обоснований. Знакомство с коллекциями Зоологического института РАН, где имеются экземпляры картофельной коровки, собранные на территории Приморского края еще Христиничем в верховьях реки Монгугай (Барабашевка) в 1894 г., говорит о том, что картофельная коровка является аборигенным видом. Однако, года японской интервенции дают примерные временные рамки, когда для коровки была отмечена смена стадий. С тех пор

прошло около ста лет. Это ничтожно малый срок с точки зрения эволюции, однако именно этот период интересен для изучения протекания адаптационных процессов в экосистемах в целом, и агроэкосистемах в частности (Ермак, Мацишина, Фисенко, 2022).

По данным Р.И. Вульфсон (Вульфсон, 1936), этот вредитель отмечался в ряде глубинных районов Приморского края: Октябрьском, Спасском, Кировском, Дальнереченском (тогда – Иманском). Ей принадлежит и первая обстоятельная работа по биологии картофельной коровки. Вполне вероятно, что тогда же вредитель был распространен и в более северных районах, но в отсутствие систематических учетов численности не был описан. В начале пятидесятых годов XX века по данным А.Н. Ивановой (Иванова, 1954; Иванова, 1961) картофельная коровка стала опасным вредителем в притаёжных районах – Михайловский, Анучинский, Чугуевский. С конца этого же периода она начала повреждать картофель в лесостепных районах – Хорольском и Ханкайском. В 1957 г. картофельная коровка как массовый вредитель отмечалась в Хабаровском и ныне упразднённом Кур-Урмийском районах, а также в некоторых хозяйствах Еврейской Автономной области. В 1958 г. на частных подворьях Бикинского и Вяземского районов Хабаровского края отмечена вспышка численности картофельной коровки с потерей урожая до 80% (Иванова, 1962). В этом же году вредитель отмечался в Ленинском и Биробиджанском районах. В 1961 г. картофельная коровка массово повреждала картофель в хозяйствах Лазовского, Бикинского, Хабаровского, Вяземского, на юге Нанайского и Комсомольского районов Хабаровского края и в Облучинском районе ЕАО. В 1963 г. был обнаружен новый очаг массового размножения картофельной коровки в Октябрьском районе ЕАО. Причинами этого, по мнению Волнобой Б.М. (цит. по Киселев, 1970), являлись ежегодные затопления пойменных земель рр. Амур и Уссури. Смытая с картофельных полей и унесенная водой коровка во время летних штормов на Амуре выбрасывалась на берег и в новых местах начинала размножаться. В последующие годы происходило дальнейшее расширение ареала. В Амурской об-

ласти коровка отмечена как опасный вредитель картофеля и бахчевых в 1959 г (Шаблювский, 1964). Уже в 1962 г. она фиксируется на частных подворьях в Амурской области и доходит до Благовещенска. Однако, в 1967 г Л.А. Михайловой в окрестностях Благовещенска коровка не обнаружена. Характерно, что основные очаги картофельной коровки в Амурской области тяготели к железной дороге, а наиболее поврежденными участками оказывались огороды в железнодорожных поселках. Общая зараженная площадь посевов картофеля в Амурской области в 1954 г. составила 3770 га, в 1966 г. – увеличилась до 8805 га (Михайлова, 1968).

По данным Гусева (Гусев, 1953, 1956), в условиях Сахалинской области картофельная коровка была постоянным вредителем. Впервые повреждения были зарегистрированы на Сахалине в 1925-1926 гг. в районе г. Невельска. С тех пор вредитель широко распространился по многим районам южной части острова. Достоверные данные о расширении зоны вредоносности коровки в последующие годы отсутствуют. К 1964 г. в Сахалинской области картофельная коровка была распространена в хозяйствах 4-х районов – Анивского, Томаринского, Углегорского и Макаровского. В Анивском районе она встречалась во всех хозяйствах, в Углегорском и Томаринском примерно на одной трети территории каждого из районов, а в Макаровском – только в Долинском совхозе. В 1963 г. в условиях области наблюдалась уменьшение численности вредителя, но, несмотря на это, в районе Сахалинской сельскохозяйственной опытной станции (Ново-Александровск) обнаружен новый очаг её массового размножения. В последующие годы увеличения площадей картофеля, повреждаемых картофельной коровкой, не отмечалось (Шаблювский, Гусев, 1964). В 1963 г. в пределах ареала картофельной коровки обнаружены новые очаги ее массового размножения. Так, в Приморском крае отмечено 3 новых очага в селах Васильевка, Ново-Никольск, Покровка (Уссурийский, Октябрьский районы), в Хабаровском крае новый очаг найден в Октябрьском районе, в Амурской области – Октябрьском районе и окрестностях села Серышево. В 1964-1967 гг. ареал вредоносности картофельной коровки

неизменно увеличивался за счет проникновения на новые территории (Михайлова, 1968).

К сожалению, ни в одной из описанных работ не было карт распространения и границ ареалов картофельной коровки. Однако, Л.А. Михайлова (Михайлова, 1968) провела анализ динамики ареала на примере новых очагов массового размножения в Амурской области. В 1963 г. на индивидуальном участке вблизи г. Завитинска (на расстоянии 50 км от основного Буреинского очага) были найдены единичные экземпляры картофельной коровки (Шаблиовский, 1964). В последующие годы вредитель в городе не отмечался. Возможно, были занесены отдельные экземпляры, которые не нашли благоприятных условий для зимовки. В 1967 г. Л.А. Михайлова на личном участке в г. Завитинске были отмечены жуки картофельной коровки. Степень повреждения составила 85%. На других огородах вредитель обнаружен не был. В то же время, в Завитинском районе в 1965 г. было отмечено 2 очага массового размножения в селах Болдыревка и Черногорка. В 1967 г. картофель на всех индивидуальных участках этих сел повреждался картофельной коровкой. Вероятно, в каждом из очагов вредитель нашел благоприятные условия для своего развития, так как за прошедшие три года площади очагов расширились незначительно, но при этом увеличилась плотность популяции: если ранее на посевах встречались отдельные экземпляры 9 жуков/100 кустов), то в 1967 г отмечалось 5-6 жуков/куст. Нарастание численности картофельной коровки способствовало так называемому растеканию очага и увеличению площадей повреждаемого картофеля. Названные очаги возникали в местах рядом с зимовочными биотопами вредителя, вблизи небольших сопок, покрытых мелким дубняком и лещиной. С точки зрения Михайловой, большую роль в возникновении очагов играет транспорт. Осенью 1966 г. отмечено большое количество жуков картофельной коровки на семенном картофеле в момент перевозки из одного хозяйства в другое. В период 1966-1967 гг., в Михайловском районе Приморского края жуки были отмечены на окнах самолетов, поездов. Катеров, на автомашинах. Летом 1967 г. Михайловой Л.А.

впервые отмечен очаг массового размножения в с. Коршуновка Михайловского района, в 15 км от Поярково. Вокруг села были расположены небольшие сопки, покрытые зарослями густого дубняка. Этот очаг обнаружен на двух огородах и возник в результате завоза семенного материала осенью 1966 г. из Архары. Вместе с тем, Михайлова Л.А. отмечала, что способность к полету у вредителя слабая. Ею же описано, что на северной границе ареала картофельной коровки (западные границы Амурской области) она отмечается только в обогащенных ценозах маньчжурской фауны, и был сделан вывод – естественно-исторические связи картофельной коровки с биоценозами маньчжурской фауны будут сдерживать её ареал в границах этой фауны (Михайлова, 1970).

Полагаем, что очаги расселения картофельной коровки, описанные выше, являлись начальными стадиями расширения ее ареала. В процессе расселения вредителя можно было выделить три этапа: 1) формирование очага; 2) насыщение плотности популяции до максимума и растекание; 3) возникновение мелких очагов, оторванных от сплошных территорий повреждения. Расселение проходило под влиянием вторичных факторов, таких как развитие транспорта и увеличение посевов картофеля (Ермак и др., 2022). А.И. Куренцов (Куренцов, 1946) отмечал, что *H. vigintioctomaculata* типичный представитель маньчжурской фауны, приуроченный к области распространения смешанных и широколиственных лесов на Дальнем Востоке, и до начала земледельческой культуры в крае картофельная коровка обитала на травянистой растительности лесных полян. Расширение ареала картофельной коровки связано с соприкосновением природных очагов обитания с расширяющимися посадками культурного картофеля и переходом фитофага на новое кормовое растение. Питаясь дикорастущими растениями из семейства пасленовых и тыквенных, которые в естественных условиях растут разрежено, коровка слабо размножалась и медленно расселялась. К настоящему времени двадцативосьмипятнистая коровка широко расселилась на побережье по восточному склону Сихотэ-Алиня до 47° с.ш. и северная граница ее распро-

странения находится в окрестностях п. Светлый Тернейского района. В Амурской области она уже найдена на посадках картофеля в окрестностях поселков Шимановска и Тыгды (53° с.ш.) (Кузнецов, 1993). По данным Т.К. Коваленко, внёсшей значительный вклад в изучение хозяйственного значения и энтомофагов картофельной коровки, наибольший вред фитофаг наносит в лесных районах на частных огородах, особенно расположенных на опушке леса и ближе к лесокустарниковой растительности. В конце июля – начале августа поврежденность листовой поверхности иногда составляет 80-100 % с численностью от 20 до 40 жуков и личинок коровки на растение. Наибольшая вредоносность коровки отмечена ею в Анучинском, Кировском, Партизанском, Чугуевском и Уссурийском районах Приморского края (Коваленко, 1999, 2005а, 2005б).

Картофельная коровка является серьезным вредителем картофеля юга Дальнего Востока. Кроме картофеля картофельная коровка сильно повреждает томаты, огурцы, тыкву, арбузы, кабачки, баклажаны. Питание жуков на бахчевых культурах проходит весной и осенью, а летом жуки и личинки питаются главным образом листьями картофеля. Жуки и личинки выгрызают паренхимную ткань, скелетируют листья. Повреждения имеют вид "дорожек", идущих в разных направлениях от жилок, места повреждения приобретают сетчатый вид (Коваленко, 1999, 2005а, 2005б) (рисунок 98).

В дальнейшем под воздействием роста ткани и влиянием ветра эпидермис разрывается, выкрашивается. Листья желтеют и засыхают. Один жук съедает в среднем за день 15 кв. см площади листьев, а за весь срок жизни – 300 - 700 см². Личинка за время своего развития съедает 20-30 кв. см площади листьев. Около 80 % этого количества поедает личинка четвертого возраста (Коваленко, 2018). По данным А.Н. Ивановой (Иванова, 1962) личинка за период своего развития съедает 21,2 кв. см листовой поверхности. Одна личинка IV возраста за день съедает в среднем более 3 кв. см листа. В отдельные годы листовая поверхность картофеля повреждается на 20-100 %. Уничтожение листьев приводит к резкому снижению урожая. Даже при низкой

численности вредителя в период появления всходов (0,2 – 0,5 особей на растение) к концу июля – началу августа все листья сплошь оказываются скелетированными, и урожай снижается в 1,5 – 3 раза.



Рисунок – 98 Повреждения картофельной коровкой (фото автора).

Картофель наиболее чувствителен к повреждениям в начале образования клубней, которое у скороспелых сортов происходит спустя 20-30 дней

после появления всходов, а у остальных - через 30-40 дней. В опытах А.Н. Ивановой (Иванова, 1961) в условиях Приморского края, при посадке под изоляторы на 20- суточный картофель 2-х пар жуков урожай снижался на 57,8 %, а при посадке 3-х пар - на 82,5 %. Она установила, что повреждение листьев раннего картофеля на 28 % снижает урожайность на 15,5 %, а со степенью повреждения 44,3 % урожай клубней снижается на 20,7 %. Активный период питания личинок картофельной коровки по времени совпадает с формированием клубней картофеля. Основной вред картофелю наносят личинки III и IV возрастов (Коваленко, 1999, 2005а, 2005б).

Вредоносность личинок *Henosepilachna vigintioctomaculata* старших возрастов помимо высокой интенсивности питания усугубляется тем, что период вредоносности личинок приходится на основную фазу развития картофеля - клубнеобразование. Чем выше численность вредителя в этот период, тем больше съедаемая ассимиляционная поверхность листьев и, следовательно, причиняемый вред. По данным В.Н. Кузнецова (Кузнецов, 1997) урожай снижается на 30-50 %, при этом уменьшается размер клубней и содержание в них крахмала на 3-5 %. По данным Sharma et al. (Sharma et al., 2012), а также Kawazu (Kawazu, 2014) питание картофельной коровки на баклажанах, томатах, перцах, огурце и люфе приводит к потере 60% урожая. А.Н. Иванова (Иванова, 1962) выделяет три зоны вредоносности картофельной коровки. К первой (зона постоянной и массовой вредоносности) автор относит Шкотовский, Анучинский, Яковлевский районы и посадки картофеля, расположенные в окрестностях городов Владивостока, Артема, Арсеньева. Ко второй зоне (зона неустойчивого вреда) А.Н. Ивановой отнесены Хасанский, Черниговский, Чугуевский, Лесозаводский, Пожарский, Партизанский, Лазовский, Тернейский районы. Третья зона (зона спорадического вреда) включает Спасский, Хорольский, Ханкайский, Пограничный, Октябрьский, Уссурийский районы.

6.2 КАРТОФЕЛЬНАЯ КОРОВКА КАК ПЕРЕНОСЧИК ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM*

Взаимодействия между фитофагами, растениями и фитопатогенами разнообразны и представляют интерес с точки зрения изучения богатства механизмов этих отношений (Pieterse, Dicke, 2007). Патогены, развивающиеся на растении, конкурируют за те же ресурсы, что и фитофаги. Одновременно фитофаги являются векторами фитопатогенов. Это создает «неразделимую экологическую троицу» - систему триотрофа (Carter, 1939). Особенно эффективными переносчиками являются личинки и молодые жуки в силу своей мобильности и прожорливости (Willsey, Chatterton, Cárcamo, 2017). Ротовые органы грызущих насекомых часто несут инфекцию. Вместе с соком растения на ротовых органах задерживаются патогенные агенты, такие как вирусы, грибы и оомицеты, которые попадают в пищеварительный тракт насекомого, циркулируют внутри тела, достигают слюнных желез, ротового аппарата, содержатся в его экскрементах (Bernays, 2009; Рогатных, Аистова, 2014; Witcosky, Schowalter, Hansen, 1986), а затем проникают в растение-хозяин через раны, образовавшиеся в результате кормления фитофага (Gedling et al., 2018). Журавлёв, Черкашин и др., Калиева и др., Москвичев и др., Жусупбаева и др., указывают на случаи переноса насекомыми оомицетов рода *Phytophthora* (Журавлев, 1964; Черкашин и др., 2001; Калиева и др., 2014; Москвичев и др., 2017; Жусупбаева и др., 2023). Однако, для грибов р. *Fusarium* такие исследования не проводились. Кроме того, не известно, способна ли картофельная коровка служить вектором для грибов данного рода.

Грибы рода *Fusarium* (класс *Hyphomycetes*) широко распространены в природе. Для этого варибельного рода характерны как сапрофиты, так и факультативные паразиты. Замалиева с соавт. Отмечают, что представители рода поражают более 200 видов культурных и дикорастущих растений, вызывая их трахеомикозное увядание, задержку роста, корневые и стеблевые гнили, черную ножку сеянцев (Замалиева и др., 2015). Общеизвестно, что фузариозное увядание картофеля – опасная болезнь; она вредоносна не только для

урожая текущего года, но также для следующих репродукций. Инфекция может передаваться с семенными клубнями и вызывать изреживание всходов и торможение роста растений (Broadhurst, Johnston, 1994). Источники фузариоза всегда имеются в почве и необходимо лишь некоторое ослабление растений и благоприятные условия для развития гриба (чередование влажных и засушливых периодов при высокой температуре), чтобы гриб смог проникнуть в растение (Morin et al., 2000). Если возбудитель болезни уже проник в растение, то дальнейшее развитие фузариозного увядания в значительной степени зависит от условий окружающей среды (Попкова и др., 1980). Есть два фактора, которые могут препятствовать успешной доставке спор насекомыми-переносчиками к здоровому растению. Во-первых, это относительно большой размер конидий *Fusarium* spp. (Broadhurst, Johnston, 1994), который может ограничивать число насекомых-векторов. Поэтому интерес представляют размер и количество макро – и микроконидий, естественным образом переносимых потенциальными насекомыми-переносчиками. Во-вторых, *Fusarium* spp. продуцирует микотоксины (Morin et al., 2000), которые могут нанести вред некоторым видам насекомых. Следовательно, насекомые, являющиеся носителями *Fusarium* spp. лучше адаптировались к переносу этого патогена (Yamoa et al., 2008).

В результате проведенного нами исследования по кормлению жуков растениями картофеля, зараженными фузариями, на поверхностях тела и в физиологических жидкостях картофельной коровки были обнаружены микроконидии и макроконидии *Fusarium* spp. (рисунок 99).

Наибольшее количество конидий (7735 шт.) обнаружено в кишечнике насекомых, наименьшее – на ногах и в отрыжке. Отрыжка содержала 4,6% макроконидии и до 95,4% микроконидий. Самое большое количество макроконидий с одной, тремя и четырьмя перетяжками наблюдалось в кишечнике (30%) (рисунок 100, 101)

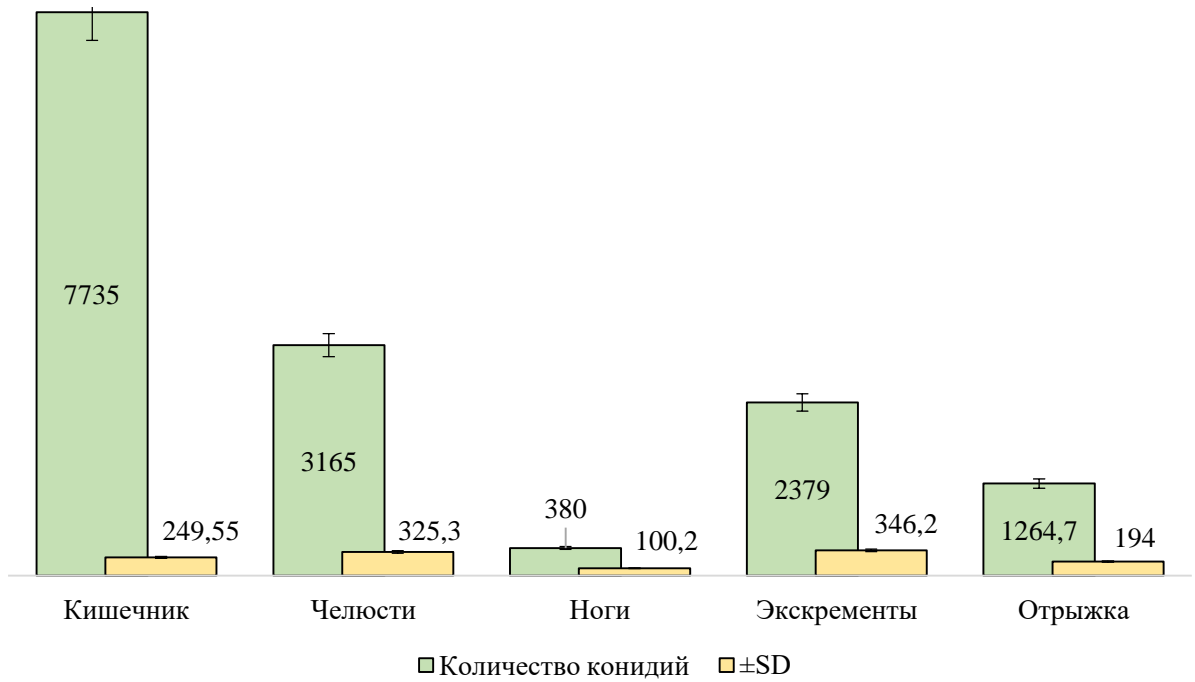


Рисунок 99 – Количество конидий *Fusarium spp.* в органах и физиологических жидкостях *Henosepilachna vigintioctomaculata*

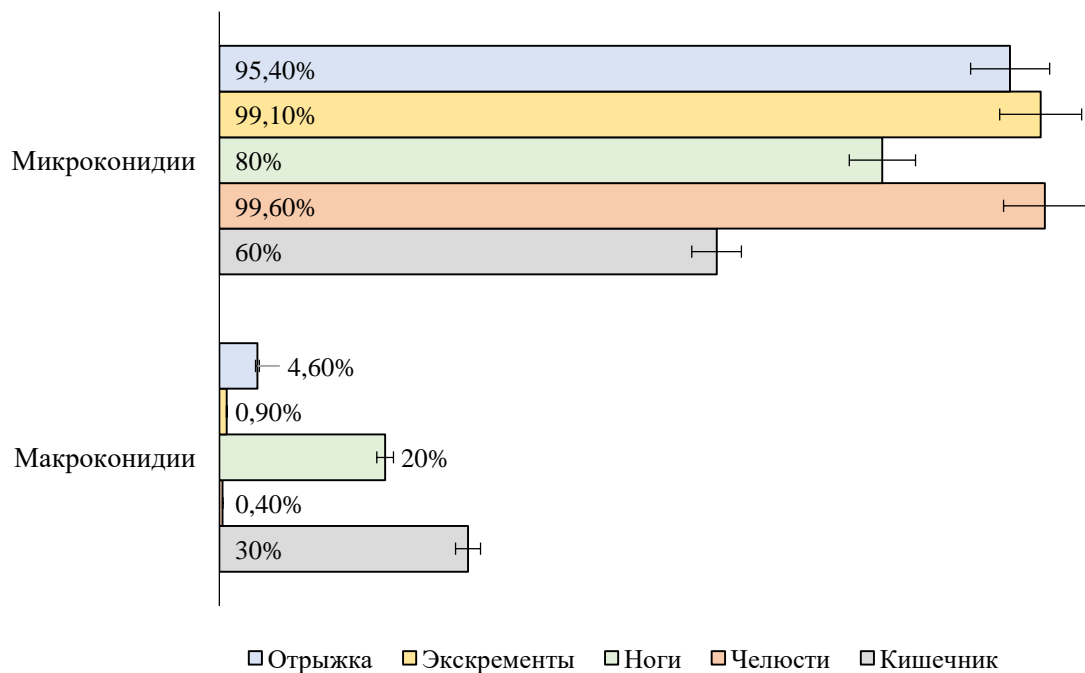
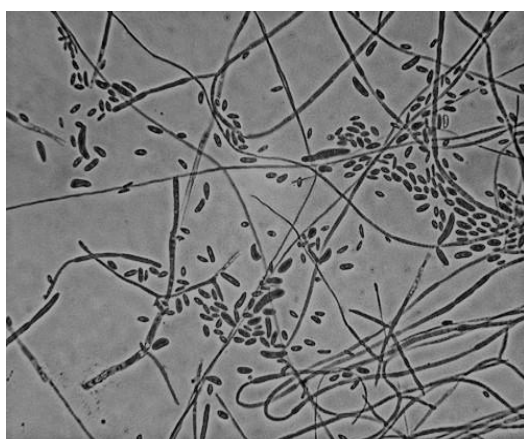


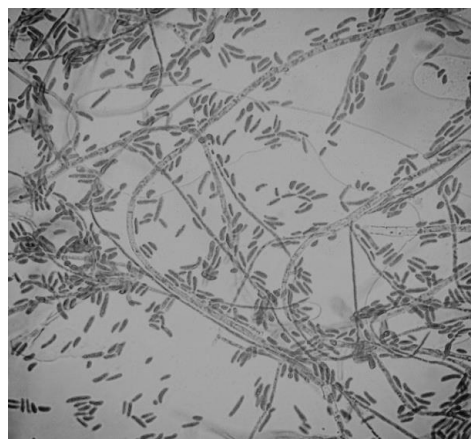
Рисунок 100 – Соотношение макро- и микроконидий *Fusarium spp.* на органах и в физиологических жидкостях картофельной коровки.

Наибольший балл повреждения на 14 сутки после заражения наблюдался для растений, зараженных содержимым отрыжки и кишечника (96 и

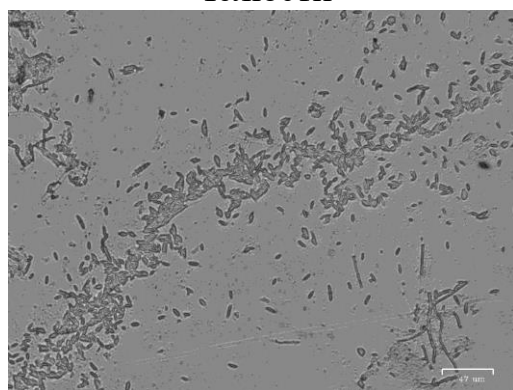
90% развития болезни соответственно), наименьший – для содержимого экскрементов (64% развития болезни) (рисунок 102). При питании картофелем, зараженным фузариозом, конидии и гифы *Fusarium spp.* попадают на челюсти, а затем и в кишечник насекомого. В кишечнике, вероятно, конидии не перевариваются, проходят через пищеварительный тракт и в дальнейшем, попадая на пищевое растение, могут вызвать заражение. В процессе жизнедеятельности картофельная коровка «путешествует» по растению картофеля. На ночь и при обработках инсектицидами многие особи укрываются под комочками почвы в прикорневой зоне. Утром поднимаются по стеблям вверх и приступают к питанию, перенося гифы и конидии с пораженных растений на здоровые.



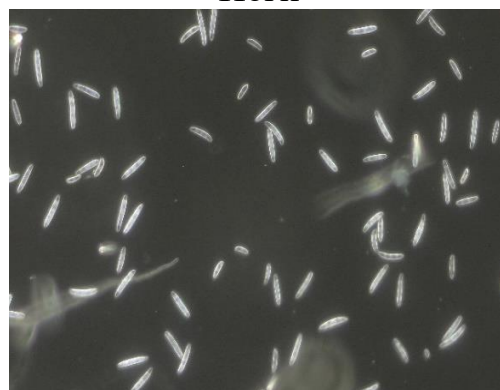
Челюсти



Ноги



Экскременты



Отрыжка

Рисунок 101– Конидии и гифы *Fuzarium spp.* на органах и в физиологических жидкостях картофельной коровки (ZOE, Bio-rad) (фото автора)

Кроме того, наличие конидий и гифов фузарий на внешних покровах жука, а также челюстях, способствует попаданию инфекции на раневые по-

верхности, образующиеся в результате питания фитофага, что способствует распространению болезни в результате миграции жуков, предварительно питавшихся в очагах заражения.

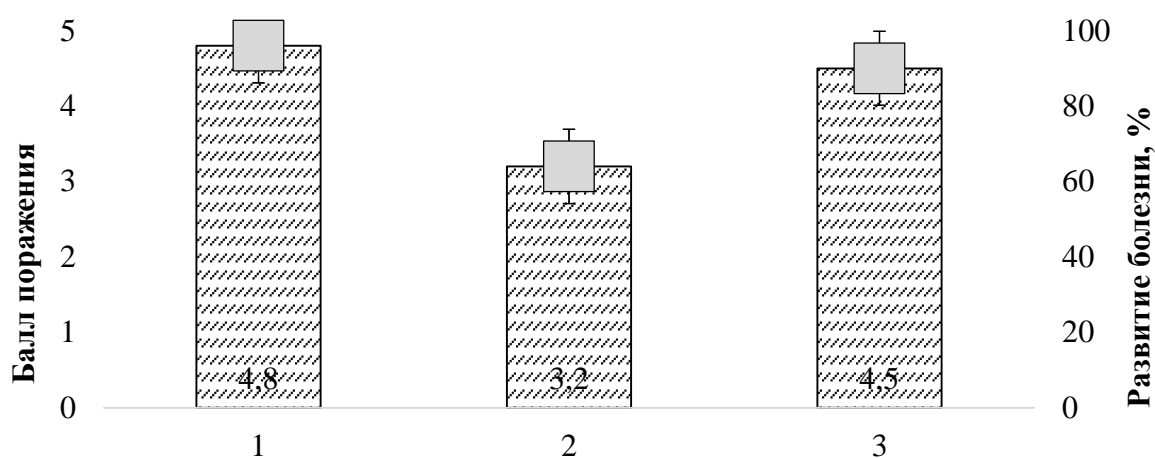


Рисунок – 102 Балл поражения и развитие фузариоза на растениях сорта Смак на 14 сутки после заражения физиологическими жидкостями картофельной коровки: 1 – отрыжка; 2 – экскременты; 3 – кишечник.

Таким образом, нами установлено, что при питании картофельной коровки на растениях, больных фузариозом, вегетативные и генеративные органы патогена способны накапливаться на внешних покровах, а также сохранять свои патогенные свойства после прохождения пищеварительного тракта жука. Полученные данные свидетельствуют о возможности распространения фузарий в агробиоценозе картофельного поля посредством питания и миграции картофельной коровки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ПО ГЛАВЕ 6

Установлено, что при питании картофельной коровки на растениях, больных фузариозом, вегетативные и генеративные органы патогена способны накапливаться на внешних покровах, а также сохранять свою контагиозность после прохождения пищеварительного тракта жука. Полученные данные свидетельствуют о возможности распространения грибов р. *Fuzarium* в агробиоценозе картофельного поля посредством питания и миграции картофельной коровки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе описаны процессы, протекающие в трофической системе «картофельная коровка – растение-реципиент». Полученные данные указывают на тесную взаимосвязь онтогенеза и динамики популяций картофельной коровки с кормовыми растениями. Кормовое растение (картофель), являясь основанием трофической пирамиды, влияет на следующее её звено – картофельную коровку, определяя её функциональное состояние, с которым связана устойчивость насекомого к неблагоприятным факторам среды. В основе этого влияния лежит качество кормового ресурса, определяемое содержанием первичных и вторичных метаболитов.

Снижение жизнеспособности картофельной коровки приводит к разрежению её популяций, и в значительной степени способствует прекращению всплеск массового размножения. Изменения активности ферментных систем кишечника картофельной коровки при питании неблагоприятным кормом позволяет сделать вывод важное значение этих систем в жизнедеятельности насекомого. Приведённые в работе результаты свидетельствуют, что экологические взаимосвязи в системе «фитофаг-растение» в значительной степени определяют развитие и популяционную динамику картофельной коровки, детерминируя жизнеспособность особей посредством ограничения пищевой деятельности.

Неоднородное, разнокачественное образование в растениях различных генотипов (сортах картофеля) физиологически активных веществ вызывает у картофельной коровки неодинаковые по характеру и глубине воздействия физиологические эффекты, что является непосредственной причиной функциональных дезинтеграций, таких как морфологические аномалии анатомии, смертность, гетерохрония развития, синдром неполного голодания. Это сказывается в увеличении времени на поисково-ориентировочные реакции, снижении плотности популяции и, в конечном счете, фрагментации ареалов. Следует подчеркнуть, что привыкание картофельной коровки к неблагоприятному кормовому ресурсу (устойчивому сорту) в рамках агроценоза практи-

чески исключается, поскольку преодоление структурного барьера на молекулярном уровне за относительно короткий срок существования сорта (10-15 лет) невозможно. Переход картофельной коровки с дикой растительности на культурную значительно повысил её биотический потенциал, расширил эволюционные пути, но вместе с тем привёл к активной антропогенной регуляции агроценозов методом возделывания стрессоустойчивых сортов. Данный факт может как ускорить адаптивную изменчивость картофельной коровки в сторону расширения кормовой базы, так и снизить численность фитофага до критической для популяции, что может привести к потере аборигенного вида в экосистемах юга Дальнего Востока России.

ВЫВОДЫ:

1. Физиологически здоровая популяция картофельной коровки характеризуется прямой корреляцией между количеством съеденного корма и произведенным потомством, а также длиннодневным фотопериодом, что подтверждается показателями внутренней скорости увеличения (r), конечной скоростью увеличения (λ) и средним временем генерации (T), которые составляют $0,1312^{d^{-1}}$, $1,1402^{d^{-1}}$ и 48,79 дней, соответственно. Коэффициент трансформации Q_r составляет 0,129, Коэффициент конечного потребления составил $0,1293 \text{ см}^2 / \text{день}$. Чистый репродуктивный коэффициент R_0 составляет 603,54 яйца. Максимум кумулятивного репродуктивного коэффициента достигается в возрасте 273 дня.

2. При воздействии на особей фитофага вторичными метаболитами растений-реципиентов отмечается набухание гранул и разрыв оболочек гранулоцитов гемолимфы картофельной коровки, что приводит к снижению фагоцитарного числа и фагоцитарного индекса. Воздействие вторичных метаболитов по своему эффекту сходно с таковым для гиперосмотического раствора.

3. Ключевым аспектом морфофизиологического состояния особей *H.vigintioctomaculata* являются факторы иммунитета растений-реципиентов. Пищевой фактор – лимитирующий в природных популяциях фитофага. Питание на устойчивых сортах снижает жизнеспособность и плодовитость, а также изменяет иммунный статус особей, что сказывается на динамике и адаптивном потенциале популяции. Это свидетельствует о глубоком воздействии качества пищи (сортовых особенностей картофеля) на жизнеспособность картофельной коровки, и в значительной степени разъясняют причины депрессивного состояния вредителя при питании на растениях устойчивых сортов.

4. Питание на растениях, биополимеры которых легко гидролизуются пищевыми ферментами вредителя, обеспечивает ему наиболее выгодный в энергетическом отношении уровень обмена. В результате существенно по-

вышается выносливость всей популяции к экстремальным условиям, что служит базисом для повышения общего уровня численности вредителя и расширения его ареала.

5. Исследования показали отсутствие описываемого в литературе параллелизма между колорадским жуком и картофельной коровкой: картофельная коровка широкий полифаг, ей присущи смена трофической и зимовочной стадий, саморегуляция плотности популяции, более высокие репродуктивный коэффициент и норма чистого потребления. Значительно отличаются сортовые предпочтения картофеля, что говорит о разном влиянии вторичных метаболитов на онтогенез фитофагов. Всё это даёт картофельной коровке как нативному виду экологическое преимущество.

6. Картофельная коровка является вектором грибов р. *Fuzarium*. При питании картофельной коровки на растениях, больных фузариозом, вегетативные и генеративные органы патогена способны накапливаться на внешних покровах, а также сохранять свою контагиозность после прохождения пищеварительного тракта жука. Полученные данные указывают на распространение грибов р. *Fuzarium* в агробиоценозе картофельного поля посредством питания и миграции картофельной коровки.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Приморского края. – Л. : Гидрометиздат, 1973. – 148 с.

Анисимова А.А. Исследование клеточного состава гемолимфы двустворчатых моллюсков методом проточной цитометрии // Вторые чтения памяти академика В.Л. Касьянова : тез. докл. / Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. – Владивосток, 2011. – С. 2.

Антипова Л.К. Устойчивость картофеля к эпидемии // Сад и огород. – 1950. – № 8. – С. 34-36.

Арапова Л.И. Потери урожая картофеля в зависимости от динамики популяции колорадского жука / Л.И. Арапова, В.Н. Карташевич // Защита растений : сб. науч. тр. / Бел. НИИЗР. – Минск, 1989. – Вып. 14. – С. 3-7.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие – старые проблемы сегодня и завтра // Генетика. – 1967. – № 10. – С. 181-184.

Астауров Б.Л. Генетика и проблемы индивидуального развития // Онтогенез. – 1972. – Т. 3, № 6. – С. 547-564.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М. : Наука, 1974. – 364 с.

Атлас лесов Приморского края / сост. С.М. Краснопеев, Т.А. Краснопеева, С.В. Турчанов, Т.П. Шашура, Е.М. Шешикова, В.А. Розенберг, В.Н. Дюкарев, Л.А. Сибирина, Е.В. Шатковская, А.И. Цегельнюк, М.Н. Громько, А.М. Шевляков, А.Г. Щербаков, О.Ю. Заумыслова, Е.Н. Сызранцева, С.Д. Чехунов, Н.В. Холюшкина. – Владивосток : ДВО РАН, 2005. – 76 с.

Ахтямов Л.Х. Муссонность и специфика луговой растительности в южной части российского Дальнего Востока // Растения в муссонном климате. – Владивосток, 1998. – С. 3-5.

Бакланов П.Я. География Приморского края / П.Я. Бакланов, Ю.Б. Зонов, М.Т. Романов, В.Д. Царева, А.Н. Качур, Г.И. Пономарчук, Г.А. Какорина, И.К. Удалова. – Владивосток : Уссури, 1997. – 180 с.

Балахонов А.В. Ошибки развития. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 277 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М. : Сов. наука, 1944. – 492 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2: Органология. – М. : Наука, 1964. – 446 с.

Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М. : КМК Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.

Бенкевич В.И. Массовые появления непарного шелкопряда в европейской части СССР. – М. : Наука, 1984. – 143 с.

Биология размножения и развития: курс лекций / сост. О.А. Абросимова ; под ред. В.Ю. Горбуновой. – Уфа : Издательство БГПУ, 2006. – 140 с.

Бордукова М.Ф. Болезни и вредители картофеля. – М., 1957. – 143 с.

Булыгинская М.А. Половая химическая стерилизация как возможный метод борьбы с 28-точечной картофельной коровкой (*Epilachna vigintioctomaculata*) (Coleoptera, Coccinellidae) / М.А. Булыгинская, Г.Д. Вронских, Г.Е. Чебанов // Энтномол. обозрение. – 1972. – Т. 60, вып. 4. – С. 760-767.

Буров В.Н. Защитные реакции растений прямого и косвенного действия в системе триотрофа. / В.Н. Буров, М.О. Петрова, Е.А. Степанычева, Т.Д. Черменская, А.В. Щеникова // Вестник защиты растений. – 2002. – № 3. – С.69-70.

Буров В.Н. Реакция косвенной индуцированной защиты растений огурца на повреждение растительноядными членистоногими / В.Н. Буров, Е.А. Степанычева, О.Г. Селицкая, О.С. Кириллова, А.В. Щеникова // Энтомологическое обозрение. – 2005. – Т. 84 (4). – С. 721-727.

Буров В.Н. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам / В.Н. Буров, М.О. Петрова, О.Г. Селицкая, Е.А. Степанычева, Т.Д. Черменская, И.В. Шамшев. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 182 с.

Вавилов Л.Н. 28-ми пятнистая коровка – опасный вредитель картофеля // Защита растений от вредителей и болезней. – 1957. – № 1. – С. 53.

Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. – 100 с.

Валуева Т.А. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений / Т.А. Валуева, В.В. Мосолов // Успехи биол. химии. – 2002. – Т. 42. – С. 193-216.

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург : Академкнига, 2005. – 640 с.

Васильев А.Г. Эпигенетические перестройки популяций как вероятностный механизм наступления биоценотического кризиса / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Вестн. Нижегород. ун-та. Серия биология. – 2005. – № 1. – С 27-38.

Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков. – Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2007. – 279 с.

Венгорек В. Влияние продолжительности дня и качества корма на биологию колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – Т.2. – С. 129-135.

Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. – М. : Наука, 1967. – 271 с.

Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности популяций насекомых // Зоол. – 1971. – Т.50, № 3. – С. 361-372.

Викторов Г.А. Естественная и искусственная регуляция численности насекомых // Пятая Всесоюзная экологическая конференция : докл. – М. : МГУ, 1973. – С. 88-120.

Викторов Г.А. Динамика численности животных и управление ею // Зоол. журнал. – 1975. – Т. LIV, вып.6. – С. 804-821.

Вилкова Н.А. Метаболизм фитофагов при антибиотическом воздействии кормовых растений / Н.А. Вилкова, Л.С. Иващенко // Сельскохозяйственная биология. – 1991. – № 1. – С. 147-153.

Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредным организмам и его биоценотическое значение в стабилизации агроэкосистем и повышении устойчивости растениеводства // Вестник защиты растений. – 2000. – № 2. – С. 3-15.

Вилкова Н.А. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений / Н.А. Вилкова, С.Р. Фасулати // Труды Русского энтомологического сообщества. – 2001. – Т. 72. – С. 107-128.

Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем / Н.А. Вилкова, Л.С. Иващенко // Труды РЭО. – 2001. – Т. 72. – С. 74-75.

Вилкова Н.А. Антропогенные факторы микроэволюции насекомых-фитофагов в агробиоценозах, включая трансгенные сорта картофеля / Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати // Трансгенные растения – новое направление в биологической защите растений // Материалы международной научно-практической конференции. – Краснодар, 2003. – С. 170-179.

Вилкова Н.А. Методы оценки сельскохозяйственных культур на групповую устойчивость к вредителям / Н.А. Вилкова, Б.П. Асякин, Л.И. Нефедова, А.Б. Верещагина, О.В. Иванова, В.А. Раздобурдин, С.Р. Фасулати, Т.М. Юсупов. – СПб. : ВИЗР, 2003. – 112 с.

Вилкова Н.А. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) / Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати // Вестник защиты растений. – 2005. – № 3. – С. 3-15.

Вилкова Н.А. Принципы и методы выявления источников групповой и комплексной устойчивости основных сельскохозяйственных культур / Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова, Б.П. Асякин, Ал.В. Конарев, А.Б. Верещагина, О.В.

Иванова, В.А. Раздобурдин, С.Р. Фасулати, Т.М. Юсупов. – СПб. : РАСХН, 2009. – 88с.

Вилкова Н.А. Современные проблемы иммунитета растений к вредителям / Н.А. Вилкова, А.В. Конарев // Вестник защиты растений. – 2010. – № 3. – С. 3-15.

Вилкова Н.А. Иммунитет семенных растений и его фитосанитарное значение в агроэкосистемах / Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова, А.Н. Фролов // Защита и карантин растений. – 2015. – № 8. – С. 3-9.

Власова В.А. Прогноз ареала колорадского жука на азиатской территории СССР // Защита растений. – 1978. – № 6. – С. 44-45.

Войта Л.Л. Опыт использования статистических тестов для корректировки метрических данных по ископаемым землеройкам *Crocidosoricinae* (Lipotyphla: Soricidae) / Л.Л. Войта, В.С. Зажигин // Труды Зоологического института РАН. – 2017. – Т. 321, № 3. – С. 326-338.

Волков О.Г. Картофельная коровка: ее вредоносность и биологический контроль / О.Г. Волков, Ю.В. Смирнов, Т.К. Коваленко // Карантин растений. Наука и практика. – 2012. – № 1 (1). – С. 41-44.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М. : Прогресс-Традиция, 1999. – 640 с.

Воронцова Е. С. Описание методов влияния, связанных с аллелопатией и аллелохимическими веществами в сельском хозяйстве // Научный электронный журнал Меридиан. – 2020. – № 6 (40). – С. 261-263.

Воскресенская А.К. Регулирующая функция нервной системы насекомых // Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых : труды Всесоюз. энтомол. об-ва. – Л. : Наука, 1969. – Т. 53. – С. 69-82.

Вронских Г.Д. Гистоморфологическое исследование гонад самок 28-точечной картофельной коровки и некоторые вопросы её биологии // Бюллетень ВИЗР. – Л., 1974. – № 28. – С. 55-58.

Вронских Г.Д. Изменение жирового обмена 28-точечной картофельной коровки под влиянием хемостеролиантов // Бюллетень ВИЗР. – Л., 1974. – № 30. – С. 43-48.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации : общее резюме / науч. руковод. В.М. Катцов, С.М. Семенов. – М., 2014. – 58 с. – URL: <http://voeikovmgo.ru/download/2014/od/od2.pdf>.

Вульфсон Р.И. К биологии 28-точечной картофельной коровки в Дальневосточном крае // Вестник ДВФ АН СССР. – Владивосток. – 1936. – № 19. – С. 153-164.

Галактионов В.Г. Очерки эволюционной иммунологии. – М. : Наука, 1995. – 256 с.

Галочкина Н.Е. Философские аспекты взаимосвязи общего, особенно и единичного в состоянии нормы и патологии // Вестн. Северного федерального ун-та. – 2016. – № 3. – С. 54-61.

Ганешин Г.С. Геоморфология Приморья. – М. : Госгеолтехиздат, 1957. – 133 с.

Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX-XXI веков : в 3 т. / под общ. ред. П.Я. Бакланова. Том 1. Природные геосистемы и их компоненты / отв. ред. С.С. Ганзей. – Владивосток : Дальнаука, 2008. – 428 с.

Гиляров А.М. Популяционная экология. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

Гиричева Е.Е. Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе / Е.Е. Гиричева, А.И. Абакумов // Компьютерные исследования и моделирование. – 2017. – Т. 9, вып. 5. – С. 815-824.

Голуб В.Б. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* Poppr. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности / В.Б. Голуб, Н.С. Лихман // Вестник ВГУ. Серия химия, биология, фармацевтика. – 2003. – № 1. – С. 41-45.

Гонтюров И.М. О параллелизме устойчивости картофеля к эпидемии *Epi-lachna vigintioctomaculata* Motsch) и колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / И.М. Гонтюров // Сообщения Дальневосточного филиала. - Вып. 23. - 1964. - С. 101 – 106

Горелов О.Н. Прогноз сроков борьбы с картофельной коровкой : информ. листок / Горелов О.Н., Ламеко Л.Ф. ; Примор. ЦНТИ. – Владивосток, 1980. – 6 с.

Горохова С.В. Некоторые особенности формирования мезоклимата на юге Приморского края // Известия Самар. науч. центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1441-1444.

Горышин Н.И. Влияние длины дня на формирование диапаузы у колорадского жука // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М. : АН СССР, 1958. –Т. 2. – С. 126-149.

Государственный реестр селекционных достижений. – URL: <https://reestr.gossortrf.ru/>

Гребцова Е.А. Исследование подвижности гемоцитов *Gromphadorhina portentosa* // Universum: Химия и биология. – 2014. – № 4 (5). – С.6.

Гуларьянц Г.М. Антропофиты Дальнегорского городского округа (Приморский край). // Бюллетень Ботанического сада-института. – 2017. – Вып.17. – С. 1-20.

Гусев Г.В. Картофельная коровка и меры борьбы с ней. – Южно-Сахалинск, 1953. – 16 с.

Гусев Г.В. Сезонные изменения в питании 28-пятнистой картофельной коровки // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток, 1956. – Вып. 1. – С. 81-94.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / пер. с англ. Н.О. Фоминой. – М. : Мир, 1988. – 184 с.

Добровольский Б.В. Фенология насекомых. – М. : Высш. школа, 1969. – 232 с.

Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации / под ред. В.М. Катцова. – СПб., 2017. – 106 с. – URL: <https://meteoinfo.ru/images/media/books-docs/klim-riski-2017.pdf>.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год / Росгидромет. – М., 2019. – 79 с. – URL: https://www.meteorf.gov.ru/upload/pdf_download/o-klimat-rf-2018.pdf.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год / Росгидромет. – М., 2021. – 104 с. – URL: http://www.igce.ru/wp-content/reports/Doklad_klimat_RF_2020red2903.pdf.

Доктрина продовольственной безопасности Российской Федерации <http://www.scrf.gov.ru/security/economic/document108/>. Дата обращения 12.01.2023

Долгих В.В. Получение и свойства рекомбинантных протеиназ *Eurygaster integriceps* Put., гидролизующих глютен / В.В. Долгих, И.В. Сендерский, А.В. Конарев // Прикладная биохимия и микробиология. – 2014. – Т. 50, № 5. – С. 466-475.

Еремина М.А. Нейроэндокринная стресс-реакция насекомых: история развития концепции / М.А. Еремина, Н.Е. Груntenко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – № 21(7). – С. 825-832.

Ермак М.В. Двадцативосьмипятнистая картофельная коровка *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motsch.) в Приморском крае: история вредителя (литературный обзор) / М.В. Ермак, Н.В. Мацишина, П.В. Фисенко // Овощи России. – 2022. – № 5. – С. 94-97.

Ермак М.В. Картофельная коровка *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motsch.): систематика, морфология и её вредоносность (литературный обзор) / М.В. Ермак, Н.В. Мацишина // Овощи России. – 2022. – № 6. – С. 97-103.

Животовский Л.А. Ламарк был прав // Химия и жизнь – XXI век. – 2003. – № 4. – С. 22-26.

Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред. Л.А. Жуковой и др. – Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – 305 с. ; Ч. 2. – 272 с.

Житенева Л.Д. Эволюция крови / Л.Д. Житенева, Э.В. Макаров, О.А. Рудницкая. – Ростов-на-Дону : Деловой мир, 2001. – 112 с.

Журавлев В.Н. Влияние температурного фактора и влажности на развитие и зимовку колорадского жука // Краткие итоги научных исследований в Северо-Западной зоне СССР. – Рига, 1959. – С. 30-31.

Журавлев, В. Н. Биология колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его значение как вредителя картофеля в Калининградской области : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / В. Н. Журавлев. – Ленинград, 1964. – 26 с.

Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция). – Пушкино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. – 148 с.

Замалиева Ф.Ф. Фузариозное увядание картофеля и рекомендации по защите / Ф.Ф. Замалиева, Т.В. Зайцева, Л.Ю. Рыжих, З.З. Салихова // Защита картофеля. – 2015. – № 2. – С. 3-9.

Замотайлов А.С. Экология насекомых / А.С. Замотайлов, И.Б. Попов, А.И. Белый. – Краснодар, 2012. – 111 с.

Замощина Т.А. Основы межклеточной сигнализации. – Томск : НТЛ, 2006. – 164 с.

Заславский В.А. Двухступенчатые фотопериодические реакции как основа для разработки модели фотопериодического контроля развития членистоногих // Энтومол. обозрение. – 1972. – Т. 51, вып.2. – С. 217-239.

Заславский В.А. Взаимосвязь количественных и качественных реакций в фотопериодизме насекомых // Зоолог. журнал. – 1975. – Т. 54, вып.6. – С. 913-921.

Заславский В.А. Существует ли у насекомых качественная оценка фотопериодической информации? // Журнал общ. биол. – 1979. – Т. 40, вып. 2. – С. 189-201.

Заславский В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. – Л., 1984. – 180 с.

Злотин А.З. Техническая энтомология. – Киев : Наукова думка, 1989. – 183 с.

Ибрагимов Р.И. Индуцирование антипротеолитической активности в проростках *Triticum aestivum* L. при действии препаратов-биорегуляторов / Р.И. Ибрагимов, И.А. Шпирная, О.И. Яхин // Новая идеология в единстве фундаментальной и клинической медицины : материалы Межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Самар. гос. мед. ун-та. – Самара : Сам. гос. мед. ун-т, 2005. – С. 141-144.

Ибрагимов Р.И. Индуцирование активности ингибиторов протеиназ в растительных тканях / Р.И. Ибрагимов, И.А. Шпирная // Сборник тезисов докладов II Международного симпозиума «Сигнальные системы клеток растений: роль в адаптации и иммунитете». – Казань, 2006. – С. 228-229.

Иванова А.Н. Картофельная коровка и меры борьбы с нею. – Владивосток, 1954. – 16 с.

Иванова А.Н. Вредоносность картофельной коровки и эффективность мероприятий по борьбе с ней // Первая научно-теоретическая конференция Приморского сельскохозяйственного института. – Уссурийск, 1961. – С. 39-41.

Иванова А.Н. Картофельная коровка на Дальнем Востоке. – Владивосток : Примор. кн. изд-во, 1962. – 54 с.

Иванова О.В. Пищевая специализация насекомых-фитофагов пасленовых растений и устойчивость картофеля к доминантным вредителям / О.В. Иванова, С.Р. Фасулати // XV Съезд Русского энтомологического общества, Новосибирск, 31 июля-07 авг. 2017 г. : материалы. – Новосибирск: Грамонд, 2017. – С. 219-220.

Иващенко Л.С. Связь уровня содержания биогенных аминов фитофагов с устойчивостью к кормовым растениям // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. – Л., 1988. – С. 97-102.

Ильенко А.И. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров / А.И. Ильенко, Т.П. Крапивко // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. – М. : Наука, 1993. – С. 171-180.

Инге-Вечтомов С.Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) // Экологическая генетика. – 2003. – Т. 1, № 1. – С. 6-15.

Инге-Вечтомов С.Г. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. – М. ; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – С. 74-88.

Исаев А.С. Динамика численности лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов, Ю.П. Кондаков, В.В. Киселёв. – Новосибирск : Наука, 1984. – 224 с.

Калиева, Л. Т. Создание и возделывание сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку / Л. Т. Калиева, М. К. Куаналиева, О. Л. Теняева // Вавиловские чтения - 2014 : Сборник статей международной научно-практической конференции, посвященной 127-й годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова, Саратов, 25–27 ноября 2014 года / Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова». – Саратов: ООО ПКФ "Буква", 2014. – С. 243-244.

Киселев Е.П. Перспективы и возможности создания сортов, устойчивых к 28-пятнистой картофельной коровке // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке. – Хабаровск, 1970. – С. 151-152.

Климат Приморского края. – URL: <http://www.fegi.ru/primorye/geogr/kli.html>

Климатические районы Приморского края. – URL:
<http://www.fegi.ru/primorye/geogr/kli1.html>

Коваленко Т.К. Эффективность биопрепаратов в борьбе с картофельной коровкой // Генофонд растений Дальнего Востока России : материалы конф. : к 70-летию Дальневост. опыт. ст. ВИР. – Владивосток, 1999. – С. 156-158.

Коваленко Т.К. Защита картофеля от картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* биологическими средствами // Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Дальнего Востока : сб. науч. тр. к 75-летию образования Россельхозакадемии. – Владивосток, 2005. – С. 408-411.

Коваленко Т.К. Влияние биологических средств защиты на численность картофельной коровки в агроценозах Приморского края // Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Дальнего Востока : сб. науч. тр. к 75-летию образования Россельхозакадемии. – Владивосток, 2005. – С. 412-415.

Коваленко Т.К. Биология картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera) и ее паразита *Nothoserphus afissae* (Hymenoptera) в Приморском крае : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 19 с.

Коваленко Т.К. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* и картофельная коровка *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera): особенности биологии и вредоносность / Т.К. Коваленко, Н.В. Мацишина // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – Владивосток, 2015. – № 26. – С. 128-136.

Коваленко Т.К. Эффективность предпосадочной обработки клубней картофеля инсектицидами в Приморском крае / Т.К. Коваленко, А.К. Новоселов // Дальневосточный аграрный вестник. – 2016. – № 4 (40). – С. 45-51.

Коваленко Т.К. Действие микробиологических препаратов на картофельную коровку в условиях Приморского края // Биологизация защиты рас-

тении: состояние и перспективы : материалы докл. междунар. науч.- практ. конф., 18-22 сент. 2016 г. – Краснодар, 2016. – Ч. 3. – С. 29-30.

Коваленко Т.К. Устойчивость сортов картофеля к картофельной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motsch.) // Дальневост. аграр. вестн. – 2018. – № 4 (48). – С. 82-88.

Коваленко Т.К. Защита картофеля от картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motsch. (Coleoptera, Coccinellidae) / Т.К. Коваленко, А.С. Пронюшкина // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2021. – Т. 51, № 1. – С. 67-73.

Коган А.Б. Практикум по сравнительной физиологии / А.Б. Коган, С.И. Щитов. – М. : Советская наука 1954. – 548 с.

Кожанчиков И.В. Пищевая специализация и значение её в жизни насекомых // Энтомологическое обозрение. – 1951. – Т. 31, № 3-4. – С. 323-335.

Козырева Е.А. Катастрофическая активизация оползней – результат техногенных воздействий на геологическую среду / Е.А. Козырева, Ю.Б. Трждинский, А.В. Труфанов, Е.В. Федоренко // Современная геодинамика и опасные природные процессы в Центральной Азии. – Иркутск : Институт Земной Коры СО РАН, 2006. – Вып. 5. – С. 138-149.

Конарев А.В. Методы анализа компонентного состава ингибиторов α -амилаз и протеиназ у злаков // Прикладная биохимия и микробиол. – 1985. – Т. 21, № 1. – С. 92-100.

Конарев А.В. Системы ингибиторов гидролаз у злаков – организация, функции и эволюционная изменчивость : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М. : Институт биохимии им. А.Н. Баха, 1992. – 38 с.

Конарев А.В. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми // Биосфера. – 2017. – Т. 9, № 1. – С. 79-99.

Кондратьев М.Н. Аллелопатия как механизм взаимодействия между растениями, растениями и насекомыми, растениями и микроорганизмами / М.Н. Кондратьев, Ю.С. Ларикова // Аграрная наука. – 2019. – № 2. – С. 57-61.

Конкурентная динамика живых систем / сост. М.А. Комаров, Г.В. Осипов, В.С. Петров. – Нижний Новгород : Нижегородский госуниверситет, 2010. – 63 с.

Константинов В.М. Общая биология / В.М. Константинов, А.Г. Резанов, Е.О. Фадеева ; под ред. В.М.Константинова. – 5-е изд., стереотип. – М. : Академия, 2008. – 256 с.

Корона В.В. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории / В.В. Корона, А.Г. Васильев. – Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2000. – 224 с.

Короткова А.А. О морфологических аномалиях жужелиц на территориях ЛЭП в Тульской области / А.А. Короткова, М.С. Дубинин // Изв. ТулГУ. Естеств. науки. – 2018. – Вып. 3. – С. 124-128.

Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. – М. : Наука, 1999. – 253 с.

Кохманюк Ф.С. Изменчивость фонетической структуры популяций колорадского жука в пределах ареала // Фенетика популяции. – М. : Наука, 1982. – С. 233-243.

Круглова О.Ю. Фенетические методы в исследованиях структуры популяций инвазивного вида кокцинеллид – азиатской коровки (*Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)) / О. Ю. Круглова. – Минск : БГУ, 2020. – 30 с

Кузнецов В.Н. О фауне кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // Роль насекомых в лесных биоценозах Приморья. – Владивосток, 1972. – С. 176-185.

Кузнецов В.Н. Зоогеографический анализ фауны кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // Энтомофаги Советского Дальнего Востока. – Владивосток, 1975. – С. 153-155.

Кузнецов В.Н. Эколого-фаунистический обзор кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока // Фауна и экология беспозвоночных Дальнего Востока (вредители и энтомофаги). – Владивосток, 1984. – С. 25-36.

Кузнецов В.Н. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Ч. 2. – Владивосток : Дальнаука, 1993. – С. 184-334.

Кузнецов В.Н. Кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Владивосток, 1997. – 48с.

Кузнецова С.С. Перспективы создания новых ингибиторов терапевтически значимых сериновых протеаз на основе кноттинов и пептидного ингибитора трипсина из семян подсолнечника (SFTI 1) / С.С. Кузнецова, Е.Ф. Колесанова, А.В. Таланова, А.В. Веселовский // Биомедицинская химия. – 2016. – Т. 62, № 4. – С. 353-368.

Кулиева Х. Эколого-физиологические основы прогноза развития вредных насекомых. Прогнозирование развития Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae в Азербайджане. – Saarbrücken : LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012. – 155 с.

Кулько С.В. Морфофункциональная характеристика гемоцитов моллюсков (Gastropoda, Bivalvia) в норме и при осмотической нагрузке : дис. канд. биол. наук. – Белгород, 2015. – 186 с.

Куренцов А.И. Проблема сельскохозяйственного освоения горнотаежных районов в Приморском крае и вредные насекомые // Труды Горнотаежной станции Дальневосточного филиала Академии наук СССР. – Ворошилов-Уссурийский, 1941. – Т. 4. – С. 15-97.

Куренцов А.И. Новые данные по биологии картофельной коровки // Труды Горнотаежной станции Дальневосточного филиала Академии наук СССР. – Владивосток, 1946. – Т. 5. – С. 257-266.

Курина А.Б. Экспедиционное обследование территории Приморского и Хабаровского краев РФ в целях мобилизации диких видов рода *Lactuca* L., овощных и бахчевых культур в 2017 году / А.Б. Курина, Д.Л. Корнюхин, П.А. Чебукин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – СПб., 2018. – Т. 179, вып. 1. – С. 13-22.

Лаврова В.В. Экспрессия PR-генов в тканях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood 1949

/ В.В. Лаврова, Ж.В. Удалова, Е.М. Матвеева, С.В. Зиновьева // Докл. РАН. – 2017. – Т. 476. – С. 466-469.

Ларченко К.И. Фенологические сроки развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и их связь с расселением и изменением численности // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М. : Изд-во АН СССР, 1958. – С. 106-115.

Лемешко Б.Ю. Критерии проверки отклонения распределения от нормального закона : руководство по применению. – Новосибирск, 2014. – 192 с.

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. – М. : Наука, 1990. – 232 с.

Махинов А.Н. Современное рельефообразование в условиях аллювиальной аккумуляции. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 232 с.

Мацишина Н.В. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае: распространение и развитие // Биологические и агротехнические исследования – сельскохозяйственному производству Дальнего Востока : Дальневост. науч.-практич. конф. молодых ученых, посвящ. 100-летию аграрной науки в Дальневост. регионе. Благовещенск, 11-13 марта 2008 г. – Благовещенск, 2009а. – С. 89-92.

Мацишина Н.В. Распространение и фенология колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera: Chrysomelidae) в Приморском крае // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – Владивосток, 2011. – № 22. – С. 239-246.

Мацишина Н.В. Результаты изучения колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824) в Приморском крае / Н.В. Мацишина, В.Н. Мороховец // Инновационная деятельность аграрной науки в Дальневосточном регионе. – Владивосток : Дальнаука, 2011. – С. 284-288.

Мацишина Н.В. Динамика численности колорадского жука в условиях Приморского края // Защита и карантин растений. – 2011. – № 5. – С. 50-51.

Мацишина Н.В. К Биологии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Дальнего Востока

России // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 3. – С. 330-336.

Мацшина Н.В. Особенности биологии и экологии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае : дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2012. – 118 с.

Мацшина Н.В. Инвазия колорадского жука на Дальнем Востоке / Н.В. Мацшина, Д.Ю. Рогатных // Вестник защиты растений. – 2013. – № 4. – С. 64-68.

Мацшина Н.В. Развитие колорадского жука в зависимости от температуры и фотопериода // Защита и карантин растений. – 2014. – № 11. – С. 49-50.

Мацшина Н.В. Фенология колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – Владивосток, 2014. – № 25. – С. 69-78.

Мацшина Н.В. К вопросу устойчивости сортов картофеля традиционной селекции к колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) в условиях муссонного климата Приморского края // Овощи России. – 2015. – № 2 (27). – С. 80-83.

Мацшина Н.В. Предварительная оценка сортов картофеля отечественной и зарубежной селекции на устойчивость к картофельной двадцативосьмиточечной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motsch. (Fabricius, 1775) в Приморском крае / Н.В. Мацшина, А.С. Шайбекова, Н.Г. Богинская, О.А. Собко, Д.И. Волков, И.В. Ким // Овощи России. – 2019. – № 6. – С. 116-119.

Мацшина Н.В. Морфологические аномалии в онтогенезе картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) (Coleoptera: Coccinellidae) / Н.В. Мацшина, П.В. Фисенко, О.А. Собко // Вестник ДВО РАН. – 2021. – № 3 (217). – С. 57-62.

Мацшина Н.В. Пища как фактор плодovitости, продолжительности развития и изменения морфометрических показателей у *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky) / Н.В. Мацшина, П.В. Фисенко, М.В. Ермак, О.А. Собко, Д.И. Волков, А.Г. Балеевских // Овощи России. – 2021. – № 5. – С. 81-88.

Меньшикова М.В. Цитология / М.В. Меньшикова, О.В. Долгих, Ю.В. Агафонов, А.Л. Зашихин. – Архангельск : Изд-во Северного гос. мед. ун-та, 2016. – 135 с.

Методические рекомендации по изучению и оценке форм картофеля на устойчивость к колорадскому жуку / под ред. Н.А. Вилковой. – М., 1993. – 47 с.

Митрофанов В.Г. Молекулярно-генетические механизмы действия гормонов развития у насекомых // Онтогенез. – 2007. – Т. 38, № 5. – С. 330-344.

Михайлова Л.А. Динамика численности картофельной коровки в различных экологических условиях юга Приморья // Ботанические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1968. – Т. 2. – С. 239-243.

Михайлова Л.А. Об изменениях в ареале картофельной коровки (*Epilachna vigintioctomaculata*) на Дальнем Востоке // Ботанические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1968. – Т. 2. – С. 275-286.

Михайлова Л.А. К вопросу о северной границе распространения картофельной коровки (*Epilachna vigintioctomaculata* Motsch.) // Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1970. – Вып. 2. – С. 67-70.

Москвичев, А. Ю. Защита картофеля от колорадского жука в Волгоградском регионе / А. Ю. Москвичев, Т. Л. Карпова, А. С. Егоров // Экологические аспекты использования земель в современных экономических форма-

циях : Материалы Международной научно-практической конференции, Волгоград, 24 мая 2017 года. – Волгоград: Волгоградский государственный аграрный университет, 2017. – С. 366-370

Мосолов В.В. Белковые ингибиторы как регуляторы процессов протеолиза. – М. : Наука, 1983. – 40 с.

Мочалов А.С. Применение методов многомерного шкалирования в сравнительной флористике // Труды Томского государственного университета. Сер. биологическая. – Томск, 2010. – Т. 275. – С. 50-53.

Наумова Н.И. Влияние условий зимовки на расселение колорадского жука при его территориальной экспансии в Северо-Западном регионе России // Вестник защиты растений. – 2015. – № 1 (83). – С. 45-48.

Национальная философская энциклопедия. – URL: <http://window.edu.ru/resource/021/49021>.

Негробов О.П. Словарь эколога / О.П. Негробов, В.Д. Логвинский, Ю.В. Яковлев. – 2-е изд., перераб. и доп. – Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2010. – 630 с.

Овсянникова Е.И. Анализ результатов картирования зон вредоносности вредных чешуекрылых насекомых / Е.И. Овсянникова, И.Я. Гричанов // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины : тез. докл. XIII съезда РЭО. – Краснодар, 2007. – С. 150-151.

Одум Ю. Основы экологии. – М. : Мир, 1973. – 740 с.

Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2 / под общ. ред. П.А. Лера. – Л. : Наука, 1992. – С. 363-704 с.

Орлов С.Н. Регуляция объема клеток: механизмы, сопряженные клеточные реакции и патофизиологическое значение / С.Н. Орлов, К.Н. Новиков // Физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 1996. – Т. 82, № 8/9. – С. 1-15.

Осолодкова Е.В. Фотопериодизм колорадского жука // Академическая публицистика. – 2020. – № 10. – С. 21-23.

Павлюшин В.А. Методические рекомендации по индикации и мониторингу процессов адаптации колорадского жука к генетически модифицированным сортам картофеля / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, В.Д. Надыкта, В.Я. Исмаилов, И.Н. Яковлева. – СПб. : ВИЗР, 2005. – 48 с.

Павлюшин В.А. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, Л.И. Нефедова // Вестник защиты растений. – 2008. – № 3. – С. 3-26.

Павлюшин В.А. Формирование агроэкосистем и становление сообществ вредных биотрофов / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Нефедова // Вестник защиты растений. – 2016. – № 2 (88). – С. 5-15.

Пайтнер Р. Устойчивость растений к насекомым. – М. : Иностранная литература, 1953. – 442 с.

Пантюхов Г.А. О картофельной коровке / Г.А. Пантюхов, А.И. Босенко // Защита растений. – 1969. – № 2. – С. 51.

Пегов С.А. Устойчивое развитие биосферы // Вестник Российской академии наук. – 2007. – Т. 77, № 12. – С. 1069-1076.

Пегов С.А. Антропогенное воздействие на биосферу // Труды института системного анализа РАН. – 2009. – Т.42, № 2. – С. 140-149.

Пигалева Т.А. Морфофункциональные особенности и осморегуляторные реакции клеточных элементов системы циркуляции представителей класса Clitellata : дис. ... канд. биол. наук. – Белгород, 2015. – 207 с.

Пилипова Ю.В. Мониторинг вредных организмов как основа фитосанитарной оптимизации агроэкосистем картофеля / Ю.В. Пилипова, Е.М. Шалдяева // Инновации и продовольственная безопасность. – 2019. – № 1 (23). – С. 42-50.

Попкова К.В. Болезни картофеля / К.В. Попкова, Ю.И. Шнейдер, А.С. Воловик, В.А. Шмыгля – М. : Колос, 1980. – 304 с.

Потемкина В.И. Гречишный долгоносик – опасный вредитель гречихи в Приморском крае / В.И. Потемкина, А.В. Кузнецова, А.С. Лелей, Ю.А. Коротяев, Р.В. Тимошинов // Защита и карантин растений. – 2008. – № 6. – С. 38.

Присный А.А. Практикум по физиологии беспозвоночных животных. – Белгород : Изд-во БелГУ, 2013. – 114 с.

Присный А.А. Сравнительный анализ морфофункционального статуса клеточных элементов циркулирующих жидкостей беспозвоночных животных : дис. ... д-ра биол. наук: 03.03.01. – Белгород, 2016. – 403 с.

Присный А.В. Морфологические аномалии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Col., Chrysomelidae) // Энтومол. обозрение. – 1983. – Т. 62, вып. 4. – С. 690-701.

Присный Ю.А. Классификация морфологических аномалий жесткокрылых // Науч. ведомости БелГУ. Сер. Естеств. науки. – 2009. – № 11 (66), вып. 9 (1). – С. 72-81.

Проблемы онкологии и тератологии растений : итоговый сборник Первого Всесоюз. совещ. по проблеме патологических новообразований у растений / под ред. Э.И. Слепяна. – Л. : Наука, 1975. – 493 с.

Прогноз распространения главнейших вредителей, болезней и сорняков сельскохозяйственных культур в Приморском крае в 2007 году и меры борьбы с ними / Федеральная гос. территор. ст. защиты растений в Приморском крае. – Владивосток, 2007. – 114 с.

Радыгина Л.Ф. Особенности размножения 28-точечной картофельной коровки в Приморском крае // Защита растений в сельском и лесном хозяйствах Радыгина Л.Ф. Химическая стерилизация картофельной коровки в Приморском крае // Бюллетень ВНИИЗР. – Л., 1980. – № 47. – С. 16-21.

Дальнего Востока. – Уссурийск, 1977. – Вып. 48. – С. 28-30.

Радыгина Л.Ф. Влияние хемотрериянтов на половую активность самцов 28-пятнистой картофельной коровки *Epilachna vigintioctomaculata* Mötsch. // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. – Владивосток, 1981. – С. 121-128.

Радыгина Л.Ф. Биологическое обоснование метода химической стерилизации 28-пятнистой картофельной коровки *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch. в целях снижения её численности : дис. ... канд. биол. наук. – Л.-Пушкин, 1984. – 164 с.

Раздобурдин В.А. Консортные взаимодействия в системе «растение-фитофаги» на примере различных генотипов огурца в теплицах // Вестник защиты растений. – 2012. – № 4. – С. 49-56.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. Т. 73: – СПб., 2002. – 108 с.

Расницын А.П. Стратегии эволюционного успеха насекомых // Природа. – 2015. – № 2. – С. 14-20.

Рафес П.М. Вредные насекомые ленточных боров Прииртышья // Труды Лаборатории лесоведения АН СССР. – 1962. – Т.4. – С.186-200.

Рафес П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. – М. : Наука, 1964. – С. 3-57.

Рафес П.М. Биогеоценологическая теория динамики популяций растительноядных лесных насекомых // Математическое моделирование в экологии. – М. : Наука, 1978. – С. 34-51.

Рафес П.М. Взаимодействие лесных насекомых, повреждающих листья с кормовыми деревьями // Энтомология. – М. : ВИНТИ, 1981. – Т. 5. – С. 140-202.

Рафес П.М. Массовое размножение потребителей листвы как заболевание лесного биогеоценоза // Бюлетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 1989. – Т. 94, вып.4. – С. 3-14.

Ревина Т.А. Ингибиторы трипсина и химотрипсина в корнях и листьях томатов, инфицированных галловой нематодой / Т.А. Ревина, Ж.В. Удалова, С.В. Зиновьева, Т.А. Валуева // Картофелеводство : сб. науч. тр. / Науч.-практ. центр НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству – Минск, 2012. – Вып. 20. – С. 119-124.

Рогатных Д.Ю. Взаимосвязи насекомых-вредителей и сорных растений в агроценозах картофеля в Амурской области / Д.Ю. Рогатных, Е.В. Аистова // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 7. – С. 79-84.

Розенберг Г.С. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Г.С. Розенберг, Д.П. Мозговой, Д.Б. Гелашвили. – Самара : СНЦ РАН, 1999. – 396 с.

Ронин Б.С. Руководство к практическим занятиям по методикам клинических лабораторных исследований / Б.С. Ронин, Г.М. Старобинец. – М., 1989. – 312 с.

Рубин Б.А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б.А. Рубин, Е.А. Арциховская. – М. : Высшая школа, 1968. – 416 с.

Руднев Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоологический журнал. – 1962. – Т.41, № 3. – С. 313-329.

Савковский П.П., Атлас вредителей плодовых и ягодных культур. – Киев : Урожай, 1990. – 90 с.

Селезнёв К.В. Гипотеза паразитарного стресса при заражении насекомых микроспоридиями / К.В. Селезнёв, И.Ю. Раушенбах // Паразитология. – 2003. – Т. 37, № 4. – С. 316-322.

Симакова Т.П. Влияние температуры и фотопериода на рост личинок 28-пятнистой картофельной коровки (*Epilachna vigintioctomaculata* Motsch) // Биология некоторых видов вредных и полезных насекомых Дальнего Востока. – Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 127-130.

Симакова Т.П. О фотопериодической реакции картофельной коровки *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch (Coccinellidae) // Фауна и биология чле-

нистоногих Дальнего Востока. – Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 91-95.

Симакова Т.П. Накопление фотопериодической информации у *Epilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Зоологический журнал. – 1981. – Т. LX, вып. 1. – С. 53-61.

Система земледелия в Приморском крае / сост. А.А. Аксенов, Е.Р. Андреева, А.П. Ващенко и др. – Новосибирск, 1982. – 328 с.

Соколова Ю.Я. Морфофункциональный анализ гемоцитов сверчка *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae) в норме и при остром микроспориозе, вызываемом *Nosema grylli* / Ю.Я. Соколова, Ю.С. Токарев, Я.Л. Лозинская, В.В. Глупов // Паразитология. – 2000. – Т. 34, № 5. – С. 408-420.

Статистические программы для экологов ECOSTAT. – URL: <https://ipae.uran.ru/lab106>.

Степанов К.М. Грибные эпифитотии. Введение в общую эпифитотиологию грибных болезней растений. – М.: Сельхозгиз, 1962. – 470с.

Степанычева Е.А. Влияние насекомых-фитофагов с различным типом питания на индуцированную устойчивость растений томата / Е.А. Степанычева, Т.Д. Черменская, М.О. Петрова, А.В. Щеникова, В.Н. Буров, Е.И. Савельева // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 1. – С. 19-24.

Струнников В.А. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда / В.А. Струнников, И.М. Вышинский // Проблемы генетики и теории эволюции. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1991. – С. 99-114.

Суслов В.В. Генетические механизмы кодирования биологической сложности / В.В. Суслов, К.В. Гунбин, Н.А. Колчанов // Экологическая генетика. – 2004. – Т. 2, № 1. – С.13-26.

Туштук Кыргызстандын шартында колорадо конузунаан (*Leptinotarsa desemlineata* Say) картошканы коргоодогу биоэкологиялык негиздөөлөр / Г. И. Жусупбаева, Ж. А. Карабаев, Г. М. Ирисова, У. М. Дайырбек // Вестник

Жалал-Абадского государственного университета. – 2023. – No. S2(55). – P. 161-165

Тетенков Н.Б. Норма и патология как гносеологические категории // Контекст и рефлексия: философия о мире и человеке. – 2020. – Т. 9, № 3-1. – С. 36-43.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Некоторые вопросы фенотипики / Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.И. Иванов // Актуальные вопросы современной генетики. – М. : Изд-во МГУ, 1966. – С. 114-130.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ю.М. Свиричев // Проблемы кибернетики. – М. : Наука, 1966. – Вып. 16. – С. 137-146.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. – М. : Наука, 1973. – 278 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Фены, фенетика и эволюционная биология / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков // Природа. – 1973. – № 5. – С. 40-51.

Титар В.М. Эколого-эволюционное становление адвентивного вида (на примере *Harmonia axyridis* (Coleoptera:Coccinellidae) / В.М. Титар, О.Д. Некрасова // Любичевские чтения-2012. Современные проблемы эволюции : сб. материалов междунар. конф. (Ульяновск, 5-7 апр. 2012 г.) – Ульяновск : УлГПУ, 2012. – С. 308-313.

Трасатти С. Измерения истинной площади поверхности в электрохимии / С. Трасатти, О.А. Петрий // Электрохимия. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 557-575.

Тукало Е.А. Ускоренный метод количественного определения гликоалкалоидов картофеля / Е.А. Тукало, Г.Н. Царик // Науч. докл. высш. школы. Сер.: Биологические науки. – 1970. – № 12. – С.115-117.

Туркень В.Г. Биологические аспекты микроклимат муссонной зоны Дальнего Востока. – Владивосток : Изд-в ДВО АН СССР, 1991. – 203 с.

Тыщенко В.П. О происхождении и эволюции фотопериодической реакции насекомых // Журнал общей биологии – 1973. – Т. 34, вып.4. – С. 539-558.

Тыщенко В.П. О соотношениях количественных и качественных проявлений фотопериодизма у капустной совки (*Barathra brassicae* L.) / В.П. Тыщенко, В.П. Ланевич, О.Г. Гасанов // Журнал общей биологии. – 1977. – Т. 38, вып. 2. – С. 264-275.

Тыщенко В.П. О сходстве основного механизма фотопериодической реакции насекомых и растений // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. – Л. : ЛГУ, 1972. – С. 112-137.

Тыщенко В.П. Физиология фотопериодизма насекомых. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. – 155 с.

Тыщенко В.П. Некоторые теоретические аспекты проблемы взаимоотношений качественных и количественных проявлений фотопериодизма у насекомых // Фотопериодическая регуляция сезонных явлений у членистоногих и растений. – Л. : ЛГУ, 1981. – С. 82-104.

Уголев А.М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. – М. : Высш. школа, 1961. – 306 с.

Удалов М.Б. Популяционная генетика колорадского жука: от генотипа до фенотипа / М.Б. Удалов, Г.В. Беньковская // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 1. – С. 156-172.

Удалова Ж.В. Участие ингибиторов протеиназ в защите растений томатов от галловых нематод / Ж.В. Удалова, Т.А. Ревина, Н.А. Герасимова, С.В. Зиновьева // Докл. РАН. – 2014. – Т. 458. – С. 726-729.

Урусов В.М. Хвойные российского Дальнего Востока – ценные объекты изучения, охраны, разведения и использования / В.М. Урусов, И.И. Лобанова, Л.И. Варченко. – Владивосток : Дальнаука, 2007. – 440 с.

Ушатинская Р.С. Некоторые физиологические и биохимические особенности диапаузы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ко-

лорадский жук и меры борьбы с ним. – М. : Изд. АН СССР, 1958. – С. 150-186.

Ушати́нская Р.С. Диапауза и зимовка колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* первой генерации при зимовке в почвах разного типа / Р.С. Ушати́нская, Э.Ф. Козаржевская // Зоологический журнал. – 1962. – Т. 41, вып. 8. – С. 1166-1174.

Ушати́нская Р.С. Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги / Р.С. Ушати́нская, Е.П. Иванчик, С.С. Ижевский и др. – М. : Наука, 1981. – 375 с.

Фасулати С.Р. Анализ структуры популяций колорадского жука и его значение для разработки зональных систем защиты картофеля // Бюл. ВИЗР. – 1986. – № 63. – С. 38-43.

Фасулати С.Р. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве : труды ВИЗР. – Л., 1988. – С. 71-84.

Фасулати С.Р. Устойчивость овощных пасленовых растений к колорадскому жуку и принципы ее оценки в связи с внутривидовой изменчивостью вредителя / С.Р. Фасулати, Н.А. Карасева // АГРО XXI. – 1998. – № 2. – С. 14-16.

Фасулати С.Р. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале / С.Р. Фасулати, Н.А. Вилкова // Современные системы защиты и новые направления повышения устойчивости картофеля к колорадскому жуку. – М. : Наука, 2000. – С. 19-25.

Фасулати С.Р. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале / С.Р. Фасулати, Н.А. Вилкова // Генетическая инженерия и экология. – М. : Центр "Биоинженерия" РАН, 2000. – Т.1. – С. 19-25.

Фасулати С.Р. Устойчивость пасленовых культур к вредителям и принципы ее оценки в связи с задачами селекции / С.Р. Фасулати, Т.М. Юсупов // Вопросы картофелеводства : науч. тр. – М. : ВНИИКХ, 2002. – С. 47-57.

Фасулати С.Р. Распространение колорадского жука и экологические вопросы защиты картофеля в северных областях России // III Кирилло-Мефодиевские Чтения : сб. материалов Междунар. науч. конф. – СПб. : СПбГПУ, 2004. – С. 70-75.

Фасулати С.Р. Колорадский жук: 150 лет на картофеле, 50 лет в России // Научное обеспечение развития АПК в условиях реформирования : сб. науч. тр. / СПбГАУ. – СПб., 2007. – Ч. 1. – С. 171-176.

Фасулати С.Р. Устойчивость картофеля и овощных пасленовых культур к доминантным вредителям / С.Р. Фасулати, О.В. Иванова // Информационный бюллетень ВПРС МОББ. – 2017. – Т. 52. – С. 290-295.

Федорова М.З. Метод комплексного исследования геометрии, площади поверхности, резервных возможностей мембраны и осморегуляции лейкоцитов крови / М.З. Федорова, В.Н. Левин // Клиническая лабораторная диагностика. – 1997. – № 11. – С. 44-46.

Феногенетическая изменчивость / под ред. Кренке Н.П. – М., 1933. – Т. 1. – 860 с.

Финаков В.К. Колорадский жук и меры борьбы с ним. – Киев : Изд-во АН УССР, 1956. – 121 с.

Фитосанитарная диагностика / А.Ф. Ченкин, В.А. Захаренко, Г.С. Белозерова, В.П. Блинова, В.Ф. Дьяченко, В.К. Ажбенов, Г.Ю. Федулова, А.С. Воловик, С.А. Алексеева, Г.Н. Алексидзе, В.Л. Быстрова. – М. : Колос, 1994. – 323 с.

Фитосанитарный мониторинг и защита картофеля от колорадского жука и фитофтороза / В. И. Черкашин, Л. В. Солодкая, И. Н. Яковлева, Н. Я. Кваснюк // Картофель и овощи. – 2001. – № 3. – С. 42-44

Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – 159 с.

Фролов А.Н. Проблемы биологических форм растительноядных насекомых в связи с пищевой специализацией // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 2. – С. 222-229.

Хвощевская М.Ф. Генерация активированных кислородных метаболитов и антиоксидантные ферменты в гемолимфе насекомых отряда Lepidoptera при бактериозах, вызываемых бактериями *Bacillus thuringiensis*: дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2003. – 103 с.

Хельсинкская декларация Всемирной Медицинской Ассоциации
http://rostgmu.ru/wp-content/uploads/2014/12/WMA_Helsinki.pdf

Хромов-Борисов Н.Н. Биостатистические программы свободного доступа // Травматология и ортопедия России. – 2015. – № 4 (78). – С.154-159.

Худик В.А. О соотношении понятий «норма» и «патология» // Вестн. Ленинград. гос. ун-та им. А.С. Пушкина. Сер. Педагогика. – 2008. – № 3. – С. 114-129.

Худяков Г.И. Юг Дальнего Востока. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока / Г.И. Худяков, Е.П. Денисов, А.М. Короткий, А.П. Кулаков, Р.И. Никонова, Е.И. Чернобровкина. – М.: Наука, 1972. – 423 с.

Цветкова, М. А. Содержание гликоалкалоидов и состав белков в листьях картофеля при повреждении колорадским жуком / М. А. Цветкова, И. Л. Цветков, А. С. Конищев // Сельскохозяйственная биология. – 2004. – Т. 39, № 1. – С. 97-104.

Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 712 с.

Черников В.А. Агрэкология / В.А. Черников, Р.М. Алексахин, А.В. Голубев, И.Г. Грингоф, В.М. Ивонин, В.Ф. Кормилицын, В.Ф. Ладонин, Ш.И. Литвак, Н.З. Милащенко, Н.А. Мосиенко, Л.В. Мосина, С.А. Муракаева, В.В. Паракин, Г.Н. Попов, Д.А. Постников, В.А. Раскатов, О.А. Соколов, В.Ф. Томилин, А.И. Чекерес ; под ред. В.А. Черникова, А.И. Чекереса. – М. : Колос, 2000. – 536 с.

Чернышев В.Б. Экологическая защита растений: Членистоногие в агроэкологии. – М. : Изд-во МГУ, 2001. – 136 с.

Чернышев В.Б. Экология насекомых. – М. : МГУ, 1996. – 304 с.

Чугунова Г.Д. Гаметоцидное действие тиотэфа на самок 28-точечной картофельной коровки // Тезисы докладов 6-й научной конференции молодых ученых / ВИЗР. – Л., 1971. – С. 51-52.

Чулкина В.А. Закономерности эпифитотического процесса и стратегия интегрированной защиты растений от болезней // Науч.-тех. бюл. / СО ВАСХНИЛ, СибНИИЗХим. – Новосибирск, 1977. – Вып. 27. – С. 3-10.

Чулкина В.А. Биологические основы эпифитотиологии. – М. : Агропромиздат, 1991. – 287 с.

Чулкина В.А. Эпифитотиология (экологические основы защиты растений) / В.А. Чулкина, Е.Ю. Торопова, Г.Я. Стецов ; под ред. А.А. Жученко – Новосибирск, 1998. – 226 с.

Шаблювский В.В. Двадцативосьмипятнистая картофельная коровка // Распространение вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в СССР в 1963 г. // Труды ВИЗР. – Л., 1964. – Вып. 22. – С. 301-304.

Шаблювский В.В. Картофельная коровка / В.В. Шаблювский, Г.В. Гусев // Защита растений от вредителей и болезней. – 1964. – № 2. – С. 24-25.

Шалдяева Е.М. Развитие ризоктониоза картофеля в условиях засухи / Е.М. Шалдяева, Ю.В. Пилипова // Науч.-тех. бюл. / СО ВАСХНИЛ, СибНИИЗХим. – Новосибирск, 1990. – № 2. – С. 33-37.

Шамов В.В. Исследования гидрологических последствий современных изменений климата в Дальневосточном регионе России / В.В. Шамов, Б.И. Гарцман, Т.С. Губарева, М.А. Макагонова // Вестн. ДВО РАН. – 2014. – № 2. – С. 15-23.

Шапиро И.Д. Органотропность вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. в период питания и созревания, ее роль в распределении вредителя на посевах зерновых культур / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Энтомологическое обозрение. – 1973. – Т. 52, вып.1. – С. 3-18.

Шапиро И.Д. Значение пищевого фактора в проблеме вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений. – Л., 1976. – Вып. 48 – С. 14-29.

Шапиро И.Д. Значение устойчивых к насекомым сортов картофеля // Защита растений. – 1978. – № 7. – С. 25-28.

Шапиро И.Д. Методические рекомендации по оценке устойчивости картофеля и кукурузы к главнейшим вредителям. – Л. : ВИЗР, 1980. – 138 с.

Шапиро И.Д. Самозащита растений от вредителей: новая глава иммунологии / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Будущее науки : междунар. ежегодник. – М. : Знание, 1981. – Вып. 14. – С. 244-261.

Шапиро И.Д. Значение иммунитета растений к вредителям в интенсификации растениеводства / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова // Экологические основы предотвращения потерь урожая от вредителей, болезней и сорняков : тр. ВИЗР. – Л., 1986. – Т. 80. – С. 24-31.

Шапиро И.Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам / под ред. Э.И. Слепян. – Л., 1985. – 321 с.

Шапиро И.Д. Иммуногенетические барьеры и источники устойчивости картофеля к колорадскому жуку / И.Д. Шапиро, Л.М. Турулева, С.Р. Фасулати, Л.С. Иващенко // Науч.-техн. бюл. ВИР. – Л., 1991. – Вып. 214. – С. 51-56.

Шапиро И.Д. Методические рекомендации по изучению и оценке форм картофеля на устойчивость к колорадскому жуку / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, С.Р. Фасулати, Л.С. Иващенко. – М. : РАСХН, 1993. – 47 с.

Шафикова Т.Н. Молекулярно-генетические аспекты иммунитета растений к фитопатогенным бактериям и грибам / Т.Н. Шафикова, Ю.В. Омеличкина // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 5. – С. 611-627.

Шепелев М.А. Агроэкология. – Костанай, 2016. – 46 с.

Шовен Р. Физиология насекомых / пер. с фр. В.В. Хвостовой ; под ред. и с предисл. Е.Н. Павловского. – М. : Изд-во иностр. лит., 1953. – 495 с.

Шпирная И.А. Использование агарозной пластины для определения активности амилазы слюны / И.А. Шпирная, Р.И. Ибрагимов // Тезисы X Международной молодежной школы-конференции. – Владивосток, 2006. – С. 52.

Шпирная И.А. Подавление активности гидролитических ферментов личинок колорадского жука растительными белками / И.А. Шпирная, Р.И. Ибрагимов, И.А. Умаров // Вестн. Башкир. гос. ун-та. – 2006а. – Т. 11, № 3. – С. 49-52.

Шпирная И.А. Протеолитическая активность экстракта личинок колорадского жука / И.А. Шпирная, Р.И. Ибрагимов, Н.Д. Шевченко // Тезисы докладов конференции «Биология – наука XXI века». – Пущино, 2006б. – С. 103.

Штейнхауз Э. Патология насекомых. – М. : Изд-во иностр. лит., 1952. – 840 с.

Экология насекомых : курс лекций для обучения по программам подготовки науч.-педагогич. кадров в аспирантуре – 06.06.01 Биологические науки, направленность (профиль) – Энтомология / сост. А.С. Замотайлов, И.Б. Попов, И.В. Бедловская. – Краснодар : КубГАУ, 2015. – 70 с.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. – М. : Иностран. лит., 1960. – 230 с.

Юревич И.А. Влияние агротехнических мероприятий на численность колорадского жука / И.А. Юревич, Н.Р. Гончаров, А.А. Жемчужина // Бюллетень ВИЗР. – Л., 1975. – № 32. – С. 33-36.

Яблоков А.В. Введение в фенетику популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М. : Высш. школа, 1985. – 160 с.

Яблоков А.В. Эволюционное учение: Дарвинизм / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – 4-е изд., стереотип. – М. : Высшая школа, 1998. – 276 с.

Яковлев Б.В. Колорадский картофельный жук. – Рига, 1960. – 151 с.

Ярыгин В.Н. Биология. Кн. 1 / В.Н. Ярыгин, В.И. Васильева, И.Н. Волков, В.В. Синельщикова. – М. : Высш. школа, 2003. – 432 с.

Яхимович Л.А. Особенности развития и размножения (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Труды ВИЗР. – Л., 1967. – Вып. 27. – С. 245-294.

Яхонтов В.В. Экология насекомых. – М. : Высш. школа, 1969. – 460 с.

Abad P. Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita* / P. Abad, J. Gouzy, J.M. Aury, P. Castagnone-Sereno, E.G. Danchin, E. Deleury, L. Perfus-Barbeoch, V. Anthouard, F. Artiguenave, V.C. Blok, M.C. Caillaud, P.M. Coutinho, C. Dasilva, F. De Luca, F. Deau, M. Esquibet, T. Flutre, J.V. Goldstone, N. Hamamouch, T. Hewezi, O. Jaillon, C. Jubin, P. Leonetti, M. Magliano, T.R. Maier, G.V. Markov, P. McVeigh, G. Pesole, J. Poulain, M. Robinson-Rechavi, E. Sallet, B. Ségurens, D. Steinbach, T. Tytgat, E. Ugarte, C. van Ghelder, P. Veronico, T.J. Baum, M. Blaxter, T. Bleve-Zacheo, E.L. Davis, J.J. Ewbank, B. Favery, E. Grenier, B. Henrissat, J.T. Jones, V. Laudet, A.G. Maule, H. Quesneville, M.N. Rosso, T. Schiex, G. Smant, J. Weissenbach, P. Wincker // Nat. Biotechnol. – 2008. – Vol. 26, № 8. – P. 909-915.

Abe T. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure / T. Abe, M. Higashi // Oikos. – 1991. – Vol. 60, №1. – P. 127-133.

Abrams P.A. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment / P.A. Abrams, O. Leimar, S. Nylin, C. Wiklund // Am. Nat. – 1996. – Vol. 75. – P. 381-395.

Adams J. Convergent Issues in Genetics and Demography. – New York : Oxford Univ. Press, 1990. – 361 p.

Agrawal A.A. An ecological cost of plant defence: attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores / A.A. Agrawal, A. Janssen, J. Bruin, M.A. Posthumus, M.W. Sabelis // Ecol. Lett. – 2002. – Vol. 5. – P. 377-385.

Agrawal A.A. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence // Funct. Ecol. – 2011. – Vol. 25. – P. 420-432.

Akca I. Demography and population projection of *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae): with additional comments on life table research criteria / I. Akca, T. Ayvaz, E. Yazıcı, C.L. Smith, H. Chi // J. Econ. Entomol. – 2015. – Vol. 108. – P. 1466-1478.

Alghali A.M. Influence of potato/cabbage intercropping patterns on field distribution of Colorado Potato Beetles *Leptinotarsa decemlineata* SAY (Coleoptera: Chrysomelidae) / A.M. Alghali, H.E. Hummel, S. Schuetz, S. Vidal // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. – 2000. – Vol. 12 (1/6). – P. 87-91.

Ali S. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance / S. Ali, B.A. Ganai, A.N. Kamili, A.A. Bhat, Z.A. Mir, J.A. Bhat, A. Tyagi, S.T. Islam, M. Mushtaq, P. Yadav, S. Rawat, A. Grover // Microbiol. Res. – 2018. – Vol. 212-213. – P. 29-37.

Alvarez A.E. Location of resistance factors in the leaves of potato and wild tuber-bearing *Solanum* species to the aphid *Myzus persicae* / A.E. Alvarez, W.F. Tjallingii, E. Garzo, V. Vleeshouwers, M. Dicke, B. Vosman // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2006. – Vol. 121. – P. 145-157.

Alyokhin A.V. Electrophoretic confirmation of sperm mixing in mated Colorado potato beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) / A.V. Alyokhin, D.N. Ferro // Annals Entomol. Soc. Am. – 1999. – Vol. 92 (2). – P. 230-235.

Alyokhin A. Resistance and cross-resistance to imidacloprid and thiamethoxam in the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* / A. Alyokhin, G. Dively, M. Patterson, C. Castaldo, D. Rogers, M. Mahoney, J. Wollam // Pest Management Science. – 2007. – Vol. 63. – P. 32-41.

Alyokhin A. Colorado potato beetle resistance to insecticides / A. Alyokhin, M. Baker, D. Mota-Sanchez, G. Dively, E. Grafius // Am. J. Potato Res. – 2008. – Vol. 85. – P. 395-413.

Amitin E.G. Influence of developmental environment on male- and female-mediated sperm precedence in *Drosophila melanogaster* / E.G. Amitin, S. Pitnick // J. Evol. Biol. – 2007. – Vol. 20. – P. 381-391.

Amoah B.A. Effect of Delayed Mating on Longevity and Reproductive Performance of *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) / B.A. Amoah, R.M. Mahroof, A.R. Gerken, J.F. Campbell // J. Econ. Entomol. – 2019. – Vol. 112. – P. 1011-1031.

Andrew N. Population dynamics of insects: Impacts of a changing climate // *The Balance of Nature and Human Impact* / K. Rohde, ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 2013. – Ch. 21. – P. 311-323.

Andrew N.R. Insect herbivory along environmental gradients / N.R. Andrew, I.R. Roberts, S.J. Hill // *Open J. Ecol.* – 2012. – Vol. 2. – P. 202-213.

Andrewartha H.G. *The Distribution and Abundance of Animals* / H.G. Andrewartha, L.C. Birch. – Chicago, IL : Univ. Chicago Press, 1954. – 782 p.

Antonovics J. Wilhelm Ludwig and his contributions to population genetics // *Trends in Ecology & Evolution.* – 1990. – Vol. 5, Is. 3. – P. 87-90.

Araujo-Siqueira M. Behavior and life cycle of *Epilachna vigintioctopunctata* (Fabricius) (Coleoptera, Coccinellidae) in *Lycopersicum esculentum* Mill. (Solanaceae) / M. Araujo-Siqueira, L.M. Almeida // *Rev. Bras. Zool.* – 2004. – Vol. 21 (3). – P. 543-550.

Arimura G.I. Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: proximate factors and their ultimate functions / G.I. Arimura, K. Matsui, J. Takabayashi // *Plant Cell Physiol.* – 2009. – Vol. 50. – P. 911-923.

Arnold J.W. Larval haemocytes in Noctuidae (Insecta: Lepidoptera) // *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* – 1982. – Vol. 11. – P. 173-188.

Arnold J.W. The haemocytes of insects // *The Physiology of Insecta.* Vol. 5. / M. Rockstein, ed. – New York : Academic Press, 1974. – P. 201-254.

Arpaia S. Production of transgenic eggplant (*Solanum melongena* L.) resistant to Colorado Potato Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / S. Arpaia, G. Mennella, V. Onofaro, E. Perri, F. Sunseri, G.L. Rotino // *Theor. Appl. Genet.* – 1997. – Vol. 95 (3). – P. 329-334.

Ashida M. Immunolocalization of prophenoloxidase among hemocytes of the silkworm, *Bombyx mori* / M. Ashida, M. Ochiai, T. Niki // *Tissue Cell.* – 1988. – Vol. 20. – P. 599-610.

Assad M.T. The effect of resistance components on reducing yield and its related characters in wheat as infected by *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae)

/ M.T. Assad, A.M. Mehrabi, H. Pakniyat, M.R. Nematollahy // Cereal Res. Commun. – 2004. – № 32 (1). – P. 69-73.

Athanassiou C.G. Mating disruption of *Ephestia kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) in a storage facility: Spatio-temporal distribution changed after long-term application / C.G. Athanassiou, N.G. Kavallieratos, A. Sciarretta, P. Trematerra // J. Stored Prod. Res. – 2016. – Vol. 67. – P. 1-12.

Atiri G.I. The effect of aphid-resistance in cowpea on infestation and development of *Aphis craccivora* and the transmission of cowpea aphid-borne mosaic virus / G.I. Atiri, E.J.A. Ekpo, G. Thottappilly // Annu. Appl. Biol. – 1984. – Vol. 104. – P. 339-346.

Atkinson H.J. Plant biotechnology and control / H.J. Atkinson, P.E. Urwin, R.S. Hussey // Root-knot nematodes / Perry R.N., Moens M., Starr J.L., eds. – Wallingford; Oxfordshire : CAB International, 2009. – P. 338-362.

Augner M. Low nutritive quality as a plant defence: effects of herbivore-mediated interactions // Evol. Ecol. – 1995. – Vol. 9. – P. 605-616.

Azzouz H. Effects of plant protease inhibitors, oryzacystatin I and soybean BowmanBirk inhibitor, on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera, Aphididae) and its parasitoid *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera, Aphelinidae) / H. Azzouz, A. Cherqui, E.D.M. Campan, Y. Rahbé, G. Duport, L. Jouanin, L. Kaiser, P. Giordanengo // J. Insect. Physiol. – 2005. – Vol. 51. – P. 75-86.

Bakker A.C. The cost of mating: Influences of life history traits and mating strategies on lifespan in two closely related *Yponomeuta* species / A.C. Bakker, J. Campos Louçã, P. Roessingh, S.B.J. Menken // Int. J. Zool. – 2011. – Vol. 2011. – Article 658908.

Baldwin A.J. Further biological observations on *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* // Entomologist's Monthly Magazine : diario. – 1990. – Vol. 126, № 1516-1519. – P. 223-229.

Baldwin I.T. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores / I.T. Baldwin, C.A. Preston // Planta. – 1999. – Vol. 208. – P. 137-145.

Bangham J. Insect Immunity: The Post-Genomic Era / J. Bangham, F. Jiggins, B. Lemaitre // *Immunity*. – 2006. – Vol. 25. – P. 1-5.

Barber K. The Specialist Marine Herbivore *Elysia papillosa* Grows Faster on a Less Utilized Algal Diet / K. Barber, M. Middlebrooks, S. Bell, S. Pierce // *Biol. Bul.* – 2021. – Vol. 241, № 2. – P. 158-167.

Barbosa P. Insect Histology: Practical Laboratory Techniques / P. Barbosa, D.L. Berry, C.S. Kary. – Chichester, West Sussex : John Wiley & Sons, 2014. – 368 p.

Barbour J.D. Role of steroidal glycoalkoloidal alpha tomatine in host plant resistance to Colorado potato beetle / J.D. Barbour, G.G. Kennedy // *J. Chem. Ecol.* – 1991. – Vol. 17. – P. 988-1005.

Bekesiova I. Isolation of high quality DNA and RNA from leaves of the carnivorous plant *Drosera rotundifolia* / I. Bekesiova, J.-P. Nap, L. Mlynarova // *Plant Mol. Biol. Rep.* – 1999. – Vol. 7. – P. 269-277.

Bell W.J. Oosorption in insects / W.J. Bell, M.K. Bohm // *Biol. Rev.* – 1975. – Vol. 50. – P. 373-396.

Bellows T.S.J. Life-table construction and analysis in the evaluation of natural enemies / T.S.J. Bellows, R.G.V. Driesche, J.S. Elkinton // *Annu. Rev. Entomol.* – 1992. – Vol. 37. – P. 587-614.

Berenbaum M.R. Turnabout is fair play – secondary roles for primary compounds // *J. Chem. Ecol.* – 1995. – Vol. 21. – P. 925-940.

Berger J. Morphological Characterization of Hemocytes in the Adult Linden Bug, *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera) / J. Berger, K. Slavíčková // *Zoological Studies*. – 2008. – Vol. 47 (4). – P. 466-472.

Bergman D.K. Epicuticular lipids of alfalfa relative to its susceptibility to spotted alfalfa aphids (Homoptera, Aphididae) / D.K. Bergman, J.W. Dillwith, A.A. Zarrabi, J.L. Caddel, R.C. Berberet // *Environment. Entomol.* – 1991. – Vol. 20. – P. 781-785.

Berlocher S.H. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? / S.H. Berlocher, J.L. Feder // *Annu. Rev. Entomol.* – 2002. – Vol. 47. – P. 773-815.

Bernays E.A. Host-plant selection by phytophagous insects / E.A. Bernays, R.F. Chapman. – New York : Chapman & Hall, Inc., 1994. – 312 p.

Bernays E.A. Evolution of feeding behavior in insect herbivores // *BioScience.* – 1998. – Vol. 48. – P. 35-44.

Bernays E.A. Phytophagous insects // *Encyclopedia of Insects.* 2nd ed. / V.H. Resh, R.T. Cardé, eds. – San Diego, CA, USA : Academic Press, 2009. – P. 798-800.

Birch L.C. The intrinsic rate of natural increase of an insect population // *J. Anim. Ecol.* – 1948. – Vol. 17. – P. 15-26.

Birkenmeier G.F. Wound signaling in tomato plants. Evidence that aba is not a primary signal for defense gene activation / G.F. Birkenmeier, C.A. Ryan // *Plant Physiol.* – 1998. – Vol. 117. – P. 687-693.

Boczkowska M. Observations sur une seconde generation de *Leptinotarsa decemlineata* Say obtenus sur Solanum et enissum // IXth International Congress of Entomology. – Amsterdam, Netherlands, 1951. – Vol. 1. – 660 p.

Bolter C.J. Colorado potato beetles (*Leptinotarsa decemlineata*) adapt to proteinase inhibitors induced in potato leaves by methyl jasmonate / C.J. Bolter, M.A. Jongsma // *J. Insect Physiol.* – 1995. – Vol. 41. – P. 1071-1078.

Boucias D.G. Principles of Insect Pathology / D.G. Boucias, J.C. Pendland. – New York, NY : Springer Science & Business Media, 1998. – 550 p.

Bowen M.F. In vitro reprogramming of the photoperiodic clock in an insect brain-retrocerebral complex / M.F. Bowen, D.S. Saunders, W.E. Bollenbacher, L.I. Gilbert // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* – 1984. – Vol. 81 (18). – P. 5881-5884.

Bowers N.L. Actuarial Mathematics / N.L. Bowers, H.U. Gerber, J.C. Hickman, D.A. Jones, C.J. Nesbitt. – Ithaca, Illinois, NY : Soc. Actuar, 1986. – 624 p.

Bradford M. Rapid and sensitive method for quantitation the principle of protein-dye binding // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72, № 2. – P. 248-254.

Bradshaw W.E. Evolution of animal photoperiodism / W.E. Bradshaw, C.M. Holzapfel // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2007. – Vol. 38. – P. 1-25.

Brehelin M. Encapsulation of implanted foreign bodies by hemocytes in *Locusta migratoria* and *Melolontha melolontha* / M. Brehelin, J.A. Hoffmann, G. Matz, A. Porte // *Cell Tissue Res.* – 1975. – Vol. 160. – P. 283-289.

Brehelin M. A comparative ultrastructural study of blood cells from nine insect orders / M. Brehelin, D. Zachary, J.A. Hoffmann // *Cell Tissue Res.* – 1978. – Vol. 195. – P. 45-57.

Brehelin M. Comparative study of structure and function of blood cells from two *Drosophila* species // *Cell Tissue Res.* – 1982. – Vol. 221. – P. 607-615.

Brehélin M. Insect haemocytes: a new classification to rule out the controversy / M. Brehélin, D. Zachary // *Immunity in Invertebrates: Proceedings in Life Sciences* / Brehélin, M. (ed.) Berlin, Heidelberg : Springer, 1986. – Ch. 4. – P. 36-48.

Britton C. A cathepsin L protease essential for *Caenorhabditis elegans* embryogenesis is functionally conserved in parasitic nematodes / C. Britton, L. Murray // *Mol. Biochem. Parasitol.* – 2002. – Vol. 122. – P. 21-33.

Broadhurst P.G. *Gibberella tumida* sp. nov. – teleomorph of *Fusarium tumidum* from gorse in New Zealand / P.G. Broadhurst, P.R. Johnston // *Mycol. Res.* – 1994. – Vol. 98. – P. 729-732.

Bultman T.L. Interaction between fungal endophytes and environmental stressors influences plant resistance to insects / T.L. Bultman, G.D. Bell // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103. – P. 182-190.

Bultman T.L. Interaction between fungal endophytes and environmental stressors influences plant resistance to insects / T.L. Bultman, G.D. Bell // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103. – P. 182-190.

Bunning E. Die endogene tagesrhythmik als grundlage der photoperiodischen reaction // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.* – 1936. – Bd. 54. – S. 590-607.

Burke N.W. The fitness effects of delayed switching to sex in a facultatively asexual insect / N.W. Burke, R. Bonduriansky // *Ecol. Evol.* – 2018. – Vol. 8. – P. 2698-2711.

Burrack H.J. Intraspecific larval competition in the olive fruit fly (Diptera: Tephritidae) / H.J. Burrack, A.M. Fornell, J.H. Connell, N.V. O'Connell, P.A. Phillips, P.M. Vossen, F.G. Zalom // *Environmen. Entomol.* – 2009. – Vol. 38 (5). – P. 1400-1410.

Cabrera-Brandt M.A. Differences in the detoxification metabolism between two clonal lineages of the aphid *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera:Aphididae) reared on tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) / M.A. Cabrera-Brandt, E.F. Contreras, C.C. Figueroa // *Chilean J. Agr. Res.* – 2010. – Vol. 70, № 4. – P. 567-575.

Capinera J. European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner) (Insecta: Lepidoptera: pyralidae) // *EDIS.* – 2002. – Vol. 8. – P. 1-8.

Carey J.R. *Applied Demography for Biologists: with special emphasis on insects.* – New York : Oxford Univ. Press, 1993. – 224 p.

Carey J.R. Insect biodemography // *Annu. Rev. Entomol.* – 2001. – Vol. 46. – P. 79-110.

Carpenter A.E. Cell Profiler: Image analysis software for identifying and quantifying cell phenotypes / A.E. Carpenter, Th.R. Jones, M.R. Lamprecht, C. Clarke, I.H. Kang, O. Friman, D.A. Guertin, J.H. Chang, R.A. Lindquist, J. Moffat, P. Golland, D.M. Sabatini // *Genome Biology.* – 2006. – Vol. 7 (10). – R100.

Carter W. Populations of *Thrips tabaci*, with special reference to virus transmission // *J. Animal Ecol.* – 1939. – Vol. 8. – P. 261-276.

Carton Y. *Drosophila* cellular immunity against parasitoids / Y. Carton, A.J. Nappi // *Parasitol. Today.* – 1997. – Vol. 13 (6). – P. 218-227.

Ceraul S.M. An arthropod defensin expressed by the hemocytes of the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae) / S.M. Ceraul, D.E. Sonenshine, R.E. Ratzlaff, W.L. Hynes // *Insect Biochem. Mol. Biol.* – 2003. – Vol. 33. – P. 99-103.

Chandel R.S. Insect pests of potato – III: Leaf eating and defoliating insects / R.S. Chandel, P.C.Sharma, K.S. Verma, P.K. Mehta, K. Vinod // *Pestology*. – 2011. – Vol. 35. – P. 60-66.

Chandel R.S. Insect pests of potato in India: biology and management / R.S. Chandel, V.K. Chandla, K.S. Verma, M. Pathania // *Insect Pests of Potato Global Perspectives on Biology and Management* / P. Giordanengo, C. Vincent, A. Alyokhin, eds. – Waltham, MA : Academic Press, 2013. – P. 227-268.

Chandel R.S. Managing tuber damaging pests of potato / R.S. Chandel, V.K. Chandla // *Indian Hortic.* – 2003. – Vol. 48. – P. 15-17.

Charalambidis D.N. Haemocyte surface phenoloxidase (PO) and immune response to lipopolysaccharide (LPS) in *Ceratitis capitata* / D.N. Charalambidis, C.L. Foukas, G.C. Zervas, J.V. Marmaras // *Insect Biochem. Mol. Biol.* – 1996. – Vol. 26. – P. 67-74.

Chen Y. Physiological, nutritional, and biochemical bases of corn resistance to foliage-feeding fall armyworm / Y. Chen, X. Ni, G.D. Buntin // *J. Chem. Ecol.* – 2009. – Vol. 35. – P. 297-306.

Chi H. Two new methods for the study of insect population ecology / H. Chi, H. Liu // *Bull. Institutions.* – 1985. – Vol. 24. – P. 225-240.

Chi H. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rate among individuals // *Environ. Entomol.* – 1988. – Vol. 17. – P. 26-34.

Chi H. Two-sex life table and predation rate of *Propylaea japonica* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) / H. Chi, T.C. Yang // *Environ. Entomol.* – 2003. – Vol. 32. – P. 327-333.

Chi H. Age-stage, two-sex life tables of *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and its host *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) with mathematical proof of the relationship between female fecundity and the net reproductive rate / H. Chi, H.Y. Su // *Environ. Entomol.* – 2006. – Vol. 35. – P. 10-21.

Chi H. CONSUME-MSChart: a computer program for the predation rate analysis based on age-stage, two-sex life table. – Taichung, Taiwan : National Chung Hsing University, 2017. – URL: <http://140.120.197.173/Ecology/Download/Consume-MSChart.rar>

Chi H. TIMING-MSChart: a computer program for the population projection based on age-stage, two-sex life table. – Taichung, Taiwan : National Chung Hsing University, 2017. – URL: <http://140.120.197.173/Ecology/Download/Timing-MSChart.rar>

Chi H. TWOSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. – Taichung, Taiwan : National Chung Hsing University, 2017. – URL: <http://140.120.197.173/Ecology/Download/Twosex-MSChart>.

Choong, M.F. Leaf fracture-toughness and sclerophylly – their correlations and ecological implications / M.F. Choong, P.W. Lucas, J.S.Y. Ong, B. Pereira, H.T.W. Tan, I.M. Turner // *New Phytol.* – 1992. – Vol. 121. – P. 597-610.

Chougule N.P. Gene expression patterns of *Helicoverpa armigera* gut proteases / N.P. Chougule, A.P. Giri, M.N. Sainani, V.S. Gupta // *Insect Biochem. Mol. Biol.* – 2005. – Vol. 35. – P. 355-367.

Christensen M.R. Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes / M.R. Christensen, M.D. Graham, R.D. Vinebrooke, D.L. Findlay, M.J. Paterson, M.A. Turner // *Glob. Chang. Biol.* – 2006. – Vol. 12. – P. 2316-2322.

Claret J. Recherche du centre photorecepteur lors de l'induction de la diapause chez *Pieris brassicae* L. // *Comptes Rendus de l'Acad'emie des Sciences.* – 1966. – Vol. 262. – P. 1464-1465.

Clutton-Brock T. Sexual selection in females // *Anim. Behav.* – 2009. – Vol. 77. – P. 3-11.

Cohen A.C. *Insect diets: Science and technology.* – Boca Raton, Florida : CRC Press, 2015. – 344 p.

Cole L.C. Sketches of general and comparative demography // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* – 1957. – Vol. 22. – P. 1-15.

Cole R.A. Locating a resistance mechanism to the cabbage aphid in two wild brassicas // *Entomol. Experiment. Applicata.* – 1994. – Vol. 71. – P. 23-31.

Conde-Pueyo N. Synthetic Biology for Terraformation Lessons from Mars, Earth, and the Microbiome / N. Conde-Pueyo, B. Vidiella, J. Sardanyés, M. Berdugo, F.T. Maestre, V. de Lorenzo, R. Solé // *Life.* – 2020. – Vol. 10 (2). – Article 14.

Coombs J.J. Field evaluation of natural, engineered, and combined resistance mechanisms in potato for control of colorado potato beetle / J.J. Coombs, D.S. Douches, W.B. Li, E.J. Grafius, W.L. Pett // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* – 2003. – Vol. 128. – P. 219-224.

Cooper S.G. Insecticidal activity of avidin combined with genetically engineered and traditional host plant resistance against Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae / S.G. Cooper, D.S. Douches, E.J. Grafius // *J. Econ. Entomol.* – 2006. – Vol. 99 (2). – P. 527-536.

Cornell H.V. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends / H.V. Cornell, B.A. Hawkins // *Am. Nat.* – 1995. – Vol. 145. – P. 563-593.

Cornell H.V. Towards an empirically-based theory of herbivore demography / H.V. Cornell, B.A. Hawkins, M.E. Hochberg // *Ecol. Entomol.* – 1998. – Vol. 23. – P. 340-349.

Cornell J.C. Developmental change in aggregation, defense and escape behavior of buckmoth caterpillars, *Hemileuca lucina* (Saturniidae) / J.C. Cornell, N.E. Stamp, M.D. Bowers // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1987. – Vol. 20. – P. 383-388.

Costa S.C. Modes of phagocytosis of Gram-positive and Gram-negative bacteria by *Spodoptera littoralis* granular haemocytes / S.C. Costa, C. Ribeiro, P.A. Girard, R. Zumbihl, M. Brehelin // *J. Insect. Physiol.* – 2005. – Vol. 51. – P. 39-46.

Cotter S.C. Age-specific reproductive investment in female burying beetles: Independent effects of state and risk of death / S.C. Cotter, R.J.S. Ward, R.M. Kilner // *Funct. Ecol.* – 2010. – Vol. 25. – P. 652-660.

Courtier-Orgogozo V., The loci of insect phenotypic evolution. / V. Courtier-Orgogozo // *Current Opinion in Insect Science*. - №60. – 2023. - 101134. - 10.1016/j.cois.2023

Courtney S. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food-plants. III. *Anthocharis cardamines* (L.) survival, development and oviposition on different plants // *Oecologia*. – 1981. – Vol. 51. – P. 91-96.

Crain C.M. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems / C.M. Crain, K. Kroeker, B.S. Halpern // *Ecol. Lett.* – 2008. – Vol. 11. – P. 1304-1315.

Credland P.F. Relationships between larval density, adult size and egg production in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* / P.F. Credland, K.M. Dick, A.W. Wright // *Ecol. Entomol.* – 2008. – Vol. 11 (1). – P. 41-50.

Cristescu M.E. Genetic reconstructions of invasion history // *Mol. Ecol.* – 2015. – Vol. 24. – P. 2212-2225.

Crumière A.J.J. Using nutritional geometry to explore how social insects navigate nutritional landscapes / A.J.J. Crumière, C.J. Stephenson, M. Nagel, J.Z. Shik // *Insects*. – 2020. – Vol. 11 (1). – Article 53.

Cymborowski B. Circadian locomotor activity rhythms and their entrainment by lightdark cycles continues in flies (*Calliphora vicina*) surgically deprived of their optic lobes / B. Cymborowski, R.D. Lewis, S.-F. Hong, D.S. Saunders // *J. Insect Physiol.* – 1994. – Vol. 40. – P. 501-510.

Dahlman D.L. Responses of *Empoasca fabae* (Cicadellidae: Homoptera) to Tomatine, Solanine, Leptine I; Tomatidine, Solanidine, and Demissidine / D.L. Dahlman, E.T. Hibbs // *Annals of the Entomological Society of America*. – 1967. – Vol. 60, Is. 4. – P. 732-740. <https://doi.org/10.1093/aesa/60.4.732>

Dangles O. Crop damage increases with pest species diversity: Evidence from potato tuber moths in the tropical Andes / O. Dangles, V. Mesias, V. Crespo-Perez, J.-F. Silvain // *J. Appl. Ecol.* – 2009. – Vol.46. – P. 1115-1121.

Dao L. Chlorophyll, chlorogenic acid, glycoalkaloid, and protease inhibitor content of fresh and green potatoes / L. Dao, M. Friedman // J. Agric. Food Chem. – 1994. – Vol. 42, No 3. – P. 633-639.

de Souza J.D.A. Knocking down *Meloidogyne incognita* proteases by plant-delivered dsRNA has negative pleiotropic effect on nematode vigor / J.D.A. de Souza, jr., R. Coelho, I.T. Lourenço, R.R. Fragoso, A.A.B. Viana, L.L. Pepino de Macedo, M.C. Silva, R.M. Gomes Carneiro, G. Engler, J. de Almeida-Engler, M.F. Grossi-de-Sa // PLoS One. – 2013. – Vol. 8, № 12. – e85364.

de Souza V.Q. Cor-relations between insect resistance and horticultural traits in potatoes / V.Q. de Souza, A.D.S. Pereira, G.O. da Silva, F.I.F. de Carvalho // Crop Breed. Appl. Biotechnol. – 2006. – Vol. 6. – P. 278-284.

Deahl K. Effect of lightintensity on Colorado potato beetle resistance and foliar glycoalkaloid concentration of four *S. chacoense* clones / K. Deahl, W. Cantelo, S. Sinden, L. Sanford // Am. Potato J. – 1991. – Vol. 68. – P. 659-666.

Deevey E.S.J. Life tables for natural populations of animals // Quarterly Rev. Biol. – 1947. – Vol. 22. – P. 283-314.

Demirjian C. Genome-wide association studies in plant pathosystems: success or failure? / C. Demirjian, F. Vaillau, R. Berthomé, F. Roux // Trends in Plant Science. – 2023. – Vol. 28, № 4. – P. 471-485. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.11.006>

Dhillon M.K. Fitness consequences of delayed mating on reproductive performance of *Chilo partellus* (Swinhoe) / M.K. Dhillon, A.K. Tanwar, F. Hasan // J. Exp. Zool. – 2019. – Vol. 331. – P. 161-167.

Di Pietro J.P. Response to intraclonal selection for adaptation to resistant wheat in the English grain aphid (Homoptera: Aphididae) / J.P. Di Pietro, C.M. Caillaud // Environmen. Entomol. – 1998. – Vol. 27. – P. 80-85.

Dieke G.H. Ladybeetles of the genus *Epilachna* (s. lat.) in Asia, Europe and Australia. – Washington, D.C. : Smithsonian Institution., 1947. – 183 p.

Dmitriew C. Effects of early resource limitation and compensatory growth on lifetime fitness in the ladybird beetle (*Harmonia axyridis*) / C. Dmitriew, L. Rowe // J. Evol. Biol. – 2007. – Vol. 20. – P. 1298-1310.

Dmitriew C.M. The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? // Biol. Rev. – 2011. – Vol. 86. – P. 97-116.

Domek J.M. A meridic diet for the Colorado potato beetle / J.M. Domek, W.W. Cantelo, K.L. Deahl // J. Entomol. Sci. – 1997. – Vol. 32 (4). – P. 430-444.

Doughari J.H. An Overview of Plant Immunity // J. Plant Pathol. Microbiol. – 2015. – Vol. 6. (11). – 322.

Douglas, A.E. Nutrition and Symbiosis / A.E. Douglas, H.F. Van Emden // Aphids as crop pests / H.F. Van Emden, R. Harrington, eds. – 2nd ed. – Wallingford, UK ; Boston, MA : CAB International, 2017. – Ch. 6. – P. 114-131.

Du L. Global patterns of extreme drought-induced loss in land primary production: identifying ecological extremes from rain-use efficiency / L. Du, N. Mickle, Z. Zou, Y. Huang, Z. Shi, L. Jiang, H.R. McCarthy, J. Liang, Y. Luo // Sci. Total Environ. – 2018. – Vol. 628/629. – P. 611-620.

Dudareva N. Plant volatiles: recent advances and future perspectives / N. Dudareva, F. Negre, D.A. Nagegowda, I. Orlova // Crit. Rev. Plant Sci. – 2006. – Vol. 25. – P. 417-440.

Duffey S.S. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects / S.S. Duffey, M.J. Stout // Arch. Insect. Biochem. Physiol. – 1996. – Vol. 32. – P. 3-37.

Dutta T.K. Tomato transgenic plants expressing hairpin construct of a nematode protease gene conferred enhanced resistance to root-knot nematodes / T.K. Dutta, P.K. Papolu, P. Banakar, D. Choudhary, A. Sirohi, U. Rao // Front Microbiol. – 2015. – Vol. 6. – Article 260.

Eberhard W.G. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products – A new bridge between sexual selection and reproductive physiology / W.G. Eberhard, C. Cordero // Trends Ecol. Evol. – 1995. – Vol.10. – P. 493-496.

Eckhardt M. Pollen mixing in pollen generalist solitary bees: A possible strategy to complement or mitigate unfavourable pollen properties? / M. Eckhardt, M. Haider, S. Dorn, A. Müller // *J. Anim. Ecol.* – 2014. – Vol. 83. – P. 588-597.

Efron B. An introduction to the bootstrap / B. Efron, R.J. Tibshirani. – New York, NY : Chapman & Hall, 1993. – 456 p.

Ehrlich P.R. Butterflies and plants: a study in coevolution / P.R. Ehrlich, P.H. Raven // *Evolution.* – 1964. – Vol. 18. – P. 586-608.

Elizabeth W. Immunochemical identification of insect haemocytes population: Monoclonal antibodies distinguish four major haemocyte types in *Manduca sexta* / W. Elizabeth, T. Trenczek, W.T. Larry, M.R. Kanost // *Eur. J. Cell Biol.* – 1994. – Vol. 62. – P. 417-423.

Elton C.S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. – London : Methuen, 1958. – 196 p.

Ermak M.V. Ontogenetic features of the morphology of hemolymph cells in *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) as an indicator of biodiversity / M.V. Ermak, N.V. Matsishina, P.V. Fisenko O.A. Sobko, D.I. Volkov // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* – 2022. – Vol. 981 (4). – Article 042057.

Ermak M.V. Phenology of the 28-spotted potato ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* in the south of the Russian Far East / M.V. Ermak, N.V. Matsishina, P.V. Fisenko // *Vegetable Crops of Russia.* – 2022. – No 3. – P. 62-70.

Escobar, R. Resistencia a *Tuta absoluta* en una entrada de la especie silvestre de tomate *Solanum pimpinellifolium* / R. Escobar, M.J. Rodríguez-López, J.M. Alba, R. Fernández-Muñoz, P. Baccarin, M. Castelo-Branco, L.S. Boiteux, M.E.N. Fonseca // *Phytoma España: La revista profesional de sanidad vegeta.* – 2010. – No 217. – P. 126-127.

Estoup A. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? / A. Estoup, T. Guillemaud // *Mol. Ecol.* – 2010. – Vol. 19. – P. 4113-4130.

Ferenz H.J. Photoperiodic and hormonal control of reproduction in male beetles, *Pterostichus nigritya* // J. Insect Physiol. – 1975. – Vol. 21. – P. 331-341.

Fernández-Muñoz R. A novel source of resistance to the two-spotted spider mite in *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.: its genetics as affected by interplot interference / R. Fernández-Muñoz, E. Domínguez, J. Cuartero // Euphytica. – 2000. – Vol. 111. – P. 169-173.

Fernando E. Vega Insect pathology and fungal endophytes // J. Invertebrate Pathol. – 2008. – Vol. 98. – P. 277-279.

Ferro D.N. Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) temperature-dependent growth and feeding rates / D.N. Ferro, J.A. Logan, R.H. Voss, J.S. Elkinton // Environment. Entomol. – 1985. – Vol. 14 (3). – P. 343-348.

Filipiak M. Ecological stoichiometry of the honeybee: Pollen diversity and adequate species composition are needed to mitigate limitations imposed on the growth and development of bees by pollen quality / M. Filipiak, K. Kuszewska, M. Asselman, B. Denisow, E. Stawiarz, M. Woyciechowski, J. Weiner // PLoS ONE. – 2017. – Vol. 12. – e0183236.

Fineblum W.L. Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory / W.L. Fineblum, M.D. Rausher // Nature. – 1995. – Vol. 377. – P. 517-520.

Firlej A. Immune Response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) Supports the Enemy Release Hypothesis in North America / A. Firlej, P.A. Girard, M. Brehelin, D. Coderre, G. Boivin // Ann. Entomol. Soc. Am. – 2012. – Vol. 105 (2). – P. 328-338.

Fortuna T.M. Impact of invasive insects on native insect communities / T.M. Fortuna, P. Le Gall, S. Mezdour, P.-A. Calatayud // Curr. Opin. Insect Sci. – 2022. – Vol. 51 (11). – 100904

Fossett N. Combinatorial interactions of serpent, lozenge, and U-shaped regulate crystal cell lineage commitment during *Drosophila hematopoiesis* / N. Fossett, K. Hyman, K. Gajewski, S.H. Orkin, R.A. Schulz // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2003. – Vol. 100 (20). – P. 11451-11456.

Fossett N. The friend of GATA proteins U-shaped, FOG-1, and FOG-2 function as negative regulators of blood, heart, and eye development in *Drosophila* / N. Fossett, S.G. Tevosian, K. Gajewski, Q. Zhang, S.H. Orkin, R.A. Schulz // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2001. – Vol. 98 (13). – P. 7342-7347.

Fox C.W. Maternal age affects offspring lifespan of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* / C.W. Fox, M.L. Bush, W.G. Wallin // Funct. Ecol. – 2003. – Vol. 17. – P. 811-820.

Francis F. Characterisation of aphid myrosinase and degradation studies of glucosinolates / F. Francis, G. Lognay, J.P. Wathelet, E. Haubruge // Arch. Insect Biochem. Physiol. – 2002. – Vol. 50. – P. 173-182.

Friedman M. Glycoalkaloids and calystegine alkaloids in potatoes / M. Friedman, C.E. Levin // Advances in potato chemistry and technology / J. Singh, L. Kaur, eds. – London : Academic Press, 2016. – Ch. 7. – P. 167-194.

Fujiyama N. Host-use ability of a population of the herbivorous ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* depending on *Solanum megacarpum* in northern Honshu, Japan // Entomological Science. – 2022. – No 25. – e12511.

Furlan L. *Ostrinia nubilalis* population leveles in North Eastern Italy: long period data and practical considerations / L. Furlan, V. Girolami, A. Pavoni, M. Bianchi // Proceedings of the XXI IWGO Conference, VIII Diabrotica Subgroup Meeting, Padova, Italy, 27 Oct.-3 Nov. 2001. – Venice, Italy, 2001. – P. 365-368.

Gamarra H. Greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood 1956) / H. Gamarra, P. Carhuapoma, N. Mujica, J. Kreuze, J. Kroschel // Pest distribution and risk atlas for Africa. Potential global and regional distribution and abundance of agricultural and horticultural pests and associated biocontrol agents under current and future climates / J. Kroschel, N. Mujica, P. Carhuapoma, M. Sporleder, eds. ; International Potato Center (CIP). – Lima, Peru, 2016b. – Ch. 4.3.4. – P. 154-168. DOI: 10.4160/9789290604761-12. – URL: <https://cipotato.org/riskatlasforafrica/trialeurodes-vaporariorum/>

Gamarra H. Sweet potato white fly, *Bemisia tabaci* (Gennadius 1989) (Biotype B) / H. Gamarra, N. Mujica, P. Carhuapoma, J. Kreuze, J. Kroschel // Pest

distribution and risk atlas for Africa. Potential global and regional distribution and abundance of agricultural and horticultural pests and associated biocontrol agents under current and future climates / J. Kroschel, N. Mujica, P. Carhuapoma, M. Sporleder, eds. ; International Potato Center (CIP). – Lima, Peru, 2016a. – Ch. 4.2.4. – P. 85-99. DOI: 10.4160/9789290604761-7. – URL: <https://cipotato.org/riskatlasforafrica/bemisia-tabaci/>

Gandhe A.S. A novel immune up-regulated protein mediates nodulation response in insects / A.S. Gandhe, S.H. John, N.J. Noduler // J. Immunol. – 2007. – Vol. 179. – P. 43-51.

Gardiner E.M. Hematopoiesis in larval *Pseudoplusia includes* and *Spodoptera frugiperda* / E.M. Gardiner, M.R. Strand // Arch. Insect. Biochem. Physiol. – 2000. – Vol. 43. – P. 147-164.

Gardiner E.M. Monoclonal antibodies bind distinct classes of haemocytes in the moth *Pseudoplusia includes* / E.M. Gardiner, M.R. Strand // J. Insect. Physiol. – 1999. – Vol. 45. – P. 113-126.

Garratt M.P.D. The identity of crop pollinators helps target conservation for improved ecosystem services / M.P.D. Garratt, D.J. Coston, C.L. Truslove, M.G. Lappage, C. Polce, R. Dean, J.C. Biesmeijer, S.G. Potts // Biol. Conserv. – 2014. – Vol. 169. – P. 128-135.

Gaston K.J. Commonness, population depletion and conservation biology / K.J. Gaston, R.A. Fuller // Trends in Ecology & Evolution. – 2008. – Vol. 23. – P. 14-19.

Gatehouse J.A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction // New Phytologist. – 2002. – Vol. 156. – P. 145-169.

Gedling C.R. The Mexican bean beetle (*Epilachna varivestis*) regurgitome and insights into beetle-borne virus specificity / C.R. Gedling, C.M. Smith, C.M.R. LeMoine, B.J. Cassone // PLoS One. – 2018. – Vol. 13. – e0192003.

Gelman D.B. Ecdysteroid levels/profiles of the parasitoid wasp, *Diapetimorpha introita*, reared on its host, *Spodoptera frugiperda* and on an artificial di-

et / D.B. Gelman, J.E. Carpenter, P.D. Greany // *J. Insect Physiol.* – 2000. – Vol. 46 (4). – P. 457-465.

Gerken A.R. Life history changes in *Trogoderma variabile* and *T. inclusum* due to mating delay with implications for mating disruption as a management tactic / A.R. Gerken, J.F. Campbell // *Ecol. Evol.* – 2018. – Vol. 8. – P. 2428-2439.

Ghumare S.S. Performance of *Spodoptera litura* Fabricius on different host plants: influence of nitrogen and total phenolics of plants and mid-gut esterase activity of the insect / S.S. Ghumare, S.N. Mukherjee // *Indian J. Experiment. Biol.* – 2003. – Vol. 41 (8). – P. 895-899.

Gil M.Á. Insect resistance in tomato (*Solanum* spp.) // *Cultivos Tropicales.* – 2015. – Vol. 36, no. 2. – P. 100-110.

Giulianini P.G. Ultrastructure of the hemocytes of *Cetonischema aeruginosa* larvae (Coleoptera, Scarabaeidae): involvement of both granulocytes and oenocytoids in vivo phagocytosis / P.G. Giulianini, F. Bertolo, S. Battistella, G.A. Amirante // *Tissue and Cell.* – 2003. – Vol. 35. – P. 243-251.

Glare T.R. Development of biopesticides and future opportunities / T.R. Glare, R.L. Gwynn, M.E. Moran-Diez // *Microbial Based Biopesticides: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology* / T.R. Glare, W.E. Moran-Dies, eds. – New York, NY, USA : Springer Science+Business Media, 2016. – Vol. 1477. – P. 211-221.

Gonchukov L.V. Weather Radar Data for Hydrological Modelling: An Application for South of Primorye Region, Russia / L.V. Gonchukov, A.N. Bugaets, B.I. Gartsman, K.T. Lee // *Water Resour.* – 2019. – Vol. 46, № S2. – P. S25-30.

Goodman D. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value // *Am. Nat.* – 1982. – Vol. 119. – P. 803-823.

Goto S.G. Possible involvement of distinct photoreceptors in the photoperiodic induction of diapause in the flesh fly *Sarcophaga similes* / S.G. Goto, H. Numata // *J. Insect Physiol.* – 2009. – Vol. 55. – P. 401-407.

Grostal P. Plants, mites and mutualism: Leaf domatia and the abundance and reproduction of mites *Viburnum tinus* / P. Grostal, D.J. O'Dowd // *Oecologia*. – 1994. – Vol. 97. – P. 308-315.

Grund-Mueller N. Adding amino acids to a sucrose diet is not sufficient to support longevity of adult bumble bees / N. Grund-Mueller, F.A. Ruedenauer, J. Spaethe, S.D. Leonhardt // *Insects*. – 2020. – Vol. 11. – 247.

Guo M. Rapid identification of *Henosepilachna vigintioctopunctata* and *Henosepilachna vigintioctomaculata* based on species-specific mitochondrial cytochrome oxidase I primers / M. Guo, M. Lin, G. Pan, J. Yu, J. Lü, W. Guo, Y. Zhang, C. Yang, B. Qiu, X. Zhou, H. Pan // *J. South China Agr. University*. – 2022. – Vol. 43(1). – P. 59-66.

Gupta A.P. Phase contrast and histochemical studies of spherule cells in cockroaches (Dictyoptera) / A.P. Gupta, D.J. Sutherland // *Ann. Ent. Soc. Am.* – 1967. – Vol. 60. – P. 557-565.

Gupta A.P. Hemocyte Types: Their Structure, Synonymies, Interrelationships and Taxonomic Significance // *Insect Hemocytes* / A.P. Gupta, ed. – Cambridge, UK : Cambridge University Press, 1979. – Ch. 4. – P. 85-127.

Gupta A.P. Cellular Elements in the Hemolymph // *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry Pharmacology* / G.A. Kerkut, L.I. Gilbert, eds. – New York : Pergamon Press, 1985a. – Ch. 10. – P. 401-451.

Gupta A.P. The identity of the so-called crescent cell in the haemolymph of the cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Schaum) (Dictyoptera: Blaberidae) // *Cytologia*. – 1985b. – Vol. 50. – P. 739-746.

Haddad N.M. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure / N.M. Haddad, G.M. Crutsinger, K. Gross, J. Haarstad, J.M.H. Knops, D. Tilman // *Ecology Letters*. – 2009 – Vol. 12. – P. 1029-1039.

Hahn D.A. Energetics of insect diapauses / D.A. Hahn, D.L. Denlinger // *Annu. Rev. Entomol.* – 2011. – Vol. 56. – P. 103-121.

Hammer O. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / O. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // *Palaeontologia*

Electronica. – 2001. – Vol. 4 (1). P. 1-9. URL: https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf.

Han S.S. Hemocytic differentiation in hemopoietic organ of *Bombyx mori* larvae / S.S. Han, M.H. Lee, W.K. Kim, H. Wago, S.M. Yoe // Zool. Sci. – 1998. – Vol. 15. – P. 371-379.

Haney C.H. Innate immunity in plants and animals / C.H. Haney, J.M. Urbach, F.M. Ausubel // Biochemist. – 2014. – Vol. 36 (5). – P. 40-44.

Hanley M.E. Plant structural traits and their role in antiherbivore defense / M.E. Hanley, B.B. Lamont, M.M. Fairbanks, C.M. Rafferty // Perspec. Plant Ecol Evol Syst. – 2007. – Vol. 8. – P. 157-178.

Hanneman R.E. Inventory of tuber-bearing *Solanum* species : Bulletin / Wisconsin Agricultural Experiment Station, Madison. Bul. 533 / R.E. Hanneman, J.B. Bamberg. – Madison, USA : Univ. of Wisconsin, 1986. – 216 p.

Hanski I. Dung Beetle Ecology / I. Hanski, Y. Cambefort, eds. – Princeton, NJ : Princeton University Press, 1991. – 481 p.

Harcourt D.G. The development and use of life tables in the study of natural insect populations // Annu. Rev. Entomol. – 1969. – Vol. 14. – P. 175-196.

Hardie J. Photoperiodism in insects: aphid polyphenism // Photoperiodism: The Biological Calendar / R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers, eds. – New York, NY : Oxford University Press, 2010. – P. 342-363.

Harding C.L. Population Dynamics of the Colorado Potato Beetle in an Agroecosystem with Tomatoes and Potatoes with Management Implications to Processing Tomatoes / C.L. Harding, S.J. Fleischer, P.E. Blom // Environ. Entomol. – 2002. – Vol. 31, Is. 6. – P. 1110-1118.

Hare J.D. Ecology and management of the Colorado potato beetle // Annu. Rev. Entomol. – 1990. – Vol. 35 (1). – P. 81-100.

Hare J.D. Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects // Annu. Rev. Entomol. – 2011. – Vol. 56. – P. 161-180.

Hartl M. Serine protease inhibitors specifically defend *Solanum nigrum* against generalist herbivores but do not influence plant growth and development / M. Hartl, A.P. Giri, H. Kaur, I.T. Baldwin // *Plant Cell*. – 2010. – Vol. 22. – P. 4158-4175.

Hasegawa K. In vivo and in vitro photoperiodic induction of diapause using isolated brain-suboesophageal ganglion complexes of the silkworm, *Bombyx mori* / K. Hasegawa, I. Shimizu // *J. Insect Physiol.* – 1987. – Vol. 33. – P. 959-966.

Haszcz K. Impairing the Insect Immune System with Plant-Derived Substances / Missouri College of Agriculture. – 2016. – 43 p. – URL: <https://bearworks.missouristate.edu/theses/2383>.

Hata T. Managing the white grub beetle *Dasylepida ishigakiensis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in sugarcane fields on Miyako Island, Japan, using sex attractant Pheromone: Effects of mating delay on the reproductive ability of laboratory-reared and field-collected females / T. Hata, Y. Nishide, S. Tanaka, H. Yasui, N. Fujiwara-Tsujii, H. Yasue, S. Wakamura, A. Nagayama, N. Arakaki // *Int. J. Trop. Insect Sci.* – 2014. – Vol. 34. – P. 32-40.

Hawkins B.A. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations / B.A. Hawkins, H.V. Cornell, M.E. Hochberg // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78. – P. 2145-2152.

Heckford T.R. Spatially explicit correlates of plant functional traits inform landscape patterns of resource quality / T.R. Heckford, S.J. Leroux, E.V. Wal, M. Rizzuto, J. Balluffi-Fry, I.C. Richmond, Y.F. Wiersma // *Landscape Ecology*. – 2021. – Vol. 37, Is. 1. – P. 59-80.

Hector A. Biodiversity and ecosystem multifunctionality / A. Hector, R. Bagchi // *Nature*. – 2007. – Vol. 448. – P. 188-191.

Heeb L. Climate-smart pest management: building resilience of farms and landscapes to changing pest threats / L. Heeb, E. Jenner, M.J.W. Cock // *J. Pest Sci.* – 2019. – Vol. 92. – P. 951-969

Himuro H. Effects of mating duration on female reproductive traits of the seed bug *Togo hemipterus* (Heteroptera: Lygaeidae) / H. Himuro, K. Fujisaki // Appl. Entomol. Zool. – 2015. – Vol. 50. – P. 491-496.

Hinks C.F. Haemopoiesis in Lepidoptera. II. The role of the haemopoietic organs / C.F. Hinks, J.W. Arnold // Can. J. Zool. – 1977. – Vol. 55. – P. 1740-1755.

Hinks C.F. Nutrition and the protein economy in grasshoppers and locusts / C.F. Hinks, D. Hupka, O. Olfert // Comp. Biochem. Physiol. A. – 1993. – Vol. 104. – P. 133-142.

Hirai Y. Field-cage experiments on host fidelity in a pair of sympatric phytophagous ladybird beetles / Y. Hirai, H. Kobayashi, T. Koizumi, H. Katakura // Entomol. Exp. Appl. – 2006. – Vol. 118. – P. 129-135.

Hirano K. A new marking method using a sewing needle: effects on survival rate of twentyeight-spotted lady-beetles, *Henosepilachna vigintioctopunctata* Fabricius // Appl. Ent. Zool. – 1981. – Vol. 16. – P. 264-270.

Hirano K. Population dynamics of a Phytophagous Lady-Beetle, *Epilachna vigintioctopunctata* (Fabricius), living in spatio-temporally heterogeneous habitats. III. Effects of habitat structure on populations Dynamics // Res. Popul. Ecol. – 1995. – Vol. 37 (2). – P. 185-195.

Hitchner E.M. Host plant choice experiments of Colorado potato beetle (Coleoptera : Chrysomelidae) in Virginia / E.M. Hitchner, T.P. Kuhar, J.C. Dickens, R.R. Youngman, P.B. Schultz, D.G. Pfeiffer // J. Econ. Entomol. – 2008. – Vol. 101. – P. 859-865.

Hochuli D.F. The ecology of plant/insect interactions: implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects // Oikos. – 1996. – Vol. 75. – P. 133-141.

Hoffmann M.P. Natural Enemies of Vegetable Insect Pests / M.P. Hoffmann, A.C. Frodsham. – Ithica : Cornell University, 1993. – 63 p.

Hollande A.G. Comparative histological study of the blood of insects and insect-free hemorrhea // Arch. Zool. Exp. Gen. (Ser. 5). – 1911. – Vol. 6. – P. 283-323.

Holmgren N.M.A. Dynamics of mimicry evolution / N.M.A. Holmgren, M. Enquist // Biol. J. Linnean Soc. – 1999. – Vol. 66 (2). – P. 145-158.

Hossain M.A. Biology, food consumption and natural enemies of *Epilachna* beetle, *Epilachna dodecastigma* (Wied) / M.A. Hossain, H.F. El-Taj, M.A. Haque, A. Ara, M.N. Uddin // Int. J. Sust. Agr. – 2008. – Vol. 4 (2). – P. 59-64.

Hou S. Plant immunity: evolutionary insights from PBS1, Pto, and RIN4 / S. Hou, Y. Yang, D. Wu, C. Zhang // Plant Signal. Behav. – 2011. – Vol. 6 (6). – P. 794-799.

Howe G.A. Plant immunity to insect herbivores / G.A. Howe, G. Jander // Annu. Rev. Plant Biol. – 2008. – Vol. 59. – P. 41-66.

Huang F. Ultrastructural and functional characterization of circulating hemocytes from *Plutella xylostella* larva: cell types and their role in phagocytosis / F. Huang, Y.Y. Yang, M. Shi, J.Y. Li, Z.Q. Chen, F.S. Chen, X.X. Chen // Tissue Cell. – 2010. – Vol. 42 (6). – P. 360-410.

Hutchinson G.E. Population studies: animal ecology and demography // Bull. of Math. Biol. – 1991. – Vol. 53, is 1/2. – P. 193-213

Ikemoto H. Studies on *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky and its allied species. Report 3. Relation between the local type of *Epilachna vigintioctomaculata* and *E.pustulosa* // Seibutsu Sinka. – 1955. – Vol. 2 (2-3). – P. 1-11. (In Japanese).

Inderjit. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy / Inderjit, D.A. Wardle, R. Karban, R. Callaway // Trends Ecol. Evol. – 2011. – Vol. 26 (12). – P. 655-662.

International Code of Zoological Nomenclature. – 4th ed. / W.D.L. Ride et al., eds. – London : International Trust for Zoological Nomenclature, 1999. – 223 p.

IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / R.K. Pachauri, L.A. Meyer, eds. – Geneva, Switzerland : IPCC, 2014. – 151 p. – URL: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/SYR_AR5_FINAL_full.pdf.

Irwin R.E. Secondary compounds in floral rewards of toxic rangeland plants: Impacts on pollinators / R.E. Irwin, D. Cook, L.L. Richardson, J.S. Manson, D.R. Gardner // J. Agric. Food Chem. – 2014. – Vol. 62. – P. 7335-7344.

İşci M. The efficacy of mating disruption against codling moth (*Cydia pomonella* (L.) Lep.: Tortricidae) under Isparta conditions / M. İşci, A. Atasay, S. Kaymak // Fruit Sci. – 2016. – Vol. 3. – P. 17-21.

Iwao S. Dynamics of numbers of a phytophagous lady-beetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitats // Dynamics of Populations : Proc. Adv. Study Inst. “Dynamics of Numbers in Population”, Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 Sept. 1970 / P.J. den Boer, G.R. Gradwell, eds. – Wageningen, Netherlands : H. Veenman & Zonen N.V., 1971. – P. 129-147.

Jabran K. Allelopathy for weed control in agricultural systems / K. Jabran, G. Mahajan, V. Sardana, B. Chauhan // Crop Prot. – 2015. – Vol. 72. – P. 57-65.

Jackson M.C. Net effects of multiple stressors in freshwater ecosystems: a meta-analysis / M.C. Jackson, C.J.G. Loewen, R.D. Vinebrooke, C.T. Chimimba // Glob. Chang. Biol. – 2016. – Vol. 22. – P. 180-189.

Jagannadh V. Azadirachtin-induced effects on larval-pupal transformation of *Spodoptera mauritia* / V. Jagannadh, V.S.K. Nair. // Physiol. Entomol. – 1992. – Vol. 17, Is. 1. – P. 56-61.

Jansky S. Breeding for Disease Resistance in Potato // Plant Breed. Rev. – 2000. – Vol. 19. – P. 69-155.

Jarau S. Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral and Theoretical Approaches / S. Jarau, M. Hrnčir. – Boca Raton, FL, USA : Taylor & Francis Group, 2009. – 360 p.

Ji L. Distinct Responses to Pathogenic and Symbiotic Microorganisms: The Role of Plant Immunity / L. Ji, X. Yang, F. Qi // Int. J. Mol. Sci. – 2022. – Vol. 23. – 10427.

Jiang H. The clip-domain family of serine proteinases in arthropods / H. Jiang, M.R. Kanost // Insect Biochem. Mol. Biol. – 2000. – Vol. 30 (2). – P. 95-105.

Jiao X. Effects of delayed mating and male mating history on longevity and reproductive performance of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) (Lep., Pyralidae) / X. Jiao, W. Xuan, C. Sheng // J. Appl. Entomol. – 2006. – Vol. 130. – P. 108-112.

Joern A. Not just the usual suspects: Insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients / A. Joern, T. Provin, S.T. Behmer // Ecology. – 2012. – Vol. 93 (5). – P. 1002-1015.

Johnson M.T.J. Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores / M.T.J. Johnson, S.D. Smith, M.D. Rausher // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – Vol. 106. – P. 18079-18084.

Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigrationstochastic model // Biometrika. – 1965. – Vol. 52. – P. 225-224.

Jones C.G. Pattern and process in insect feeding behavior: a quantitative analysis of the Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* / C.G. Jones, M.P. Hoggard, M.S. Blum // Entomol. Experiment. Appl. – 1981. – Vol. 30 (3). – P. 254-264.

Jones J.C. A phase contrast study of the blood cells in *Prodenia* larvae (Order Lepidoptera) // Quart. J. Micr. Sci. – 1959. – Vol. 100. – P. 17-23.

Jones J.C. Current concepts concerning insect haemocytes // Am. Zool. – 1962. – Vol. 2. – P. 209-246.

Jones V.P. Demographic analysis of delayed mating in mating Disruption: A case study with *Cryptophlebia illepipa* (Lepidoptera: Tortricidae) / V.P. Jones, M. Aihara-Sasaki // J. Econ. Entomol. – 2001. – Vol. 94. – P. 785-792.

Kaluza B.F. Generalist social bees maximize diversity intake in plant species-rich and resource-abundant environments / B.F. Kaluza, H.M. Wallace, A. Keller, T.A. Heard, B. Jeffers, N. Drescher, N. Blüthgen, S.D. Leonhardt // *Ecosphere*. – 2017. – Vol. 8. – e01758.

Kaluza B.F. Social bees are fitter in more biodiverse environments / B.F. Kaluza, H.M. Wallace, T.A. Heard, V. Minden, A.M. Klein, S.D. Leonhardt // *Sci. Rep.* – 2018. – Vol. 8. – Article 12353.

Karban R. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores // *Funct. Ecol.* – 2011. – Vol. 25. – P. 339-347.

Kareiva P. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants / P. Kareiva, R. Sahakian // *Nature*. – 1990. – Vol. 345. – P. 433-434.

Katakura H. Variation Analysis of Elytral Maculation in *Henosepilachna vigintioctomaculata* Complex (Coleoptera, Coccinellidae) // *J. Faculty Sci. Hokkaido University. Series Zoology*. – 1947. – Vol. 19 (2). – P. 445-455.

Katakura H. Miscellaneous notes on the two remarkable populations of *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex recently discovered in the central Honshu / H. Katakura, K. Hoshikawa, T. Kimura // *New Entomol.* – 1978. – Vol. 27, N 3. – P. 83-87.

Katakura H. Classification and evolution of the phytophagous ladybirds belonging to *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex (Coleoptera, Coccinellidae) // *J. Fac.Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* – 1981. – Vol. 22 (4). – P. 301-378.

Katakura H. Female internal sperm reproductive organs, models of sperm transfer, and phylogeny of Asian Epilachninae (Coleoptera: Coccinellidae) / H. Katakura, S. Nakano, T. Hosogai, S. Kahono // *J. Nat. Hist.* – 1994. – Vol. 28. – P. 577-583.

Katakura H. Species of *Epilachna* ladybird beetles. – *Zool. Sci.* – 1997. – Vol. 14. – P. 869-881.

Katakura H. Epilachnine ladybird beetles (Coleoptera, Coccinellidae) of Sumatra and Java / H. Katakura, S. Nakano, S. Kahono, I. Abbas, K. Nakamura // Tropics. – 2001. – Vol. 10. – P. 325-352.

Katoh T. Phylogeny of *Epilachna*, *Henosepilachna*, and Some Minor Genera of Phytophagous Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae: Epilachnini), with an Analysis of Ancestral Biogeography and Host-Plant Utilization / T. Katoh, S. Koji, T.A. Ishida, K.W. Matsubayashi, S. Kahono, N. Kobayashi, K. Furukawa, B.T. Viet, J. Vasconcellos-Neto, C.N. Lange, G. Goergen, S. Nakano, N.-N. Li, G.-Y. Yu, H. Katakura // Zool. Sci. – 2014. – Vol. 31. – P. 820-830.

Katte T. Oviposition stimulants underlying different preferences between host races in the leaf-mining moth *Acrocercops transecta* (Lepidoptera: Gracillariidae) / T. Katte, S. Shimoda, T. Kobayashi, A. Wada-Katsumata, R. Nishida, I. Ohshima, H. Ono // Sci. Rep. – 2022. – Vol. 12 (1). – 14498.

Kaur R. Biology of *Epilachna vigintioctopunctata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae) on brinjal in Ludhiana, Punjab / R. Kaur, G.S. Mavi // Crop Research. – 2005. – Vol. 29 (1). – P. 141-144.

Kawabe W. Statistical studies on the variation of color pattern in the Coccinellidae I. Variation of elytral pattern of *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky // Seibutu. – 1947. – Vol. 2 (3). – P. 71-81. (In Japanese)

Kawakami Y. Geographical variations of elytral color polymorphism in *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae) / Y. Kawakami, K. Yamazaki, K. Ohashi // Entomological Science. - Volume 16, Issue 2. – 2013. – P. 235-242

Kawazu K. Effect of increased male and female age at mating on the reproductive performance of *Cnaphalocrocis medinalis* (Crambidae: Lepidoptera) / K. Kawazu, Y. Shintani, S. Tatsuki // J. Econ. Entomol. – 2014. – Vol. 107. – P. 1434-1439.

Kawazu K. Rearing the 28-spotted ladybird beetle, *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), with a switchover from host plant leaves to artificial diet // *Appl. Entomol. Zool.* – 2014. – Vol. 49. – P. 359-362.

Kaya H.K. *Scope and Basic Principles of Insect Pathology* / H.K. Kaya, F.E. Vega // *Insect Pathology.* – 2nd ed. – Waltham, MA, USA : Elsevier, Academic Press, 2012. – Ch. 1. – P. 1-12.

Kelly C.D. The causes and evolutionary consequences of variation in female mate choice in insects: The effects of individual state, genotypes and environments // *Curr. Opin. Insect Sci.* – 2018. – Vol. 27. – P. 1-8.

Kessler A. Silencing the jasmonate cascade: induced plant defenses and insect populations / A. Kessler, R. Halitschke, I.T. Baldwin // *Science.* – 2004. – Vol. 305. – P. 665-668.

Kevin K. Hemocyte and neutrophils // *Proceedings of the Society for General Microbiology's Meeting.* – 2009. – P. 2-7.

Keyfitz N. *Population and Biology.* – Liege, Belgium : Ordina; 1984.

Kim B.S. Quarantine treatments of imported nursery plants and exported cut flowers by phosphine gas (PH₃) as methyl bromide alternative / B.S. Kim, C.G. Park, Y.M. Moon, B.K. Sung, Y. Ren, S.J. Wylie, B.H. Lee // *J. Econ. Entomol.* – 2016. – Vol. 109. – P. 2334-2340.

Klaiber J. Elevated carbon dioxide impairs the performance of a specialized parasitoid of an aphid host feeding on *Brassica* plants / J. Klaiber, A.J. Najar-Rodriguez, E. Dialer, S. Dorn // *Biol. Control.* – 2013. – Vol. 66. – P. 49-55.

Klein-Krautheim F. Über die Überwinterung des Kartoffelkafers (*Leptinotarsa decemlineata* Say) und sein Erscheinen im Frühjahr in seinen Beziehungen zu meteorologischen Faktoren // *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes.* – 1950. – Bd 2, H. 11. – S. 1-161.

Kong C. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides* / C. Kong, T. Xu, F. Hu // *Acta Phytocologica Sinica.* – 1998. – Vol. 22. – P. 403-408.

Koo J.C. Construction for insect resistant transgenic plants by expresión of soybean kunitz trypsin inhibitor / J.C. Koo, Y.J. Choi, C.O. Lim, H.W. Yoon, J.C. Hong, J.D. Bahk, Y.D. Choi, M.J. Cho // *Mol. Cells.* – 1992. – Vol. 2. – P. 321-327.

Koop J.A.H. Populationstructure of a nest parasite of Darwin's finches within its native and invasiveranges / J.A.H. Koop, C.E. Causton, M. Bulgarella, E. Cooper, G.E.Heimpel // *Conserv. Genet.* – 2020. – Vol. 22 (1). – P. 11-22.

Košťál V. Insect photoperiodic calendar and circadian clock: independence, cooperation, or unity? // *J. Insect Physiol.* – 2011. – Vol. 57. – P. 538-556.

Kouzuma Y. Purification, characterization, and sequencing of two cysteine proteinase inhibitors, Sea and Scb, from sunflower (*Helianthus annuus*) seed / Y. Kouzuma, K. Kawano, M. Kimura, N. Yamasaki, T. Kadowaki, K. Yamamoto // *J. Biochem.* – 1996. – Vol. 119 (6). – P. 1106-1113.

Kowalski S.P. Performance of Colorado potato beetle larvae, *Leptinotarsa decemlineata* (Say), reared on synthetic diets supplemented with *Solanum* glycoalkaloids / S.P. Kowalski, J.M. Domek, K.L. Deahl, L.L. Sanford // *Am. J. Potato Res.* – 1999. – Vol. 76 (5). – P. 305-312.

Koyama N. *Epilachna* lady beetles in Nagano Prefectures / *Ent. Soc. Shinshu.* – Ueda, 1962. – 35 p. (In Japanese)

Kozukue N. Distribution of Glycoalkaloids in Potato Tubers of 59 Accessions of Two Wild and Five Cultivated *Solanum* Species / N. Kozukue, K.-S. Yoon, G.-I. Byun, S. Misoo, C.E. Levin, M. Friedman // *Journal of Agricultural and Food Chemistry.* – 2008. – Vol. 56 (24). – P. 11920-11928.

Krasowski M.D. Natural inhibitors of cholinesterases: Implications for adverse drug reactions / M.D. Krasowski, D.S. McGehee, J. Moss // *Can. J. Anaesth.* – 1997. – Vol. 44. – P. 525-534.

Kriegsfeld L.J. Photoperiodism and reproduction in mammals / L.J. Kriegsfeld, E.L. Bittman // *Photoperiodism: The Biological Calendar* / R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers, eds. – New York, NY : Oxford University Press, 2010. – P. 503-542.

Kroschel J. Biology and ecology of potato tuber moths as major pests of potato / J. Kroschel, B. Schaub // Insect pests of potato: global perspectives on biology and management / P. Giordanengo, C. Vincent, A. Alyokhin, eds. – Oxford : Academic Press, 2013. – P. 165-192.

Kroschel J. Population dynamics of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*, in Yemen and its effects on yield // Proceedings of the Brighton crop protection conference, pests and diseases. Vol I. – Brighton, UK, 1994. – P. 241-246.

Kroschel J. Integrated Pest Management in potato production in the Republic of Yemen with special reference to the integrated biological control of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller). – Weikersheim, Germany : Margraf Verlag, 1995. – 227 p.

Kroschel J. Studies on the use of chemicals, botanicals and *Bacillus thuringiensis* in the management of the potato tuber moth in potato stores / J. Kroschel, W. Koch // Crop Prot. – 1996. – Vol. 15 (2). – P. 197-203.

Kroschel J. Ecological approaches to integrated pest management of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera, Gelechiidae) / J. Kroschel, M. Sporleder // Proceedings of the 45th Annual Washington State Potato Conference, February 7-9, 2006. – Washington : Moses Lake, 2006. – P. 85-94.

Kruger O. Age at first breeding and fitness in goshawk *Accipiter gentilis* // J. Anim. Ecol. – 2005. – Vol. 74. – P. 266-273.

Kuepper G. Colorado potato beetle: organic control options / ATTRA. – 2003. – P. 1-6. – URL: <https://www.carolinafarmstewards.org/wp-content/uploads/2012/12/10-ATTRA-Colorado-Potato-Beetle.pdf>.

Kull K. Ecosystems are Made of Semiotic Bonds: Consortia, Umwelten, Biophony and Ecological Codes // Biosemiotics. – 2010. – Vol. 3 (3). – P. 347-357.

Kurisaki M. On the maculation of the lady beetles belonging to the genus *Epilachna* // Zoo! Mag. – 1932. – Vol. 44. – P. 458-466.

Kuwajima M. Detection of ecological hybrid inviability in a pair of sympatric phytophagous ladybird beetles (*Henosepilachna* spp.) / M. Kuwajima, N. Kobayashi, T. Katoh, H. Katakura // Entomol. Experiment. Appl. – 2010. – Vol. 134 (3). – P. 280-286.

Kuwayama S. Insect Fauna of the Southern Kurile Islands. – Hokunoukai, Sapporo, 1967. – 225 p.

Kuznetsov V.N. Lady Beetles of the Russian Far East. – Gainesville, USA : Center for Systematic Entomology, Sandhill Crane Press, 1997. – 248 p.

Labandeira C.C. Insect diversity in the fossil record / C.C. Labandeira, J.J. Seposki // Science. – 1993. – Vol. 261. – P. 310-315.

Labandeira C.C. A Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola / C.C. Labandeira, T.L. Phillips // PNAS. – 1996. – Vol. 93. – P. 8470-8474.

Labandeira C.C. Early history of arthropod and vascular plant associations // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. – 1998. – Vol. 26. – P. 329-377.

Labandeira C. The origin of herbivory on land: initial patterns of plant tissueconsumption by arthropods // Insect Sci. – 2007. – Vol. 14. – P. 259-275.

Lach L. Ant Ecology / L. Lach, C.L. Parr, K.L. Abbott. – New York : Oxford University Press, 2010. – 402 p.

Lackie A.M. Haemocyte behavior // Adv. Insect. Physiol. – 1988. – Vol. 21. – P. 85-178.

Lange M.B. Regulatory role of microsomal 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase for shikonin biosynthesis in *Lithospermum erythrorhizon* cell suspension cultures / M.B. Lange, K. Severin, A. Bechthold, L. Heide // Planta. – 1998. – Vol. 204, is.2. – P. 234-241.

Lapous D. Increase of defense gene transcripts by cytoplasmic acidification in tobacco cell suspensions / D. Lapous, Y. Mathieu, J. Guem, C. Lauriere // Planta. – 1998. – Vol. 205, is.3. – P. 452-458.

Laskowski M.Jr. Protein inhibitors of proteinases / M.Jr. Laskowski, I. Kato // Ann. Rev. Biochem. – 1980. – Vol. 49, № 2. – P. 593-626.

Lavine M.D. Insect hemocytes and their role in immunity / M.D. Lavine, M.R. Strand // *Insect. Biochem. Mol. Biol.* – 2002. – Vol. 32. – P.1295-1309.

Lavrova V.V. Expression of genes, encoded defense proteins, in potato plants infected with the cyst-forming nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber 1923) Behrens, 1975 and modulation of their activity during short-term exposure to low temperatures / V.V. Lavrova, E.M. Matveeva, S.V. Zinovieva // *Biol. Bull.* – 2017. – Vol. 44, № 2. – P. 128-136.

Lawrence P.O. Hemocytes of Insects: Their Morphology and Function // *Encyclopedia of Entomology* / J.L. Capinera, ed. – Dordrecht : Springer, 2008. – P. 1787-1790.

Lawrence S.D. Potato, *Solanum tuberosum*, defense against colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say): Microarray gene expression profiling of potato by colorado potato beetle regurgitant treatment of wounded leaves / S.D. Lawrence, N.G. Novak, C.J.T. Ju, J.E.K. Cooke // *J. Chem. Ecol.* – 2008. – Vol. 34. – P. 1013-1025.

Lebestky T. Specification of *Drosophila hematopoietic* lineage by conserved transcription factors / T. Lebestky, T. Chang, V. Hartenstein, U. Banerjee // *Science* – 2000. – Vol. 288. – P. 146-149.

Lee E.T. *Statistical Methods for Survival Data Analysis.* – 2nd ed. – New York : Wiley & Sons, 1992. – 496 p.

Lees A.D. *The physiology of diapause in Arthropods.* – Cambridge : Cambridge University Press, 1955. – 151 p.

Leib E. Beitrag zur «Überwintung» des kartoffelkafers (*Leptinotarsa decemlineata* Say) und sein Erscheinen im Frühjahr in seinen Beziehungen zu meteorologischem Factorum // *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes.* – 1951. – Bd. 3. – S. 42-22.

Leimar O. Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly // *Oikos.* – 1996. – Vol. 76. – P. 228-234.

Lentini A. Effects of delayed mating on the reproductive biology of the vine mealybug, *Planococcus ficus* (Hemiptera: Pseudococcidae) / A. Lentini, A. Mura, E. Muscas, M.T. Nuvoli, A. Cocco // Bull. Entomol. Res. – 2018. – Vol. 108. – P. 263-270.

Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. – 1945. – Vol. 35. – P. 213-245.

Leung B. An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species / B. Leung, D.M. Lodge, D. Finnoff, J.F. Shogren, M.A. Lewis, G. Lamberti // Proc. Biol. Sci. – 2002. – Vol. 269 (1508). – P. 2407-2413.

Lewis E.G. On the generation and growth of a population // Sankhya Indian J. Stat. – 1942. – Vol. 6. – P. 93-96.

Lewontin R.C. Selection for colonizing ability // The genetics of colonizing species / H.G. Baker, G.L. Stebbins, eds. – San Diego, CA : Academic Press, 1965. – P. 77-94.

Li C.S. The Epilachninae of Taiwan (Col.: Coccinelliade) / C.S. Li, E.F. Cook // Pacific Insects. – 1961. – Vol. 3. – P. 31-91.

Li H. Comparative analysis of proteinase activities of *Bacillus thuringiensis* resistant and susceptible *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) / H. Li, B. Oppert, R.A. Higgins, F.N. Huang, K.Y. Zhu, L.L. Buschman // Insect Biochem. Mol. Biol. – 2004. – Vol. 34. – P. 753-762.

Li H. Global patterns of genomic and phenotypic variation in the invasive harlequin ladybird. /H. Li, Y. Peng, Y. Wang, B. Summerhays, X. Shu, Y. Vasquez, H. Vansant, C. Grenier, N. Gonzalez, K. Kansagra, R. Cartmill, E. R.Sujii, L. Meng, X. Zhou, G. L. Lövei, J. J. Obrycki, A.Sethuraman, B.G. Li // BMC Biology. – 21 (1). – 2023. - 10.1186/s12915-023-01638-7

Li X. Biological Characteristics and Energy Metabolism of Migrating Insects / X. Li, Y. Zhou, K. Wu // Metabolites. – 2023. – Vol. 13. – 439.

Li Z. Molecular cloning and sequence analysis of a DNA encoding a cysteine proteinase inhibitor from *Sorghum bicolor* seedling / Z. Li, A. Summer, T. Dingermann, C.R. Noe // Mol. Gen. Genet. – 1986. – Vol. 251. – P.499-502.

Liebhold A.M. Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems / A.M. Liebhold, W.L. MacDonald, D. Bergdahl, V.C. Mastro // *Forest Sci.* – 1995. – Vol. 41, suppl. 1. – P. 1-49.

Liebhold A.M. Population Ecology of Insect Invasions and Their Management / A.M. Liebhold, P.C. Tobin // *Annu. Rev. Entomol.* – 2008. – Vol. 53 (1). – P. 387-408.

Lilley G.G. Amino acid sequences of conglutin 8, a sulfur-rich seed protein of *Lupinus angustifolius* L. Sequence homology with the C-III α -amylase inhibitor from wheat / G.G. Lilley, A.S. Inglis // *FEBS Lett.* – 1986. – Vol.195. – P. 235-241.

Lin D.Q. A study on efficacy of different insecticides on control of eggplant *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fab) / D.Q. Liu, S.M. Wang, S.R. Xin, S.Y. Li // *Acta Agr. Universitatis Jeangxiensis.* – 2003. – Vol. 25 (4). – P. 574-576.

Lin J.Y. Trypsin inhibitor from the seeds of *Acacia Confusa* / J.Y. Lin, S.C. Chu, H.C. Wu, Y.S. Hsieh // *J. Biochem.* – 1991. – Vol. 110. – P. 879-883.

Liu C.L. Coleoptera: Coccinellidae. Economic Entomology of China. Fasc. 5. – Beijing : Science Press, 1963. – 101 p.

Lombaert E. Phenotypic variation in invasive and biocontrol populations of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* / E. Lombaert, Th. Malausa, A. Estoup, R. Devred // *BioControl.* - 53(1). – 2007. – P.89-102. - DOI:10.1007/s10526-007-9131-z

Lotka A.J. Relation between birth rates and death rates // *Science.* – 1907. – Vol. 26. – P. 21.

Lotka A.J. The progeny of a population element // *Am. J. Hyg.* – 1928. – Vol. 8. – P. 875-901.

Lu J.W.T. Modeling the Spread of Asian Longhorned Beetle in New York City / J.W.T. Lu, G.J. Russell // *Proceedings, 16th U.S. Department of Agriculture interagency research forum on gypsy moth and other invasive species 2005; 2005 Jan. 18-21, Annapolis, MD / K.W. Gottschalk, ed. – Newtown Square, PA : U.S. Department of Agriculture, 2005. – P. 57-60.*

Lucas J.A. Advances in plant disease and pest management // J. Agric. Sci. – 2011. – Vol. 149. – P. 91-114.

Luck R.F. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies / R.F. Luck, B.M. Shepard, P.E. Kenmore // Annu. Rev. Entomol. – 1988. – Vol. 33. – P. 367-391.

Lundberg P. Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores / P. Lundberg, M. Astrom // Am. Nat. – 1990. – Vol. 135. – P. 547-562.

Lyimo E. Effect of rearing temperature and larval density on larval survival, age at pupation and adult size of *Anopheles gambiae* / E. Lyimo, W. Takken, J. Koella // Entomologia experimentalis et applicata. – 1992. – Vol. 63. – P. 265-271.

Lyude A. Climate change impact on extreme flood occurrence and flood-related damage to the Primorye Region agriculture / A. Lyude, B. Boiarskii, N. Matsishina, P. Fisenko, A. Emelianov, H. Hasegawa // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 677, is. 5. – Article 052028.

Lyytinen A. Variability in host plant chemistry: behavioural responses and life-history parameters of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / A. Lyytinen, L. Lindström, J. Mappes, R. Julkunen-Tiitto, S.R. Fasulati, K. Tiilikkala // Chemoecology. – 2007. – Vol. 17. – P. 51-56.

Macedo M.L. Insecticidal action of Bauhinia monandra leaf lectin (BmoLL) against *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae), *Zabrotes subfasciatus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) / M.L. Macedo, M. das G.M. Freire, M.B. Da Silva, L.C. Coelho // Comparative Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. – 2007. – Vol. 146. – P. 486-498.

MacGibbon D.B. An electrophoretic separation of cabbage aphid and plant glucosinolases / D.B. MacGibbon, R.M. Allison // New Zealand J. Sci. – 1971. – Vol. 14. – P. 134-140.

MacQuarrie Ch.J.K. Vertical distribution profile of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in flight above host, resistant host and non-host fields / Ch.J.K. MacQuarrie, G. Boiteau // Phytoprotection. – 2003. – Vol. 84 (3). – P. 133-139.

Maffei M.E. Insects feeding on plants: rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release / M.E. Maffei, A. Mithöfer, W. Boland // *Phytochemistry*. – 2007. – Vol. 68. – P. 2946-2959.

Mahroof R. Effect of delayed mating on reproductive performance of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae) / R. Mahroof, B. Amoah, A. Gerken, J. Campbell // *Julius-Kühn-Archiv*. – 2018. – Vol. 463. – P. 117-122.

Majumder J. Haemocyte Morphology and Differential Haemocyte Counts of Giant Ladybird Beetle *Anisolemnia dilatata* (F.) (Coleoptera:Coccinellidae): A Unique Predator of Bamboo Woolly Aphids / J. Majumder, D. Ghosh, B.K. Agarwala // *Current Sci*. – 2017. – Vol. 112 (1). – P. 160-164.

Maki T. On the Honshu and the Hokkaido forms of the potato lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky // *J. Fac. Agric. Iwate Univ*. – 1966. – Vol. 8. – P. 141-153. (In Japanese with English summary)

Maklakov A.A. The effects of age at mating on female life-history traits in a seed beetle / A.A. Maklakov, N. Kremer, G. Arnqvist // *Behav. Ecol*. – 2007. – Vol. 18. – P. 551-555.

Makni H. Hessian Fly, *Mayetiola destructor* (Say), Populations in the north of Tunisia: Virulence, Yield Loss Assessment and Phenological Data / H. Makni, D. Bouktila, M. Mezghani, M. Makni // *Chilean J. Agr. Res*. – 2011. – Vol. 71 (3). – P. 401-405.

Manen J.F. A nodulin specifically expressed in senescent nodules of winged bean is a protease inhibitor / J.F. Manen, P. Simon, J.C. Van Slooten, M. Osteras, S. Frutiger, G.J. Hughes // *Plant Cell*. – 1991. – Vol. 3. – P. 259-270.

Manton K.G. *Recent Trends in Mortality Analysis* / K.G. Manton, E. Stallard. – Orlando, FL : Academic Press, 1984. – 342 p.

Marchin R. Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought / R. Marchin, H. Zeng, W. Hoffmann, // *Oecologia*. – 2010. – Vol. 163. – P. 845-854.

Martel J. Plant-mediated effects of soil salinity on a gall-inducing caterpillar *Epiblema scudderiana* (Lepidoptera: Tortricidae) and the influence of feeding guild // Eur. J. Entomol. – 1998. – Vol. 95. – P. 545-557.

Martin A.M. Demographic drivers of age-dependent sexual selection / A.M. Martin, M. Festa-Bianchet, D.W. Coltman, F. Pelletier // J. Evol. Biol. – 2016. – Vol. 29. – P. 1437-1446.

Martinez-Agosto J.A. The hematopoietic stem cell and its niche: a comparative view / J.A. Martinez-Agosto, H.K. Mikkola, V. Hartenstein, U. Banerjee // Genes. Dev. – 2007. – Vol. 21. – P. 3044-3060.

Mason C.J. Plant Nutrition Influences Resistant Maize Defense Responses to the Fall Armyworm (*Spodoptera frugiperda*) / C.J. Mason, S. Ray, E. Davidson-Lowe, J. Ali, D.S. Luthe, G. Felton // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2022. – Vol. 10. – Article 844274.

Masters G.J. Plant-mediated interactions between two spatially separated insects / G.J. Masters, V.K. Brown // Funct. Ecol. – 1992. – Vol. 6. – P. 175-179.

Matsishina N.V. Allelochemical Interactions in the Trophic System «*Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky—*Solanum tuberosum* Linneus» / N.V. Matsishina, M.V. Ermak, I.V. Kim, P.V. Fisenko, O.A. Sobko, A.G. Klykov, A.N. Emel'yanov // Insects. – 2023. – Vol. 14. – 459.

Matsishina N.V. *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky (Coleoptera: Coccinellidae): morphotypes in an East Asian population / N.V. Matsishina, M.V. Ermak, P.V. Fisenko, O.A. Sobko // J. Insect Biodiversity. – 2023. – Vol. 38, No. 1. – P. 15-23.

Matsishina N.V. Morphological abnormalities of the 28-punctata potato ladybug *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) when feeding on potato varieties of various origins / N.V. Matsishina, P.V. Fisenko, O.A. Sobko, D.I. Volkov, I.V. Kim // AIP Conference Proceedings : 4th International Conference on Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials, MOSM 2020, Yekaterinburg, 16-20 Nov. 2020. – 2021. – Article 030022.

Matsishina N.V. Traditional Selection Potato Varieties and Their Resistance to the 28-punctata Potato Ladybug *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Southern Russian Far East / N.V. Matsishina, P.V. Fisenko, M.V. Ermak, O.A. Sobko, D.I. Volkov, N.G. Boginskaya // *Indian J. Agr. Res.* – 2022. – Vol. 56, Is. 4. – P. 456-462

Maxwell S.L. Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events / S.L. Maxwell, N. Butt, M. Maron, C.A. McAlpine, S. Chapman, A. Ullmann, D.B. Segan, J.E.M. Watson // *Divers. Distrib.* – 2019. – Vol. 25. – P. 613-625.

Mbata N.G. Some physical and biological factors affecting oviposition by *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Phycitidae) // *Insect Sci. Appl.* – 1985. – Vol. 6. – P. 597-604.

McDonald J.H. Handbook of biological statistics. Third Edition. – Baltimore, Maryland, USA : Sparky House Publishing, 2014. – 305 p.

McGehee D.S. Cholinesterase Inhibition by Potato Glycoalkaloids Slows *Mivacurium* Metabolism / D.S. McGehee, M.D. Krasowski, D.L. Fung, B. Wilson, G.A. Gronert, J. Moss // *Anesthesiology.* – 2000. – Vol. 93 (2). – P. 510-519.

McGrain A.K. Degradation of trypsin inhibitors during soybean germination / A.K. McGrain, J.C. Chen, A.L. Tan-Wilson // *Phytochemistry.* – 1989. – Vol. 28. – P. 1013-1017.

McGrain A.K. Characterization of two proteinase inhibitor (ATI) genes in response to wounding and soil microorganisms / A.K. McGrain, J.C. Chen, A.L. Tan-Wilson // *Plant. Mol. Biol.* – 1995. – Vol. 27. – P. 995-1001.

McMillin J.D. Chronic defoliation impacts pine sawfly (Hymenoptera: Diprionidae) performance and host plant quality / J.D. McMillin, M.R. Wagner // *Oikos.* – 1997. – Vol. 79. – P. 357-362.

McNeely J.A. Global efforts to address the wicked problem of invasive alien species // *Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges* / L.C. Foxcroft, P. Pysek, D.M. Richardson, P. Genovesi, eds. – New York, NY: Springer, 2013. – P. 61-71.

Meisner J. The effect of Margosan-O on the development of the Egyptian cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lep., Noctuidae) / J. Meisner, N.E. Nemny // J. Appl. Entomol. – 1992. – Vol. 113, is.1-5. – P. 330-333.

Meister M. *Drosophila* blood cells / M. Meister, M. Lagueux // Cell Microbiol. – 2003. – Vol. 5. – P. 573-580.

Michie L. J. Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis* / L.J. Michie, F. Mallard, M. E. N. Majerus, F. M. Jiggins // Journal of Evolutionary Biology. – 2010. – Vol. 23. – P. 1699–1707

Mishra G. Influence of parental age on reproductive performance of an aphidophagous ladybird, *Propylea dissecta* (Mulsant) // J. Appl. Entomol. – 2004. – Vol. 128. – P. 605-609.

Misra S.S. Potato pests and their management / S.S. Misra, D.B. Singh, V.K. Chandla, B.T. Raj // The Potato – Production and Utilization in Subtropics / S.M.P. Khurana, J.S. Minhas, S.K. Pandey, eds. – New Delhi, India : Mehta Publishers, 2003. – P. 252-269.

Mitter C. Phylogenetic studies of insect/plant interactions: insights into the genesis of diversity / C. Mitter, B.D. Farrell, D.J. Futuyma // Trends in Ecology and Evolution. – 1991. – Vol. 6. – P. 290-293.

Moczek A.P. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology // Behav. Ecol. – 1998. – Vol. 9. – P. 636-641.

Moore P.J. A delay in age at first mating results in the loss of future reproductive potential via apoptosis / P.J. Moore, S. Sharma // Evol. Dev. – 2005. – Vol. 7. – P. 216-222.

Moran N. Low nutritive quality as a defence against herbivores / N. Moran, W.D. Hamilton // J. Theor. Biol. – 1980. – Vol. 86. – P. 247-254.

Morimoto J. Open data for open questions in comparative nutrition / J. Morimoto; M. Lihoreau // Insects. – 2020. – Vol. 11. – P. 236.

Morin S. The GroEL Protein of the Whitefly *Bemisia tabaci* Interacts with the Coat Protein of Transmissible and Nontransmissible Begomoviruses in the Yeast Two-Hybrid System / S. Morin, M. Ghanim, I. Sobol, H. Czosnek // *Virology*. – 2000. – Vol. 276, Is. 2. – P. 404-416.

Morita A. Localization of the photoreceptor for photoperiodism in the stink bug, *Plautia stali* / A. Morita, H. Numata // *Physiol. Entomol.* – 1999. – Vol. 24. – P. 190-196.

Morita A. Neural and endocrine mechanisms for the photoperiodic response controlling adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* // *Entomol. Sci.* – 1999. – Vol. 2. – P. 579-587.

Moroney M.J. Facts from figures. – Harmondsworth, Middlesex : Penguin Books Ltd., 1956. – 472 p.

Morris R.F. Contemporaneous mortality factors in population dynamics // *Can. Entomol.* – 1965. – Vol. 97. – P. 1173-1184.

Morris S.C. The toxicity and teratogenicity of Solanaceae glycoalkaloids, particularly those of the potato (*Solanum tuberosum*): A review / S.C. Morris, T.H Lee // *Food Technol. in Australia*. – 1984. – Vol. 36. – P. 118-124.

Motschulsky V. de Insectes du Japon // *Études Entomologiques*. – [1857]. – Vol. 6. – P. 25-41.

Mujica N. Reducción del uso de insecticidas en el control de la mosca minadora, *Liriomyza huidobrensis* Blanchard, por medio del uso de técnicas etológicas / N. Mujica, C. Fonseca, F. Suarez, F. Fabian, M. Marchena, F. Cisneros // *Control Etológico. Uso de feromonas, trampas de colores y luz para el control de plagas en la agricultura sostenible* / G. Arning, A. Lizárraga, eds. – Lima, Perú, 2000. – P. 152-163.

Mujica N. Interacción del nematode entomopatogénico *Heterorhabditis indica* (Rhabditida: Heterorhabditidae) y el ectoparasitoide *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae) en el control de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) / N. Mujica, J. Alcázar, J. Kroschel // *LV Convencion*

Nacional de Entomologia, Nov. 4-7, 2013, Lima-Peru. – La Molina, Lima-Perú, 2013. – P. 29.

Mujica N. Serpentine leafminer fly, *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard 1926) / N. Mujica, P. Carhuapoma, J. Kroschel // Pest distribution and risk atlas for Africa – potential global and regional distribution and abundance of agricultural and horticultural pests and associated biocontrol agents under current and future climates / J. Kroschel, N. Mujica, P. Carhuapoma, M. Sporleder, eds. ; International Potato Center (CIP). – Lima, Peru, 2016. – Ch. 4.3.1. – P. 114-125.– URL: <https://cipotato.org/riskatlasforafrica/wp-content/uploads/sites/4>

Mujica N. A temperature-dependent phenology model for the leafminer fly *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera: Agromyzidae) / N. Mujica, M. Sporleder, P. Carhuapoma, J. Kroschel // J. Econ. Entomol. – 2017. – Vol. 110 (3). – P. 1333-1344.

Muller F.P. Hosts and non-hosts in subspecies of *Aulacorthum solani* Kalt. And in-traspecific hybridizations (Homoptera: Aphididae) // Symp. Biol. Hung. – Budapest, 1976. – Vol. 16. – P. 187-190.

Musser R.O. Evidence that the caterpillar salivary enzyme glucose oxidase provides herbivore offense in solanaceous plants / R.O. Musser, D.F. Cipollini, S.M. Hum-Musser, S.A. Williams, J.K. Brown, G.W. Felton // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. – 2005. – Vol. 58. – P. 128-137.

Nakahara Y. In vitro studies of hematopoiesis in the silkworm: cell proliferation in and hemocyte discharge from the hematopoietic organ / Y. Nakahara, Y. Kanamori, M. Kiuchi, M. Kamimura // J. Insect Physiol. – 2003. – Vol. 49 (10). – P. 907-1016.

Nakahara Y. Two Hemocyte Lineages Exist in Silkworm Larval Hematopoietic Organ / Y. Nakahara, Y. Kanamori, M. Kiuchi, M. Kamimura // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5 (7). – e11816.

Nakamura K. Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (KoNo) in a cool temperate climax forest. I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture

method / K. Nakamura, T. Ohgushi // *Res. Popul. Ecol.* – 1979. – Vol. 20. – P. 297-314.

Narváez-Vásquez J. Proteinase-inhibitor synthesis in tomato plants: evidence for extracellular deposition in roots through the secretory pathway / J. Narváez-Vásquez, V.R. Franceschi, C.A. Ryan // *Planta.* – 1993. – Vol. 189. – P. 725-726.

Nasci R.S. Larval diet, adult size, and susceptibility of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) to infection with Ross River virus / R.S. Nasci, C.J. Mitchell // *J. Med. Entomol.* – 1994. – Vol. 31. – P. 123-126.

Nazarenko E.A. Potato glycoalkaloids: dissemination, physical and chemical properties, toxicity and methods of detection / E.A. Nazarenko, I.V. Skryshevskaya, Ya.I. Korpan // *Biopolymers and Cell.* – 2002. – Vol. 6 (18). – P. 478-484.

Nedvěd O. Life history and development / O. Nedvěd, A. Honěk // *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)* / I. Hodek, H.F. van Emden, A. Honěk, eds. – Chichester : Wiley-Blackwell, 2012. – P. 54-109.

Neilson E.W. There's a storm a-coming: ecological resilience and resistance to extreme weather events / E.W. Neilson, C.T. Lamb, S.M. Konkolics, M.J.L. Peers, Y.N. Majchrzak, D. Doran-Myers, L. Garland, A.R. Martinig, S. Boutin. // *Ecol. Evol.* – 2020. – Vol. 10. – P. 12147-12156.

Nepal B. Glycoalkaloids: Structure, Properties, and Interactions with Model Membrane Systems / B. Nepal, K.J. Stine // *Processes.* – 2019. – Vol. 7(8). – Article 513.

Neveu C. Molecular cloning and characterization of an intestinal Cathepsin L protease from the plantparasitic nematode *Meloidogyne incognita* / C. Neveu, P. Abad, P. Castagnone-Sereno // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 2003. – Vol. 63. – P. 159-165.

Nicholls E. Assessment of pollen rewards by foraging bees / E. Nicholls, N. Hempel de Ibarra // *Funct. Ecol.* – 2017. – Vol. 31. – P. 76-87.

Nishizuka M. Diapause response to photoperiod and temperature in *Lepisma saccharina* Linnaeus (Thysanura: Lepismatidae) / M. Nishizuka, A. Azuma, S. Masaki // *Entomol. Sci.* – 1998. – Vol. 1. – P. 7-14.

Noronha Ch. Effects of Potato Foliage Age and Temperature Regime on Prediapause Colorado Potato Beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) / Ch. Noronha, C. Cloutier // Environ. Entomol. – 2006. – Vol. 35 (3). – P. 590-599.

Norris M.J. The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.) // J. Insect. Physiol. – 1965. – Vol. 11, N 8. – P. 1105-1119.

Nuessly G.S. Resistance to *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and *Euxesta stigmatias* (Diptera: Ulidiidae) in sweet corn derived from exogenous and endogenous genetic systems / G.S. Nuessly, B.T. Scully, M.G. Hentz, R. Beiriger, M.E. Snook, N.W. Widstrom // J. Econ. Entomol. – 2007. – Vol. 100. – P. 1887-1895.

Numata H. Photoperiodic control of adult diapause in the bean bug, *Riptortus clavatus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae). I. Reversible induction and termination of diapauses / H. Numata, T. Hidaka // Appl. Entomol. Zool. – 1982. – Vol. 17. – P. 530-538.

Numata H. Compound eyes as the photoperiodic receptors in the bean bug / H. Numata, T. Hidaka // Experientia. – 1983. – Vol. 39. – P. 868-869.

Nylin S. Plasticity in life-history traits / S. Nylin, K. Gotthard // Annu. Rev. Entomol. – 1998. – Vol. 75. – P. 63-83.

Nylin S. Life history perspectives on pest insects: What's the use? // Austral. Ecology. – 2001. – Vol. 26 (5). – P. 507-517.

Ogunlabi O.O. A soluble β -cyanoalanine synthase from the gut of the variegated grasshopper *Zonocerus variegatus* (L.) / O.O. Ogunlabi, F.K. Agboola, // Insect Biochem. Mol. Biol. – 2007. – Vol. 37. – P. 72-79.

Olazcuaga L. Rapid and transient evolution of local adaptation to seasonal host fruits in an invasive pest fly / L. Olazcuaga, J. Foucaud, C. Deschamps, A. Loiseau, J.L. Claret, R. Vedovato, R. Guilhot, C. Sévely, M. Gautier, R.A. Hufbauer, N.O. Rode, A. Estoup // Evol. Lett. – 2022. – Vol. 6 (6). – P. 490-505.

Olshansky S.J. Ever since Gompertz / S.J. Olshansky, B.A. Carnes // Demography. – 1997. – Vol. 34 (1). – P.1-15.

Omkar. Effect of age on reproductive attributes of an aphidophagous ladybird, *Cheilomenes sexmaculata* / Omkar, S.K. Singh, K. Singh // Insect Sci. – 2006. – Vol. 13. – P. 301-308.

Omkar. Influence of age at mating on the reproductive performance of Parthenium beetle, *Zygogramma bicolorata* (Coleoptera: Chrysomelidae) / Omkar, P. Pandey, S. Rastogi, G. Mishra. // Insect. Sci. – 2010. – Vol. 17 (2). – P. 112-120.

Opitz S. Plant chemistry and insect sequestration / S. Opitz, C. Mvller // Chemoecology. – 2009. – Vol. 19. – P. 117-154.

Oppert B. Protease interactions with *Bacillus thuringiensis* insecticidal toxins // Arch. Insect Biochem. Physiol. – 1999. – Vol. 42. – P. 1-12.

Orlandini S. Methods of agroclimatology: modeling approaches for pests and diseases / S. Orlandini, R.D. Magarey, E. Park, M. Sporleder, J. Kroschel // Agroclimatology. Linking agriculture to climate / J.L. Hatfield, M.V.K. Sivakumar, J.H. Prueger, eds. Agron Monogr Vol. 60. – Madison, WI : ASA, CSSA, SSSA, 2017. – Ch. 17. – P. 453-488.

Ortego F. Characterization of digestive proteases in the weevil *Aubeonymus mariaefranciscae* and effects of proteinase inhibitors on larval development and survival / F. Ortego, G.P. Farinos, M. Ruiz, V. Marco, P. Castanera // Entomol. Exp. Appl. – 1998. – Vol. 88. – P. 265-274.

Overney S. Diet-related plasticity of the digestive proteolytic system in larvae of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / S. Overney, A. Fawe, S. Yelle, D. Michaud // Arch. of Insect Biochem. Physiol. – 1997. – Vol. 36. – P. 242-250.

Overview of Japan's climate. – URL: https://www.data.jma.go.jp/gmd/cpd/longfcst/en/tourist_japan.html

Owen M.R., Lewis M.A. How predation can slow, stop or reverse a prey invasion // Bull. Math. Biol. – 2001. – Vol. 63. – P. 655-684.

Pandey J.P. Studies on stress induced haematological changes in *Dysdercus cingulatus* Fabr. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) and *Danais chrysippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) : Ph.D. Thesis. – Jaunpur, India : V.B.S. Purvanchal University, 2004.

Pandey J.P. Reduction in hemocyte mediated immune response in *Danais chrysippus* following treatment with neem based insecticides / J.P. Pandey, R.K. Tiwari, D. Kumar // J. Entomol. – 2008a. – Vol. 5. – P. 200-206.

Pandey J.P. Temperature and ganglionectomy stresses affect haemocyte counts in plain tiger butterfly, *Danais chrysippus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae) / J.P. Pandey, R.K. Tiwari, D. Kumar // J. Entomol. – 2008b. – Vol. 5. – P. 113-121

Pandey J.P. Effect of temperature on hemocytic immune responses of tropical tasar silkworm, *Antheraea mylitta* / J.P. Pandey, P.K. Mishra, D. Kumar, B.M.K. Singh, B.C. Prasad // Res. J. Immunol. – 2010. – Vol. 3. – P. 169-177.

Park Y.I. Spermatophore formation and regulation of egg maturation and oviposition in female *Heliothis virescens* by the male / Y.I. Park, S.B. Ramaswamy, A. Srinivasas // J. Insect Physiol. – 1998. – Vol. 44. – P. 903-908.

Pathak J.P.N. Insect Immunity. – Dordrecht ; Boston : Kluwer Academic Publishers, 1993. – 192 p.

Pavelka J. TIMELESS: a link between fly's circadian and photoperiodic clocks? / J. Pavelka, K. Shimada, V. Košťál // Eur. J. Entomol. – 2003. – Vol. 100. – P. 255-265.

Pearl R. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation / R. Pearl, L.J. Reed // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1920. – Vol. 6. – P. 275-288.

Pearl R. Experimental studies on the duration of life. IV. Data on the influence of density of population on duration of life in *Drosophila* / R. Pearl, S.L. Parker // Am. Nat. – 1922. – Vol. 56. – P. 312-321.

Pearl R. Experimental studies on the duration of life. IX. New life tables for *Drosophila* / R. Pearl, S.L. Parker // Am. Nat. – 1924. – Vol. 58. – P. 71-82.

Pelletier Y. Potato resistance to insects / Y. Pelletier, F.G. Horgan, J. Pompon // *Am. J. Plant Sci. Biotechnol.* – 2011. – No 5 (Special issue 1). – P. 37-49.

Pervez A. The influence of age on reproductive performance of a predatory ladybird beetle, *Propylea dissecta* / A. Pervez, Omkar, A.S. Richmond // *J. Insect Sci.* – 2004. – Vol. 4. – P. 1-8.

Peters D.J. Molecular analysis of herbivore-induced condensed tannin synthesis: cloning and expression of dihydroflavonol reductase from trembling aspen (*Populus tremuloides*) / D.J. Peters, C.P. Constabel // *Plant J.* – 2002. – Vol. 32. – P. 701-712.

Pickett J.A. Plant stress signalling: understanding and exploiting plant-plant interactions / J.A. Pickett, H. Rasmussen, C. Woodcock, M. Mattheis, J. Napier // *Biochem. Soc. Trans.* – 2003. – Vol. 31 (1). – P. 123-127.

Pieterse C.M. Plant interactions with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology / C.M. Pieterse, M. Dicke // *Trends in Plant Science.* – 2007. – Vol. 12. – P. 564-569.

Pitnick S. Harm to females increases with male body size In *Drosophila melanogaster* / S. Pitnick, F. Garcia-Gonzalez // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences.* – 2002. – Vol. 269. – P. 1821-1828.

Pittendrigh C.S. Circadian surfaces and the diversity of possible roles of circadian organization in photoperiodic induction // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* – 1972. – Vol. 69. – P. 2734-2737.

Pittendrigh C.S. The circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* pupae: a model for the photoperiodic clock // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie.* – 1966. – Vol. 54. – P. 275-307.

Pittendrigh C.S. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks / C.S. Pittendrigh, D.H. Minis // *Am. Nat.* – 1964. – Vol. 98. – P. 261-294.

Poland T.M. Improved biosecurity surveillance of non-native forest insects: a review of current methods / T.M. Poland, D. Rassati // *J. Pest. Sci.* – 2019. – Vol. 92. – P. 37-49.

Poland T.M. *Invasive Species in Forests and Rangelands of the United States* / T.M. Poland, T. Patel-Weynand, D. Finch, C.F. Miniati, D.C. Hayes, V.M. Lopez. – New York, NY : Springer, 2021. – 455 p.

Pontoppidan P. Purification and characterization of myrosinase from the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*), a brassica herbivore / P. Pontoppidan, B. Ekbom, S. Eriksson, J. Meijer // *Europ. J. Biochem.* – 2001. – Vol. 268. – P. 1041-1048.

Price C.D. A reappraisal of insect haemocyte classification by the examination of blood from fifteen insect orders / C.D. Price, N.A. Ratcliffe // *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* – 1974. – Vol. 147. – P. 537-549.

Price P.W. *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities* / P.W. Price, R.F. Denno, M.D. Eubanks, D.L. Finke, I. Kaplan. – Cambridge, UK : Cambridge university press, 2011. – 801 p.

Proshold F.I. Egg production and oviposition in the tobacco Budworm: Effect of age at mating / F.I. Proshold, C.P. Karpenko, C.K. Graham // *Ann. Entomol. Soc. Am.* – 1982. – Vol. 75. – P. 51-55.

Pureswaran D.S. Climate-induced changes in host treeinsect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests / D.S. Pureswaran, L. De Grandpre, D. Pare, A. Taylor, M. Barrette, H. Morin, J. Regniere, D.D. Kneeshaw // *Ecology.* – 2015. – Vol. 96. – P. 1480-1491.

Pysek P. Scientists' warning on invasive alien species / P. Pysek, P.E. Hulme, D. Simberloff, S. Bacher, T.M. Blackburn, J.T. Carlton, // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2020. – Vol. 95 (6). – P. 1511-1534.

Quinn M.A. Compensatory response of a legume root-nodule system to nodule herbivory by *Sitona hispidulus* / M.A. Quinn, M.H. Hall // *Entomol. Exp. Appl.* – 1992. – Vol. 64. – P. 167-176.

Rajagopal D. Status, bioecology and management of Epilachna beetle, *Epilachna vigintioctopunctata* (Fab.) (Coleoptera: Coccinellidae) on potato in India: A

review / D. Rajagopal, T.P. Trivedi // Trop. Pest Manag. – 1989. – Vol. 35. – P. 410-413.

Ratcliffe N.A. Cellular defense reactions of insect hemocytes in vitro: phagocytosis in a new suspension culture system / N.A. Ratcliffe, A.F. Rowley // J. Invert. Pathol. – 1975. – Vol. 26. – P. 225-233.

Ratcliffe N.A. Role of haemocytes in defense against biological agents / N.A. Ratcliffe, A.F. Rowley // Insect Haemocytes: Development, Forms, Functions, and Techniques / A.P. Gupta, ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 1979. – P. 331-341.

Ratcliffe R.H. Biotype status of Hessian fly (Diptera: Cecidomyiidae) from the eastern United States and their response to 14 Hessian fly resistance genes / R.H. Ratcliffe, G.G. Safranski, F.L. Patterson, H.W. Ohm, P.L. Taylor // J. Econ. Entomol. – 1994. – Vol. 87. – P. 1113-1121.

Read J. Plant biomechanics in an ecological context / J. Read, A. Stokes // Am. J. Bot. – 2006. – Vol. 93. – P. 1546-1565.

Reddy G.V.P. The seesaw effect of winter temperature change on the recruitment of cotton bollworms *Helicoverpa armigera* through mismatched phenology / G.V.P. Reddy, P. Shi, C. Hui, X. Cheng, F. Ouyang, F. Ge // Ecol. Evol. – 2015. – Vol. 5. – P. 5652-5661.

Reinhold K. Energetically costly behaviour and the evolution of resting metabolic rate in insects // Functional Ecology. – 1999. – Vol. 13. – P. 217-224.

Renwick J.A.A. Dual chemical barriers protect a plant against different larval stages of an insect / J.A.A. Renwick, W. Zhang, M. Haribal, A.B. Attygalle, K.D. Lopez // J. Chem. Ecol. – 2001. – Vol. 27. – P. 1575-1583.

Reznik S.Y. To every thing there is a season: phenology and photoperiodic control of seasonal development in the invasive caucasian population of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) / S.Y. Reznik, N.N. Karpun, V.Y. Zakharchenko, Y.I. Shoshina, M.Y. Dolgovskaya, A.K. Saulich, D.L. Musolin // Insects. – 2022. – Vol. 13. – 580.

Riddick E.W. Natural enemies of the Coccinellidae: Parasites, pathogens, and parasitoids / E.W. Riddick, T.E. Cottrell, K.A. Kidd // *Biological Control*. – 2009. – Vol. 51. – P. 306-312.

Rieger D. Cryptochrome, compound eyes, Hofbauer-Buchner eyelets, and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster* / D. Rieger, R. Stanewsky, C. Helfrich-Forster // *J. Biol. Rhythms*. – 2003. – Vol. 18. – P. 377-391.

Rizki M.T.M. Experimental analysis of haemocyte morphology in insects // *Am. Zool.* – 1962. – Vol. 2. – P. 247-256.

Roddick J.G. Synergistic interaction between potato glycoalkaloids a-solanine and a-chaconine in relation to destabilisation of cell membranes: ecological implication / J.G. Roddick, A.L. Rijnenberg, S.F. Osman // *J. Chem. Ecol.* – 1988. – Vol.14, No 3. – P.889-902.

Rodríguez-López M.J. Whitefly resistance traits derived from the wild tomato *Solanum pimpinellifolium* affect the preference and feeding behavior of *Bemisia tabaci* and reduce the spread of tomato yellow leaf curl virus / M.J. Rodríguez-López, E. Garzo, J.P. Bonani, A. Fereres, R. Fernández-Muñoz, E. Moriones // *Phytopathology*. – 2011. – Vol. 101. – P. 1191-1201.

Roenneberg T. Season-ality and photoperiodism in fungi / T. Roenneberg, T. Radic, M. Godel, M. Merrow // *Photoperiodism: The Biological Calendar* / R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers, eds. – New York, NY : Oxford University Press, 2010. – P. 134-163.

Rof D.A. *Life History Evolution*. – Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, 2002. – 527 p.

Roitto M. Induced accumulation of phenolics and sawfly performance in Scots pine in response to previous defoliation / M. Roitto, P. Rautio, A. Markkola, R. Julkunen-Tiitto, M. Varama, K. Saravesi, J. Tuomi // *Tree Physiol.* – 2009. – Vol. 29. – P. 207-216.

Roland J. Pivotal effect of early-winter temperatures and snowfall on population growth of alpine *Parnassius smintheus* butterflies / J. Roland, S.F. Matter // *Ecol. Monogr.* – 2016. – Vol. 86. – P. 412-428.

Roy H.E. Developing a list of invasive alien species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the European Union / H.E. Roy, S. Bacher, F. Essl, T. Adriaens, D.C. Aldridge, J.D.D. Bishop // *Glob. Change. Biol.* – 2019. – Vol. 25. – P. 1032-1048.

Ruedenauer F.A. Bumblebees are able to perceive amino acids via chemotactile antennal stimulation / F.A. Ruedenauer, S.D. Leonhardt, K. Lunau, J. Spaethe // *J. Comp. Physiol. A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* – 2019. – Vol. 205 (3). – P. 321-331.

Ruedenauer F.A. Best be(e) on low fat: Linking nutrient perception, regulation and fitness / F.A. Ruedenauer, D. Raubenheimer, D. Kessner-Beierlein, N. Grund-Mueller, L. Noack, J. Spaethe, S.D. Leonhardt // *Ecol. Lett.* – 2020. – Vol. 23. – P. 545-554.

Russo J. Insect immunity: early events in the encapsulation process of parasitoid (*Leptopilina boulardi*) eggs in resistant and susceptible strains of *Drosophila* / J. Russo, S. Dupas, F. Frey, Y. Carton, M. Brehelin // *Parasitology.* – 1996. – Vol. 112. – P. 135-142.

Russo L. Warming increases pollen lipid concentration in an invasive thistle, with minor effects on the associated floral-visitor community / L. Russo, J. Keller, A.D. Vaudo, C.M. Grozinger, K. Shea // *Insects.* – 2020. – Vol. 11. – P. 20.

Ryan C.A. Protease inhibitors in plants: genes for improving defenses against insects and pathogens // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1990. – Vol. 28. – P. 425-449.

Sakamoto T. The clock gene period plays an essential role in photoperiodic control of nymphal development in the cricket *Modicogryllus siamensis* / T. Sakamoto, O. Uryu, K. Tomioka // *J. Biol. Rhythms.* – 2009. – Vol. 24. – P. 379-390.

Sandrelli F. Comparative analysis of circadian clock genes in insects / F. Sandrelli, R. Costa, C.P. Kyriacou, E. Rosato // *Insects Mol Biol.* – 2008. – Vol. 17. – P. 447-463.

Sands D.P.A. A portable penetrometer for measuring leaf toughness in insect herbivory studies / D.P.A. Sands, V.A. Brancatini // *Proc. Ent. Soc. – Washington*, 1991. – Vol. 93. – P. 786-788.

Sanford L.L. Performance of populations derived by selecting for resistance to potato leafhopper in a 4x *Solanum tuberosum* x 2x *Solanum chacoense* cross / L.L. Sanford, T.L. Ladd, Jr. // *Am. Potato J.* – 1992. – Vol. 69. – P. 391-400.

Saunders D.S. Removal of optic lobes of adult blow flies (*Calliphora vicina*) leaves photoperiodic induction of larval diapause intact / D.S. Saunders, B. Cymborowski // *J. Insect Physiol.* – 1996. – Vol. 42. – P. 807-811.

Saunders D.S. *Insect Clocks* / D.S. Saunders, C.G.H. Steel, X. Vafopoulou, R.D. Lewis. – 3rd ed. – Amsterdam, Netherlands : Elsevier, 2002. – 560 p.

Saunders D.S. Deciphering time measurement: the role of circadian ‘clock’ genes and formal experimentation in insect photoperiodism / D.S. Saunders, R.C. Bertossa // *J. Insect Physiol.* – 2011. – Vol. 57. – P. 557-566.

Saunders D.S. Unity and diversity in the insect photoperiodic mechanism // *Entomol. Sci.* – 2011. – Vol. 14. – P. 235-244.

Saunders M.E. Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: implications for pollination ecology and sustainable agriculture // *Insect Conserv. Divers.* – 2018. – Vol. 11. – P. 13-31.

Saxena S. Operational sex ratio and paternal age sway mating and reproductive performance in *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) / S. Saxena, G. Mishra, Omkar // *Can. Entomol.* – 2020. – Vol. 152. – P. 298-310.

Scapigliati G. Morphological and cytoskeletal characterization of hemocytes in stick insects (Phasmatodea) / G. Scapigliati, A.M. Fausto, M. Mazzini // *Bolletino di zoologia.* – 1993. – Vol. 60, № 1. – P. 25-32.

Schaub B. Developing a biocontrol strategy to protect stored potato tubers from infestation with potato tuber moth species / B. Schaub, J. Kroschel // J. Appl. Entomol. – 2017. – Vol. 142 (1-2). – P. 78-88.

Schmidt O. Immune protection in an insect host-parasitoid system / O. Schmidt, U. Theopold // Endocytobiosis and Cell Research. – 1992. – Vol. 8. – P. 205-208.

Schoonhoven L.M. Insect-plant Biology / L.M. Schoonhoven, J.J.A. van Loon, M. Dicke. – Oxford, UK : Oxford University Press, 2005. – 421 p.

Schowalter T.D. Insect Ecology: An Ecosystem Approach. – San Diego : Academic Press, 2000. – 483 p.

Schwammerdam J. The book of nature or the history of insects / J. Schwammerdam // Particular instances. – London, 1758. – P. 4-11.

Schwerdtfeger F. Is the density of animal populations regulated by mechanisms or by chance? // Proc. X International Congress Entomol. – 1956. – Vol. 4. – P.115-152.

Seber G.A.F. The estimation of animal abundance and related parameters. – London : Griggin, 1973. – 506 p.

Seneviratne S.I. No pause in the increase of hot temperature extremes / S.I. Seneviratne, M.G. Donat, B. Mueller, L. Alexander // Nat. Clim. Chang. – 2014. – Vol. 4. – P. 161-163.

Shah M.A. Important Potato Pests and Their Management / M.A. Shah, A. Bairwa, K.C. Naga, S. Subhash, K.V. Raghavendra, P.H. Mhatre, A. Bhatnagar, K. Malik, E.P. Venkatasalam, S. Sharma // Potato Science and Technology for Sub-Tropics. – New Delhi : India Publishing Agency, 2020. – P. 295-325.

Sharma A. Effect of *Alternaria alternata* on the coccinellid pest *Henosepilachna vigintioctopunctata* and its implications for biological pest management / A. Sharma, A. Thakur, S. Kaur, P.K. Pati // J. Pest Sci. – 2012. – Vol. 85. – P. 513-518.

Sharma H.C. Role of some chemical components and leaf hairs in varietal resistance in cotton to jassid, *Amrasca biguttula biguttula* Ishida / H.C. Sharma, R.A. Agarwal // J. Entomol. Res. – 1983. – Vol. 7. – P. 145-149.

Sharma H.C. Host plant resistance to insects: An eco-friendly approach for pest management and environment conservation / H.C. Sharma, R. Ortiz // J. Environ. Biol. – 2002. – Vol. 23 (2). – P. 111-135.

Sharon R. Mating disruption method against the vine mealybug, *Planococcus Ficus*: Effect of sequential treatment on infested vines / R. Sharon, T. Zahavi, T. Sokolsky, C. Sofer-Arad, M. Tomer, R. Kedoshim, A.R. Harari // Entomol. Exp. Appl. – 2016. – Vol. 161. – P. 65-69.

Sharov A. Quantitative Population Ecology / Dept. of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, VA (online lectures), 1997.

Sheldon K.S. Beyond the mean: biological impacts of cryptic temperature change / K.S. Sheldon, M.E. Dillon // Integr. Comp. Biol. – 2016. – Vol. 56. – P. 110-119.

Shiga S. The adult blow fly (*Protophormia terraenovae*) perceives photoperiod through the compound eyes for the induction of reproductive diapauses / S. Shiga, H. Numata // J. Comparative Physiol. A. – 1997. – Vol. 181. – P. 35-40.

Shik J.Z. Nutritional Dimensions of Invasive Success / J.Z. Shik, A. Dussutour // Trends in Ecology & Evolution. – 2020. – Vol. 35, № 8. – P. 691-703.

Shin S.W. REL1, a homologue of *Drosophila dorsal*, regulates toll anti-fungal immune pathway in the female mosquito, *Aedes aegypti* / S.W. Shin, V. Kokoza, G. Bian, H.M. Cheon, Y.J. Kim, A.S. Raikhel // J. Biol. Chem. – 2005. – Vol. 280. – P. 16499-16507.

Shintani Y. Different photoreceptor organs are used for photoperiodism in the larval and adult stages of the carabid beetle, *Leptocarabus kumagaii* / Y. Shintani, H. Numata // J. Exp. Biol. – 2009. – Vol. 212. – P. 3651-3655.

Sidauruk L. Cropping management on potato field, a strategy to suppress pest by increasing insect diversity and natural enemies / L. Sidauruk, P. Sipayung // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. – 2018. – Vol. 205. – 012026.

Sileshi G.W. The threat of alien invasive insect and mite species to food security in Africa and the need for a continent-wide response / G.W. Sileshi, S. Gebeyehu, P.L. Mafongoya // *Food Secur.* – 2019. – Vol. 11. – P. 763-775.

Silva C.A.D. Resistência de tomateiro ao acaro vermelho *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard (Acari: Tetranychidae) / C.A.D. Silva, A.L. Lourenção, G.J. de Moraes // *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil.* – 1992. – Vol. 21. – P. 147-156.

Silva J.E.B. Hemocyte types and total and differential counts in unparasitized and parasitized *Anastrepha obliqua* (Diptera, Tephritidae) Larvae / J.E.B. Silva, I.C. Boleli, Z.L.P. Simões // *Braz. J. Biol.* – 2002. – Vol. 62, № 4a. – P. 37-42.

Simmonds M.S.J. Behavioural and electrophysiological study of antifeedant mechanisms associated with polyhydroxyalkaloids / M.S.J. Simmonds, W.M. Blaney, L.E. Fellows // *J. Chem. Ecol.* – 1990. – Vol. 16. – P. 3167-3196.

Simmonds M.S.J. Flavonoid-insect interactions: recent advances in our knowledge // *Phytochemistry.* – 2003. – Vol. 64. – P. 21-30.

Simmons L.W. Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects. 3rd ed. – Princeton, NJ, USA : Princeton University Press, 2001. – 434 p.

Simpson S.J. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects / S.J. Simpson, C.L. Simpson // *Insect-Plant Interactions.* Vol. 2. / E.A. Bems, ed. – Boca Raton, Fl : CRC Press, 1990. – P. 111-160.

Simpson S.J. The central role of the haemolymph in the regulation of nutrient intake in insects / S.J. Simpson, D. Raubenheimer // *Physiol. Entomol.* – 1993. – Vol. 18. – P. 395-403.

Simpson S.J. The Nature of Nutrition: A Unifying Framework from Animal Adaptation to Human Obesity / S.J. Simpson, D. Raubenheimer. – Princeton, NJ, USA : Princeton University Press, 2012. – 256 p.

Simpson S.J. Recent advances in the integrative nutrition of arthropods / S.J. Simpson, F.J. Clissold, M. Lihoreau, F. Ponton, S.M. Wilder, D. Raubenheimer // *Annu. Rev. Entomol.* – 2015. – Vol. 60. – P. 293-311.

Singh K. Effect of parental ageing on offspring developmental and survival attributes in an aphidophagous ladybird, *Cheilomenes sexmaculata* / K. Singh, Omkar // J. Appl. Entomol. – 2009. – Vol. 133. – P. 500-504.

Slansky F. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants / F. Slansky, P.P. Feeny // Ecol. Monogr. – 1977. – Vol. 47. – P. 209-228.

Smith D. Mathematical Demography: Selected Papers / D. Smith, N. Keyfitz. – Berlin : Springer-Verlag, 1977. – 514 p.

Sobko O. Phytoviruses in the Potato Field Tripartite Agroecosystem / O. Sobko, N. Matsishina, P. Fisenko, I. Kim, N. Boginskaya // Lecture Notes in Networks and Systems. – 2022. – Vol. 353. – P. 434-442.

Song W. Analysis of the mating and reproductive traits of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) / W. Song, L. Liu, P. Li, H. Sun, Y. Qin // J. Insect Sci. – 2014. – Vol. 14. – P. 267.

Song Y.L. Haemolymph parameters of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) infected with Taura syndrome virus / Y.L. Song, Y. Chun, T.W. Lien, C.C. Huang, M.N. Lin // Fish Shellfish Immunol. – 2003. – Vol. 14. – P. 317-331.

Soroye P. Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents / P. Soroye, T. Newbold, J. Kerr // Science. – 2020. – Vol. 80 (367). – P. 685-688.

Southwood T.R.E. Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations. 2nd^{ed}. – London : Chapman & Hall, 1978. – 524 p.

Sporleder M. The granulovirus of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller: characterisation and prospects for effective mass production and pest control (Dissertation) // Advances in Crop Research. Vol. 3 / J. Kroschel, ed. – Weikersheim, Germany : Margraf Verlag, 2003. – 206 p..

Sporleder M. A temperature-based simulation model for the potato tuber worm, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera; Gelechiidae) / M. Sporleder, J. Kroschel, M.R.G. Quispe, A. Lagnaoui // Environl. Entomol. – 2004. – Vol. 33 (3). – P. 477-486.

Sporleder M. The potato tuber moth granulovirus (PoGV): use, limitations and possibilities for field applications / M. Sporleder, J. Kroschel // Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth, *Phthorimaea operculella* Zeller – a Potato Pest of Global Importance / J. Kroschel, L. Lacey, eds. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. – Weikersheim, Germany : Margraf Publishers, 2008. – P. 49-71.

Sporleder M. Biopesticides / M. Sporleder, L. Lacey // Insect pests of potato: global perspectives on biology and management / P. Giordanengo, C. Vincent A., Alyokhin, eds. – Oxford : Academic Press, 2013. – P. 463-497.

Sporleder M. Insect Life Cycle Modeling (ILCYM) software – a new tool for regional and global insect pest risk assessments under current and future climate change scenarios / M. Sporleder, H.E.Z. Tonnang, P. Carhuapoma, J.C. Gonzales, H. Juarez, J. Kroschel // Potential Invasive Pests of Agricultural Crops / J.E. Peña, ed. – Croudon, UK : CABI Book Publication, 2013. – Ch. 23. – P. 412-427.

Sporleder M. Andean potato tuber moth, *Symmetrischema tangolias* (Gyen 1913) / M. Sporleder, P. Carhuapoma, J. Kroschel // Pest distribution and risk atlas for Africa – potential global and regional distribution and abundance of agricultural and horticultural pests and associated biocontrol agents under current and future climates / J. Kroschel, N. Mujica, P. Carhuapoma, M. Sporleder, eds. ; International Potato Center (CIP). – Lima, Peru, 2016. – Ch. 4.1.3. – P. 39-53. – URL: <https://cipotato.org/riskatlasforafrica/symmetrischema-tangolias/>

Sporleder M. Temperature-dependent phenology and growth potential of the Andean potato tuber moth, *Symmetrischema tangolias* (Gyen) (Lep., Gelechiidae) / M. Sporleder, B. Schaub, G. Aldana, J. Kroschel // J. Appl. Entomol. – 2017. – Vol. 141. – P. 202-218.

Srivastava S. Age specific mating and reproductive senescence in seven spotted ladybird, *Coccinella septempunctata* / S. Srivastava, Omkar // J. Appl. Entomol. – 2004. – Vol. 128. – P. 452-458.

Stanley D. Beck Resistance of Plants to Insects // An. Rev. Entomol. – 1965. – Vol. 10. – P. 207-232.

Stearns S.C. The evolution of life histories. – Oxford : Oxford University Press, 1992. – 249 p.

Steppuhn A. Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors / A. Steppuhn, I.T. Baldwin // *Ecol. Lett.* – 2007. – Vol. 10. – P. 499-511.

Stoner K.A. Plant Resistance to Insects: A Resource Available for Sustainable Agriculture // *Biol. Agr. Hort.* – 1996. – Vol. 13 (1). – P. 7-38.

Stowe K.A. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage / K.A. Stowe, R.J. Marquis, C.G. Hochwender, E.L. Simms // *An. Rev. Ecol. Systemat.* – 2000. – Vol. 31. – P. 565-595.

Strand M.R. Insect Hemocytes and their Role in Immunity // *Insect immunology* / N.E. Beckage, ed. – London : Elsevier, Academic Press, 2008. – P. 25-47.

Strobbe F. Life history reaction norms to time constraints in a damselfly: differential effects on size and mass / F. Strobbe, R. Stoks // *Biol. J. Linn. Soc.* – 2004. – Vol. 83. – P. 187-196.

Strong D.R. Insects on plants: Community Patterns and Mechanisms / D.R. Strong, J.H. Lawton, S.R. Southwood. – Cambridge, Massachusetts : Harvard University Press, 1984. – 313 p.

Suhail A. Effect of various treatments of azadirachtin, spinosad and abamectin on the haemogram of *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) / A. Suhail, M.D. Gogi, M.J. Arif, M. Arshad, M.A. Rana, M. Sarfraz // *Pak. Entomol.* – 2007. – Vol. 29. – P. 151-164.

Summarwar S. Effect of plant chemical Azadirachtin against pupae of *Spodoptera litura* / S. Summarwar, J. Pandey // *Int. J. Pure App. Biosci.* – 2016. – Vol. 4 (3). – P. 179-181.

Szawaryn K. A new species of *Henosepilachna* Li (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachnini) from New Guinea // *Ann. Zool.* – 2011. – Vol. 61. – P. 685-689.

Takahashi S. Studies on *Epilachna* lady beetles in Japan // *J. Tokyo Nogyo Daigaku.* – 1932. – Vol. 3. – P. 1-113.

Takola E. Hutchinson's ecological niche for individuals / E. Takola, H. Schielzeth // *Biology Philosophy*. – 2022. – Vol. 37 (4). – 25.

Tanaka K. Different response in respiration between predaceous and phytophagous lady beetles (Coleoptera, Coccinellidae) to starvation / K. Tanaka, Y. Ito // *Res. Popul. ecol.* – 1982. – Vol. 24, N 1. – P. 132-141.

Tarasco E. Biological Control and Insect Pathology / E. Tarasco, F. De Luca // *Insects*. – 2021. – Vol. 12. – P. 291.

Tauber M.J. Seasonal Adaptations of Insects / M.J. Tauber, C.A. Tauber, S. Masaki. – New York : Oxford University Press, 1986. – 411 p.

Tauber M.J. Prolonged dormancy in *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae): a ten-year field study with implications for crop rotation / M.J. Tauber, C.A. Tauber // *Environ. Entomol.* – 2002. – Vol. 31, №. 3. – P. 499-504.

Teetes G.L. Plant Resistance to Insects: A Fundamental Component of IPM. – URL: <https://ipmworld.umn.edu/teetes>

Temunović M. Environmental Heterogeneity Explains the Genetic Structure of Continental and Mediterranean Populations of *Fraxinus angustifolia* Vahl / M. Temunović, J. Franjić, Z. Satovic, M. Grgurev, N. Frascaria-Lacoste, J.F. Fernández-Manjarrés // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7 (8). – e42764.

Theopold U. Coagulation in arthropods: defence, wound closure and healing / U. Theopold, O. Schmidt, K. Söderhäll, M.S. Dushay // *Trends Immunol.* – 2004. – Vol. 25. – P. 289-294.

Tiwari R.K. Haemopoietic organs and effect of their ablation on total haemocyte count in lemon-butterfly, *Papilio demoleus* L. / R.K. Tiwari, J.P. Pandey, R. Salehi // *Indian J. Exp. Biol.* – 2002. – Vol. 40. – P. 1202-1205.

Tiwari R.K. Effects of neem based insecticides on metamorphosis, haemocytes count and reproductive behavior in red cotton bug, *Dysdercus koenigii* Fabr. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) / R.K. Tiwari, J.P. Pandey, D. Kumar // *Entomology*. – 2006. – Vol. 31. – P. 267-275.

Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance: a review // *Environ. Chem. Lett.* – 2006. – Vol. 4. – P. 147-157.

Trinkl M. Floral species richness correlates with changes in the nutritional quality of larval diets in a stingless bee / M. Trinkl, B.F. Kaluza, H.M. Wallace, T. Heard, A. Keller, S.D. Leonhardt // *Insects.* – 2020. – Vol. 11. – P. 125.

Tscharntke T. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa* / T. Tscharntke, S. Thiessen, R. Dolch, W. Boland // *Biochem. Syst. Ecol.* – 2001. – Vol. 29. – P. 1025-1047.

Turley N.E. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores / N.E. Turley, R.M. Godfrey, M.T.J. Johnson // *New Phytologist.* – 2013. – Vol. 197, Is. 2. – P. 359-361.

Tzou P. How *Drosophila* combats microbial infection? A model to study innate immunity and host–pathogen interactions / P. Tzou, D.E. Gregorio, B. Lemaître // *Curr. Opin. Microbiol.* – 2002. – Vol. 5. – P. 102-110.

Upadhyay S.K. Interaction of salivary and midgut proteins of *Helicoverpa armigera* with soybean trypsin inhibitor / S.K. Upadhyay, K. Chandrashekar // *Protein. J.* – 2012. – Vol. 31. – P. 259-264.

Ushiki T. Atomic force microscopy in histology and cytology / T. Ushiki, J. Hitomi, S. Ogura, T. Umemoto, M. Shigeno // *Arch. Histol. Cytol.* – 1996. – Vol. 5 (59). – P. 421-431.

Van Emden H.F. Aphids as crop pests / H.F. Van Emden, R. Harrington. – 2nd ed – Wallingford : CAB International, 2017. – 714 p.

Van Emden H.F. Host-plant resistance // *Aphids as Crop Pests* / H.F. Van Emden, R. Harrington, eds. – 2nd ed. – Wallingford : CABI, 2017. – Ch. 22. – P. 515-532.

– URL: https://centaur.reading.ac.uk/72415/1/227_%20vE%20Resistance.pdf.

Vandenborre G. Plant lectins as defense proteins against phytophagous insects / G. Vandenborre, G. Smaghe, E.J.M. Van Damme // *Phytochemistry.* – 2011. – Vol. 72. – P. 1538-1550.

Varley G.C. The natural control of population balance in the knapweed gallfly (*Urophora jaceana*) // J. Anim. Ecol. – 1947. – Vol. 16. – P. 139-187.

Varley G.C. Recent advances in insect population dynamics / G.C. Varley, G.R. Gradwell // Annu. Rev. Entomol. – 1970. – Vol. 15. – P. 1-24.

Vaudo A.D. Macronutrient ratios in pollen shape bumble bee (*Bombus impatiens*) foraging strategies and floral preferences / A.D. Vaudo, H.M. Patch, D.A. Mortensen, J.F. Tooker, C.M. Grozinger // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2016. – Vol. 113. – P. e4035-e4042.

Vaudo A.D. Pollen protein: Lipid macronutrient ratios may guide broad patterns of bee species floral preferences / A.D. Vaudo, J.F. Tooker, H.M. Patch, D.J. Biddinger, M. Coccia, M.K. Crone, M. Fiely, J.S. Francis, H.M. Hines, M. Hodges, S.W. Jackson, D. Michez, J. Mu, L. Russo, M. Safari, E.D. Treanore, M. Vanderplanck, E. Yip, A.S. Leonard, C.M. Grozinger // Insects. – 2020. – Vol. 11 (2). – P. 132.

Vaupel J.W. Biodemographic trajectories of longevity / J.W. Vaupel, J.R. Carey, K. Christensen, T.E. Johnson, A.I. Yashin, N.V. Holm, I.A. Iachine, V. Kannisto, A.A. Khazaeli, P. Liedo, V.D. Longo, Y. Zeng, K.G. Manton, J.W. Curt-singer // Science. – 1998. – Vol. 280. – P. 855-860.

Vaz Nunes M. Photoperiodic time measurement in insects: a review of clock models / M. Vaz Nunes, D.S. Saunders // J. Biol. Rhythms. – 1999. – Vol. 14. – P. 84-104.

Venette R.C. Advances in understanding the ecology of invasive crop insect pests and their impact on IPM / R.C. Venette, A.C. Morey // Integrated Management of Insect Pests: Current and Future Developments / M. Kogan, E.A. Heinrichs, eds. – Cambridge, UK : Burleigh Dodds Science Publishing, 2020. – P. 161-190.

Venette R.C. Pest risk maps for invasive alien species: a roadmap for improvement / R.C. Venette, D.J. Kriticos, R.D. Magarey, F.H. Koch, R.H.A. Baker, S.P. Worner et al. // BioSci. – 2010. – Vol. 60. – P. 349-362.

Venjakob C. Inter-individual nectar chemistry changes of field scabious, *knautia arvensis* / C. Venjakob, S. Leonhardt, A.-M. Klein // *Insects*. – 2020. – Vol. 11. – P. 75.

Verhage A. Plant immunity: it's the hormones talking, but what do they say? / A. Verhage, S.C.M. van Wees, C.M.J. Pieterse // *Plant Physiol.* – 2010. – Vol. 154. – P. 536-540.

Vilmos P. Insect immunity: evolutionary roots of the mammalian innate immune system / P. Vilmos, E. Kurucz // *Immunology Letters* – 1998. – Vol. 62. – P. 59-66.

Von Frisch K. *The Dance Language and Orientation of Bees*. – Cambridge, MA, USA : Belknap Press of Harvard University Press, 1967. – 566 p.

Waldbauer G.P. Self-selection of optimal diets by insects / G.P. Waldbauer, S. Friedman // *Annu. Rev. Entomol.* – 1991. – Vol. 36. – P. 43-63.

Walther G.-R. Ecological responses to recent climate change / G.-R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein // *Nature*. – 2002. – Vol. 416. – P. 389-395.

Wan S. Regulatory Role of Trehalose Metabolism in Cold Stress of *Harmonia axyridis* Laboratory and Overwinter Populations / S. Wan, J. He, L. Chao, Z. Shi, Sh. Wang, W/ Yu, Zh. Huang, S. Wang, Sh. Wang, Zh. Zhang // *Agronomy*. – 13 (1). – 2023. – 148. - 10.3390/agronomy13010148

Wang C. Management of Colorado potato beetle in invasive frontier areas / C. Wang, H. Xu, X. Pan // *J. Integrat. Agr.* – 2020. – Vol. 19, Is. 2. – P. 360-366.

Wang C.L. Physiological functions of hemocytes newly emerged from the cultured hematopoietic organs in the silkworm, *Bombyx mori* / C.L. Wang, Z.X. Wang, M.M. Kariuki, Q.Z. Ling, K. Kiguchi, E.J. Ling // *Insect Sci.* – 2010.– Vol. 17. – P. 7-20.

Wang C.Z. Partial characterization of protease activity in the midgut of *Helicoverpa armigera* larvae / C.Z. Wang, J.D. Qin // *Acta Entomol. Sin.* – 1996. – Vol. 39. – P. 7-13.

Wang X.P. Effects of delayed mating on the fecundity, fertility and longevity of females of diamondback moth, *Plutella xylostella* / X.P. Wang, Y.L. Fang, Z.N. Zhang // Insect Sci. – 2011. – Vol. 18. – P. 305-310.

Wang Z.L. Demographic comparison of *Henosepilachna vigintioctopunctata* reared on three cultivars of *Solanum melongena* and a wild hostplant *S. nigrum* / Z.L. Wang, C.R. Li, J.J. Yuan, S.X. Li, X.P. Wang, H. Chi // J. Econ. Entomol. – 2017. – Vol. 110 (5). – P. 2084-2091.

Wang Z.L. Effect of dietary protein and carbohydrates on survival and growth in larvae of the *Henosepilachna vigintioctopunctata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) / Z.L. Wang, X.P. Wang, C.R. Li, Z.Z. Xia, S.X. Li // J. Insect Sci. – 2018. – Vol. 18 (4). – P. 1-7.

War A.R. Herbivore- and elicitor-induced resistance in groundnut to Asian armyworm, *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera: Noctuidae) / A.R. War, M.G. Paulraj, M.Y. War, S. Ignacimuthu // Plant Signal. Behav. – 2011. – Vol. 6. – P. 1769-1777.

Wearing C.H. Biological control of woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann), during transition to integrated fruit production for pipfruit in Central Otago, New Zealand / C.H. Wearing, B.A. Attfield, K. Colhoun // New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science. – 2010. – Vol. 38, № 4. – P. 255-273.

Wenninger E.J. Effects of delayed mating on reproductive output of female oriental beetle *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) / E.J. Wenninger, A.L. Averill // Agr. For. Entomol. – 2006. – Vol. 8. – P. 221-231.

Whiens J.J. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology / J.J. Whiens, C.H. Graham // Annual Rev. Ecol. Evol. System. – 2005. – Vol. 36. – P. 519-539.

Wigby S. Developmental environment mediates male seminal protein investment in *Drosophila melanogaster* / S. Wigby, J.C. Perry, Y.H. Kim, L.K. Sirot // Funct. Ecol. – 2015. – Vol. 30. – P. 410-419.

Wigglesworth V.B. Insect blood cells // *Ann. Rev. Ent.* – 1959. – Vol. 4. – P. 1-16.

Wilde J. de. Aspects of diapause in adult insects with special regard to the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say // *Arch. neerl. Zool.* – 1954. – Vol. 10. – P. 375-385.

Wilde J. de. The significance of the photoperiod for the occurrence of diapause in the adult *Leptinotarsa decemlineata* Say // *Proc. 1st Internal Photobiol. Congr.* – 1955. – P. 96-101.

Williams C.M. Control of pupal diapause by the direct action of light on the insect brain // *Science.* – 1963. – Vol. 140. – P. 386.

Williams C.M. Physiology of insect diapause XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi* / C.M. Williams, P.L. Adkisson // *Biol. Bull. Marine Laboratories, Woods Hole.* – 1964. – Vol. 127. – P. 511-525.

Williams W.P. Factors associated with resistance to fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in corn at different vegetative stages / W.P. Williams, F.M. Davis, P.M. Buckley, P.A. Hedin, G.T. Baker, D.S. Luthe // *J. Econ. Ent.* – 1998. – Vol. 91. – P. 1471-1480.

Williamson M.H. The analysis and modeling of British invasions / M.H. Williamson, K.C. Brown // *Philos. Trans. Royal Society. B Biol. Sci.* – 1986. – Vol. 314. – P. 505-522.

Willsey T. Interactions of root-feeding insects with fungal and oomycete plant pathogens / T. Willsey, S. Chatterton, H. Cárcamo // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – P. 1764.

Win S.S. Life Table and Population Parameters of *Nilaparvata lugens* Stal. (Homoptera: Delphacidae) on Rice / S.S. Win, R. Muhamad, Z.A.M. Ahmad, A.N. Adam // *Tropic. Life Sci. Res.* – 2011. – Vol. 22 (1). – P. 25-35.

Witcosky J.J. *Hylastes nigrinus* (Coleoptera: Scolytidae), *Pissodes fasciatus*, and *Steremnius carinatus* (Coleoptera: Curculionidae) as vectors of black-stain

root disease of Douglas-fir / J.J. Witcosky, T.D. Schowalter, E.M. Hansen // *Environ. Entomol.* – 1986. – Vol. 15. – P. 1090-1095.

Wolters P.J Tetraose steroidal glycoalkaloids from potato provide resistance against *Alternaria solani* and Colorado potato beetle / P.J Wolters, D. Wouters, Y.M Tikunov, S. Ayilalath, L.P Kodde, M. Strijker, L. Caarls, R.G.F. Visser, V.G.A.A. Vleeshouwers // *eLife.* – 2023. – Vol. 12. – RP87135.

Woodward T.E. Studies on the reproductive cycle of three species of British Heteroptera, with special reference to the overwintering stage // *Ecol. Entomol.* – 2009. – Vol. 103 (5). – P. 171-218.

Wu C.X. Delay in mating reduces reproductivity but increases life span in tobacco cutworm, *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) / C.X. Wu, J.F. Liu, X.Y. Di, M.F. Yang // *J. Econ. Entomol.* – 2018. – Vol. 111. – P. 1650-1657.

Xu J. Male moths undertake both pre-and in-copulation mate choice based on female age and weight / J. Xu, Q. Wang // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 2009. – Vol. 63. – P. 801-808.

Xu X.-M. Development and validation of a model forecasting the phenology of European tarnished plant bug *Lygus rugulipennis* in the U.K / X.-M. Xu, C.N. Jay, M.T. Fountain, J. Linka, J.D. Fitzgerald // *Agr. Forest Entomol.* – 2014. – Vol. 16 (3). – P. 265-272.

Yamamura K. How to analyze long-term insect population dynamics under climatechange: 50-year data of three insect pests in paddy fields / K. Yamamura, M. Yokozawa, M. Nishimori, Y. Ueda, T. Yokosuka // *Popul. Ecol.* – 2006. – Vol. 48. – P. 31-48.

Yamashita M. *Bombyx mori* prohemocyte division and differentiation in individual microcultures / M. Yamashita, K. Iwabuchi // *J. Insect Physiol.* – 2001. – Vol. 47. – P. 325-331. – Vol. 49. – P. 907-916.

Yamoah E. Microbial population and diversity on the exoskeletons of four insect species associated with gorse (*Ulex europaeus* L.) / E. Yamoah, E.E. Jones,

R.J. Weld, D.M. Suckling, N. Waipara, G.W Bourdôt, A.K.W. Hee, A. Stewart // Austral. J. Entomol. – 2008. – Vol. 47, Is. 4. – P. 370-379.

Yan J. Kernel Two-Sample Tests in High Dimension: Interplay Between Moment Discrepancy and Dimension-and-Sample Orders / J. Yan, X. Zhang : preprint. – 2021. – URL: https://www.researchgate.net/publication/357552952_Kernel_Two-Sample_Tests_in_High_Dimension_Interplay_Between_Moment_Discrepancy_and_Dimension-and-Sample_Orders

Yang Z. Differential activation of potato 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase genes by wounding and pathogen challenge / Z. Yang, H. Park, G.H. Lacy, C.L. Cramer // Plant Cell. – 1991. – Vol. 3, No 8. – P. 397-405.

Yeager J.F. The blood picture of the southern armyworm (*Prodenia eridania*) // J. Agric. Res. – 1945. – Vol. 71. – P. 1-40.

Yikilmazsoy G. Characterization of *Fusarium sambucinum* isolates associated with potato dry rot and evaluation of cultivar susceptibility and fungicides / G. Yikilmazsoy, N. Tosun // Turkish J. Agr. Forestry. – 2021. – Vol. 45, No. 2. – P. 222-233.

Yu, J.Z. Life table and predation of *Lemnia biplagiata* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) with a proof on relationship among gross reproduction rate, net reproduction rate, and preadult survivorship / J.Z. Yu, H. Chi., B.H. Chen // Ann. Entomol. Soc. Am. – 2005. – Vol. 98. – P. 475-482.

Yu J.Z. Comparison of the life tables and predation rates of *Harmonia dimidiata* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) at different temperatures / J.Z. Yu, H. Chi, B.H. Chen // Biol. Control. – 2013. – Vol. 64. – P. 1-9.

Yuan Z. Aphid resistant transgenic tobacco plants expressing modified gna gene / Z. Yuan, C. Zhao, Y. Zhou, Y.C. Tian // Acta Bot. Sin. – 2001. – Vol. 43. – P. 592-597.

Zangerl A.R. Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore / A.R. Zangerl, M.R. Berenbaum // Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. – 2005. – Vol. 102 (43). – P. 15529-15532.

Zehnder G.W. Colorado Potato Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) Population Development and Effects on Yield of Potatoes With and Without Straw Mulch / G.W. Zehnder, J. Hough-Goldstein // J. Econ. Entomol. – 1990. – Vol. 83, № 5. – P. 1982-1987.

Zhang S. A meta analysis of the effect of delayed mating on female reproductive fitness in moths / S. Zhang, J. Zeng, X. Wu, L. Peng, X. Liu // Acta Agric. Univ. Jiangxiensis. – 2016. – Vol. 38. – P. 113-123. (In Chinese with English abstract)

Zhang Y. Monitoring and estimating drought-induced impacts on forest structure, growth, function, and ecosystem services using remote-sensing data: recent progress and future challenges / Y. Zhang, C. Peng, W. Li, X. Fang, T. Zhang, Q. Zhu, H. Chen, P. Zhao // Environ. Rev. – 2013. – Vol. 21. – P. 103-115.

Zhou J.-M. Plant Immunity: Danger Perception and Signaling / J.-M. Zhou, Y. Zhang // Cell. – 2020. – Vol. 181. – P. 978-989.

Zhou L. Life table of the laboratory population of *Henosepilachna vigintioctopunctata* at different temperatures / L. Zhou, X.P. Wang, C.R. Li, L.Y. Gui, Y.J. Zhang // J. Environ. Entomol. – 2014. – Vol. 36. – P. 494-500. (In Chinese with English abstract)

Zhu-Salzman K. Arthropod-inducible proteins: broad spectrum defenses against multiple herbivores / K. Zhu-Salzman, D.S. Luthe, G.W. Felton // Plant Physiol. – 2008. – Vol. 146. – P. 852-858.



Рисунок 1 – Патент на изобретение № 2802375

УТВЕРЖДАЮ

директор ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий
Дальнего Востока им. А.К. Чайки», канд. с.-х.
наук


« 8 » январь 2024 г.



АКТ
ВНЕДРЕНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В рамках выполнения диссертационной работы старшим научным сотрудником лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки», канд. биол. наук Мацишиной Н.В. проведено изучение устойчивости сортообразцов картофеля отечественной и зарубежной селекции к двадцативосьмипятнистой картофельной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858. На основе анализа аллелохимических взаимодействий в системе «картофельная коровка – растение картофеля» впервые показано значение иммунологических барьеров растений-реципиентов (картофеля) как важного механизма регулирования численности и жизнеспособности данного вида. Выполненная работа значительно дополнила представление о роли иммунитета растений в адаптивной реакции насекомых-фитофагов. Впервые описаны морфологические аномалии *H. vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858, выявлена зависимость между возникновением тератозов и сортом картофеля. Иммунные сорта, рекомендованные Н.В. Мацишиной, включены в селекционную программу ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Ведущий научный сотрудник лаборатории болезней картофеля (отдел картофелеводства и овощеводства) ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки», канд.с.-х.наук



И.В. Ким

Подпись И.В. Ким заверяю
Ученый секретарь ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий
Дальнего Востока
им. А.К. Чайки», канд. с.-х. наук



С.Н. Иншакова

Рисунок 2 – Акт внедрения результатов исследования

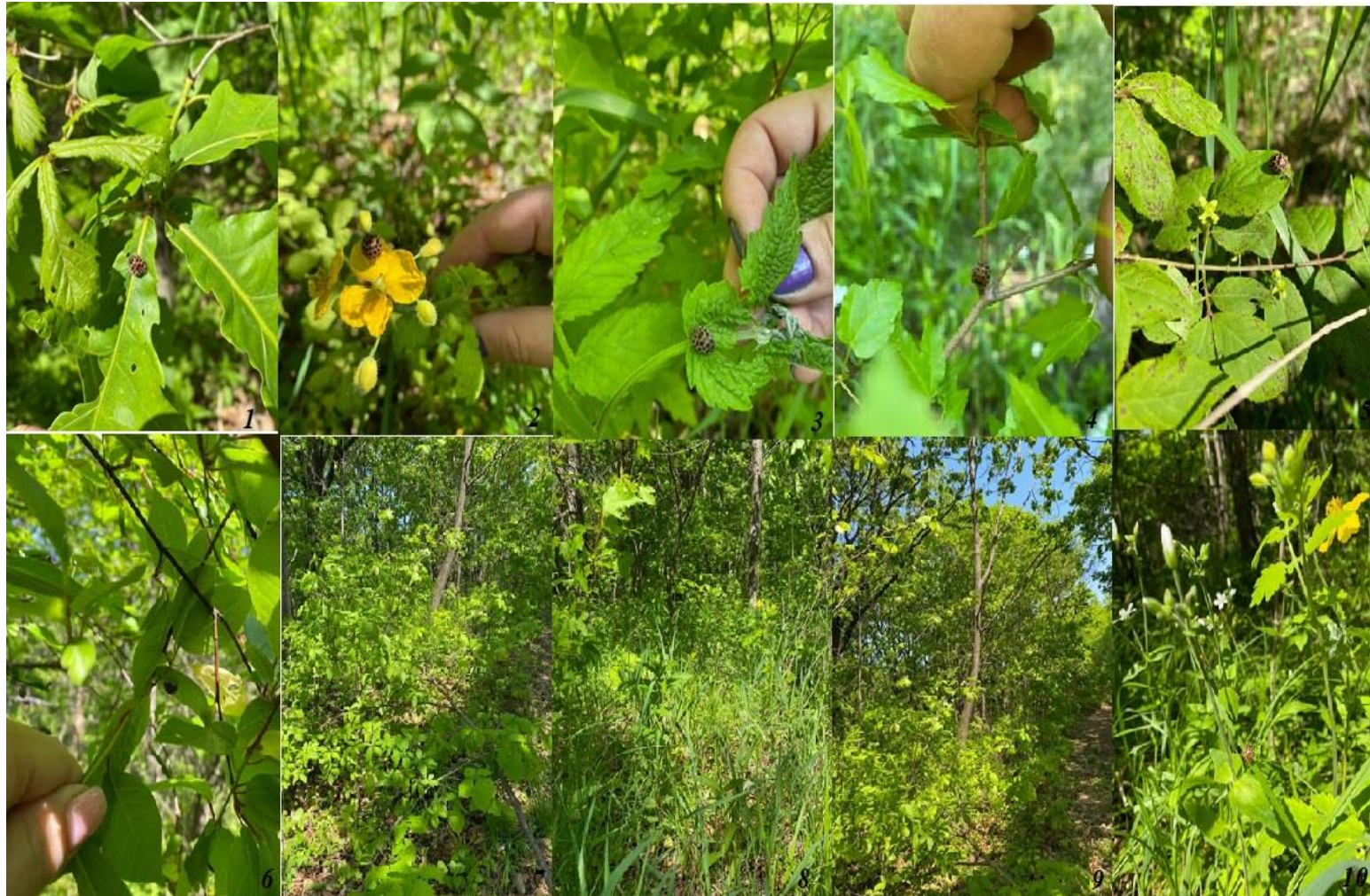


Рисунок 3 – Постдиапаузные биотопы картофельной коровки: 1) *Henosepilachna vigintioctomaculata* на листьях дуба; 2) *Henosepilachna vigintioctomaculata* на растениях чистотела; 3) Имаго картофельной коровки на листьях крапивы; 4) Имаго картофельной коровки на листьях клёна; 5) Имаго картофельной коровки на бересклете; 6) Имаго картофельной коровки на черемухе; 7) Постдиапаузная станция #1; 8) Постдиапаузная станция #2; 9) Постдиапаузная станция #3; 10) Постдиапаузная станция #4

Таблица 1 – Влияние сортов картофеля на популяционные параметры картофельной коровки

Популяционные параметры	Оригинальная выборка	<i>S. demissum</i>	Смак	Янтарь	Red Lady	Laperla	Sante	Юбиляр	Labella	Казачок	Августин	Lilly	Queen Anne	Дачный	Belmonda
Конечный темп прироста, λ (d ⁻¹)	1,150 ± 0,004	1,0802 ±0,004	1,1605 ±0,004	1,1403 ±0,004	1,1403 ±0,004	1,1302 ±0,004	1,1302 ±0,004	1,1205 ±0,004	1,1205 ±0,004	1,0802 ±0,004	1,0802 ±0,004	1,0702 ±0,004	1,0501 ±0,004	1,0501 ±0,004	0,0021 ± 0,004
Чистый репродуктивный коэффициент, R ₀	604,2 ±91,7	105,32 ±22,31	905,25 ±60,48	608,25 ±91,71	605,35 ±91,71	604,05 ±91,71	603,12 ±91,71	604,25 ±91,71	301,5± 32,01	105,32 ±22,31	42,05± 10,02	42,05± 10,02	30,25± 10,02	22,05± 10,02	- 10,05± 1,05
Средняя продолжительность генерации, T(d)	49,05 ±0,77	44,02 ±0,77	70,02 ±0,77	50,01 ±0,77	49,03 ±0,77	49,0 3±0,77	49,05 ±0,77	48,05 ±0,77	48,02 ±0,77	44,05 ±0,77	42,02 ±0,77	32,03 ±0,77	22,04 ±0,77	21,03 ±0,77	-
Норма чистого потребления, С ₀ (см ²)	78,12 ±5,15	78,12 ±5,15	102,01 ±6,12	84,12 ±5,15	77,15 ±5,15	78,12 ±5,15	77,10 ±5,15	76,15 ±5,15	75,14 ±5,15	75,14 ±5,15	75,12 ±5,15	42,01 ±3,12	32,13 ±2,15	22,01 ±1,05	-

Таблица 2 – Результаты изучения устойчивости сортов на ЭФУ естественного заселения коровкой

Сорт	Численность вредителя			Балл повреждения	Некроз под яйцекладкой (%)	Количество глазков (штука)	Количество доп-полнительных стеблей (штука)	Прибавка к урожаю (кг)
	Яйцекладки (экземпляр/растение)	Личинки III-IV (экземпляр/растение)	Имаго (экземпляр/растение)					
Смак	16,0±0,48	712±1,45	42,4±0,24	4,5	5,3	9,05±0,24	3,5±0,24	100
Юбиляр	14,0±0,48	312,5±1,45	31,2±0,24	4,5	10,2	8,85±0,24	2,3±0,24	-2066
Казачок	10,0±0,48	107±1,45	30,4±0,24	5,0	74,3	8,3±0,24	3,5±0,24	28266,7
Sante	2,5±0,48	78,5±1,45	12,28±0,24	3,5	-	6,2±0,24	4,2±0,24	2400
Дачный	2,1±0,48	91,5±1,45	24,2±0,24	4,5	-	7,45±0,24	0±0,24	-4333,4
Августин	2,2±0,48	110±1,45	23,1±0,24	4,5	12,2	8,2±0,24	0±0,24	-633,4
Янтарь	3,0±0,48	57±1,45	25,4±0,24	4,5	-	8,36±0,24	0±0,24	0
Laperla	3,0±0,48	38,5±1,45	12,28±0,24	3,2	-	7,14±0,24	0±0,24	-3600
Lilly	1,5±0,48	35,5±1,45	11,45±0,24	3,1	-	7,45±0,24	0±0,24	-2466,7
Королева Анна	1,5±0,48	39,5±1,45	20,1±0,24	3,1	75	5,85±0,24	4,2±0,24	3733,3
Rad Lady	2,0±0,48	50,5±1,45	2,6±0,243	3,1	72,3	8,55±0,24	4,3±0,24	1266,7
Labella	1,5±0,48	34,5±1,45	4,8±0,24	2,2	-	5,9±0,24	1,2±0,24	-2906,7
Belmonda	-	-	0,5±0,24	0,1	н/я	6,3±0,24	5±0,24	7866,7

Примечание: отрицательные значения свидетельствуют о потере урожая



Правосторонняя цистоптерия с редукцией



Двухсторонняя цистэлитрия с «грыжами» и брахэлитрией



Брахэлитрия с левосторонней цистоптерией



Вздутие, жухлость, зянутость и двухсторонняя цисэлитрия



Цистоптерия с брахэлитрией



Двухсторонняя цистэлитрия с морщинистостью

Рисунок 4 – Морфологические аномалии картофельной коровки



Гипосклеротизация с правосторонней цисто-
птерией



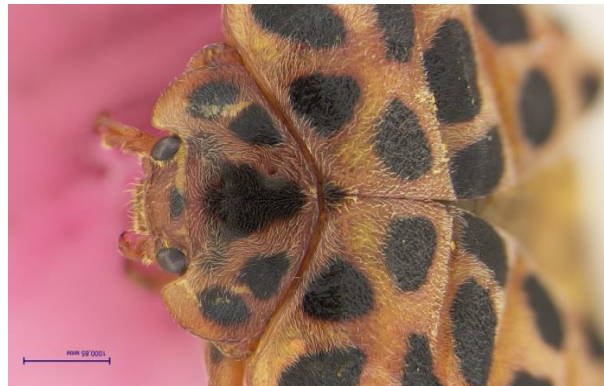
Симфизомелия с эктопией яйцеклада



Брахэлитрия



Перфорации надкрылий с затянутостью



Перфорации груди и элитр





Короткотелость с сохранением нормальной длины элитр



Гипермелия крыльев



Брахэлитрия с короткотелостью



Брахэлитрия с короткотелостью



Брахиптерия



Измятость и перехват надкрылий



Правосторонняя меимелия надкрылий с эктопией крыльев



Цисэлитрия с тремтаэлитрией



Измятость надкрылий с перехватом и цистоптерией



Гипермелия крыльев с частичной редукцией надкрыльев и цистэлитрией



Вздутость надкрылий с жухлостью



Перехват надкрылий с брахэлитрией и короткотельностью