

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



СОБКО ОЛЬГА АБДУЛАЛИЕВНА

НАСЕКОМЫЕ (НЕХАРОДА: INSECTA) КАРТОФЕЛЬНЫХ
АГРОЦЕНОЗОВ ПРИМОРСКОГО КРАЯ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В
ТРАНСМИССИВНОМ ПЕРЕНОСЕ ХОЗЯЙСТВЕННО ЗНАЧИМЫХ
ФИТОВИРУСОВ

1.5.14. Энтомология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Мацишина Наталия Валериевна

УССУРИЙСК – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП НАСЕКОМЫХ-ВЕКТОРОВ ФИТОВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР).....	11
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДИКА И МЕСТО ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	16
2.1 Климатическая характеристика и географическое положение региона исследования.....	16
2.2 Материалы и методы.....	19
ГЛАВА 3 ЭНТОМОФАУНА КАРТОФЕЛЬНОГО ЦЕНОЗА В ПРИМОРСКОМ КРАЕ.....	34
3.1 Насекомые в агроценозе картофеля.....	34
3.2 Насекомые-переносчики фитовирусов в посадках картофеля.....	54
ГЛАВА 4 СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ КАК ЕСТЕСТВЕННАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ НАСЕКОМЫХ-ПЕРЕНОСЧИКОВ.....	63
4.1 Видовой состав сегетальной растительности.....	63
4.2 Фенология развития сорных растений, соотнесенная с фенологией насекомых.....	72
ГЛАВА 5 ПЕРЕНОС ФИТОВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА – КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ <i>HENOSEPILOCHNA VIGINTIOSTOMACULATA</i> (MOTCHULSKY, 1858). ..	79
5.1 Содержание картофельной коровки в условиях инсектария.....	79
5.2 Фитовирусы картофеля на различных стадиях онтогенеза в теле картофельной коровки.....	87
5.3 Векторные свойства картофельной коровки.....	92
5.4 Трофические связи картофельной коровки с зараженными и здоровыми растениями картофеля.....	94
5.5. Хемотаксис картофельной коровки в отношении аминокислот картофеля.....	99
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	102
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	105
ПРИЛОЖЕНИЕ 1 Акт внедрения результатов исследования.....	136
ПРИЛОЖЕНИЕ 2 Свидетельство победителя конкурсного отбора 2024 г.....	137
ПРИЛОЖЕНИЕ 3 Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля (по данным выкосов).....	138
ПРИЛОЖЕНИЕ 4 Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля (по данным почвенных ловушек). ..	139

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Видовое разнообразие насекомых в агроценозе картофеля подвержено влиянию антропогенных факторов. В результате нерационального землепользования в современных агроценозах часто наблюдается нарушение равновесия в сторону патогенов и вредителей. Фитофаги, повреждая растение, ослабляют его, снижают потенциальные возможности плодоношения, устойчивость к низким температурам и болезням. Выбор растения-хозяина насекомыми – это сложный процесс, включающий различные стимулы и реакции (Ferere, Moreno, 2009; Sarwar, 2020; Wu et al., 2022). Немаловажную роль в этом играют фитовирусные инфекции. Подавляющее большинство вирусов растений используют специфические векторы, чтобы обеспечить перемещения с одного растения на другое (Moreno et al., 2012; Whitfield et al., 2015; Alonso et al., 2017).

В настоящее время в число опасных переносчиков входят представители пяти отрядов насекомых: Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera и Thysanoptera (Sarwar, 2020; Wu et al., 2022). Сложные жизненные циклы насекомых-переносчиков, их высокая скорость размножения, способность к миграции, быстрая адаптация в новых экосистемах, обеспечивают фитовирусам практически неограниченные возможности для поддержания численности собственной популяции и распространения (Cunniffe et al., 2021). Практически для всех фитовирусов есть природные растения-резерваты и очаги вирусной инфекции, причем в биотопах, находящихся далеко от полей. Эти же биотопы являются местами обитания насекомых-переносчиков. Векторная передача является важным этапом в цикле заражения: насекомые в процессе питания повреждают растения, передают вирусы растений, заражают их, что делает фитофагов особенно вредоносными (Jeger et al., 2004; Whitfiel et al., 2015; Jeger, 2020).

Вирусы картофеля представляют особую опасность в связи с вегетативным размножением культуры, при котором происходит полная передача инфекции потомству (Yvon, Danièle, 2001). Накапливаясь из года в

год, они вызывают болезнь вырождения, снижающую потенциальную урожайность сортов на 30-80 % (Giner et al., 2010; Замалиев, 2013). Это приводит к ухудшению качества и снижению продуктивности семенного материала с каждой репродукцией.

На современном этапе развития науки актуальными являются междисциплинарные исследования из областей энтомологии и вирусологии для поиска методов управления численностью насекомыми-фитофагами с целью предотвращения эпифитотий вирусов (Jeger et al., 2004). Необходимо обладать достоверными сведениями о видовом составе, динамике численности, фенологии и суммарной векторной активности насекомых в агроценозах картофеля для предотвращения фитовирусных эпифитотий.

Цель работы – изучить энтомофауну агроценозов картофельных полей Приморского края и выявить насекомых-переносчиков хозяйственно-значимых фитовирусов картофеля.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить насекомых, обитающих в агроценозах картофеля, выявить насекомых-переносчиков фитовирусов. Провести сравнительный фаунистический анализ этих сообществ в Приморском крае.
2. Определить кормовые растения насекомых-векторов и выделить среди них резерваторов фитовирусной инфекции.
3. Изучить перенос фитовирусов насекомыми-векторами на примере модельного объекта – картофельной коровки.
4. Разработать содержание модельного объекта (картофельной коровки) в условиях инсектария.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ядро энтомофауны агроценозов картофеля в Приморском крае составляют 67 видов насекомых, из которых наиболее многочисленными является *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae), а 8 видов – векторами хозяйственно значимых фитовирусов.

2. Вирус PVY присутствует на протяжении всего жизненного цикла в *H. vigintioctomaculata*, и может передаваться из поколения в поколение.

Научная новизна. Автором впервые составлен список насекомых, обитающих в агроценозе картофельного поля Приморского края; впервые приведены данные о *Mythimna separata* Walker, 1865, *Phaedon cochleriae* Fabricius, 1792, *Dolycoris baccarum* Linnaeus, 1758 как переносчиках фитовирусов картофеля; описана фенология основных насекомых-векторов. Впервые установлено, что фитовирусная инфекция определяет хемотаксис картофельной коровки в отношении здоровых и больных растений, что влияет на распространение инфекции в агроценозах картофеля, что ранее не отмечалось. Показано влияние аминокислоты цистеин на хемотаксис картофельной коровки. Впервые выявлен перенос ассоциативной вирусной инфекции картофельной коровкой с больных на здоровые растения картофеля. Впервые доказано, что вирус PVY циркулирует в гемолимфе *Henosepilachna vigintioctomaculata*, присутствует на протяжении всего жизненного цикла в теле насекомого и может передаваться из поколения в поколение. Впервые установлено влияние рибавирина на элиминацию фитовирусов в организме картофельной коровки при инсектарном содержании. Впервые показано влияние аминокислот и витаминов группы В на плодовитость и жизнеспособность картофельной коровки при инсектарном содержании, а также влияние экзифина на оздоровление *H. vigintioctomaculata* от грибной инфекции. Впервые воссоздана полная картина вирусной инфекционной нагрузки хозяйственно значимых вирусов на агроценозы картофеля данного региона. Расширен список насекомых-векторов фитовирусной инфекции картофеля, определены растения-резерваты. Впервые для Приморского края проведено комплексное исследование взаимоотношений в системе «вектор-вирус-растение».

Теоретическая и практическая значимость. Работа представляет собой первое системное исследование фауны насекомых-векторов фитовирусов в посадках картофеля в Приморском крае. Получены данные о видовом

составе, особенности биологии насекомых-векторов, определен видовой состав основных векторов фитовирусов картофеля, описан флористический состав растений-резерваторов, определен состав фитовирусов картофеля. Полученные данные используются для актуализации мер защиты растений, а также разработки новых, с целью эффективного использования в системе семеноводства картофеля высших репродукций.

По результатам проведенных исследований подана заявка на патент «Способ разведения картофельной коровки в инсектарии» № 2025108738 от 07.04.2025 г.

Результаты исследования используются сотрудниками отдела картофелеводства и овощеводства в селекционном процессе и для получения мини-клубней (Акт внедрения результатов исследований от 22 февраля 2024 г.) (Приложение 1), а также в курсе лекций «Защита растений» в отдел аспирантуры ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Результаты представленной работы вносят существенный вклад в реализацию следующих приоритетных направлений научно-технологического развития Российской Федерации: переход к высокопродуктивному и экологически чистому агро- и аквахозяйству, разработка и внедрение систем рационального применения средств химической и биологической защиты сельскохозяйственных растений и животных, хранение и эффективная переработка сельскохозяйственной продукции, создание безопасных и качественных, в том числе функциональных продуктов питания; исследование в области понимания процессов, происходящих в обществе и природе, фундаментальные исследования, обусловленные внутренней логикой развития науки, обеспечивающие готовность страны к большим вызовам, еще не проявившимся и не получившим широкого общественного признания, возможность своевременной оценки рисков, обусловленных научно-технологическим развитием. Работа значительным образом расширяет

представления о насекомых-векторах фитовирусов картофеля, их месте в агроэкосистемах, создает теоретические основы для ведения безвирусного органического семеноводства картофеля.

Личный вклад. Все разделы диссертационного исследования написаны автором собственноручно. Автор лично участвовала в маршрутных обследованиях, фитопатологических и энтомологических учетах, сборе материала, проводила полевые и лабораторные опыты, постановку ПЦР реакций для выявления фитовирусов. Автор лично определила 67 видов насекомых и верифицировала правильность определения у ведущих специалистов в данной области. Непосредственно участвовала в создании коллекции насекомых-векторов, разрабатывала оптимальные условия инсектарного содержания векторов. Автор лично описала видовой состав сорных растений. Соискатель лично проанализировала, обобщила и статистически обработала полученные результаты, подготовила публикации и представила доклады по настоящей теме на всероссийских и международных конференциях.

Апробация работы. Основные результаты работы и методы, использованные в работе, доложены на российских и международных конференциях. В соответствии с решением Совета по вопросам назначения и выплаты стипендий Президента Российской Федерации для обучающихся по образовательным программам высшего образования (протокол Совета от 19.06.2024 г. № 13-пр/18) работа признана победителем конкурсного отбора 2024 года на назначение стипендии Президента Российской Федерации для аспирантов и адъюнктов, проводящих научные исследования в рамках реализации приоритетов научно-технологического развития Российской Федерации (Приложение 2).

Материалы диссертационной работы доложены на Международной конференции молодых ученых: биофизиков, биотехнологов, молекулярных биологов и вирусологов (OpenBio, АНО «Инновационный центр Кольцово», г. Новосибирск, ИПЦ НГУ, 2020 г., 2021 г., 2022 г.); II Международной

научно-практической конференции (16–18 ноября 2020 г., Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия); конкурсе-конференции молодых ученых ФГБНУ ФНЦ агrobiотехнологий ДВ им. А.К. Чайки, пос. Тимирязевский (2020 г., 2021 г., 2022 г., 2023 г.); Чтениях памяти А. И. Куренцова, г. Владивосток (2019 г., 2022 г., 2023 г., 2024 г., 2025 г.); Международной научно-практической конференции «Фундаментальные и прикладные научные исследования в развитии сельского хозяйства Дальнего Востока» (пос. Тимирязевский, 21 июля 2021 г.); Международной молодёжной конференции «Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве» (г. Обнинск, НИЦ «Курчатовский институт», 2022 г., 2023 г.); Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов «Сохраним и приумножим достижения российских ученых» (ФГБНУ Камчатский НИИСХ, 8 декабря 2022 г.); 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.); Международной научно-практической конференции «Аграрная наука: вчера, сегодня, завтра» (Камчатский край, г. Елизово, 26–28 июля 2023 г.); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 90-летию со дня рождения профессора С.Г. Шиятова (г. Екатеринбург, 17-21 апреля 2023 г.); Дальневосточном научно-деловом форуме «Продовольственная безопасность в контексте глобальных геополитических и экологических вызовов», секция 2 Современные модели организации импортозамещающих агропромышленных производств (международное участие) (г. Уссурийск, ПГАТУ, 17 ноября 2023 г.); Национальной научно-практической конференции «Чтения памяти доктора сельскохозяйственных наук, профессора Александра Петровича Ващенко» (к 90-летию со дня рождения) (г. Уссурийск, пос. Тимирязевский, 20 марта 2024 г.); Научно-практической конференции «К 95-летию прикладной ботаники на Дальнем Востоке» (ДВФУ, о. Русский, 23 сентября 2024 г.); на заседаниях

лаборатории энтомологии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (2024 г., 2025 г.); выступлениях средств массовой информации по теме НИР (УссурМедиа, февраль 2024 г., ТВЦ, май 2024 г.), научно-практической конференции молодых ученых, посвященной дню Российской науки «Актуальные исследования молодых ученых – результаты и перспективы» (ДальГАУ, Благовещенск, 12 февраля 2025 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, из них – 6 в рецензируемых научных журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 139 страницах текста, состоит из Введения, 5 глав, Заключения, Списка литературы и Приложения. Рукопись содержит 15 таблиц и 32 рисунка. Список литературы состоит из 264 источников, из них – 89 иностранных.

Благодарности. Особо благодарю своего научного руководителя, д-ра биол. наук. Мацишину Н.В. (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»). 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 – 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., д.с.-х.н. и.о. зав. лабораторией диагностики болезней картофеля, 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. (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К.

Чайки»), д.б.н., профессора Пономаренко М.Г. и д.б.н., профессора Лелея А.С («ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН). Кроме того, считаю необходимым поблагодарить к.б.н. Сергеева М.Е., к.б.н. Кошкина Е.С., к.б.н. Шабалина А.С., к.б.н. Локтионова В.М., к.б.н. Куберскую О.В., к.б.н. Сундукова Ю.Н., к.б.н. Стекольников А.В., д.б.н. Легалова А.А., д.б.н. Стороженко С.Ю., а также Лаптеву С.В. за помощь в определении насекомых.

Отдельную, горячую признательность выражаю зав. НТБ ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» Акуловой Н.И. за помощь в поиске редкой литературы.

ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП НАСЕКОМЫХ-ВЕКТОРОВ ФИТОВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

В 1892 г. отечественный исследователь ботаник Дмитрий Иосифович Ивановский описал на растениях табака заболевание, возбудителем которого являлся ранее неизвестный патоген – вирус табачной мозаики (Рыжков 1952; Гнутова, 2007; Крылов, 2014; Жирнов, Георгиев 2017; Горшенин, 2021). С открытием этого класса патогенов началось развитие новой области знаний – вирусологии. В Дальневосточном федеральном округе изучать вирусы растений начали в конце 50-х начале 60-х гг. прошлого столетия под руководством Владимира Григорьевича Рейфмана (22 апреля 1917 г. – 16 декабря 1996 г.). В 1962 г. он организовал лабораторию по изучению вирусов растений, и прежде всего – возбудителей болезней, поражающих картофель (Гнутова, 2007). В Приморском крае наиболее широко представлены вирусы следующих семейств: *Potyviridae*, *Alphaflexiviridae*, *Betaflexiviridae* *Solemoviridae*, а также *Pospiviroidae*. Наиболее патогенными из них, получившими практически повсеместное распространение, где возделывается картофель, являются: вирус скручивания листьев картофеля (*potato leaf roll virus*, PLRV, семейство *Solemoviridae*), Y вирус картофеля (*potato virus Y*, PVY, сем. *Potyviridae*), A вирус картофеля (*potato virus A*, PVA, сем. *Potyviridae*), X вирус картофеля (*potato virus X*, PVX, сем. *Alphaflexiviridae*), S вирус картофеля (*potato virus S*, PVS, сем. *Betaflexiviridae*), M вирус картофеля (*potato virus M*, PVM, сем. *Betaflexiviridae*), вириод вертеновидности клубней картофеля (*potato spindle tuber viroid*, PSTVd, сем. *Pospiviroidae*) (Анисисмов, 2014; Bragard et al., 2020а, 2020б, 2020в, 2020г, 2020д; Zerbini et al., 2022). Вирусы легко передаются от больных растений картофеля к здоровым контактным путем, насекомыми, грибами, нематодами (Yvon, Danièle, 2001; Alonso et al., 2017).

К середине 70-х и началу 80-х гг. прошлого века дальневосточная школа фитовирусологов получает признание в СССР и за рубежом. С этого

времени происходит расширение тематики исследований (Гнutowa, 2007). Дьяконов, Бородинa, Мамаев, Пинскер изучают способы передачи вирусов в природе и экспериментально с помощью насекомых, изучают биологию переносчиков, главным образом – тлей и цикадок (Фомина, Лебедева, 1975; Дьяконов, 1979), а также 28-пятнистой коровки и лугового клопа (Лебедева, 1982). Проводятся работы по выявлению виروزов растений дикорастущей и сорной флоры, делаются попытки создания картины эпидемиологической ситуации в Дальневосточном регионе (В.Д. Костин, Ю.Г. Волков), внедряются в практику биофизические методы для оздоровления семян вирусных растений (А.Г. Трубицын) (Лебедева и др., 1982; Гнutowa, 2007). По данным этих исследователей передача большинства вредоносных вирусов картофеля происходит с помощью насекомых, которые являются одними из самых эффективных распространителей (Дьяконов, 1976; Дьяконов и др., 2005, Рязанцев, Завриев, 2009). Процесс распространения вирусов происходит в обе стороны: из природных очагов в агроценозы и наоборот. К.П. Дьяконовым с соавт. (2005) показано, что инфекция с сорняков и дикорастущих растений «возвращается» в агроценозы с помощью картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motchulsky, 1858) и живущей на лопухе тли *Uroleucon gobonis* (Matsumura, 1917) (Дьяконов и др., 2005). В данном случае речь идет о горизонтальном пути распространения вируса – от одного хозяина к другому. Лебедева с соавт. (1982) установила, что вирус X, S, M вместе с зараженным соком растения задерживается на ротовых органах *H. vigintioctomaculata*, переходит в пищеварительный канал насекомого и содержится в его экскрементах, что повышает значимость вредителя как вектора вирусных инфекций (Лебедева и др., 1982). Также они определили, что вредителем и вектором вирусов в энтомофауне картофельного поля является *Lygus pratensis* (Лебедева и др., 1982).

Одним из эффективных векторов фитовирусов являются виды семейства Aphidoidea Latreille, 1802. Картофель как кормовое растение

используют следующие виды тлей: *Myzus persicae* (Sulzer, 1776), *Aulacorthum solani* (Kaltenbach, 1843), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas, 1878), *Aphis gossypii* (Glover, 1877) и – реже – *Aphis frangulae* (Kaltenbach, 1845) и *Aphis fabae* (Scopoli, 1763) (Yvon, Danièle, 2001; Alonso et al., 2017). Учитывая ведущую роль тлей в качестве переносчиков вирусов картофеля, в практическом плане их разделяют на три группы: первая группа – виды тлей, обычные на картофеле, для которых он является основным кормовым растением: *Myzus persicae*, *Aulacorthum solani*, *Macrosiphum euphorbiae* и *Aphis gossypii*. Все они в соответствующих условиях образуют колонии бескрылых или крылатых особей. Вторая группа – виды тлей, эпизодически заселяющие картофель, но не специфические для него: крылатые имаго попадают на него со своих кормовых растений случайно, но, поселившись на картофеле, могут при благоприятных условиях основать на них колонии и даже дать вспышки массового размножения (Srinivasan, Alvarez, 2007; Awasthi, Verma, 2017). На Дальнем Востоке в эту группу следует отнести *Aphis frangulae* и *Aphis fabae*. Третья группа – виды тлей, случайные для картофеля, представители родов *Acyrtosiphon* (Mordvilko, 1914), *Megoura* (Buckton, 1876), *Dactynotus* (Rafinesque, 1817), *Macrosiphoniella* (del Guercio, 1911) и *Macrosiphum* (Passerini, 1860). Такие тли будут совершать на картофеле лишь пробные уколы, не причиняя растению заметного ущерба в качестве непосредственных вредителей, однако они могут сыграть свою важную роль в распространении некоторых непersistентных вирусов, так как многие афидиды из третьей группы обладают вирофорными свойствами (Гнутова, 2011; Какарека, Толкач 2019). Вслед за тлями, цикадки представляют наиболее эффективную группу переносчиков фитопатогенных возбудителей. *Philaenus spumarius* (Linnaeus, 1758), *Aphrodes bicincta* (Schrank, 1776), *Euscelis incisus* (Kirschbaum, 1858), *Pentastiridius leporinus* (Linnaeus, 1761) переносят такие вирусы, как PVX, PVM, вирус мозаики томата Т (*tomato mosaic virus*, TMV) и вирус мозаики люцерны А (*alfalfa mosaic virus*, AMV) по непersistентному типу. *Pentastiridius leporinus* может

переносить вириод веретеновидности клубней картофеля. Способность цикадовых переносить вирусы растений, во многих случаях обусловлена строением и биологией этих насекомых, их исключительной подвижностью, возможностью накапливать и размножать вирусы и осуществлять трансвариальную передачу некоторых из них. Благодаря наличию задних прыгательных ног цикадки быстро передвигаются по растениям, а наличие крыльев делает их весьма мобильными. Восприятие и передача инфекции осуществляется при помощи колюще-сосущего ротового аппарата. Ткань растения прокалывается щетинками, одновременно по нижнему желобу в ранку нагнетается слюна, что изменяет вязкость клеточного сока растений (Богоутдинов, 2012). Таким образом, векторная компетентность – видовое, врожденное имманентное свойство беспозвоночного насекомого-переносчика воспринимать патоген, обеспечивать его размножение и поддержание в инфективном состоянии, успешно передавать восприимчивому хозяину, играя роль источника инфекции и механизма эстафетной передачи в эпидемической цепи векторного, тризового типа. Оно основано на его восприимчивости к инфекции в тривиальном представлении как биологическом явлении межвидового взаимодействия с формированием паразитарной двучленной системы или компонента паразитарной трехчленной эписистемы (Макаров и др., 2014). Взаимоотношения фитопатогенных вирусов с насекомыми-переносчиками характеризуются некоторыми исследователями как взаимовыгодные (Ng, Zhou, 2015). То есть не только насекомые полезны вирусам, как средство их распространения, но и вирусы, вызывая заболевания растений и изменяя их метаболизм, делают растения более благоприятными источниками питания для переносчика (Ng, Zhou, 2015; Awasthi, Verma, 2017).

Следовательно, исследование энтомофауны агроценозов картофеля и выявление насекомых-векторов по-прежнему является актуальной задачей сельскохозяйственной энтомологии. Несмотря на то, что на территории южной части российского Дальнего Востока регулярный мониторинг

вирусов осуществляется с 1962 г., а вирусные штаммы, изолированные в результате этого мониторинга, хранятся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), энтомологический аспект данных исследований до сих пор остался не освещён и требует глубокого, комплексного изучения с привлечением современных методик.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДИКА И МЕСТО ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Климатическая характеристика и географическое положение региона исследования

Исследования проводились в Дальневосточном регионе России, в Приморском крае. Приморский край находится на юго-восточной окраине России, в самой южной части Дальнего Востока на берегу Японского моря. В состав Приморского края кроме материковой части входят многочисленные острова: Русский, Попова, Путятина, Рейнеке, Рикорда, Римского-Корсакова, Аскольд, Петрова и другие. На формирование климата Приморья оказывают влияние его географическое положение (на краю материка), близость океана и горный рельеф. Климат края типично муссонный. Зимой Приморский край находится под влиянием азиатского антициклона (области высокого давления). В этот период северные и северо-западные ветры приносят холодный воздух с материка. Летом над океаном устанавливается область высокого давления и влажные, прохладные ветры дуют с моря. В результате преобладания циркуляционных процессов (движение воздушных масс) над радиационными (процессы прогрева и охлаждения) климат Приморского края значительно суровее климата Черноморского побережья, расположенного на тех же широтах. Кроме того, географически край вытянут в долготном направлении, что определяет различные условия освещенности, термические и гидрологические режимы. Так, например, если средняя температура самого холодного месяца на побережье составляет $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$, то в центральных и северных районах края $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Минимальные температуры воздуха на побережье лежат в пределах $-27\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$, в горах и предгорьях $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $-43\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно. Абсолютный минимум в северных районах достигает $-51\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Белевич, 1960; Горохова, 2012).

Климат Уссурийского городского округа муссонный, в Приморском крае это наиболее континентальная по климатическому режиму область. Относительная влажность высокая, дожди большей частью обильные,

ливневые. Максимум осадков приходится на июль – август. По данным Василевского с соавт. (2023) распределение аномалий осадков носит пятнистый характер. Соотношение между сезонным количеством осадков практически одинаково для всей территории края: зимой выпадает всего 6-8 %, весной количество осадков увеличивается до 18-20 %, на летние месяцы приходится максимум осадков – 43-50 %, на осень – 25-30 % (Василевский и др., 2023). Максимальное количество осадков выпадает в конце лета – начале осени (июль – 93 мм, август – 121 мм, сентябрь – 106 мм). Это связано, прежде всего, с тайфунами, которые приносят мощные ливни на территорию Уссурийского городского округа. Однако их следует ожидать и в другие времена года, включая и раннюю зиму. Уменьшение количества осадков обычно начинается со второй половины августа и продолжается вплоть до октября (Прохорова, 2010).

Весна прохладная, часто ветреная. Устойчивые морозы прекращаются в марте. Заморозки прекращаются во второй половине апреля, начале мая. Лето тёплое и влажное. Самые тёплые месяцы – июль, август. Пик температур приходится на вторую половину июля и первую половину августа, после чего температуры начинают падать. Наиболее холодным месяцем в году является январь со средней месячной температурой воздуха - 19,5 °С. В июле-августе температура воздуха повышается в среднем до 20,0-20,8 °С. Средняя минимальная температура воздуха самого холодного месяца составляет -26,7 °С, а средняя максимальная температура самого жаркого месяца равна +26,2 °С (Василевский и др., 2023). Влияние океана задерживает приход сезонов примерно на месяц, что особенно заметно летом и осенью. Падение температуры в городе осенью происходит медленно, отчасти из-за влияния океана, отчасти из-за южного положения города: широты Краснодарского края, южной Франции, северной и средней Италии (Федина, 2013). Муссоны в начале осени стихают и устанавливается тёплая ясная погода. Средняя температура сентября 15-17 градусов и он, в отдельные годы, бывает теплее июня. Первые заморозки наступают в начале

октября, а морозная погода устанавливается в ноябре (обычно во второй декаде). Зимы холодные, преимущественно ясные. Зима здесь одна из наиболее холодных в Приханкайской низменности. Снежный покров обычно незначителен. Минимальные температуры преобладают во второй половине декабря и первой половине января. Средние температуры января и абсолютный минимум в Уссурийске ниже, чем в посёлках Пограничный, Хороль, Камень-Рыболов, Турий Рог и Свягино. Виной тому блокирующее влияние хребта Сихотэ-Алинь. Зимой студёный воздух из Сибири стекает в речную пойму и упирается в сопки, что приводит к частичной задержке, застою и дополнительному охлаждению пришедшей воздушной массы. Февраль обычно тёплый с частыми оттепелями. Солнечными днями суточная амплитуда температуры составляет 15-20 °С, например, в феврале после ночного мороза в -20 °С днём воздух может прогреться до плюсовых значений, что сближает Уссурийск с межгорными котловинами, в частности, с с. Чугуевка (Федина, 2013)

В тёплый период года, по данным Прохоровой, наибольшую повторяемость имеет ветер восточных и юго-восточных направлений (45 %) и средней скоростью 2,1-2,6 м/с. На территории округа зимой, весной и осенью преобладают ветры западных румбов, а летом ветры меняют свое направление на восточное и юго-восточное. Летний муссон сильно трансформируется благодаря влиянию циклонов иного происхождения, тропических циклонов – тайфунов, циклонов монгольского фронта, проникающих на территорию района. Зимой территория находится под преобладающим воздействием очень холодных и сухих воздушных масс, формирующихся в области развития мощного азиатского антициклона. В этот период наблюдается преимущественно ясная, морозная погода. Однако на климат района, кроме зимнего и летнего муссонов, оказывают влияние сухие и теплые массы тропического воздуха, проникающие из районов Северного Китая весной, в начале лета и осенью. С этими воздушными

массами связана засушливость начала лета и иногда всех летних месяцев до августа (Прохорова, 2010)

2.2 Материалы и методы

В основу работы положены собственные наблюдения и сборы автора в 2019-2024 гг. Учеты проводились в Приморском крае в пос. Тимирязевский (Уссурийский городской округ), в с. Пуциловка (Уссурийский городской округ), с. Фадеевка (Октябрьский район), с. Кремово (Михайловский район), с. Анучино (Анучинский район), с. Новолитовск (Партизанский район), с. Боголюбовка (Дальнереченский район) (рисунок 1).

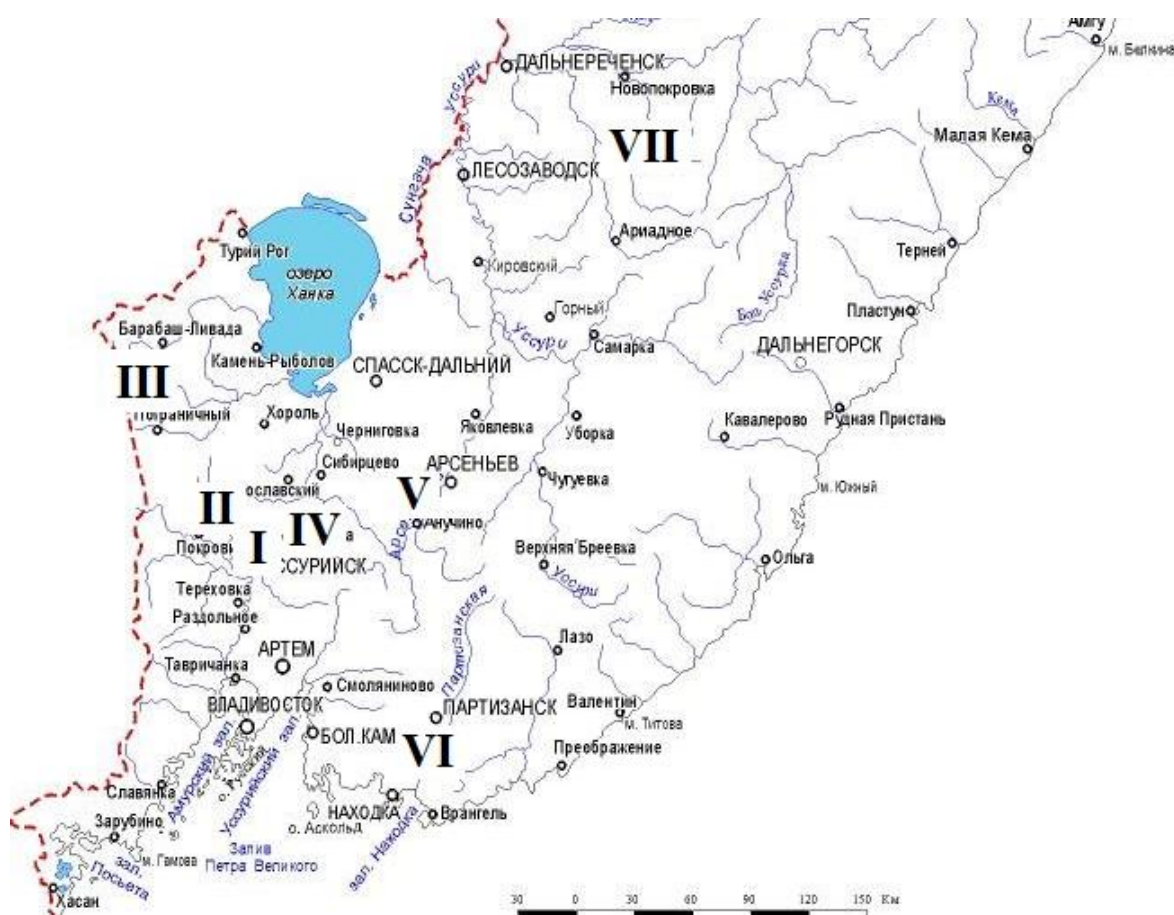


Рисунок 1 – Точки сбора насекомых в агроценозах картофельного поля
Примечание: I – пос. Тимирязевский (Уссурийский городской округ); II – с. Пуциловка (Уссурийский городской округ); III – с. Фадеевка (Октябрьский район); IV – с. Кремово (Михайловский район); V – с. Анучино (Анучинский район); VI – с. Новолитовск (Партизанский район); VII – с. Боголюбовка (Дальнереченский район).

Данные районы были выбраны, так как являются основными картофелеводческими в Приморском крае. В данных районах наибольшие

производственные и частные площади посева картофеля (Завершается посадка картофеля в Приморье...).

Всего собрано и проанализировано 2000 насекомых, обитающих в агроценозе картофельного поля; с целью выявления кормовых растений для насекомых-векторов, а также резервирования фитовирусной инфекции изучено более 5000 сорных растений и растений картофеля сорта Смак. Проведено более 100 учетов и наблюдений: учет численности насекомых, фенологические наблюдения за развитием насекомых и кормовых растений, учеты симптоматики фитовирусной инфекции на сорных растениях и картофеле, сборы биологического материала для постановки лабораторных экспериментов, наблюдения в рамках лабораторных экспериментов. Проведено около 500 ПЦР реакций для выявления отсутствия/наличия фитовирусов картофеля: PVY, PVY, PVS, PVM, PVA, PLRV и PSTVd в растениях и насекомых.

Исследования проводились на базе лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур (ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»). Исследование проводились лично автором при участии технического персонала, доля авторства составляет более 90 %.

2.2.1 Изучение насекомых-векторов в агроценозе картофельного поля

Сбор насекомых осуществлялся стандартными энтомологическими методами: ручной сбор, выкашивание сачком, почвенные ловушки, ловушки Мёрике, метод 100 листьев (Цуриков, 2006; Артохин, 2010; Жевора и др., 2019; Голуб и др., 2021; Дедюхин, Шоренко, 2022).

Кошение энтомологическим сачком. Кошение проводили по сухой ботве, идя против солнца и ветра. Обследование проводили в теплую, без осадков, погоду с 10 ч утра до 12 ч дня, в наиболее активный период жизнедеятельности жуков и личинок. В лабораторных условиях определяли видовой состав и численность собранных насекомых (Артохин, 2010; Жевора

и др., 2019). Видовую принадлежность насекомых уточняли с помощью определителей (Ануфриев и др., 1988; Грачев и др., 1992.). Определение тлей проводили по методике А.В. Стекольников (2008), для этого изготавливали микроскопические препараты в жидкости Фора-Берлизе (Стекольников, 2008). Тлей определяли с помощью электронного каталога <http://www.aphidsonworldsplants.info> (Blackman, Eastop, 2006), а также Определителя насекомых Дальнего Востока СССР (Пащенко, 1988; Пащенко, 2000; Пащенко, 2001). Точность определения насекомых верифицирована с помощью экспертов-энтомологов: к.б.н. Сергеева М.Е., к.б.н. Кошкина Е.С., к.б.н. Шабалина С.А., к.б.н. Локтионова В.М., к.б.н. Куберской О.В., к.б.н. Сундукова Ю.Н., к.б.н. Стекольников А.В., д.б.н. Легалова А.А., д.б.н. Стороженко С.Ю., д.б.н. Лелея А.С., Лаптевой С.В.

Метод ловушек Мёрике. Постановка и учет ловушками Мёрике осуществлялся по стандартным методикам (Дедюхин, Шоренко, 2022).

Метод 100 листьев. В утренние часы срывали 100 листьев со 100 растений, взятых без выбора по диагонали поля. Подсчет тлей производили сразу после сбора в полевых условиях с помощью лупы, по декадам (Жевора и др., 2019).

Средняя численность (плотность) вредителей на обследуемом поле (X) определяли по формуле:

$$X = \frac{\sum n}{a \times m} (1),$$

где: $\sum n$ - сумма численности вредителя в пробах; a – размер пробы; m – количество проб (Жевора и др., 2019).

При определении насекомых использовали стереомикроскоп Nikon SMZ 25 (Япония), оснащенный фотокамерой Sony IMX571 (Китай) (рисунок 2). На стереомикроскопе делали серии снимков насекомых с разной глубиной резкости. Для создания треев (объемных изображений) использовали программу Helicon Focus 6.7.1.



Рисунок 2 – Стереомикроскоп Nikon SMZ 25 (фото автора)

2.2.2 Изучение векторных свойств и дистантной ориентации *H. vigintioctomaculata*

Векторные свойства насекомых изучали на модельном объекте – *Henosepilachna vigintioctomaculata*, т.к. картофельная коровка является доминирующим вредителем картофеля в Приморском крае, круглогодично размножается в инсектарных условиях, особой легко оздоровить от фитовирусной инфекции. Для изучения векторных свойств насекомых были созданы лабораторные колонии *H. vigintioctomaculata*. В условиях культуральной комнаты, при питании на ИПС (картофель+растворы) картофельная коровка в диапаузе не нуждается.

Формирование лабораторной колонии картофельной коровки. Лабораторная колония *H. vigintioctomaculata* создана в 2019 г. Насекомых содержали по стандартным методикам (Злотин, 1989) в стеклянных сосудах объемом 3 л, закрытых крышкой из бязи. На дно сосуда помещался сложенный гармошкой фильтр из фильтровальной бумаги плотностью 115 гр/м². Количество насекомых в одном садке – 10 штук (Мащишина и др., 2021). Условия содержания: температура 25±1,05 °С, влажность воздуха 85±2,25 %, световой день 18±1,25 (Ермак и др., 2024). Сосуды размещались на стеллажах, укомплектованных лампами Quantum line ver. 1 (lm281b + pro 3000K + SMD 5050, 660 нм) (Samsung, Япония). Оптимальная влажность поддерживалась POLARIS PUN 9105 IQ (Китай). Кормили насекомых

листьями картофеля сорта Смак, который по нашим данным, является наиболее оптимальным для прохождения стадий онтогенеза и нажировочного питания *H. vigintioctomaculata* (Мацишина и др., 2019). Картофель выращивали в культуральной комнате при температуре $25 \pm 1,05$ °С, влажности воздуха $85 \pm 2,25$ % и световом дне $16 \pm 1,25$ (Мацишина и др., 2021).

Определяли наиболее оптимальный раствор при выращивании *H. vigintioctomaculata*, чтобы не вводить насекомых в диапаузу и не потерять плодовитость. Бездиапаузное содержание необходимо, чтобы не прерывать эксперименты. Дизайн эксперимента по Старец, Менчер с модификациями (Старец, Менчер, 1980): в инсектарии к основному корму – листьям картофеля сорта Смак – добавляли ватные тампоны, смоченные одним из шести вариантов раствора (на 500 мл раствора):

1 вариант: тиамин гидрохлорид (витамин В1) 100,00 мг, цианокобаламин (витамин В12) 0,20 мг, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное.

2 вариант: 100 мг глутамина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное.

3 вариант: 100 мг аргинина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное.

4 вариант: 100 мг аспаргина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное.

5 вариант: 100 мг рибофлавина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное.

6 вариант: 100 мг цистеина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мл, 1,830 г. сахарозы, дистиллированная вода остальное.

7 вариант – контроль, дистиллированная вода.

Эксперимент по изучению активности фармакологических препаратов в отношении микоинфекций насекомых. Для определения активности фармакологических препаратов в отношении возбудителей микозов насекомых использовали стандартный дискодиффузионный метод Керби-Бауэра (Есаулов и др., 2015). Препараты, обладавшие наибольшей эффективностью, использовали для выпаивания больных насекомых, здоровым препараты назначались с целью профилактики. Кроме того, была контрольная группа плацебо, не получавшая препаратов, но допаиваемая дистиллированной водой. Учеты смертности проводили в течение 10-20 суток. В каждом варианте биотестов участвовало 50 насекомых.

В эксперименте использовались следующие фармакологические препараты:

1. Экзифин (тербинафина гидрохлорид 281,31 мг). Тербинафин представляет собой аллиламин, который обладает широким спектром действия в отношении грибов, вызывающих заболевания кожи, волос и ногтей, в том числе дерматофитов, а также дрожжевых грибов рода *Candida* (например, *C. albicans*) и *Malassezia* (ранее *Pityrosporum*) (Яковлев, 2018).

2. Нистатин (стереоизомеры нистатина А-1, нистатина А-2). Полиеновый антибиотик, продуцируемый актиномицетом *Streptomyces noursei*. Имеет в структуре большое количество двойных связей, обуславливающих высокую тропность антибиотика к стеролам клеточной мембраны грибов (Ашбель и др., 1968).

3. Кетоконазол (цис-1-ацетил-4-[4[[2-(2,4)-дихлорфенил]-2-(1Н-имидазол-1-ил-метил)-1,3-диоксолан-4-ил]-метокси]фенил]пиперазин).

Противогрибковое средство, обладает активностью в отношении

дерматофитов, дрожжевых грибов, диморфных грибов и эумицетов. Активен также в отношении стафилококков и стрептококков (Бежан и др., 2021).

Постановка диагноза при возникновении микоинфекции в инсектарии.

Для изучения морфологических характеристик грибов использовали экземпляры, выделенные из насекомых с признаками заболеваний, содержащихся в инсектарии. Измерение морфологических структур (перитеции, аскоспоры, конидии и др.) проводили при помощи микроскопа Axioscop 40 «Zeiss», камеры Canon G10 и программы Axio Vision. Rel 4.7. Для идентификации видов использовали определители Кобаяси (Kobayasi, 1941; Kobayasi, Shimizu, 1976), Евлаховой (Евлахова, 1974), Коваль (Коваль, 1974, 1984), Хамбера (Humber, 1997), Леднева с соавт. (Леднев и др., 2003), Сейферта с соавт. (Seifert et al., 2011). Выделение грибов в чистую культуру проводили по общепринятым методикам (Литвинов, 1969; Бойкова, Новикова, 2001). Для получения аскоспор использовали технику Сато и Шимазу (Sato, Shimazu, 2002).

Элиминация фитовирусной инфекции в теле насекомых. Для элиминации фитовирусной инфекции в теле картофельной коровки от фитовирусов картофеля насекомых кормили оздоровленными от фитовирусов растениями картофеля, кроме того, допаивали рибавирином (1- β -D-рибофуранозил-1H-1,2,4-триазол-3-карбоксамид) (Гайсёнок, 2020). Для этого рибавирин разводили в дистиллированной воде: на 500 мл раствора добавляли 200 мг рибавирина, для уменьшения токсичности противовирусного препарата в раствор добавляли 100 мг рибофлавина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамина B6) 0,5 мл, 1,830 г сахарозы. В стеклянные сосуды помещали насекомых, фильтровальную бумагу, оздоровленные листья картофеля, ватные тампоны, смоченные раствором с рибавирином. В контрольной группе насекомых поили раствором, содержащим на 500 мл дистиллированной воды 100 мг рибофлавина, тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамина B6) 0,5 мл, 1,830 г

сахарозы, кормили нездоровленными листьями картофеля (картофель с поля). В эксперименте участвовало 50 особей картофельной коровки в трех повторностях (всего 150 особей). Продолжительность эксперимента составила 21 день.

*Изучение векторных свойств *H. vigintioctomaculata*.* Векторные свойства *H. vigintioctomaculata* изучали на лабораторной колонии насекомых. Отбиралось по 25 особей картофельной коровки в трех повторностях (всего 75 особей). Насекомых до опыта кормили листьями картофеля, инфицированными вирусами PVY, PVM, PVX, PVS, PLRV, PSTVd. Перед началом опыта насекомых и листья картофеля проверяли на наличие фитовирусной инфекции методом ПЦР. Картофельную коровку помещали в садки на оздоровленные растения, произрастающие в условиях аэропонной установки. Пробы с растений (листья, клубни и столоны) отбирали через 5 мин., 10 мин., 30 мин., 60 мин., 120 мин., 180 мин., 240 мин, через сутки, на 4-е сутки, 8-е сутки, 10-е сутки (Sobko, 2024).

Выращивание оздоровленных растений картофеля в аэропонной установке «VeFarm-Aero». Оздоровленные растения картофеля выращивали в аэропонной установке (Антонова и др., 2017; Шарапов и др., 2023) (рисунок 3).



а)

б)

в)

Рисунок 3 – Выращивание картофеля на аэропонной установке:
а) общий вид; б) клубни картофеля в аэропонной установке; в) садок с насекомыми (фото автора)

Оздоровленные растения картофеля любезно предоставлены сотрудниками лаборатории биотехнологии ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки», картофель оздоровлен по стандартной методике методом апикальных меристем (Шищенко и др., 2023).

Изучение таксиса картофельной коровки по отношению к зараженным и здоровым растениям. Для этого насекомых делили на две группы: одну группу кормили инфицированными фитовирусами листьями картофеля, в другой группе фитовирусную инфекцию перед экспериментом элиминировали с помощью рибаверина и кормили оздоровленными листьями картофеля. В каждой группе насекомых перед началом эксперимента проверяли на наличие фитовирусов в теле насекомых. Дизайн эксперимента по изучению таксиса насекомых применялся по Капусткину Д.В. (2008) на лабораторной колонии *H. vigintioctomaculata*. Исследуемая выборка составила 25 особей в 3-х повторностях (всего – 75), свободных от вирусной инфекции – условно «здоровых» и 25 особей в 3-х повторностях (всего – 75), несущих смешанную фитовирусную инфекцию картофеля – условно «инфицированных», «больных». Насекомых отбирали в чашки Петри, 24 ч. не кормили. Чашки Петри помещали в центр садка – прямоугольного пластикового короба, на одной стороне садка – инфицированные листья картофеля, на противоположной – здоровые. Время экспозиции – 240 мин. Подсчитывали количество особей на здоровых и несущих смешанную фитовирусную инфекцию листьях картофеля через 5 мин., 10 мин., 30 мин., 60 мин., 120 мин., 180 мин., 240 мин (Капусткин, 2008; Sobko, 2024).

Изучение распределения фитовирусов картофеля в теле насекомых. Имаго, яйцекладки, личинок и куколок картофельной коровки собирали на картофельных полях и прилегающих к ним территориях. Отделяли конечности, головной отдел с ротовыми органами, извлекали кишечник и помещали в экстрагирующий буфер для выделения РНК (Asghar et al., 2015). Препарирование производилось по стандартным методикам (Солодовников,

2012). Все образцы: имаго, личинки, куколки, яйцекладки, имаго без головного отдела, головной отдел, имаго без конечностей, конечности, имаго без ног и головы, кишечник, были проанализированы методом ПЦР на наличие фитовирусов картофеля (Рязанцев, Завриев, 2009; Рябушкина и др., 2012; Asghar et al., 2015). В ходе эксперимента проанализировано 150 особей картофельной коровки в трех повторностях (всего – 450) с применением бутстреп – анализа (Шитиков, Розенберг, 2013; Шитиков, Зинченко 2018, 2019), из которых 25% особей были препарированы с целью отделения головы с ротовыми органами, конечностей, извлечения кишечника (всего – 113) (Собко, Мацишина, 2023).

Изучение влияния аминокислот на избирательность картофельной коровки. Для эксперимента использовали следующие аминокислоты: цистеин, аргинин, аспарагин, глутамин, глицин, изолейцин. Влияние аминокислот на избирательность картофельной коровки определяли следующим образом: разводили аминокислоты (2 г) в дистиллированной воде (50 мл), полученным раствором смачивали ватный шарик, каждый шарик помещали на чашку Петри. Контроль – дистиллированная вода. Все чашки Петри с аминокислотами и контролем ставили в садок на равном удалении от центра, в центр садка помещали насекомых (30 шт.). Эксперимент проводили в трех повторностях. Засекали время и учитывали количество насекомых на чашках Петри с аминокислотами. Дизайн эксперимента по Жустиниано, Фернандес (Justiniano, Fernandes, 2020). Для определения аминокислотного состава растений картофеля использовали метод капиллярного гель-электрофореза (Езерская, 2019). Растения картофеля сорта Казачок выращивали в аэропонной установке – безвирусное семеноводство, в вегетационной теплице – минимальная вирусная нагрузка, растения с инфекционного картофельного фона – максимальная вирусная нагрузка.

2.2.3 Изучение видового состава сорной растительности в агроценозе картофельного поля

Для анализа использовали данные геоботанического учета видового состава сорных растений при обследовании картофельных полей и прилегающих к ним территорий (Горбунова, 2000; Лунева, 2004). Отмечаемые в конце апреля-начале октября на обследуемых полях виды сорных растений вносили в учетный список засорителей. Результаты обследования посадок сводили в общий перечень обнаруженных видов и выявляли доминирующие сорные растения (Артохин, 2018; Жукова, 2015). Для определения видовой принадлежности сорных растений использовали атлас–определитель (Новиков, Губанов, 2002; Артохин, 2018). Правильность определения видовой принадлежности сорных растений верифицирована с помощью специалистов-ботаников из ФГБНУ «Дальневосточный научно-исследовательский институт защиты растений» (филиал ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»).

Встречаемость рассчитывали по формуле:

$$R = \frac{100 \times n_1}{n} (2),$$

где: R – встречаемость вида, %; n – общее количества мест учета; n_1 – количество мест учета с конкретным видом сорного растения (Жукова, 2015).

Фенологию растений визуализировали по методу Васильевой и Вышегурова (Васильева, Вышегуров, 2022). Наличие вирусной инфекции определяли методом ПЦР (Рязанцев, Завриев 2009; Рябушкина и др., 2012).

2.2.4 Проведение и постановка ПЦР

Для выявления вирусов методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) листья картофеля и сорных растений собирали в отдельные биологические пакеты из фильтровальной бумаги, заворачивали в полиэтиленовые пакеты и быстро замораживали при -20°C . Частицы почвы с поверхности листьев удаляли нетканым материалом, смоченным спиртом (Рябушкина и др., 2012). Насекомых собирали в пробирки с 70% этанолом (Собко, Мацишина, 2023).

Тотальную РНК выделяли из зеленых частей растений и особей насекомых коммерческими наборами «ФитоСорб» компании «Синтол»

(Россия) на автоматических станциях выделения KingFisher Duo Prime (Thermo Scientific, Сингапур) и Auto-Pure Mini (Allsheng, Китай). Наличие/отсутствие фитовирусов в пробах насекомых определяли методом полимеразной цепной реакции в реальном времени с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР-РВ) с флуоресцентной детекцией в реальном времени в амплификаторе QuantStudio 5 Real-Time PCR Instrument (96-Well 0.2 ml Block) (Applied Biosystems, Thermo Scientific, Сингапур) с использованием коммерческих наборов серии «Фитоскрин» «Potato Virus X, Y, M, L, S, A, PSTVd-РВ» (Синтол, Россия), предназначенных для выявления вирусов PVX, PVY, PVM, PLRV, PVS, PVA, PSTVd. Идентификация инфекций осуществлялась наличием или отсутствием нарастания сигнала флуоресценции по каналу флуорофора специфического флуоресцентного зонда, нацеленного на выявление кДНК конкретного вируса в результате протекания ПЦР (Рязанцев, Завриев 2009; Рябушкина и др., 2012).

2.2.5 Учет проявления фитовирусной инфекции на растениях картофеля

Принципы классификации вирусов приводились по данным международного комитета по таксономии вирусов (англ. International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) (<https://ictv.global/>; Zerbini et al., 2022).

Симптоматика и описание вирусов приводятся по Аникиной и Сейтжановой (2015) (Аникина, Сейтжанова, 2015; Пиневиц и др., 2020).

Учет проявления фитовирусов осуществляли осмотром каждого растения в пробе, проводили по полным всходам, в фазу бутонизации-цветения и перед уничтожением ботвы. Для оценки степени поражения (развития болезни) отдельных растений использовали девятибалльную шкалу оценки вирусоустойчивости (Задина и др., 1984; Игнатов и др., 2019; Панычева и др., 2019).

2.2.6 Подготовка модельного участка для изучения векторных свойств насекомых

Модельный участок по изучению векторных свойств насекомых располагался в южно-таежной сельскохозяйственной почвенно-климатической зоне на территории Уссурийского городского округа в поселке Тимирязевский, координаты 43.860944 с.ш., 131.974475 в.д.; 43.857302 с.ш., 131.987698 в.д.; 43.842997 с.ш., 131.975218 в.д.; 43.846855 с.ш., 131.962886 в.д. Площадь участка – 400 м². Картофель высаживали на грядах 70x40 см из расчета 37 тыс. растений на 1 га. Размер деланки – 25 м². Почва лугово-бурая оподзоленная. Подготовка почвы: зяблевая вспашка на глубину 22 см, ранневесеннее боронование, предпосевная культивация и две культивации по вегетации. Полевой эксперимент закладывали по методам Вилковой с соавт., Павлюшина с соавт. (Вилкова, Фасуллати, 2001; Вилкова и др., 2003; Павлюшин и др., 2005).

2.2.7 Статистическая обработка

Статистический анализ результатов исследования и построение графиков проводили с помощью пакета статистических компьютерных программ Past v. 4.17 и Microsoft Office Excel 2007 (Борздова, 2011; Ивантер, Коросов, 2011; Шитиков, Зинченко, 2018; Шитиков, Зинченко, 2019; Hammer, Harper, Ryan, 2001) и включал следующие этапы:

1. Описательная статистика результатов исследований (дескриптивный анализ). Для групп из описательной статистики были просчитаны следующие характеристики: 1) среднее значение ($\text{Mean} \pm \text{SD}$); 2) стандартное отклонение (s) – характеризует степень разброса элементов выборки относительно среднего значения; 3) стандартная ошибка (m) – характеризует степень возможного отклонения среднего значения, полученного на исследуемой ограниченной выборке, от истинного среднего значения, полученного на всей совокупности выборки; 4) 95-процентный доверительный интервал. Показатели групп были проверены на нормальное распределение по критерию Колмогорова-Смирнова (Ивантер, Коросов, 2011).

2. Среднюю продолжительность развития каждой стадии развития насекомых между различными термопреферендами сравнивали с

помощью непараметрического анализа (критерий Крускала-Уоллиса). Влияние различных температур и уровней относительной влажности (RH) на продолжительность развития яиц и нимф проанализировали с помощью метода Стьюдента-Ньюмена-Кеулса (Matsishina et al., 2020).

3. Изучение биологического разнообразия и структуры популяции насекомых. При оценке биологического разнообразия принимали два основных фактора: видовое богатство и выравненность (Шитиков, Розенберг, 2005; Шитиков, Зинченко, 2018). Видовое богатство – это общее число видов, обитающих в данном биотопе. Для характеристики данного показателя использовали индекс видового богатства (D) (Прищепа, 2015):

$$D = \frac{S}{\ln N} \quad (3),$$

где: S – общее число видов в биотопе; N – общее число особей всех видов в биоценозе.

Большая величина индекса соответствует большому разнообразию. Для оценки количественного соотношения видов в биоценозах вычисляли индекс разнообразия (H) по формуле Шеннона (Шитиков, Розенберг, 2005; Денисенко, 2006; Прищепа, 2015):

$$H = - \sum p_i \times \ln p_i \quad (4),$$

где: \sum – знак суммы; $\ln p_i$ – логарифм p_i ; p_i – доля каждого вида в сообществе (по численности) определялась по формуле:

$$p_i = \frac{n}{N} \quad (5),$$

где: n – число особей данного вида; N – число всех особей в биоценозе.

На основе индекса Шеннона определяли индекс выравненности Пиелу (E) (равномерность распределения видов по их обилию в биотопе):

$$E = H / \ln S \quad (6),$$

где: H – индекс Шеннона; S – число видов в биоценозе (Шитиков, Розенберг, 2005; Денисенко, 2006; Прищепа, 2015).

Для характеристики видовой структуры биотопа (консорции) для каждого отдельного вида определяли их численность (общее число особей),

обилие (плотность) и встречаемость. Плотность (обилие) определялась по формуле:

$$V = \frac{k}{n} \quad (7),$$

где: V – плотность; k – сумма всех особей во всех пробах; n – количество взятых проб (Шитиков, Розенберг, 2005; Денисенко, 2006; Прищепа, 2015).

Видовое богатство в агроценозе картофельного поля оценивали с помощью индекса Маргалефа (D_{Mg}):

$$DMg = (S - 1) / \ln N \quad (8),$$

где: N – число особей в выборке, S – количество видов в фаунистическом списке.

Для оценки роли видов использовали 5-бальную ограниченную сверху логарифмическую шкалу (Пасенко, 1982; Псарев, 2020). В агроценозах картофельного поля было собрано разное количество видов и экземпляров насекомых, поэтому для каждого агроценоза была рассчитана своя пятибалльная, ограниченная сверху, логарифмическая шкала оценки относительности обилия видов (Лантухова, Стрельцов 2015).

Сходство между биотопами оценивали с помощью коэффициента Жаккара и Сёренсена – Чекановского. Коэффициент Жаккара рассчитывали по формуле (Абдурахманов и др., 2014):

$$C_j = \frac{c}{a+b-c} \quad (9),$$

где: C_j – коэффициент Жаккара, a – число видов в первом биотопе, b – число видов во втором биотопе, c – число видов общих для обеих биотопов.

Коэффициент Сёренсена – Чекановского рассчитывали по формуле (Абдурахманов и др., 2014):

$$C_{sc} = \frac{2c}{a+b} \quad (10),$$

где: C_{sc} – коэффициент Сёренсена – Чекановского, a – число видов в первом биотопе, b – число видов во втором биотопе, c – число видов общих для обоих биотопов.

ГЛАВА 3 ЭНТОМОФАУНА КАРТОФЕЛЬНОГО ЦЕНОЗА В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

3.1 Насекомые в агроценозе картофеля

Формирование энтомофауны агроценозов определяется средообразующими свойствами культуры, возделываемой на поле. Наличие пищи, соответствующей по качеству потребностям вида по биохимическому составу, влажности, вкусовым показателям, а также возможность получать пищу в необходимых стадиях и местах развития, следует считать, по мнению Лысенко с соавт. основополагающим для освоения территории (Лысенко и др., 2012). Возможность осуществления жизненного цикла насекомыми определяется также качеством осваиваемой территории, которая обеспечивает полноту жизни каждой из стадий развития: откладку и развитие яиц, развитие личиночной стадии, куколки и имаго, встречаемость полов, способность к размножению в соответствующих количествах генераций (Follett et al., 2020). Потенциал размножения является одним из важных факторов, так как определяет численность насекомых. Генетический потенциал размножения популяции определяется абиотическими и пищевыми (сортовыми) факторами и регулируется биотически и агротехнически. В целом, динамика популяций насекомых определяется адаптационными реакциями вида на всю совокупность факторов, причем для каждого вида значимость отдельных факторов будет различна, что важно для установления их приоритета (Лысенко и др., 2012; Белюченко, 2018; Chandel et al., 2011; Follett et al., 2020). Кроме того, ряд авторов обоснованно полагают, что изменения климата имеют прямое влияние на видовое разнообразие биоценозов сельскохозяйственных культур. На сокращение численности также влияет тот факт, что на полях культивируют один или несколько видов растений, что тоже приводит к значительному обеднению видового состава насекомых (Андросов, Холопова, 2012; Васильева и др., 2016; Петросян и др., 2024; Sidauruk, Sipayung, 2018). В энтомофауне картофеля в Европейской части Российской Федерации преобладающими

видами насекомых являются: колорадский жук, подгрызающие совки, личинки жуков-щелкунов (Васильева и др., 2016; Петросян и др., 2024; Смук, 2024). Приморский край отличается своими природно-климатическими условиями от прочих регионов Российской Федерации (Горохова, 2012; Василевский и др., 2023), из-за муссонного климата осадки неравномерно распределяются по месяцам, практически каждый год тайфуны приводят к затоплению агроэкосистем, а это в свою очередь, способствует массовой гибели зимующих имаго колорадского жука от удушения и вымерзания (Мацишина и др., 2023; Смук, 2024). Экологические особенности формирования картофельных агробиоценозов обуславливают специфику видов консументов и их относительное обилие (Вилкова, 2000; Андросов, Холопова, 2012; Конарев 2017; Фасулати, Иванова, 2018; Fischer, Brittain, Klein, 2013; Follett et al., 2020).

В наших исследованиях на модельном участке (пос. Тимирязевский) энтомофауна картофельного поля в 2019-2024 гг. состояла из 16 видов, 7 семейств, относящихся к отряду Coleoptera (рисунок 4). Отряд Coleoptera был представлен в основном фитофагами, относящимся к семейству Chrysomelidae Latreille, 1802: *Phaedon cochlearia* Linnaeus, 1758, *Entomoscelis adonidis* Pallas, 1771, *Phyllotreta cruciferae* Goeze, 1777, *Epitrix cucumeris* Harris, 1851, *Phyllotreta atra* Fabricius, 1775, *Ceutorrhynchus pleurostigma* Marscham, 1802, *Pagria ussuriensis* Moseyko & L. Medv, *Colaphellus alpinus* Gebl., *Altica* sp., *Phyllotreta undulata* Kutschera, 1860 (рисунок 1). В фенофазе «всходы» (вторая декада мая) самыми многочисленными насекомыми на картофеле являлись *P. cruciferae*, *E. cucumeris*, *P. atra*, *P. cochlearia*, *E. adonidis* – класс обилия 2 и 3 балла, повреждение листьев в виде множественных маленьких отверстий (таблица 1). Самым массовым вредителем на картофельном поле является *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 семейство Coccinellidae – частота встречаемости в агроэкосистеме картофельного поля составляет 70 %, 4 балла по обилию (таблица 1). С третьей декады мая *H. vigintioctomaculata*

становится основным вредителем на картофельном поле, появляются первые яйцекладки насекомых.

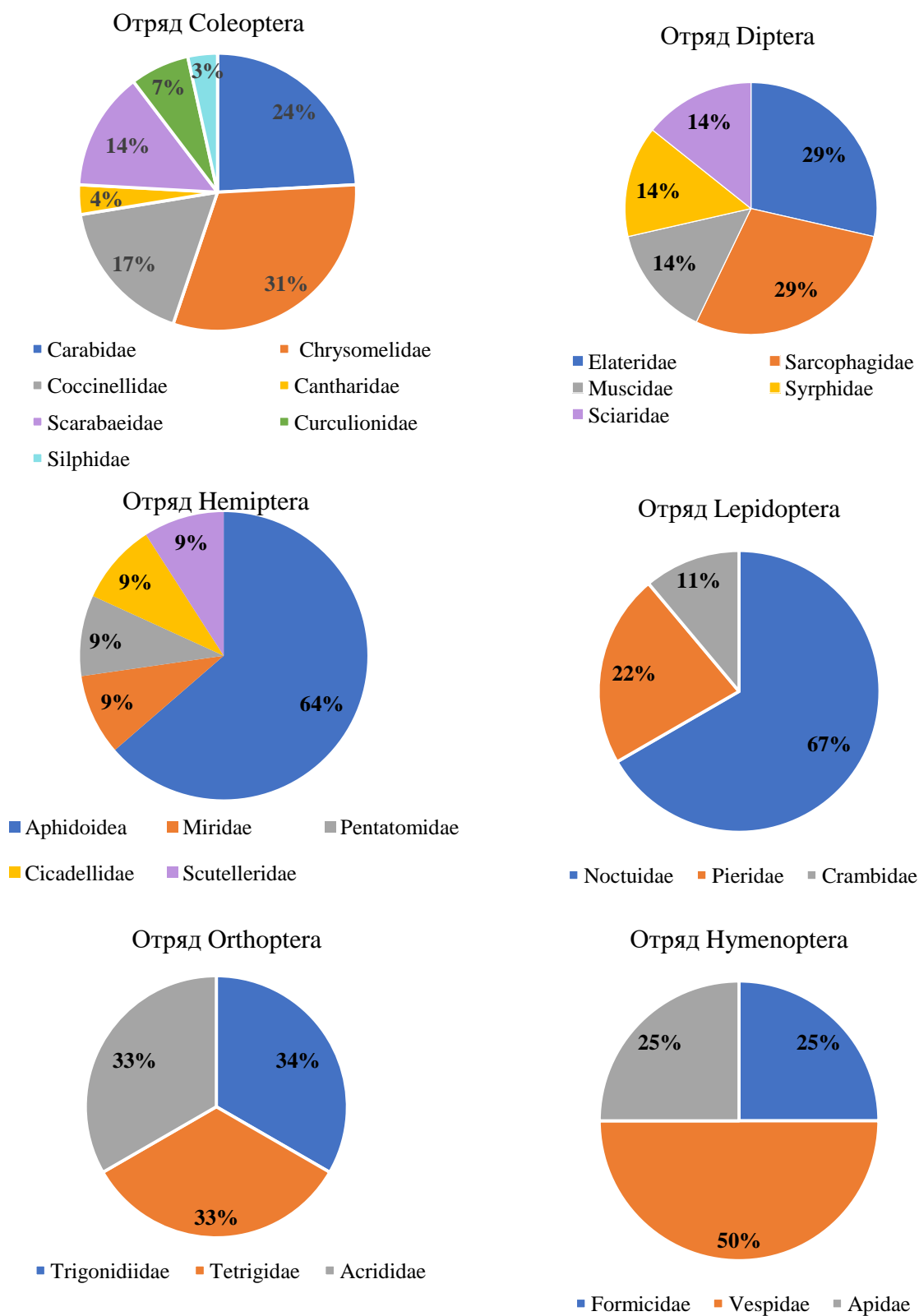


Рисунок 4 – Распределение насекомых по отрядам в агроценозе картофеля

Таблица 1 – Видовой состав энтомофауны агроценоза картофельного поля (по данным выкосов)

Вид	Класс обилия*						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Phaedon cochlearia</i> Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Chrysomelidae)	3	-	2	-	2	-	-
<i>Pagria ussuriensis</i> Moseyko & L. Medv (Coleoptera, Chrysomelidae)	2	1	1	-	-	-	-
<i>Entomoscelis adonidis</i> Pallas, 1771 (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	-	2	-	2	-	-
<i>Colaphellus alpinus</i> Gebl. (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	-	3	-	-	-	-
<i>Altica</i> sp. (Coleoptera, Chrysomelidae)	2	1	3	2	1	-	-
<i>Phyllotreta cruciferae</i> Goeze, 1777 (Coleoptera, Chrysomelidae)	3	-	2	-	-	-	-
<i>Epitrix cucumeris</i> Harris, 1851 (Coleoptera, Chrysomelidae)	3	-	-	-	-	-	-
<i>Phyllotreta undulata</i> Kutschera, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Phyllotreta atra</i> Fabricius, 1775 (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i> Motschulsky, 1858 (Coleoptera, Coccinellidae)	4	2	3	3	-	-	4
<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Coccinellidae)	2	1	-	-	-	-	-
<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Coccinellidae)	3	2	2	2	2	-	-
<i>Harmonia axyridis</i> Pallas, 1773 (Coleoptera, Coccinellidae)	1	1	-	-	-	-	-
<i>Cantharis rustica</i> Fallen, 1807 (Coleoptera, Cantharidae)	2	2	-	1	-	-	-
Curculionidae sp. (Coleoptera, Curculionidae)	2	-	2	-	1	-	-
<i>Muscina stabulans</i> Fallen, 1817 (Diptera, Muscidae)	2	2	3	-	3	-	-
Sarcophagidae sp. (Diptera, Sarcophagidae)	1	-	-	-	-	-	-
Syrphidae sp. (Diptera, Syrphidae)	-	-	-	-	1	-	-
Sciaridae sp. (Diptera, Sciaridae)	3	4	4	5	4	5	3
<i>Rhopalosiphum padi</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Aphidoidea)	2	-	-	1	-	-	-
<i>Myzus persicae</i> Sulzer, 1776 (Hemiptera, Aphidoidea)	3	2	-	2	1	-	-
<i>Aphis craccivora</i> Koch, 1854 (Hemiptera, Aphidoidea)	1	-	-	1	-	-	-
<i>Schizaphis graminum</i> Rondani, 1852 (Hemiptera, Aphidoidea)	1	-	-	1	-	-	-
<i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris, 1776 (Hemiptera, Aphidoidea)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Aulacorthum solani</i> Kaltenbach, 1843 (Hemiptera, Aphidoidea)	3	-	-	2	-	-	-
<i>Aphis gossypii</i> Glover, 1877 (Hemiptera, Aphidoidea)	1	-	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 1

Вид	Класс обилия*						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Lygus pratensis</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Miridae)	3	2	2	3	3	-	-
<i>Dolycoris baccarum</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Pentotomidae)	2	1	-	-	2	-	-
<i>Carpocoris purpureipennis</i> De Geer, 1773 (Hemiptera, Pentotomidae)	1	1	-	-	-	-	-
<i>Eurygaster testudinaria</i> Geoffroy, 1785 (Hemiptera, Scutelleridae)	1	-	1	-	-	-	-
<i>Cicadella viridis</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Cicadellidae)	3	2	-	3	2	3	3
<i>Mythimna separata</i> Walker, 1865 (Lepidoptera, Noctuidae)	2	1	-	-	2	-	-
<i>Agrotis ipsilon</i> Hufnagel, 1766 (Lepidoptera, Noctuidae)	1	-	-	1	-	-	-
<i>Mamestra brassicae</i> Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae)	2	-	-	-	-	-	-
<i>Lacanobia oleracea</i> Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae)	2	1	-	-	-	-	-
<i>Pieris brassicae</i> Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Pieridae)	3	-	3	2	-	3	-
<i>Pieris rapae</i> Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Pieridae)	2	1	2	-	-	3	1
<i>Loxostege sticticalis</i> Linnaeus, 1761 (Lepidoptera, Crambidae)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Apidae)	1	1	-	1	-	-	-
<i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Vespidae)	2	2	-	-	-	-	-
<i>Pteronemobius gorochovi</i> Storozhenko, 2004 (Orthoptera, Trigonidiidae)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Tetrix tenuicornis</i> Sahlberg, 1891 (Orthoptera, Tetrigidae)	1	1	-	-	-	-	-
<i>Stauroderus</i> sp. (Orthoptera, Acrididae)	-	-	-	1	-	-	-

Примечание: I – пос. Тимирязевский (Уссурийский городской округ); II – с. Пуциловка (Уссурийский городской округ); III – с. Фадеевка (Октябрьский район); IV – с. Кремово (Михайловский район); V – с. Анучино (Анучинский район); VI – с. Новолитовск (Партизанский район); VII – с. Боголюбовка (Дальнереченский район);

*Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля (по данным выкосов) приведена в Приложении 3

В агроценозе картофельного поля также встречаются следующие представители семейства Coccinellidae: *Propylaea quatuordecimpunctata* Linnaeus, 1758, *Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758, *Harmonia axyridis* Pallas, 1773. *P. quatuordecimpunctata* и *C. septempunctata*

являются обычными видами и на самом картофельном поле и по обочинам полей, класс обилия 2 и 3 балла, *H. axyridis* является редким видом для данного агроценоза. Малочисленными для картофельного поля в пос. Тимирязевский являются *Cantharis rustica* Fallen, 1807 (семейство Cantharidae) и вид из семейства Curculionidae sp. (таблица 1).

Малочисленными для картофельного поля в пос. Тимирязевский являются *Cantharis rustica* Fallen, 1807 (семейство Cantharidae) и вид из семейства Curculionidae sp. (таблица 1).

Отряд Hemiptera был представлен 5 семействами (рисунок 2). В агроценозе картофельного поля нами обнаружено 7 видов тли *Rhopalosiphum padi* Linnaeus, 1758, *Myzus persicae* Sulzer, 1776, *Aphis craccivora* Koch, 1854, *Schizaphis graminum* Rondani, 1852, *Acyrtosiphon pisum* Harris, 1776, *Aulacorthum solani* Kaltentbach, 1843, *Aphis gossypii* Glover, 1877 (таблица 1). Тли – мелкие насекомые, принадлежащие к семейству Aphididae надсемейства Aphidoidea подотряда Sternorrhyncha отряда Hemiptera. В мире насчитывается более 4700 видов тлей, распространенных почти всесветно (Хади, Присный, 2015; Nieto Nafria et al., 2007). Многие виды тлей являются значимыми сельскохозяйственными вредителями, нанося серьезный ущерб растениям-хозяевам в результате поглощения большого количества растительных соков и переноса возбудителей заболеваний (Хади, Присный, 2015). Среди тлей особенно опасны виды-полифаги, способные питаться на растениях многих видов и быстро адаптироваться к новым кормовым ресурсам. К таким видам относится *M. persicae* – широко распространенный вредитель сельскохозяйственных культур. По литературным данным, *M. persicae* способен поражать более 900 видов культурных и дикорастущих растений (Webster, 2012), а также является переносчиком нескольких десятков фитопатогенных вирусов, таких как возбудитель мозаики табака, желтухи свеклы, закукливания овса и др. (Жук, 2014). Основными заселителями картофеля являются *M. persicae* и *A. solani*, класс обилия – 3 балла (таблица 1, рисунок 5).



Рисунок 5 – *Myzus persicae* на картофеле (фото автора, Sony IMX633, x 3.0)

В условиях Приморского края персиковая тля не образует массовых колоний на растениях картофеля. На лёт и колонизацию тлей непосредственное влияние оказывают погодные условия. Обложные осадки незначительно влияют на плотность тлей, а вот ливневые дожди практически полностью губят колонию тлей на растениях, лёт в такие дни невозможен. Кроме того, скорость ветра более 3 м/с неблагоприятна для разлета насекомых, при температуре 23-25 °С и сумме атмосферных осадков около 5 мм количество тлей на растениях картофеля достигало максимального значения, от 35 до 64±1,2 штуки на 100 листьях (рисунок 6).

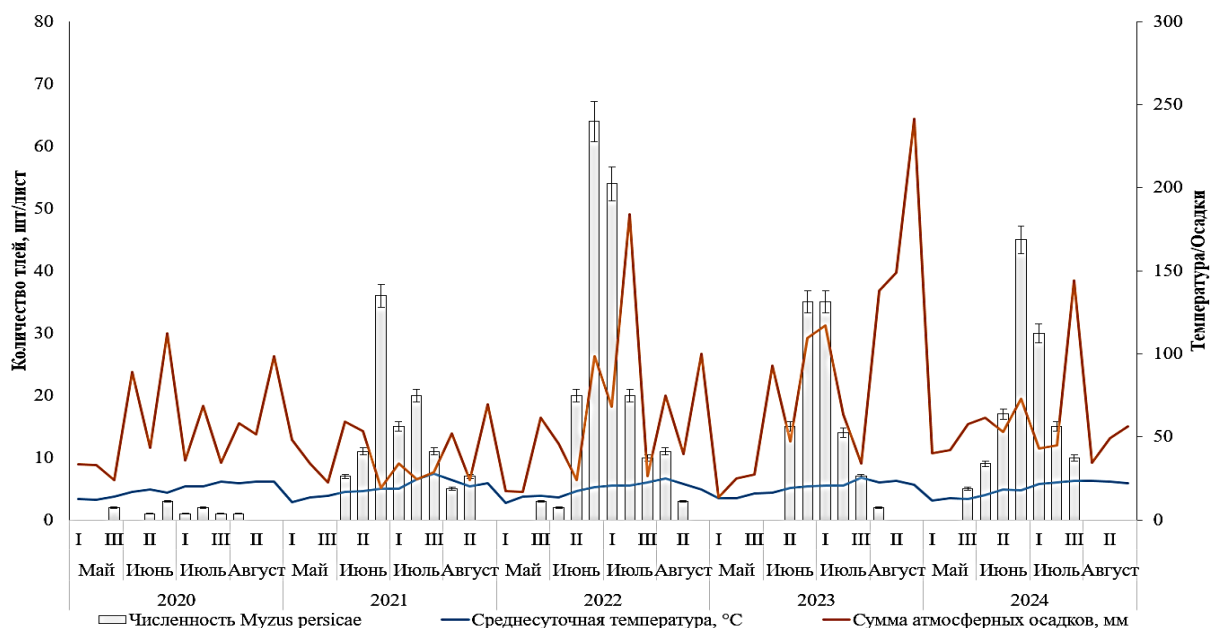


Рисунок 6 – Численность *Myzus persicae* на растениях картофеля методом 100 листьев, пос. Тимирязевский

В энтомофауне картофельного поля семейство Miridae представлено *Lygus pratensis* Linnaeus, 1758. Доля клопов на картофеле составляет до 17% от численности всех насекомых в посадках картофеля, данный вид является обычным в агроценозе (таблица 1). Клопы – обитатели наземной и водной среды. По трофической специализации большинство клопов – фитофаги. Имеются также хищники, паразитические виды и гематофаги. Кроме разнообразия трофической специализации клопам свойственны разнообразие жизненных форм и особенностей экологии (Чайка, 2015). Взрослые клопы и личинки – полифаги, при большой численности повреждают посевы злаков, бобовых, а также питаются на крестоцветных, сложноцветных, маревых и других овощных и плодовых культурах. Могут развиваться на многих видах сорной растительности, впоследствии переходя на возделываемые культуры.

Насекомые семейства Cicadellidae Latreille, 1802 многочисленны в травянистом ярусе и по краю поля. Будучи широким полифагом, цикадовые являются серьезными вредителями сельскохозяйственных культур: древесно-кустарниковых пород, пастбищных и декоративных растений. Кроме того, большой вред цикадовые наносят как переносчики фитопатогенных микроорганизмов (Ануфриев, 1999; Дмитриев, 2000. 308; Глинская и др., 2014; Хамаева и др., 2022) (Великань и др., 1980; Великань и др., 1982; Великань др., 1983). В наших исследованиях *Cicadella viridis* Linnaeus, 1758 встречается в большом количестве на обследуемых полях и прилегающих к ним биотопам, является обычным для данного агроценоза видом, класс обилия – 3 балла (таблица 1). Малочисленными и редкими видами являются виды из семейства Pentotomidae: *Dolycoris baccarum* Linnaeus, 1758, *Carpocoris purpureipennis* De Geer, 1773 и вид *Eurygaster testudinaria* Geoffroy, 1785 из семейства Scutelleridae с классом обилия в 2-1 балла (таблица 1).

Отряд Lepidoptera в агроценозе картофельного поля в пос. Тимирязевский представлен 3 семействами, 7 видами (рисунок 4). Самым многообразным по количеству видов является семейство Noctuidae, в

агроценозе мы зафиксировали 4 вида совок, относящихся к малочисленным или редким видам с баллом обилия 1-2: *Mythimna separata* Walker, 1865, *Agrotis ipsilon* Hufnagel, 1766, *Mamestra brassicae* Linnaeus, 1758, *Lacanobia oleracea* Linnaeus, 1758 (таблица 2). Семейство Pieridae представлено двумя видами: *Pieris brassicae* Linnaeus, 1758 является обычным видом для данного агроценоза, *Pieris rapae* Linnaeus, 1758 – малочисленный вид, класс обилия 1 балл. Семейство Crambidae *Loxostege sticticalis* Linnaeus, 1761 (Lepidoptera,): (таблица 1).

Отряд Нуменоптера представлен двумя видами – редкий для данного агроценоза вид *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 семейство Apidae и малочисленный вид *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 семейство Vespidae (таблица 1).

Отряд Diptera был представлен 3-мя семействами. В большом количестве на полях, обработанных инсектицидами и гербицидами, встречается почвенный комарик *Sciaridae* sp., также встречалась *Muscina stabulans* Fallen, 1817 семейства Muscidae и вид из семейства Sarcophagidae sp. (таблица 1).

Два вида из отряда Orthoptera выявлены в агроценозе картофельного поля в пос. Тимирязевский: *Pteronemobius gorochovi* Storozhenko, 2004 семейства Trigonidiidae и *Tetrix tenuicornis* Sahlberg, 1891 семейства Tetrigidae, оба вида являются редкими с обилием в 1 балл (таблица 1).

Маршрутные обследования по районам возделывания картофеля проведены в с. Пуциловка (Уссурийский городской округ), с. Фадеевка (Октябрьский район), с. Кремово (Михайловский район), с. Анучино (Анучинский район), с. Новолитовск (Партизанский район), с. Боголюбовка (Дальнереченский район) (рисунок 1).

В с. Пуциловка выявлено 20 видов насекомых, самым многочисленным отмечен *Sciaridae* sp. с обилием в 4 балла. Все остальные виды относятся к редким или малочисленным с обилием в 1-2 балла: *Pagria ussuriensis*, *Altica* sp., *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Propylaea quatuordecimpunctata*,

Coccinella septempunctata, *Harmonia axyridis*, *Cantharis rustica*, *Muscina stabulans*, *Myzus persicae*, *Lygus pratensis*, *Dolycoris baccarum*, *Carpocoris purpureipennis*, *Cicadella viridis*, *Mythimna separata*, *Lacanobia oleracea*, *Pieris rapae*, *Apis mellifera*, *Vespa crabro*, *Tetrix tenuicornis* (таблица 1).

В Октябрьском районе в с. Фадеевка нами отмечены следующие насекомые: вид *Sciaridae* sp. в большом количестве на поле, класс обилия 4 балла. К обычным видам с обилием в 3 класса относятся *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Muscina stabulans*, *Pieris brassicae*. *Phaedon cochlearia*, *Pagria ussuriensis*, *Coccinella septempunctata*, *Lygus pratensis*, *Eurygaster testudinaria* вид из семейства Curculionidae Latreille, вид из инфраотряда Parasitica Hartig, 1837 являются редкими или малочисленными (таблица 1). По обочинам полей много видов из семейства Chrysomelidae с классом обилия в 2-3 балла: *Entomoscelis adonidis*, *Colaphellus alpinus*, *Altica* sp., *Phyllotreta cruciferae*, также отмечены *Pieris rapae*, *Coccinella septempunctata*, которые являются малочисленными для данного агроценоза (таблица 1). На картофельном поле Aphididae не обнаружено. Произрастают осот полевой (*Sonchus arvensis* L., 1753), горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), марь белая (*Chenopodium album* L., 1753), амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L., 1753), подорожник большой (*Plantago major* L.), канатник Теофраста (*Abutilon theophrasti* Medik., 1787), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), конский щавель (*Rumex confertus* Willd., 1809).

В с. Кремово (Михайловский район) на картофельном поле нами выявлено 16 видов насекомых *Sciaridae* sp. являются доминирующими в данном агроценозе, класс обилия 5 баллов. *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Cicadella viridis*, *Lygus pratensis* являются обычными видами для данного агроценоза, класс обилия 3 балла (таблица 1). Все остальные виды относятся к редким и малочисленным, 2-3 балла: *Pieris brassicae*, *Stauroderus scalaris* Fischer von Waldheim, 1846 (сем. Acrididae MacLeay, 1819) (скорее всего этот вид кобылки, род *Stauroderus*), *Coccinella septempunctata*, вид из инфраотряда Parasitica, *Cantharis rustica*, *Altica* sp.,

Apis mellifera, *Eurygaster testudinaria*, *Aphididae* sp. (все из таблицы 1). Обычной растительностью биотопов по краю поля являются мальва маленькая (*Malva pusilla* Sm., 1795), осот полевой (*S. arvensis*), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 1933), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F.H.Wigg., 1780), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris* W.T.Aiton, 1812), галинсога мелкоцветковая (*Galinsoga parviflora* Cav., 1795).

Энтомофауна картофельного поля в с. Анучино (Анучинский район) представлена 13 видами насекомых: вид из семейства Curculionidae Latreille, *Muscina stabulans*, *Coccinella septempunctata*, *Lygus pratensis*, вид из инфраотряда Parasitica, *Cicadella viridis*, *Mythimna separata*, *Phaedon cochlearia*, *Eurygaster testudinaria*, *Altica* sp., *Dolycoris baccarum*, Syrphidae sp. (Diptera, Syrphidae), Sciaridae sp. Из семейства Aphididae выявлена *Myzus persicae* (таблица 1). Обычными видами с классом обилия в 3 балла являются *Muscina stabulans* и *Cicadella viridis*, многочисленный вид *Sciaridae* sp., все остальные виды относятся к редким и малочисленным, с баллами обилия 1-2 (таблица 1). По краю поля произрастает марь белая (*C. album*), амброзия полыннолистная (*A. artemisiifolia*), осот полевой (*S. arvensis*), ромашник непахучий (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip., 1844), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), подорожник большой (*P. major*), одуванчик лекарственный (*T. officinale*), пырей ползучий (*E. repens*). Рядом с полем растут дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) и береза маньчжурская (*Betula pendula* subsp. *mandshurica* (Regel) Ashburner & McAll., 2013).

В с. Новолитовск (Партизанский район) по обочине поля много *Cicadella viridis*, *Pieris brassicae* и *Pieris rapae* – класс обилия 3 балла (таблица 1). Само поле чистое, нет ни сорной растительности, ни насекомых. Встречаются только *Sciaridae* sp. (таблица 1). Произрастает клевер луговой (*Trifolium pratense* L., 1753), лопух большой (*Arctium lappa* L., 1753), осот полевой (*S. arvensis*), герань луговая (*Geranium pratense* L.), мальва

маленькая (*M. pusilla*), хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana* G.Gaertn., V.Mey. & Scherb., 1800), амброзия полыннолистная (*A. artemisiifolia*), одуванчик лекарственный (*T. officinale*).

С. Боголюбовка (Дальнереченский район): на поле в большом количестве встречается *Henosepilachna vigintioctomaculata* – класс обилия 4 балла. Видов из семейства Aphididae не обнаружено. По обочине поля встречается *Cicadella viridis* и *Pieris rapae* (таблица 1). Произрастает злаковое разнотравье, ежовник обыкновенный (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., 1812), осот полевой (*S. arvensis*), амброзия полыннолистная (*A. artemisiifolia*), лопух большой (*A. lappa*), одуванчик лекарственный (*T. officinale*), марь белая (*C. album*), акалифа южная (*Acalypha australis* L., 1753), канатник Теофраста (*A. theophrasti*), галинсога мелкоцветковая (*G. parviflora*).

Видовое богатство энтомофауны агроценозов картофельного поля оценивали с помощью индексов Шеннона, Пиелу, Маргалёфа. Индекс Шеннона характеризует разнообразие и выравненность в сообществе, т.е. чем больше видов в сообществе и чем меньше они отличаются по численности, тем выше значение индекса (Псарев, 2020). Значение индекса Шеннона для с. Фадеевка, с. Пуциловка и пос. Тимирязевский варьирует от 2,30 до 2,57 соответственно, что указывает на видовое богатство данных агроценозов и на относительно равномерное распределение видов (таблица 2). Для агроценозов с меньшим числом видов характерно снижение индекса Шеннона; так, энтомофауна картофельного поля в с. Новолитовск и в с. Боголюбовка характеризуются крайне низкими значениями индекса Шеннона – 0,71 и 0,60, что связано как с общим уменьшением видового богатства, так и с увеличением доминирования отдельных видов. Индекс Шеннона в с. Кремово и с. Анучино равен 1,93 и 1,60 соответственно (таблица 2). Индекс выравненности Пиелу изменяется от 0 до 1, при показателе 1 сообщество характеризуется равным обилием всех видов (Псарев, 2020). Энтомофауна картофельного поля в с. Пуциловка и в с. Фадеевка характеризовались наибольшей относительной однородностью –

индекс Пиелу равен 0,81 и 0,83 (таблица 2). Наибольшее видовое богатство характерно для агроценоза в пос. Тимирязевский – 41 вид, D_{Mg} равен 5, 16. С. Новолитовск и с. Боголюбовка имели минимальное значение индекса Маргалёфа 0,53 и 0,40 соответственно и минимальные значения видового богатства: 0,71 для с. Новолитовск и 0,60 для с. Боголюбовка (таблица 2).

Таблица 2 – Видовое богатство энтомофауны агроценоза картофельного поля (ВЫКОСЫ)

№	Точка сбора	Видовое богатство (D)	Индекс Шеннона (H)	Индекс Пиелу (E)	Индекс Маргалёфа (D_{Mg})
I	пос. Тимирязевский	5,42	2,57	0,69	5,16
II	с. Пуциловка	3,49	2,44	0,81	3,31
III	с. Фадеевка	2,69	2,30	0,83	2,35
IV	с. Кремово	2,77	1,93	0,70	2,44
V	с. Анучино	2,36	1,60	0,62	2,18
VI	с. Новолитовск	0,71	0,74	0,53	0,53
VII	с. Боголюбовка	0,60	0,51	0,47	0,40

Коэффициент Жаккара и коэффициент Сёренсена-Чекановского основаны на наличии общих видов в сравниваемых бтотопах (рисунок 7). В наших исследованиях пос. Тимирязевский – с. Пуциловка, пос. Тимирязевский – с. Фадеевка и пос. Тимирязевский – с. Анучино имеют наибольшее сходство по коэффициенту Жаккара (рисунок 7). Пос. Тимирязевский – с. Пуциловка, пос. Тимирязевский – с. Фадеевка, пос. Тимирязевский – с. Анучино, с. Пуциловка – с. Анучино, с. Фадеевка – с. Анучино и с. Новолитовск – с. Боголюбовка характеризуются сходством видов по коэффициенту Сёренсена-Чекановского (рисунок 7).

Почвенные ловушки ставили в с. Кремово, в с. Пуциловка и в пос. Тимирязевском. Всего на почвенные ловушки попало 47 видов насекомых. В с. Кремово – 7 видов, в с. Пуциловка – 22 вида, в пос. Тимирязевском – 32 вида. Такой разброс в количестве видов объясняется тем, что в пос. Тимирязевском поле не обрабатывали пестицидами (инсектицидами и гербицидами). Во всех агроценозах встречались три вида из семейства Carabidae Latreille, 1802: *Poecilus encopoleus* Solsky, 1873, *Carabus granulatus*

Linnaeus, 1758, *Claenis pallipes* Gebler, 1823, один вид из семейства Silphidae Latreille, 1807 – *Silpha perforata* Gebler, 1832 и виды из семейства Chrysomelidae Latreille, 1802 (таблица 3).

Коэффициент Жаккара в %								Коэффициент Чекановского – Сёренсена в %							
	I	II	III	IV	V	VI	VII		I	II	III	IV	V	VI	VII
I	100	49	47	42	56	10	7	I	100	66	53	49	55	18	14
II	49	100	29	29	44	20	15	II	66	100	44	44	60	33	26
III	47	29	100	23	38	18	19	III	53	44	100	33	55	30	32
IV	42	29	23	100	21	18	19	IV	49	44	33	100	35	30	32
V	56	44	28	21	100	13	7	V	55	60	55	35	100	24	29
VI	10	20	18	18	13	100	40	VI	18	33	30	30	24	100	57
VII	7	15	19	19	7	40	100	VII	14	26	32	32	29	57	100

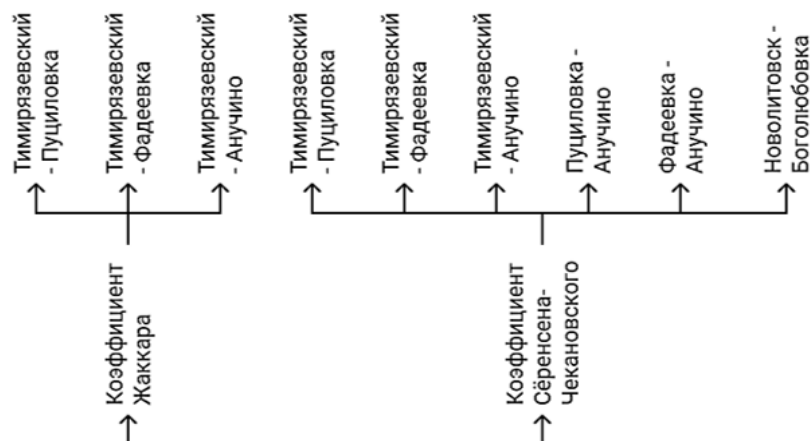


Рисунок 7 – Меры сходства и различия энтомофауны агроценоза картофельного поля (выкосы)

Примечание: I – пос. Тимирязевский (Уссурийский городской округ); II – с. Пуциловка (Уссурийский городской округ); III – с. Фадеевка (Октябрьский район); IV – с. Кремово (Михайловский район); V – с. Анучино (Анучинский район); VI – с. Новолитовск (Партизанский район); VII – с. Боголюбовка (Дальнереченский район)

В с. Кремово в почвенные ловушки попали три вида из семейства Carabidae: *Poecilus encopoleus*, *Claenis pallipes*, *Carabus granulatus*, один вид из семейства Silphidae – *Silpha perforata*, эти виды характеризуются как многочисленные для данного агроценоза, и единичные особи *Caccobius (Caccophilus) sordidus* из семейства Scarabaeidae (таблица 3).

В с. Пуциловка к многочисленным видам, выловленным на почвенные ловушки в агроценозе картофеля, относились *Cantharis rustica* из семейства Cantharidae, *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae), *Poecilus encopoleus*

(Coleoptera, Carabidae) и *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae), к малочисленным видам с обилием в 2 балла относились *Bembidion (Bembidion) mandli* (Coleoptera, Carabidae), *Onthophagus olsoufieffi* (Coleoptera, Scarabaeidae) и *Muscina stabulans* (Muscidae, Diptera). Все остальные насекомые встречались в единичном экземпляре и относились к редким видам в данном агроценозе: два вида из семейства Noctuidae, *Moechotypa diphysis* из семейства Cerambycidae, *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera, Tetrigidae) *Melolontha hippocastani* (Coleoptera, Scarabaeidae), *Silpha perforata* (Coleoptera, Silphidae) (таблица 3).

Таблица 3 – Видовой состав энтомофауны агроценоза картофельного поля (почвенные ловушки)

Вид	Класс обилия*		
	пос. Тимирязевский	с. Пуциловка	с. Кремово
<i>Poecilus encopoleus</i> Solsky, 1873 (Coleoptera, Carabidae)	5	4	4
<i>Chlaenius (Chlaenius) pallipes</i> Gebler, 1823 (Coleoptera, Carabidae)	3	1	4
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1785 (Coleoptera, Carabidae)	4	1	4
<i>Carabus (Hemicarabus) tuberculatus</i> Dejean, 1829 (Coleoptera, Carabidae)	1	-	-
<i>Bembidion (Bembidion) mandli</i> Netolitzky, 1932 (Coleoptera, Carabidae)	3	2	-
<i>Calosoma (Campalita) chinense</i> Kirby, 1817 (Coleoptera, Carabidae)	1	-	-
<i>Pterostichus (Eosteropus) japonicus</i> Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Carabidae)	2	-	-
<i>Silpha perforata</i> Gebler, 1832 (Coleoptera, Silphidae)	3	1	4
<i>Cantharis rustica</i> Fallen, 1807 (Coleoptera, Cantharidae)	3	4	-
<i>Pagria ussuriensis</i> Moseyko & L. Medv (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	1	-
<i>Phaedon cochlearia</i> Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	-	-
<i>Altica</i> sp. (Coleoptera, Chrysomelidae)	3	-	-
Chrysomelidae sp. (Coleoptera, Chrysomelidae)	1	1	-
<i>Caccobius (Caccophilus) sordidus</i> Harold., 1886 (Coleoptera, Scarabaeidae)	1	-	1

Продолжение таблицы 3

Вид	Класс обилия*		
	Тимирязевский	Пуциловка	Кремово
<i>Onthophagus olsoufieffi</i> Boucomont, 1924 (Coleoptera, Scarabaeidae)	1	2	-
<i>Melolontha hippocastani</i> Fabricius, 1801 (Coleoptera, Scarabaeidae)	-	1	-
Curculionidae sp. (Coleoptera, Curculionidae)	1	-	-
<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Coccinellidae)	1	-	-
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Coccinellidae)	1	-	-
Tetrigidae sp. (Orthoptera, Tetrigidae)	1	-	-
<i>Muscina stabulans</i> Fallen, 1817 (Muscidae, Diptera)	2	2	-
<i>Mythimna separata</i> Walker, 1865 (Lepidoptera, Noctuidae)	-	1	-
Noctuidae sp. (Lepidoptera, Noctuidae)	-	1	-
<i>Axylia putris</i> Linnaeus, 1761 (Lepidoptera, Noctuidae)	1		-
<i>Euclidia dentata</i> Staudinger, 1871 (Lepidoptera, Noctuidae)	2	-	-
<i>Cicadella viridis</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Cicadellidae)	1	-	-
<i>Lygus pratensis</i> Linnaeus, 1758 (Hemiptera, Miridae)	1	-	-

Примечание: *Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля приведена в Приложении 4.

Согласно нашим исследованиям с применением почвенных ловушек, в пос. Тимирязевский в агроценозе картофеля доминирующим был вид из семейства Carabidae: *Poecilus encopoleus* с классом обилия в 5 баллов, *Carabus granulatus* (Coleoptera, Carabidae) являлся многочисленным видом. *Claenis pallipes* (Coleoptera, Carabidae), Elateridae sp. (Coleoptera, Elateridae), *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae), *Silpha perforata* (Coleoptera, Silphidae), *Cantharis rustica* (Coleoptera, Cantharidae), *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae), относились к обычным видам, обитающим в данном агроценозе (таблица 4). Виды из семейства Chrysomelidae Latreille, *Muscina stabulans* (Muscidae, Diptera), два вида из семейства Noctuidae: *Euclidia dentata* и *Axylia putris* (Lepidoptera, Noctuidae), *Tetrix tenuicornis* (Orthoptera, Tetrigidae), *Pteronemobius gorochovi* (Orthoptera, Trigonidiidae), *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae), вид из семейства Curculionidae (Coleoptera,

Curculionidae), *Cicadella viridis* (Hemiptera, Cicadellidae), *Lygus pratensis* (Hemiptera, Miridae), *Polistes sp.* относились к редким и малочисленным видам (таблица 3).

Картофельные поля, обработанные пестицидами (инсектицидами и гербицидами), не отличались большим видовым разнообразием (рисунок 8).



Рисунок 8 – Картофельное поле: а) обработанное пестицидами; б) не обработанное пестицидами (фото автора)

Пестициды, попадая в окружающую среду, могут косвенно влиять на целевые и нецелевые виды способами, которые часто противоречат их предполагаемому использованию (Sánchez-Bayo, 2021). Так, плотность насекомых в агроценозах может зависеть от гербицидов, обычно используемых для борьбы с сорняками, несколькими путями: во-первых, гербициды могут вызывать прямую гибель насекомых, присутствующих как во время, так и сразу после применения препарата; во-вторых, гербициды могут индуцировать защитные реакции растений, которые повышают устойчивость к фитофагам; в-третьих, гербициды могут изменять численность и состав популяций сорных растений, что, в свою очередь, может изменить структуру сообществ насекомых, обнаруживаемых впоследствии в агроценозе (Kraus, Stout, 2019). Доказать количественное соотношение удобрений и пестицидов мы не можем, поскольку протоколы защиты растений составляют коммерческую тайну фермеров, однако, если опираться на существующие системы защиты, то груз пестицидов и

удобрений на агроценоз картофеля является значительным о чем можно познакомиться в соответствующих источниках (Система защиты картофеля ...; Спиглазова, 2020). По мере интенсификации сельского хозяйства растут темпы изменения фауны агроценоза (Kraus, Stout, 2019; Спиглазова, 2020). В целом, доказано, что даже комплекс азотных, фосфорных и калийных удобрений, которые в обязательном порядке вносят под картофель для повышения урожайности, оказывают опосредованное действие на насекомых через изменение биохимического состава листьев, что проявляется как в изменении качества пищи, так и в усилении выделения растениями защитных веществ (Юревич, 1976).

Ниже представлен обобщенный список видов энтомофауны картофельного ценоза.

Список видов энтомофауны картофельного ценоза

Отряд Coleoptera

Семейство Carabidae Latreille, 1802

Poecilus encopoleus Solsky, 1873

Chlaenius (Chlaenius) pallipes Gebler, 1823

Carabus granulatus Linnaeus, 1785

Carabus (Hemicarabus) tuberculatus Dejean, 1829

Bembidion (Bembidion) mandli Netolitzky, 1932

Calosoma (Campalita) chinense Kirby, 1817

Pterostichus (Eosteropus) japonicus Motschulsky, 1860

Семейство Chrysomelidae Latreille, 1802

Phaedon cochlearia Linnaeus, 1758

Entomoscelis adonidis Pallas, 1771

Colaphellus alpinus Gebl.

Pagria ussuriensis Moseyko & L. Medv

Altica sp. (Coleoptera, Chrysomelidae)

Семейство Chrysomelidae Latreille, 1802

Подсемейство Galerucinae Latreille, 1802

Phyllotreta cruciferae Goeze, 1777

Epitrix cucumeris Harris, 1851

Phyllotreta atra Fabricius, 1775

Phyllotreta undulata Kutschera, 1860 (= *nemorum* Linnaeus, 1758)

Семейство Coccinellidae Latreille, 1807

Henosepilachna vigintioctomaculata Motschulsky, 1858

Coccinella septempunctata Linnaeus, 1758

Propylaea quatuordecimpunctata Linnaeus, 1758

Harmonia axyridis Pallas, 1773

Adonia variegata Goeze, 1777

Семейство Cantharidae Imhoff, 1856

Cantharis rustica Fallen, 1807

Семейство Scarabaeidae Latreille, 1802

Onthophagus olsoufieffi Voucomont, 1924

Maladera renardi Ballion 1870 (Coleoptera, Scarabaeidae)

Caccobius (Caccophilus) sordidus Harold., 1886

Семейство Curculionidae Latreille, 1802

Apion assimile Kby. (*A. bohemani* Bed., *A. incertus* Desbr.).

Ceutorrhynchus pleurostigma Marscham, 1802

Семейство Silphidae Latreille, 1807

Silpha perforata Gebler, 1832

Отряд Diptera Linnaeus, 1758

Семейство Muscidae Latreille, 1802

Muscina stabulans Fallen, 1817

Семейство Sarcophagidae Macquart, 1834

(вид не определен)

Семейство Elateridae Leach, 1815

Agriotes (Agriotes) obscurus Linnaeus, 1758

Подсемейство Agrypninae Candèze, 1857

Agrypnus binodulus Motschulsky, 1861

Семейство Syrphidae Latreille, 1802

(вид не определен)

Семейство Sciaridae Billberg, 1820

(вид не определен)

Отряд Hemiptera Linnaeus, 1758

Семейство Aphidoidea Latreille, 1802

Rhopalosiphum padi Linnaeus, 1758

Myzus persicae Sulzer, 1776

Aphis craccivora Koch, 1854

Schizaphis graminum Rondani, 1852

Acyrtosiphon pisum Harris, 1776

Aulacorthum solani Kaltenbach, 1843

Aphis gossypii Glover, 1877

Семейство Miridae Hahn, 1883

Lygus pratensis Linnaeus, 1758

Семейство Pentatomidae Leach, 1815

Dolycoris baccarum Linnaeus, 1758

Семейство Pentatomidae Leach, 1815

Подсемейство Pentatominae Spinola, 1850

Carpocoris purpureipennis De Geer, 1773

Семейство Scutelleridae Leach, 1815

Eurygaster testudinaria Geoffroy, 1785

Семейство Cicadellidae Latreille, 1802

Cicadella viridis Linnaeus, 1758

Отряд Lepidoptera Linnaeus, 1758

Семейство Noctuidae Latreille, 1809

Mythimna separata Walker, 1865

Agrotis ipsilon Hufnagel, 1766

Mamestra brassicae Linnaeus, 1758

Lacanobia oleracea Linnaeus, 1758

Axylia putris Linnaeus, 1761

Euclidia dentata Staudinger, 1871

Deltote bankiana Fabricius, 1775

Семейство Pieridae Duponchel, 1835

Pieris brassicae Linnaeus, 1758

Pieris rapae Linnaeus, 1758

Семейство Crambidae Latreille, 1810

Loxostege sticticalis Linnaeus, 1761

Отряд Hymenoptera Linnaeus, 1758

Семейство Formicidae Latreille, 1802

Lasius niger Linnaeus, 1758

Семейство Vespidae

Vespa crabro Linnaeus, 1758

Polistes sp.

Семейство Apidae Latreille, 1802

Подсемейство Arinae Linnaeus, 1758

Apis mellifera Linnaeus, 1758

Отряд Thysanoptera Haliday, 1836

Семейство Thripidae Stevens, 1829

Thrips tabaci Lindeman, 1889

Frankliniella intonsa Trybom, 1895

Thrips fuscipennis Haliche, 1836

Отряд Orthoptera Latreille, 1793

Семейство Trigonidiidae Saussure, 1874

Pteronemobius gorochovi Storozhenko, 2004

Семейство Tetrigidae Rambur, 1838

Tetrix tenuicornis Sahlberg, 1891

Семейство Acrididae MacLeay, 1819

Stauroderus sp.

Отряд Neuroptera Linnaeus, 1758

Семейство Chrysopidae Schneider, 1851

Chrysoperla carnea Stephens, 1836

3.2 Насекомые-переносчики фитовирусов в посадках картофеля

Среди насекомых, обитающих в агроценозе картофельного поля в Приморском крае, нами установлено, что векторами вирусной инфекции являлись *Cicadella viridis*, *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Dolycoris baccarum*, *Mythimna separata*, *Lygus pratensis*, *Myzus persicae*, *Phaedon cochleariae*. Причем, *Cicadella* sp. и *M. persicae* носительствовали PVY, PVS, PVM, PVA, PLRV и PSTVd (таблица 4) (Sobko et al., 2021, 2022). Кроме *M. persicae* нами установлено, что вектором вирусов картофеля является *Rhopalosiphum padi*, в насекомых обнаружены PVY, PVS, PLRV и PSTVd (таблица 4).

Таблица 4 – Насекомые-векторы фитовирусов картофеля в Приморском крае (цит. по Sobko et al., 2021)

Вид насекомого	Картофельные вирусы						
	PVY	PVX	PVA	PVS	PVM	PLRV	PSTVd
<i>Cicadella viridis</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i>	+	+	-	+	+	+	+
<i>Dolycoris baccarum</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Mythimna separata</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Lygus pratensis</i>	+	-	-	+	+	+	+
<i>Myzus persicae</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhopalosiphum padi</i>	+	-	-	+	-	+	+
<i>Phaedon cochleariae</i>	+	-	-	+	+	+	-

Примечание: «+» – наличие фитовируса в насекомом; «-» – отсутствие фитовируса в насекомом

Картофель не является растением-хозяином для черемухово-злаковой тли, но установлено, что *R. padi* не способен быстро отличать растения-хозяина и не хозяина, в результате чего в поисках пищи, особенно по окраине полей, рядом со злаковым разнотравьем, *R. padi* делают большое количество пробных проколов в растениях картофеля (Wiktelius, 1982; Schröder et al., 2015; Matsishina et al., 2021). Голодная тля, попав на растение, обычно делает несколько коротких проб, во время которых и происходит передача вирусов (Рязанцев, Завриев, 2009). Известно, что черемухово-злаковая тля переносит вирус картофеля Y (Kostiw, 1979; Schröder et al., 2015; Gandrabur, Vereshchagina 2019), однако крылатые формы *Rhopalosiphum padi* не являются эффективными переносчиками вируса PVY по сравнению с видами тлей, питающимися на картофеле (Galimberti et al., 2020).

По нашим данным, *Lygus pratensis* является переносчиком PVY и PVS, эти вирусы были обнаружены у всей выборки, PVM переносят 75% особей, PLRV – 50%. Вирусы PVA и PVX нами выявлены не были. По литературным данным, *L. pratensis* является вектором вирусов, вызывающих мозаичные болезни картофеля – PVM, PVY, PVS, а также вируса скручивания листьев картофеля (Лебедева и др., 1982). Способностью переносить PLRV обладают перезимовавшие клопы, личинки, отродившиеся и выросшие на растениях картофеля, зараженного PLRV, имаго 1-го и 2-го поколения, питавшиеся на инфицированном растении (Matsishina et al., 2020; Мацишина и др., 2020, Собко, 2023). По нашим данным луговой клоп в Приморском крае выходит из диапаузы в середине апреля. Активно питается и начинает откладывать яйца со второй декады мая (10-13 мая). Время развития яиц в среднем составляет 9 ± 1 дней. Первые личинки появляются в третьей декаде мая (21-22 мая), массово – в первой декаде июня. За сезон дает два-три поколения. Зимуют взрослые особи и личинки под растительными остатками (таблица 5).

Таблица 5 – Фенология *Lygus pratensis* в агроценозе картофеля в Приморском крае (2019-2024 гг.)

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

Примечания: ● – активное имаго; ☐ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; ☐ – куколка

В Приморском крае наибольшее значение как вредитель сельскохозяйственных культур имеет картофельная коровка *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Иванова, 1961; Ермак и др., 2020; Ермак, Мацишина, 2022). Особенно эффективными переносчиками являются личинки и молодые жуки двадцативосьмипятнистой картофельной коровки в силу их мобильности и прожорливости (Ермак, Мацишина, 2022). В наших исследованиях *H. vigintioctomaculata* носительствовала PVY, PVS, PVM, PLRV и PSTVd (Собко, 2023).

По нашим данным (Мацишина и др., 2023а, 2023б), выход *H. vigintioctomaculata* из диапаузы наблюдался во второй декаде мая (18-19 мая). Первые яйцекладки отмечали в конце третьей декады мая (25 мая). Массовое отрождение яиц наблюдали с конца первой декады июня. Первые личинки – со второй декады июня. Продолжительность личиночной стадии 17 ± 2 дней. В конце четвертого возраста личинки становятся малоподвижными, прикрепляются к нижней поверхности листа и окукливаются. Продолжительность стадии куколки составляла 8 ± 2 дня. Молодые жуки отмечались с первой декады июля. Яйцекладки летней генерации отмечены нами с конца третьей декады июля. Личинок первого возраста наблюдали с первой декады августа, куколки отмечали с конца второй декады августа, с третьей декады августа отмечали лёт имаго (таблица 6).

Таблица 6 – Фенология *Henosepilachna vigintioctomaculata* в агроценозе картофеля в Приморском крае (2019-2024 гг.)

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

Примечания: ● – активное имаго; ◐ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Капустный листоед (хреновый листоед) *Phaedon cochlearia* (Fabricius, 1792) (Coleoptera: Chrysomelidae) относится к ориентально-палеарктическому виду, распространен в Палеарктической и Ориентальной областях (Сергеев 2017; 2022). Насекомые трофически связаны с растениями из семейства Brassicaceae, фитофаг в процессе питания у растений обгрызает листья, а при большой численности жуки и личинки полностью уничтожают мякоть листа, оставляя одни жилки (Беляев и др. 1995; Павлов 2016).

Листоеды являются векторами вирусной инфекции. В процессе питания фитовирусы со слюной насекомых попадают в паренхиму листа, откуда патогены распространяются по всему растению. Таким образом, насекомых можно рассматривать как вредителей растений, так и переносчиков фитовирусов (Wielkopolan et al., 2021). В наших исследованиях капустный листоед после выхода из диапаузы обнаружен на сурепке обыкновенной (*Barbarea vulgaris*), щавеле конском (*Rumex confertus*), мари белой (*Chenopodium album*), подорожнике большом (*Plantago major*), клевере луговом (*Trifolium pratense*), произрастающих по обочинам картофельного поля. На всех этих растениях отмечался акт питания данного фитофага. Также капустный листоед в ходе маршрутных обследований по Приморскому краю нами обнаружен на растениях картофеля в количестве 12 ± 2 шт/раст., повреждение листьев в виде множественных маленьких

отверстий. Максимальное количество *P. cochlearia* на растениях картофеля зафиксировано с третьей декады мая до первой декады июня. На растениях картофеля, поврежденных листоедом, отмечались признаки фитовирусной инфекции: мозаичность, межжилковый хлороз, морщинистость листовой пластины (Собко, 2025). В связи с тем, что жуки-листоеды являются доказанными векторами вирусной инфекции (Feres, Rassah, 2015), мы провели анализ наличия/отсутствия фитовирусной инфекции в кормовых растениях и в самом насекомом. По нашим данным, в теле *P. cochlearia* обнаружены вирусы картофеля PVY, PVS, PVM, PLRV (таблица 4) (Собко, 2025).

В Приморском крае *P. cochleariae* выходит из диапаузы во второй декаде апреля (с 14 по 18 апреля). Первые яйцекладки обнаруживаются в первых числах мая (5-8 мая). Насекомые откладывают яйца около месяца, в наших исследованиях мы наблюдали яйцекладки до второй декады июня (16-19 июня). Начало выхода личинок из яйца – вторая декада мая, продолжается до первой декады июля (таблица 7).

Таблица 7 – Фенология *Phaedon cochleariae* в агроценозе картофеля в Приморском крае (2019-2024 гг.) (цит. по Собко, 2025)

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

Примечания: ● – активное имаго; ☐ – имаго в состоянии диапаузы; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Время прохождения личиночной стадии $18 \pm 2,0$ дней. Личинки имеют четыре возраста, по достижению IV возраста личинки окукливаются в верхнем слое почвы. Стадия куколки наступает в первой декаде июня (2-3 июня, может – 30-31 мая) и длится до первой декады июля. Первое

поколение молодых жуков отмечается с третьей декады июня, массовое – с первой декады июля. Отродившиеся жуки яйца откладывают с середины июля. Общая продолжительность жизни составляет $35 \pm 2,0$ дня. На зимовку уходят жуки и куколки в конце августа-начале сентября. Зимуют насекомые в почве и под растительным опадом (таблица 7) (Собко, 2025).

Таким образом, несмотря на то, что капустный листоед не является специализированным вредителем картофеля, в агроценозе картофельного поля насекомые обнаружены на растениях картофеля, кроме того, отмечен акт питания *P. cochlearia* на картофеле.

Cicadella viridis имеет важное хозяйственное значение, поскольку является всеядным вредителем, кроме того, широко распространена по всему миру, ареал включает восточную часть Палеарктического экорегиона, Ближний Восток, большую часть Европы. Более 100 патогенов, которые вызывают заболевания растений и наносят значительный ущерб сельскому хозяйству, могут передаваться *C. viridis* (Zhong, Zhang, Wei, 2015). В наших исследованиях цикадка зеленая является одним из компонентов агроценоза картофеля. Питаясь соком растений, насекомое может делать пробные проколы и на растениях картофеля, таким образом, перенося фитовирусы картофеля с одних растений на другие. По нашим данным и по данным Грониной (2000), выход личинок *C. viridis* из яйца происходит в конце второй-начале третьей декады мая (18-22 мая). Продолжительность личиночной стадии $29 \pm 2,0$ дней. Откладка яиц начинается со второй декады июля (11-13 июля). Выход личинок из яйца происходит в первой декаде августа (5-8 августа). Имаго появляется в конце третьей декады августа, массовый лет имаго наблюдается в первой декаде сентября. Яйца на зимовку откладывают с третьей декады сентября. Летнюю кладку яиц насекомые осуществляют на сорные травянистые растения. Осенью яйца откладывают под кору деревьев. Причем, по данным Грониной (2000), яйца откладываются только под гладкую кору растений, огрубевшая и потрескавшаяся кора не доступна для кладки яиц (Гренина, 2000) (таблица 8).

Таблица 8 – Фенология *Cicadella viridis* в агроценозе картофеля в Приморском крае (2019-2024 гг.)

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

Примечания: ● – активное имаго; ○ – яйцо; ■ – личинка; □ – куколка

Личинки *Mythimna separata* по литературным данным питаются 95 видами растений (Yooboon, Bullangpoti, Kainoh, 2020; Navasero, Navasero, 2022). Японскими учеными установлено питание *M. separata* на растениях картофеля (Кояма, Matsumura, 2019). Таким образом, питаясь на растениях картофеля *M. separata*, переносит с больных растений картофеля на здоровые, а также на сорные растения вирус картофеля Y, вирус картофеля S, вирус картофеля M, вирус картофеля A и вирус скручивания листьев картофеля PLRV. По нашим данным, лёт бабочек *M. separata* перезимовавшего поколения происходит с конца мая до 2 декады июля, лёт имаго I поколения в 1-2 декадах августа, бабочки II поколения были зафиксированы нами в сентябре-октябре (таблица 9) (Мацшина и др., 2019).

Таблица 9 – Фенология *Mythimna separata* в Приморском крае (2019-2024 гг.)

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	1	2	3
	●	●	●	●																
		○	○																	
			■	■	■	■	■													
							□	□												
									●	●	●	●	◐	◐	◐	◐	◐	◐	◐	◐
										○	○									
											■	■	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆
												□	□	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲
													●	●	●	◐	◐	◐	◐	◐

Примечания. ● – активные имаго, ◐ - имаго в состоянии диапаузы, ○ – яйцо, ■ – личинка, ◆ - личинка в состоянии диапаузы, □ – куколка, ▲ – куколка в состоянии диапаузы.

Таким образом, несмотря на то, что картофельное поле характеризуется скудностью своей фауны по сравнению луговыми или лесными ценозами, видовой состав энтомофауны агроценоза картофельного поля в Приморском крае насчитывает 67 видов насекомых.

Подавляющее большинство – это насекомые-фитофаги, которые относятся к отряду Coleoptera, питающиеся на картофеле. Видовой состав насекомых, обитающих на картофельном поле в Приморском крае, отличается от европейской части России, в нашем случае основным вредителем является *H. vigintioctomaculata*, в европейской части России супердоминантом является *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Павлюшин и др., 2008; Гриценко и др., 2020). Отличается и афидофауна картофельного поля, так, для Ленинградской области выявлено 25 видов тлей. К основным видам тлей, наблюдавшихся на делянках, относят *Anoecia corni* F. (26,3%), *Aphis fabae* Scop (17,1%), *Rhopalosiphum padi* L. (9,3%) и *Aulacorthum solani* Kalt. (8,3%) (Бендикайте, 2021). В наших исследованиях основными видами тли на картофеле были *Myzus persicae* и *Aulacorthum solani*. Жужелиц в агроценозе картофельного поля европейской части России и сопредельных территорий изучал Коваль (2009), видовой состав жужелиц на картофельных полях различных регионов России не равномерен, *Carabus granulatus* представлен на полях Центральной нечерноземной зоны России и в Северо-Западном регионе (Коваль, 2009). В Приморском крае *C. granulatus* является многочисленным видом на картофельных полях.

Своеобразные экологические условия агробиоценозов как одного из типов рукотворных или антропогенных, экосистем, функционирование которых полностью определяются деятельностью человека, во многом отличны от условий природных биологических сообществ. С развитием земледельческой культуры в агробиоценозах сложился и специфический набор видов членистоногих, нематод и фитопатогенных микроорганизмов (Конарев, 2017). По сравнению с природными биогеоценозами они значительно обеднены по составу (биоразнообразию), однако включают

виды, которые отличаются лучшей приспособляемостью к такой антропогенной среде обитания и благодаря этому стали вредоносными для культурных растений (Вилкова, 2000).

ГЛАВА 4 СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ КАК ЕСТЕСТВЕННАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ НАСЕКОМЫХ-ПЕРЕНОСЧИКОВ

4.1 Видовой состав сеgetальной растительности

В состав агробиоценоза входят автотрофные и гетеротрофные организмы. Одной из наиболее существенных характеристик агробиоценоза является его видовой состав (Зверева, 2006). Агробиоценоз слагают следующие компоненты: высеянные (или высаженные) человеком культурные растения; сорные растения; микроорганизмы ризосфер высших растений (культурных и сорных); клубеньковые бактерии на корнях бобовых растений; микоризообразующие грибы на корнях культурных и сорных растений; грибы, бактерии и вирусы, паразитирующие на культурных и сорных видах, с этими организмами могут быть связаны паразиты второго порядка; микроорганизмы (бактерии, грибы, актиномицеты, водоросли), свободно живущие в почве; бактериофаги – паразиты микроорганизмов; беспозвоночные животные, живущие в почве и на растениях; позвоночные животные (грызуны, птицы и др.), живущие в почве и посевах (Марков, 1972; Зверева, 2006). Агроэкосистема объединяет популяции культурных и сорных растений, животных и микроорганизмов в условиях определенного режима местообитания, сходных типов использования и однородных воздействий человека, существует длительный период до полного нарушения в ней связей через создание принципиально отличных сообществ. В посевах культурных растений можно найти достаточно много признаков фитоценозов, которые относятся к особой группе растительных сообществ – агрофитоценозам (Работнов, 1978; Павлюшин и др., 2016). Культурные растения являются эдификаторами агрофитоценозов, они формируют микросреду всего сообщества, и их удаление связано с разрушением ценоза (Камышев, 1967; Часовенная, 1967; Марков, 1969; Марков, 1983). Поэтому средообразующая роль культурных растений в агрофитоценозе очень велика, она определяет условия жизни всех входящих в сообщество организмов (Зверева, 2006). Сорные растения рассматриваются как естественный и постоянный элемент

агрофитоценозов (Марков, 1972; Павлюшин, 2016). Главной особенностью любого фитоценоза, в том числе и агрофитоценоза, является наличие взаимных отношений растений друг с другом и со средой. Разнообразие природных свойств культурных и сорных растений определяет существование между ними сложных и многообразных форм прямых и косвенных взаимовлияний (Зверева, 2006). Агробиоценоз в отличие от природного биоценоза не является саморегулирующей системой. Из-за наличия в нем периодически не занятых экологических ниш агробиоценоз отличается нестабильностью. Эти ниши постоянно заполняются сорными растениями, патогенными микроорганизмами и вредными фитофагами. В настоящее время возделываемым растениям причиняют вред примерно 10 тыс. видов насекомых и 8,5 тыс. возбудителей болезней (Жученко, 1990а, 1990б). Выращивание генетически однородных культурных растений на больших площадях способствует размножению патогенных организмов, болезнетворных бактерий и вирусов, которые могут вызывать массовые болезни культурных растений – эпифитотии. Массовому размножению вредителей, возбудителей болезней и сорняков в агробиоценозах способствуют практически все основные факторы химико-техногенной системы земледелия: крупномасштабные поля и укороченные севообороты, монокультура, генетически однородные сорта и гибриды с ослабленными иммунологическими свойствами, вегетативное размножение растений, однотипные технологии возделывания культур, загущенные посевы, высокие дозы азотных удобрений, орошение, широкое нерегламентированное применение пестицидов и т.д. (Слепян, 1981; Шапиро, 1985; Шапиро, 1988; Новожилов, Сухорученко 1995; Новожилов, 1997.; Жученко, 2004; В.А. Павлюшин и др., 2008; Павлюшин и др., 2016). В настоящее время большую опасность для возделываемых культур представляют фитопатогенные вирусы (Зверева, 2006; Nameed et al., 2020; Игнатов и др., 2019; Rojas, Gilbertson, 2008). Многие вирусные инфекции сохраняются и накапливаются в диких и сорных растениях. Так, например, основными растениями-

резерваторами опасных вирусов картофеля являются многолетние сорняки, такие как осот полевой (*Sonchus arvensis* L., 1753), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg., 1780). Рябцева, Куликова показали наличие вируса S в растениях льнянки обыкновенной (*Linaria vulgaris* Mill., 1768) и смолевки обыкновенной (*Silene vulgaris* (Moench) Garcke, 1869) (Рябцева, Куликова, URL: http://www.kgau.ru/new/all/uni/01/konferenc/4_1.pdf).

В четырех природно-климатических зонах Приморского края зарегистрировано 93 вида сорных растений, относящихся к 30 ботаническим семействам (Мороховец и др., 2017). Состав доминирующих видов в посевах сельскохозяйственных культур в разные годы был практически одинаков, менялись лишь показатели встречаемости. Наиболее часто регистрируемыми на полях Приморского края сорными растениями, по данным Мороховец с соавт. (2017), имеющими распространённость 70-100%, являются *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., 1812, *Acalypha australis* L., 1753, *S. arvensis*, *Chenopodium album* L., 1753, *Ambrosia artemisiifolia* L., 1753 и *Cirsium setosum* Wimm. & Grab., 1829, из которых наиболее обильно встречаются *A. australis* и *E. crusgalli*. Практически все виды, имеющие в течение многих лет стабильно высокую встречаемость, присутствуют в посевах в наиболее значительных количествах. Но при этом происходит постоянное изменение количественного соотношения сорных видов, как ежегодно присутствующих на обследуемых полях, так и появившихся и/или получивших широкое распространение сравнительно недавно (Мороховец и др., 2017).

На обследуемых картофельных полях в 2019–2024 гг. нами выявлено 43 вида сорных растений, относящихся к 22 семействам (Собко, 2023). Основной средообразующей культурой в агроценозе картофельного поля, определяющей его фитосанитарное состояние, является картофель *Solanum tuberosum* L., 1753, многолетнее травянистое клубненозное растение. Картофель является основным звеном, вокруг которого формируется вся структура агрофитоценоза. *S. tuberosum* играет ведущую роль в развитии системы взаимоотношений между организмами в пределах картофельного

поля, формирует микроклимат всего сообщества, и его удаление будет являться причиной разрушения ценоза (Зверева, 2006; Таймеров, 2016).

В наших исследованиях вся сеgetальная флора относилась к травянистым растениям. Преобладала монокарпическая группа – 26 видов (62%) над поликарпической – 16 видов (38%). Доминирование монокарпической группы растений является характерной особенностью сеgetальной флоры и отмечается многими учеными (Терехина, 2000; Олейникова, 2013; Хасанова и др., 2014; Палкина, 2015; Кондратков, Третьякова, 2019; Третьякова, Кондратков, 2021) (рисунок 5). Всего выявлено 42 вида сорных растений, относящихся к 22 семействам (рисунок 5). Самыми многочисленными семействами являлись семейство *Asteraceae* Bercht. & J.Presl, 1820 – 9 видов и семейство *Poaceae* Barnhart, 1895 – 6 видов. Остальные семейства не отличались разнообразием, количество видов не превышало 3 (рисунок 9).

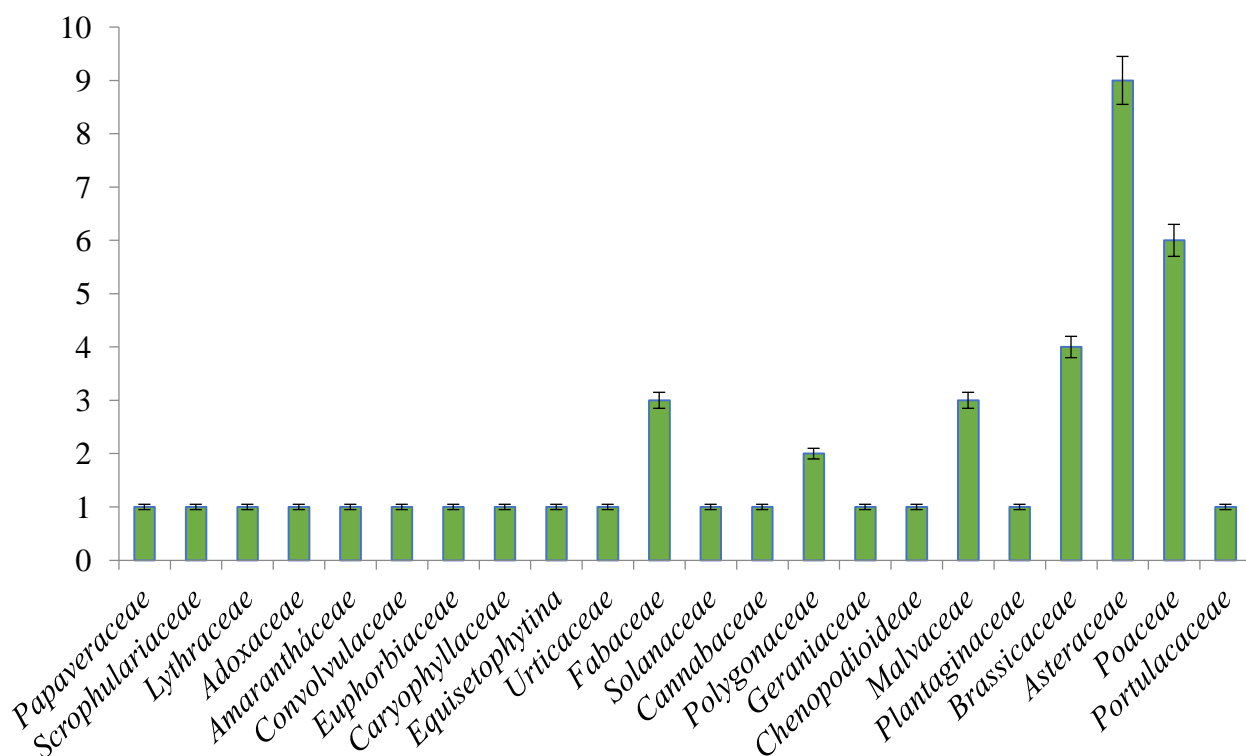


Рисунок 9 – Распределение сорной растительности по семействам (цит. по Собко, 2023 г.)

Преобладающей сегетальной растительностью в агроэкосистеме картофельного поля, исключая *S. tuberosum*, с встречаемостью от 80-100% являлись следующие виды: амброзия полыннолистная (*A. artemisiifolia*), ежовник обыкновенный (*E. crus-galli*), акалифа южная (*A. australis*), марь белая (*C. album*), осот полевой (*S. arvensis*), виды семейства злаковые (*Poaceae*). Растения смыкались наземными частями, благодаря большому количеству или пышному разрастанию. В группу со средней встречаемостью 50-70 % входили: портулак огородный (*Portulaca oleracea* L., 1753), чертополох поникающий (*Carduus nutans* L., 1753), амарант сизоватый (*Amaranthus lividus* L., 1753). Эти растения встречались на полях обильно, среднее минимальное расстояние между растениями составляло от 20 до 40 см.

Все остальные виды составляли группу растений, которые встречались на полях изредка, рассеяно, в небольших количествах, были вкраплены в основной фон других растений, с частотой встречаемости от 10 до 40%: канатник Теофраста (*A. theophrasti*), галинсога мелкоцветковая (*G. parviflora*), одуванчик лекарственный (*T. officinale*), гибискус тройчатый (*Hibiscus trionum* L.), ромашка аптечная (*Matricaria chamomilla* L., 1753), вьюнок полевой (*C. arvensis*), мальва маленькая (*M. pusilla*), бузина черная (*Sambucus nigra* L., 1753), горошек полевой (*Vicia cracca* L., 1753), гречишка вьюнковая (*Fallopia convolvulus* (L.) A.Löve), соя дикая (*Glycine soja* Siebold & Zucc.), дурман обыкновенный (*Datura stramonium* L., 1753), герань луговая (*Geranium pratense* L., 1753), бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop., 1772), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris* W.T.Aiton, 1812), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), хмель японский (*Humulus japonicus* Siebold & Zucc.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L., 1753), подорожник большой (*Plantago major* L.) и трёхрёберник непахучий (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip., 1844). К краю поля были приурочены тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L., 1753), сурепка обыкновенная (*B. vulgaris*), трёхрёберник непахучий (*T. inodorum*), ромашка аптечная (*M.*

chamomilla), подорожник большой (*P. major*), герань луговая (*Geranium pratense* L.), дурман обыкновенный (*D. stramonium*), большое количество видов из семейства злаковых: мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L., 1753), бекмания обыкновенная (*Beckmannia eruciformis* (L.) Host 1805), тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L., 1753), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L., 1753), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 1933).

Согласно Шпаневу, количественный состав агроценозов, в отличие от качественного-видового состава, более изменчив. Однако количественная структура агроэкосистемы, характеризующая процентное соотношение особей по группам, незначительно изменялась по годам (Шпанев, 2012). За шесть лет исследований (2019-2024 гг.) многочисленными засорителями картофельного поля являлись: злаковое разнотравье (до 200 шт/м²), марь белая (до 310 шт/м²), амброзия полыннолистная (до 300 шт/м²), портулак огородный (до 250 шт/м²), ежовник обыкновенный (*E. crus-galli*), акалифа южная (*A. australis*). По данным Мороховец Т.В. с соавт. (2017), обследованные посеы сельскохозяйственных культур в Приморском крае в максимальной степени были засорены ежовником обыкновенным (*E. crus-galli*) и акалифой южной (*A. australis*), что сопоставимо с нашими результатами (Мороховец и др., 2017). Так средняя засорённость ежовником обыкновенным по Мороховец Т.В. составила 95 шт./м², в наших учетах частота встречаемости ежовника обыкновенного (*E. crus-galli*) – 201 шт/м², акалифы южной (*A. australis*) – 174 шт/м² (Собко, 2023).

По краю поля в большом количестве отмечено злаковое разнотравье: мятлик луговой (*Poa pratensis* L., 1753), тимофеевка луговая (*P. pratense*), ежа сборная (*D. glomerata*), бекмания обыкновенная (*B. eruciformis*), пырей ползучий (*E. repens*), сурепка обыкновенная (*B. vulgaris*), ромашка непахучая (*T. inodorum*), осот полевой (*S. arvensis*), герань луговая (*G. pratense*), хмель японский (*H. japonicus*). Амброзия полыннолистная – в большом количестве по краю поля и могла соперничать по количеству растений только со злаковым разнотравьем. Единично по краю поля встречались: дурман

обыкновенный (*D. stramonium*), пастушья сумка (*C. bursa-pastoris*), одуванчик лекарственный (*T. officinale*), сурепка обыкновенная (*B. vulgaris*), бодяк полевой (*C. arvense*). Очагами из 10-15 растений по краю поля произрастал тысячелистник обыкновенный. Вдоль дорог зафиксированы – лопух большой (*Arctium lappa* L., 1753), щавель конский (*Rumex confertus* Willd., 1809), клевер луговой (*Trifolium pratense typus* L., 1753), подорожник большой (*P. major*) и одуванчик лекарственный (*T. officinale*). В картофельном поле в больших количествах встречался хвощ полевой (*Equisetum arvense* L., 1753), в умеренном количестве – герань луговая, соя дикая (*G. soja*), марь белая (*C. album*), гречишка вьюнковая (*F. convolvulus*). Единично в картофельном поле отмечались ромашка непахучая (*T. Inodorum*), галинсога мелкоцветковая (*G. parviflora*), мальва маленькая (*M. pusilla*), осот полевой (*S. arvensis*), бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop., 1772) (рисунок 10) (Собко, 2023).



Рисунок 10 – Биотоп окраины картофельного поля (фото автора)

В составе сегетальной флоры мы наблюдали две генетические фракции: аборигенную и адвентивную. Высокий уровень адвентизации

сегетальной флоры отмечался разными исследователями: Третьяковой, Кондратковым, Кожевниковой, Олейниковой (Третьякова, Кондратков, 2021; Кожевникова, 2021). Состав адвентивного комплекса видов региональных флор изменяется более динамично по сравнению с аборигенным комплексом. Для Приморского края характерен наиболее высокий уровень адвентизации флоры по сравнению с другими регионами российского Дальнего Востока. По данным Кожевниковой в среднем по краю он составляет более 23%, а для Южного Приморья возрастает почти до 25% (Кожевникова, 2021). Встречаемость адвентивной флоры определяется как географическими факторами, так и антропогенными, например, источниками заноса, торгово-экономическими связями регионов (Третьякова и др., 2020).

В составе сегетальной флоры нами определены растения-резерваты вирусной инфекции картофеля. Из 43 видов сегетальных растений резерватами вирусной инфекции являлись 18 (таблица 10) (Собко, 2023).

Большинство сегетальной растительности носительствовало комплексную вирусную инфекцию, состоящую из двух и более вирусов. Ассоциативная инфекция включала вирусы мозаичной группы картофеля: PVY, PVX, PVS, PVM, PVA, вирус скручивания листьев картофеля – PLRV и вириод вертеновидности клубней картофеля – PSTVd. Присутствие вирусов в сорняках-хозяевах важно для понимания распространения болезни, влияния локальных резервуаров фитовирусов на эпидемиологию вируса в культурных растениях.

Симптомы на листьях, вызванные вирусными инфекциями, неодинаковы для естественно восприимчивых видов растений. Большинство сорных растений являются латентными носителями фитовирусов. Лишь небольшое количество растений имели листовые симптомы поражения. Так, на одуванчике лекарственном (*T. officinale*) инфекция проявлялась бело-серыми пятнами, обрамленными розовой каймой, на инфицированном чистотеле большом (*Chelidonium majus* L, 1753) наблюдали хлорозы.

Таблица – 10 Распределение вирусной инфекции картофеля в сорной растительности (цит. по Собко, 2023 г.)

Виды	PVY	PVX	PLRV	PVM	PVS	PVA	PSTVd
<i>Taraxacum officinale</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chenopodium album</i>	+	-	-	+	+	-	+
<i>Trifolium pratense typus</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>Plantago major</i>	+	-	-	+	+	-	+
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Barbarea vulgaris</i>	+	-	-	-	+	-	+
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sonchus arvensis</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>Galinsoga parviflora</i>	+	-	+	+	-	-	+
<i>Poa pratensis</i>	+	+	+	+	-	-	+
<i>Hibiscus trionum</i>	+	-	-	+	+	-	-
<i>Vicia cracca</i>	+	-	+	+	+	-	+
<i>Urtica dioica</i>	+	-	-	+	+	-	-
<i>Elytrigia repens</i>	+	-	+	+	+	-	+
<i>Rumex confertus</i>	+	-	+	-	+	-	-
<i>Glycine soja</i>	+	-	+	+	+	-	-
<i>Chelidonium majus</i>	+	-	+	+	+	-	-

Примечание: «+» – наличие вирусной инфекции, «-» – отсутствие вирусной инфекции.

У *Tripleurospermum inodorum*, зараженной PVS, происходили нарушения формообразовательных процессов – изменение формы листовой пластины, скручивание листа, израстание, цветки и завязи на больном растении не развивались, антоциноз проявлялся в виде пурпурного окрашивания пазухи листьев, пожелтение и отмирание верхних листьев способствовало усыханию верхушечной почки и вследствие этого угнетению роста растения (рисунок 11).

Большинство фитовирусов используют насекомых-переносчиков для распространения и заражения окружающих сельскохозяйственных культур (Bosquee et al., 2018). Тли как вектор переносят вирусы мозаичной группы картофеля из локаций разной удаленности. В результате источники вирусного инокулята могут оказаться достаточно далеко от картофельных полей. Потенциал инокуляции чувствительных к вирусу растений также зависит от сезонной численности и эффективности насекомых, благодаря которым высаживающаяся тля может приобретать и впоследствии передавать вирус сельскохозяйственным культурам.



Рисунок 11 – *Tripleurospermum inodorum*: а) растение с симптомами PVS; б) здоровое растение (фото автора)

Таким образом, сорные растения, являясь неотъемлемой частью флоры посевных площадей, влияют на заболеваемость сельскохозяйственных культур фитовирусами (Navas-Castillo, Fiallo-Oliv, 2021). Наличие трав как резервуаров вируса может привести к более высокой вероятности заражения культурных растений (Mueller et al., 2012).

4.2 Фенология развития сорных растений, соотнесенная с фенологией насекомых

Экологические связи насекомых с растениями выражаются, в основном, в питании на различных частях растений, в паразитизме, а в редких случаях – в хищничестве некоторых растительных организмов на насекомых. Во многих случаях растения используются насекомыми в качестве убежища от неблагоприятных метеорологических условий, или укрытия от их естественных врагов. Некоторые насекомые могут расселяться по территории с семенами и опавшими частями растений (Замотайлов и др., 2015). Многие дикорастущие сорные растения являются кормовыми для

насекомых-векторов, что способствует накоплению вирусной нагрузки в агробиоценозе (Рогатных, Аистова, 2014). Фенология сорных растений агроценоза картофеля приведена в таблице 11.

Таблица 11 – Фенофазы развития растений-резерваторов фитовирусов картофеля

	Месяцы (IV-X) / декады (1-3)																				
	IV			V			VI			VII			VII			IX			X		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Taraxacum officinale</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Chenopodium album</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Trifolium pratense typus</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Plantago major</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Tripleurospermum inodorum</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Barbarea vulgaris</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Sonchus arvensis</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Galinsoga parviflora</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Poa pratensis</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Hibiscus trionum</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Vicia cracca</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Urtica dioica</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Elytrigia repens</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Rumex confertus</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Chelidonium majus</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Примечание:

■ Возобновление вегетации	■ Отрастание побегов	■ Цветение (массовое)	■ Плодоношение (массовое)	■ Окончание вегетации
------------------------------	-------------------------	--------------------------	------------------------------	--------------------------

Так, по нашим данным, кормовыми растениями для насекомых из семейства цикадовых в агроценозе картофеля являются многие виды, резервирующие фитовирусы картофеля. Это растения из семейства *Poaceae*, мари белая (*C. album*), галинсога мелкоцветковая (*G. parviflora*), мышиний

горошек (*V. cracca*), гибискус тройчатый (*H. trionum*) и непосредственно картофель (*S. tuberosum*) (таблица 12, рисунок 11).

Таблица 12 – Пищевая специализация насекомых-фитофагов в агроценозе картофеля

№	Фитофаг в агроценозе картофеля/фитовирусы картофеля	Пищевая специализация фитофага	Кормовое растение в агроценозе картофеля/фитовирусы картофеля в растениях
1	<i>Phaedon cochleariae</i> / PVY, PVS, PVM, PLRV	Полифаг	<i>Barbarea vulgaris</i> /PVY, PSTVd
			<i>Rumex confertus</i> /PVY, PLRV, PVS
			<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Trifolium pratense</i> /PVY, PLRV
			<i>Plantago major</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd
2	<i>Phyllotreta cruciferae</i> , <i>Epitrix cucumeris</i> , <i>Phyllotreta atra</i> , <i>Phyllotreta undulata</i> / PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd	Полифаг	<i>Barbarea vulgaris</i> /PVY, PSTVd
			<i>Rumex confertus</i> /PVY, PLRV, PVS
			<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd
3	<i>Lygus pratensis</i> / PVY, PVS, PVM, PLRV, PSTVd	Широкий полифаг	<i>Poaceae</i> /PVY, PVX, PLRV, PVM, PSTVd
			<i>Barbarea vulgaris</i> /PVY, PSTVd
			<i>Rumex confertus</i> /PVY, PLRV, PVS
			<i>Armoracia rusticana</i> /PVY, PVX, PLRV, PVM
4	<i>Dolycoris baccarum</i> / PVY, PVX, PVA, PVS, PVM, PLRV	Полифаг	<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Galinsoga parviflora</i> /PVY, PLRV, PVM, PSTVd
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd
5	<i>Cicadella viridis</i> / PVY, PVX, PVA, PVS, PVM, PLRV, PSTVd	Широкий полифаг	<i>Poaceae</i> /PVY, PVX, PLRV, PVM, PSTVd
			<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Galinsoga parviflora</i> /PVY, PLRV, PVM, PSTVd
			<i>Vicia cracca</i> /PVY, PLRV, PVM, PVS
			<i>Hibiscus trionum</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd
6	<i>Myzus persicae</i> / PVY, PVX, PVA, PVS, PVM, PLRV, PSTVd	Широкий полифаг	<i>Tripleurospermum inodorum</i> /PVS
			<i>Sonchus arvensis</i> /PVY, PLRV
			<i>Trifolium pratense</i> /PVY, PLRV
			<i>Rumex confertus</i> /PVY, PLRV, PVS
			<i>Padus avium</i> /PVY, PLRV, PVM, PVS
			<i>Poaceae</i> /PVY, PVX, PLRV, PVM, PSTVd
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd

Продолжение таблицы 12

№	Фитофаг в агроценозе картофеля/фитовирусы картофеля	Пищевая специализация фитофага	Кормовое растение в агроценозе картофеля/фитовирусы картофеля в растениях
7	<i>Henosepilachna vigintioctomaculata</i> / PVY, PVX, PVS, PVM, PLRV, PSTVd	Широкий полифаг	<i>Sonchus arvensis</i> /PVY, PLRV
			<i>Chelidonium majus</i> /PVY, PLRV, PVM, PVS
			<i>Urtica dioica</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Hibiscus trionum</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd
8	Сем. Совки (<i>Noctuidae</i> sp.) / PVY, PVX, PVA, PVS, PVM, PLRV	Широкий полифаг	<i>Taraxacum officinale</i> /PVY
			<i>Chenopodium album</i> /PVY, PVM, PVS, PSTVd
			<i>Plantago major</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Rumex confertus</i> /PVY, PLRV, PVS
			<i>Urtica dioica</i> /PVY, PVM, PVS
			<i>Chelidonium majus</i> /PVY, PLRV, PVM, PVS
			<i>Poaceae</i> /PVY, PVX, PLRV, PVM, PSTVd
<i>Barbarea vulgaris</i> /PVY, PSTVd			
<i>Solanum tuberosum</i> /PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd			

Насекомые, относящиеся к семейству Листоедов и к подсемейству Козявок из семейства Листоедов, питаются сурепкой обыкновенной (*B. vulgaris*), щавелем конским (*R. confertus*), марью белой (*C. album*), подорожником большим (*P. major*), клевером луговым (*T. pratense*) с которых потом переходят на картофель. *B. vulgaris* резервирует вирус картофеля Y и вириод веретеновидности клубней картофеля, *R. confertus* – PVY, PLRV и PVS, *C. album* – PVY, PVM, PVS, PSTVd, *T. pratense* – PVY, PLRV, *P. major* – PVY, PVM, PVS (таблица 12, рисунок 12). Картофельная коровка, будучи широким полифагом, питается растениями разных семейств (Ермак, Мацишина, 2022), в том числе на растениях, резервирующих фитовирусы картофеля: *S. arvensis* (PVY, PLRV), *C. majus* (PVY, PLRV, PVM, PVS), *U. dioica* (PVY, PVM, PVS), *C. album* (PVY, PVM, PVS, PSTVd), *H. trionum* (PVY, PVM, PVS), *S. tuberosum* (PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd) (рисунок 12, таблица 12). Насекомые надсемейства тлей нами обнаружены на *T. inodorum*, резервирующим PVS, *S. arvensis* (PVY, PLRV), *T. pratense* (PVY, PLRV), *R. confertus* (PVY, PLRV, PVS), *Padus avium* (PVY, PLRV, PVM,

PVS), растениях из семейства *Poaceae* (PVY, PVX, PLRV, PVM, PSTVd) и *S. tuberosum* (PVY, PVX, PVM, PVS, PVF, PLRV, PSTVd) (таблица 12, рисунок 12).

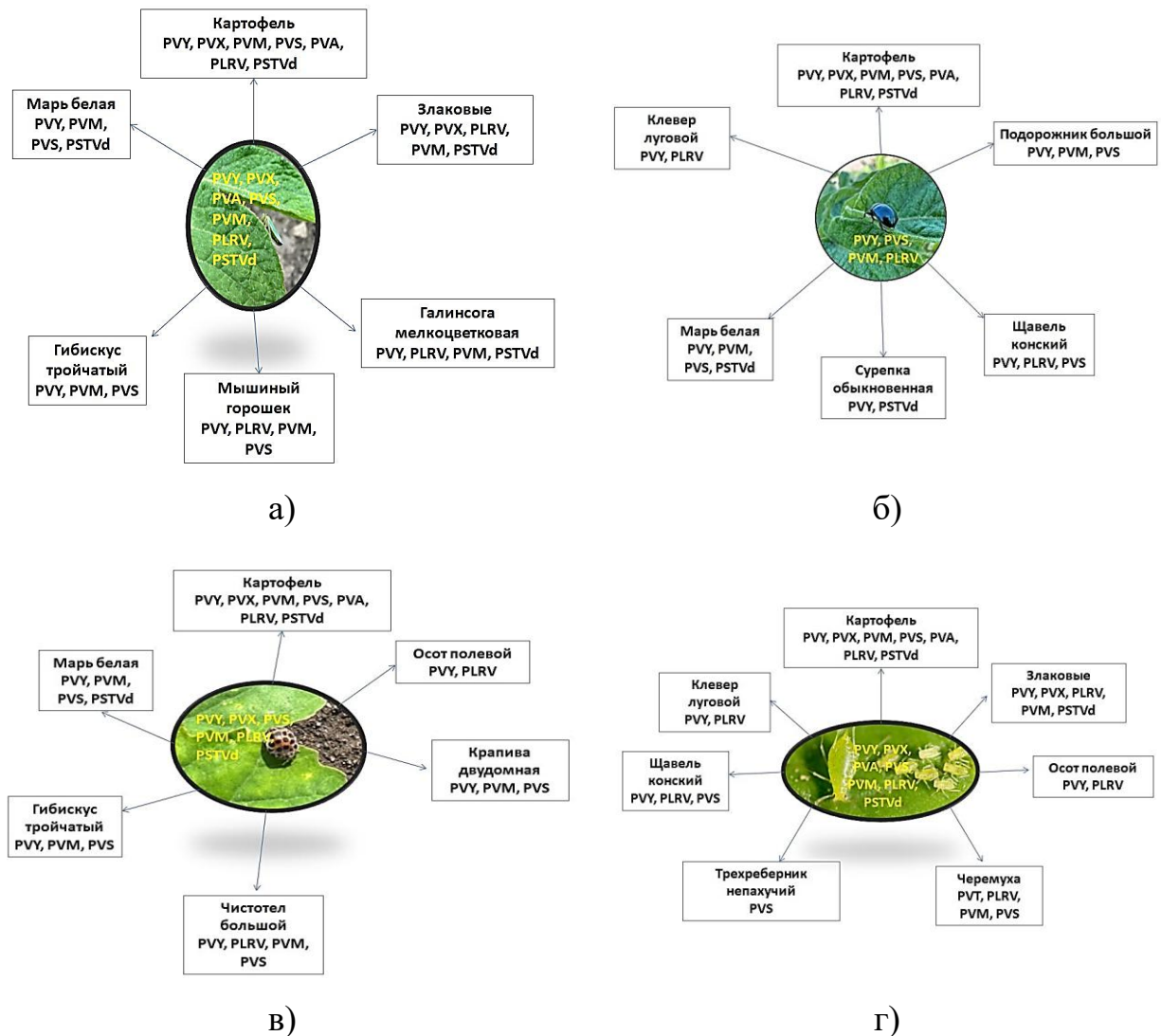


Рисунок 12 – Пищевая специализация насекомых-векторов в агроценозе картофеля. Примечание: а) *Cicadella viridis*; б) *Phaedon cochleariae*; в) *Henosepilachna vigintioctomaculata*; г) *Aphidoidea* sp.

Фитофаги, питающиеся растениями-резерваторами вирусной инфекции картофеля, являются мобильными насекомыми, способными совершать длительные перелеты и, тем самым, распространять фитовирусную инфекцию из очага заражения в новые биотопы, формируя новые места циркуляции фитовирусов картофеля. Большинство фитофагов, обитающих в агроценозе картофеля, до массовых всходов основной культуры питаются сорной и сегетальной растительностью. Так, по среднемноголетним данным,

в конце второй декады апреля из диапаузы выходят *L. pratensis* и *P. cochleariae* (таблица 6, 8), в это же время появляются сорные растения, такие как клевер луговой (*T. pratense*), герань луговая (*G. pratense*), пырей ползучий (*E. repens*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea* L., 1753), чистотел большой (*C. majus*) (таблица 11). В третьей декаде апреля выходит из диапаузы *Aphidoidea* sp. Во второй декаде мая появляются всходы картофеля, в этот период основным вредителем картофеля является *P. cochleariae* (5-8 шт./раст.), насекомые активно питаются не только картофелем, но и сорными растениями – марью белой (*C. album*), подорожником большим (*P. major*), клевером луговым (*T. pratense*), одуванчиком обыкновенным (*T. officinale*), которые произрастают по краю поля и в посадках (рисунок 13, таблица 11, 12).

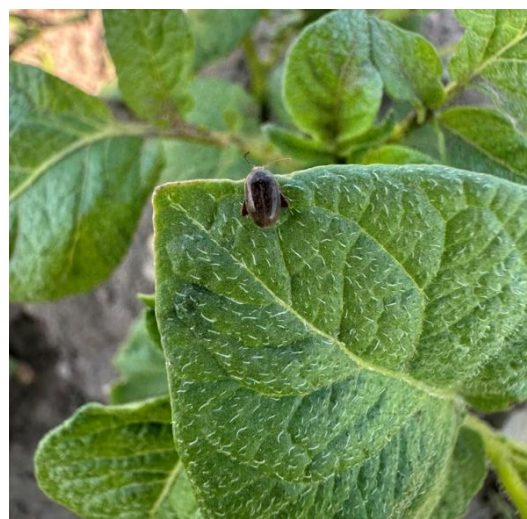


Рисунок 13 – Представители семейства *Chrysomelidae* sp. на растениях картофеля (фото автора)

В это же время, в поле на растениях картофеля встречаются единичные особи *L. pratensis* и *M. persicae*, около 1 особи на 10 растений, также виды *Aphidoidea* sp. обнаружены на *S. arvensis*, *H. vigintioctomaculata* – по 1-2 шт. на 2-3 растениях картофеля. Во второй декаде мая картофельная коровка обильно встречается в лесу на дубе монгольском (*Q. mongolica*), клёне бородатом (*Acer barbinerve* Maxim., 1867), чистотеле большом (*C. majus*), пырее ползучем (*E. repens*), черемухе обыкновенной (*Padus avium*),

бересклете бородавчатом (*Euonymus verrucosus* Scop. 1771). С третьей декады мая *H. vigintioctomaculata* становится основным вредителем на картофельном поле, появляются первые яйцекладки насекомого (таблица 12).

С конца второй декады мая агрофитоценоз картофельного поля представлен всеми выявленными видами сорных растений, которые указаны выше. В весенних насекомых и растениях (щавель конский (*R. confertus*), черемуха (*Padus avium*), чистотел большой (*C. majus*), *L. pratensis*, гусеница совки, *H. vigintioctomaculata*) нами обнаружены вирусы PVY, PVS и PLRV, в летних пробах в насекомых и растениях обнаружен весь спектр изучаемых фитовирусов картофеля. Причем, в растениях происходило увеличение разнообразия вирусов. Так, в щавеле конском (*R. confertus*) в весенний период мы обнаружили PVY, PLRV и PVS, а в конце августа растение носительствовало PVY, PVX, PLRV, PVM, PVS, PSTVd. Таким образом, в результате исследования было установлено, что степень проявления и скорость накопления фитовирусной инфекции тесно связана со сроками развития сеgetальной растительности, насекомых-векторов и растения-реципиента.

ГЛАВА 5 ПЕРЕНОС ФИТОВИРУСОВ КАРТОФЕЛЯ НАСЕКОМЫМИ НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА – КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ *HENOSEPILACHNA VIGINTIOSTOMACULATA* (MOTCHULSKY, 1858)

5.1 Содержание картофельной коровки в условиях инсектария

Для разведения насекомых в инсектарии используют естественные пищевые субстраты или искусственные питательные среды (ИПС) (Злотин, 1989). Естественный пищевой субстрат включает растительный материал и воду. В состав ИПС входят: порошок из листьев капусты, порошок из зерна гороха либо зародыши пшеничных зерен, стимуляторы и добавки: автолизат пивных дрожжей, агар-агар, метиловый эфир п-оксибензойной кислоты, аскорбиновая кислота, глюкоза, ундевит, формалин, бензилпенициллин, 96%-ный этиловый спирт, дистиллированная вода (Хлистовский и др., 1976; Хлистовский и др., 1979; Кустова, 1982; Злотин, 1989; Марьяновская и др., 2000). Во всех вышеперечисленных способах инсектарного разведения насекомых со временем происходит уменьшение плодовитости и отрождения личинок, увеличивается смертность насекомых. Кроме того, насекомые подвержены микозам – заболеваниям грибной этиологии. В настоящее время известно более 400 видов грибов, вызывающих заболевания у различных групп насекомых (Wraight et al., 2007). Грибы проникают в организм хозяина через покровы. Через 3-5 дней на поверхности тела насекомого появляются тёмные пятна, во многих случаях симптомы не проявляются до гибели насекомого, после чего мицелий заполняет всю полость тела. Покровы насекомого твердеют и мумифицируются, на них образуется пушистый мицелий с конидиями различной формы и окраски (рисунок 14) (Леднёв и др., 2016). Гибель от микозов в условиях инсектария может составлять до 80% лабораторной популяции (Злотин, 1989). Основными болезнями насекомых являются: белый мускардиониз, розовый и зеленый мускардиниоз.



Рисунок 14 – Имаго картофельной коровки с мицелием энтомопатогена (фото автора)

Белый мускардиниоз вызывается грибами двух родов Боверия (*Beauveria*) и Спикария (*Spicaria*). Специфичность видов грибов данных родов различна. *Beauveria bassiana* (Balsamo-Crivelli) Vuill род *Beauveria* Vuill., 1912 (*Ascomycota*, *Hypocreales*) из семейства *Cordycipitaceae* – гриб космополит, обнаруженный на инфицированных насекомых как в умеренных, так и в тропических регионах. Места обитания *B. bassiana* варьируются от пустынных почв до возделываемых сельскохозяйственных угодий (Казарцев, 2020; Chetan et al., 2013). Патогенен для яиц, личинок, куколок и имаго озимой совки, кукурузного и лугового мотыльков, клопа вредной черепашки, колорадского жука, свекловичного долгоносика, яблонной плодовой жорки, персиковой плодовой жорки, яблонной моли, сосновой совки, златогузки, сосновой пяденицы, соснового шелкопряда (Леднев и др., 2017). Розовый мускардиниоз отличается розовой окраской мицелия и спор. Возбудителем является *Spicaria fumosarosea* (Wize) (Kepler et al., 2017), патоген также известен под названиями *Paecilomyces fumosoróseus* (Wize) A.N.S.Br. & G.Sm., 1957 и *Isaria fumosorósea* Wize, 1904. Гриб поражает все стадии развития капустной мухи, восклицательной совки, свекловичного долгоносика и других вредителей. Возбудитель зеленого мускардиниоза – *Metarhizium robertsii* J.F. Bisch., Rehner & Humber (ранее *M. anisopliae*

(Metsch.) Sorokin) является космополитом, встречаясь в различных экосистемах от умеренных до тропических и экваториальных поясов (Joseph et al., 2009). Им поражаются свекловичные долгоносики, проволочники, жуки-носороги (Керчев и др., 2016).

Впервые микозы в условиях инсектария лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» были зафиксированы в 2020 г. Имаго картофельной коровки теряли аппетит, становились малоподвижными, за четверо суток до гибели утрачивали локомоторные функции, у них отмечались судорожные подергивания одной-двух конечностей, после чего наступала гибель. На вторые сутки после гибели, а иногда – прижизненно, тела коровок обрастали ватообразным мицелием, на котором через пять-семь суток в условиях инсектария начиналось спороношение (рисунок 14). Методом микроскопии энтомопатоген был определен как *Beauveria bassiana*, поскольку обладал всеми признаками данного вида: анаморфы гриба образовывали колонии на картофельно-декстрозном агаре; колонии на 10-й день имели диаметр 1,5-3 см, по характеру были шерстистые, белые, затем светло-желтоватые. Реверс оставался неокрашенным, желтоватым. Спороношение в массе белое (рисунок 15).



Рисунок 15 – Колония *Beauveria bassiana* на картофельно-декстрозном агаре (фото автора)

Вегетативные гифы *Beauveria bassiana* – септированные, гиалиновые, до 2 мкм шириной, гладкие. Конидиогенные клетки в группах по 5 и более, образовывались на гифах воздушного мицелия на приповерхностных клетках гиф субстратного мицелия, основание конидиогенной клетки почти шаровидное до ампуловидного, 3-6 мкм шириной, от него отходил зигзагообразно растущий рахис, в изгибах которого располагаются конидии. Конидии 2–3 мкм в диаметре, шаровидные до широкоэллиптических, иногда с заострением на верхушке (рисунок 16) (Li et al., 2001).

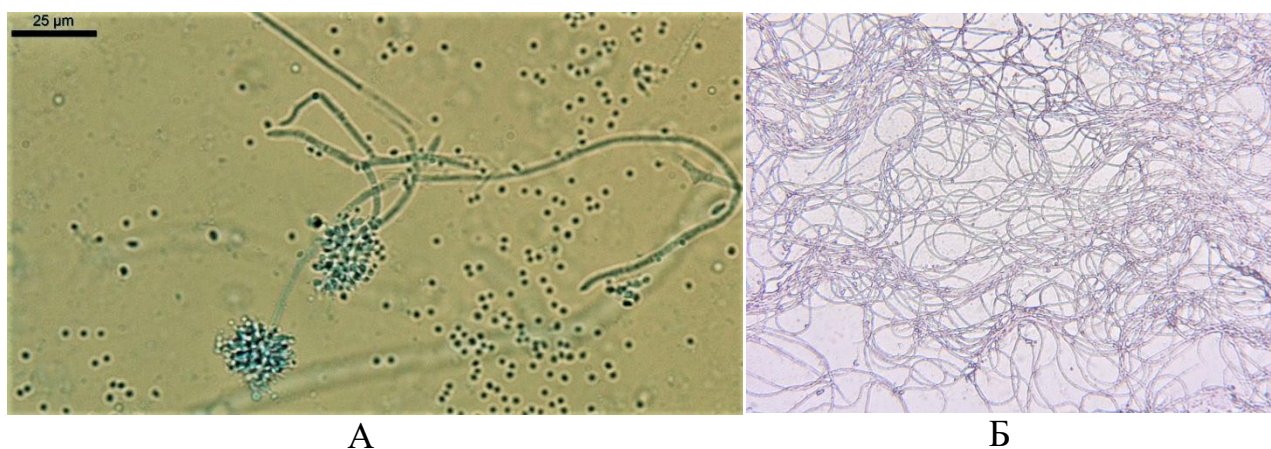
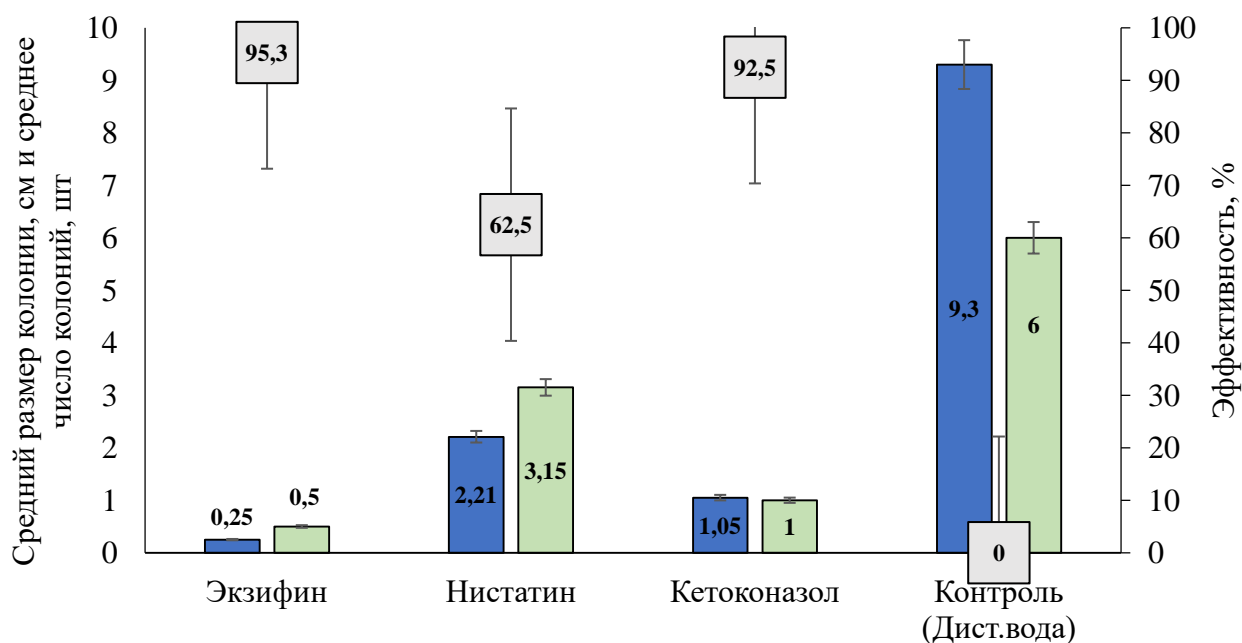


Рисунок 16 – Энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* в гемолимфе картофельной коровки: А – гифы и конидии x600 (Axiolab 5.0);
Б – терминальная стадия развития микоза x400 (Axiolab 5.0)
(фото автора)

Определение чувствительности к фунгицидным препаратам методом Керби-Бауэра показало (рисунок 17), что наиболее эффективным в отношении *Beauveria bassiana* является препарат Экзифин (тербинафина гидрохлорид, 281,31 мг). На нём отмечалось наименьшее относительно контроля (дистиллированная вода) количество колоний в чашке Петри, наименьшие показатели среднего числа колоний и максимальная эффективность. Наименьшая эффективность была у препарата Нистатин, что объясняется его активностью исключительно в отношении дрожжеподобных грибов рода *Candida* (Грэхам-Смит, Аронсон, 2000; Мирзабалаева, Долго-Сабурова, 2013; Малиновская, 2023).



■ Средний размер колонии, см □ Среднее число колоний, шт □ Эффективность, %

Рисунок 17 – Эффективность фармакологических препаратов в отношении *Beauveria bassiana* в предварительном эксперименте

Препараты Экзифин и Кетоконазол были использованы для профилактики и лечения микозов в инсектарной популяции (рисунок 18). Эффективность Экзифина незначительно превосходила Кетоконазол. Кроме того, необходимо отметить, что около 1% насекомых в популяции обладали естественным иммунитетом к микозам.

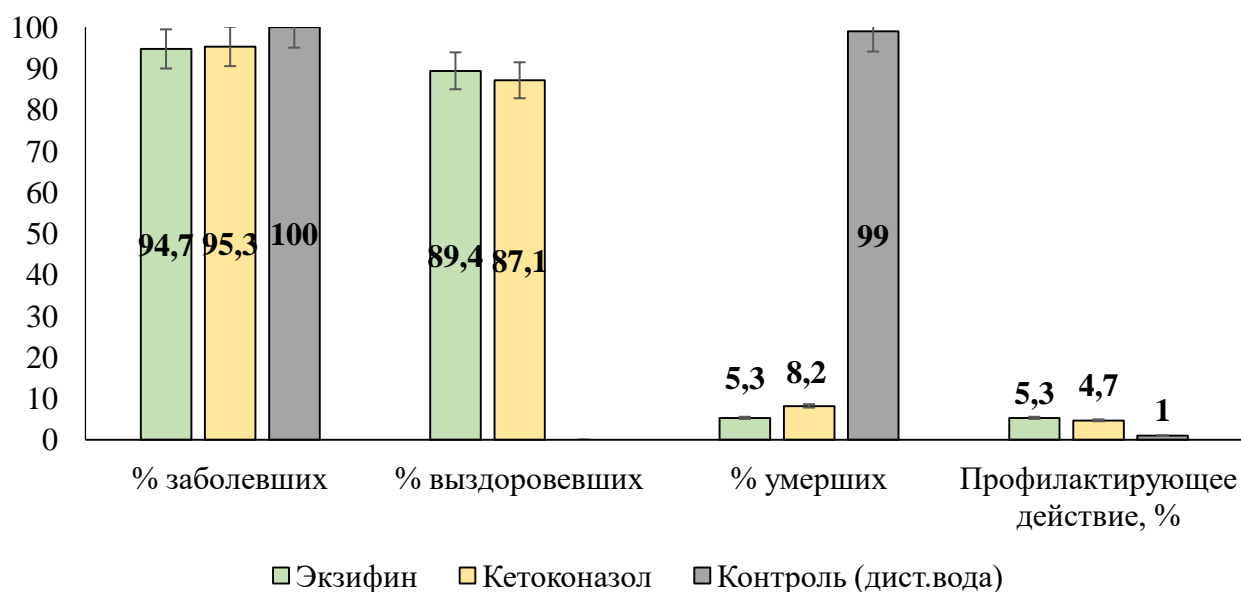


Рисунок 18 – Эффективность применения фармакологических препаратов в лечении микозов инсектарной популяции

В литературе имеются крайне ограниченные сведения о лечении микозов в инсектариях. Основная масса источников посвящена профилактике заболеваний пчёл и их лечению. Наиболее вредоносными считают аскоферозы и аспергиллезы пчел (Фархутдинов и др., 2020). Так, Самсинакова с соавт. (Samsinakova et al., 1977) установили, что Нистатин тормозит рост *Ascosphaera apis*. В наших исследованиях Нистатин не имел высокой эффективности, однако, может использоваться в случае отсутствия иных препаратов.

В целом, применение фармакологических препаратов в инсектарии с целью лечения микозов у насекомых возможно как при оптимизации культивирования, так и для оздоровления особей в экспериментах с переносом патогенов, применением биологических средств защиты растений.

Для эффективного регулирования численности насекомых в инсектарии с одновременным снижением заболеваемости путем иммуностимуляции, нами был проведен сравнительный анализ состава растворов, которыми допаивали картофельную коровку (таблица 13).

Таблица 13 – Влияние питательных растворов на массу тела, плодовитость, количество личинок *Henosepilachna vigintioctomaculata*

Вариант	Масса тела <i>H. vigintioctomaculata</i> , мг		Яйцекладки, шт.		Личинки, шт.	Смертность, %
	на 1-е сутки	на 20-е сутки	количество яйцекладок	количество яиц в яйцекладке		
№ 1	0,04461±0,001	0,04565±0,001	8,0±1,0	23,0±0,5	20±1	8,5
№ 2	0,04204±0,001	0,03983±0,001	0,0	0,0	0,0	15,0
№ 3	0,04325±0,001	0,03918±0,001	1,0±0,01	38,0±0,5	17±0,5	10,0
№ 4	0,04426±0,001	0,04678±0,001	3,0±0,1	24,0±0,5	21±1	9,5
№ 5	0,04294±0,001	0,0461±0,001	10,0±1,0	25,0±0,5	24±1	1,5
№ 6	0,04309±0,001	0,04341±0,001	3,0±0,1	30,0±0,5	23±1	3,0
№ 7	0,04338±0,001	0,04105±0,001	3,0±0,1	15,0±0,5	12±1	15,0

Примечание: №1: тиамин гидрохлорид (витамин В1) 100,00 мг, цианокобаламин (витамин В12) 0,20 мг; №2: 100 мг глутамин; №3: 100 мг аргинина; №4: 100 мг аспаргина; №5: 100 мг рибофлавина; №6: 100 мг цистеина; 7 вариант – контроль, дистиллированная вода. В состав растворов №1 – №6 входит: тербинафина гидрохлорид (экзифин) 281,31 мг, пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) 0,5 мг, 1,830 г сахарозы, дистиллированная вода остальное. №5 выделен цветом как самый оптимальный вариант, № 7 – контроль.

В результате эксперимента установлено, что выращивание личинок и имаго *H. vigintioctomaculata* на картофеле сорта Смак с одновременным допаиванием раствором, содержащим рибофлавин, увеличивает количество яйцекладок и отрожденных личинок, при этом уменьшается смертность насекомых и увеличивается их масса (таблица 13).

Таким образом, разведение *H. vigintioctomaculata* на листьях картофеля сорта Смак с дополнительным допаиванием раствором, содержащим рибофлавин, тербинафина гидрохлорид (экзифин), пиридоксин гидрохлорид (витамин В6) и сахарозу позволяет повысить показатели жизнеспособности, плодовитости, уменьшения смертности.

Для изучения векторных свойств, дистантной ориентации и локализации фитовирусов в теле картофельной коровки нужна свободная от фитовирусов лабораторная колония *H. vigintioctomaculata*. Для достижения этой цели картофельную коровку кормили оздоровленными от фитовирусов растениями картофеля, кроме того, допаивали рибавирином (1-β-D-рибофуранозил-1Н-1,2,4-триазол-3-карбоксамид).

Для оздоровления растений картофеля от вирусов мозаичной группы, вируса скручивания листьев картофеля наиболее часто в химиотерапии растений картофеля *in vitro* применяется рибавирин. Оптимальными считаются концентрация рибавирина в диапазоне 30-50 мг/л (Griffiths et al., 1990; Cassells, Long, 1982; Faccioli, Colalongo, 2002; Антонова и др., 2017; Ким и др., 2022; Шищенко и др., 2023). Рибавирин – синтетический аналог гуанозина (1-β-D-рибофуранозил-1Н-1,2,4-триазол-3-карбоксамид), он легко проникает в поражённые вирусом клетки и быстро фосфорилируется внутриклеточной аденозинкиназой в рибавирин моно-, ди- и трифосфат. Эти метаболиты, особенно рибавирин трифосфат, обладают выраженной противовирусной активностью. Рибавирин подавляет синтез вирусной РНК и вирусных специфических белков, также ингибирует репликацию новых вирионов, что обеспечивает снижение вирусной нагрузки. Данный препарат селективно ингибирует синтез вирусной РНК, не подавляя синтез РНК в

нормально функционирующих клетках (Чудинов, 2019; Гайсёнок, 2020). По литературным данным, рибавирин, по сравнению с другими противовирусными препаратами, имеет наибольшую эффективность в подавлении вирусов (Чудинов, 2019).

Изначально в общей выборке картофельной коровки были обнаружены вирусы мозаичной группы: PVY, PVX, PVS, PVM, PVA, а также PLRV и PSTVd (рисунок 19). В результате наших исследований, к концу эксперимента на 16 сутки полностью свободными от фитовирусов оказались 25 % особей. При этом в 100 % случаях особи были свободны от PVX, PVM и PVA, в 6,25 % обнаруживался PLRV, в 18,75 % – PVY, а PSTVd носительствовали 25 % насекомых (рисунок 19).

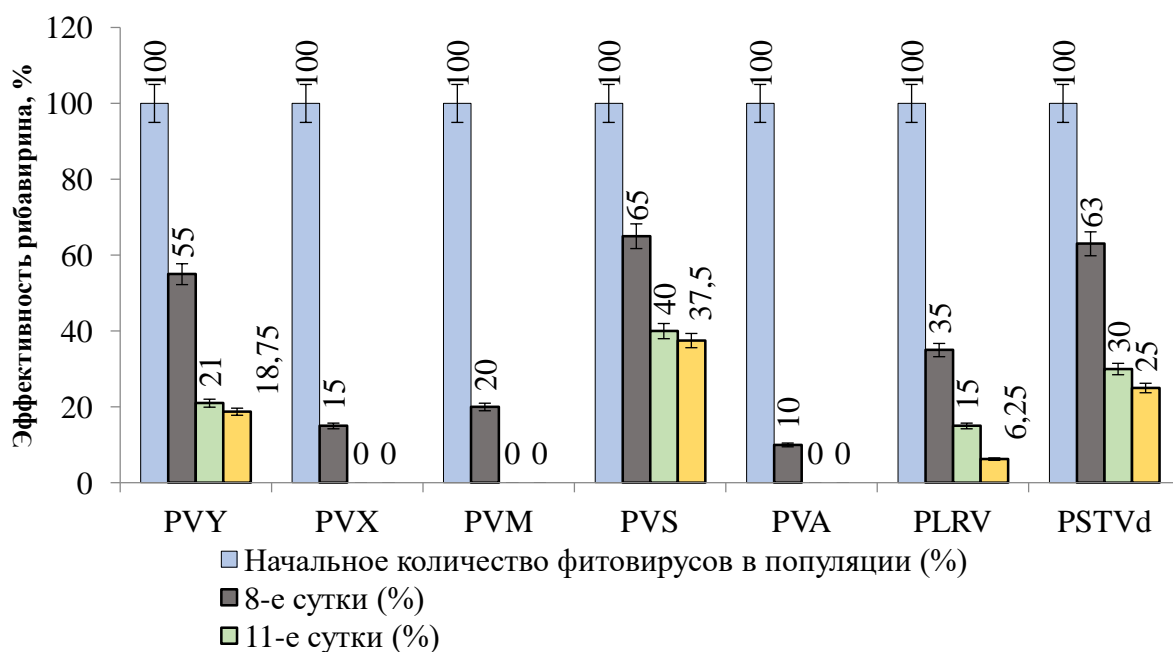


Рисунок 19 – Эффективность применения препарата рибавирин в элиминации инсектарной популяции картофельной коровки от фитовирусов картофеля

Таким образом, применение рибавирин является эффективным способом элиминации фитовирусов картофеля в лабораторной популяции картофельной коровки. Так как препарат обладает тератогенными свойствами (Чудинов, 2019) на постоянной основе для инсектарного содержания насекомых использовать его не рекомендуется.

5.2 Фитовирусы картофеля на различных стадиях онтогенеза в теле картофельной коровки

Выживание, передача и распространение большинства вирусов растений зависят от насекомых-переносчиков. Они передают фитовирусы двумя основными способами: персистентным или циркуляционным (циркулируя через гемолимфу насекомого) и непersistентным нециркулятивным (переносясь по кутикуле ротового аппарата или передней кишки). Циркулятивные вирусы через кишечник проникают в гемолимфу, а оттуда в слюнные железы, делая насекомое заразным для растений (Rassah, Fereres, 2009). Вирусы растений, переносимые насекомыми, извлекают выгоду из разных моделей взаимодействия между растениями-хозяевами и переносчиками. Особая динамика между фитовирусами и связанными с ними переносчиками имеет решающее значение для успешного распространения вирусов растений. Феререс и Ракка показали, что вирусы могут изменять поведение переносчиков таким образом, чтобы усиливалась передача инфекции (Rassah, Fereres, 2009). Распространение персистентно передаваемых вирусов требует длительного акта питания векторами на инфицированных растениях, с последующим переносом новому растению-хозяину. Напротив, вирусы с непersistентной передачей эффективно передаются, когда векторы кратковременно питаются инфицированным хозяином, приобретая вирионы, а затем быстро распространяют инфекцию (Yigezu, 2023).

Для эффективной передачи фитовирусов от насекомого-вектора к растению-хозяину необходимы определенные взаимодействия между насекомыми и растениями: переносчики должны сначала приблизиться к инфицированному хозяину – этап привлечения; установить контакт с хозяином, ведущий к приобретению патогена, обычно посредством трофических взаимодействий – расселение и питание; и, наконец, перенести возбудитель к новому, неинфицированному хозяину – этап распространения инфекции (Whitfield et al., 2015). Используя насекомых в качестве

переносчиков, вирусы растений преодолевают длинный путь от зараженных до здоровых растений-хозяев. Эта связь «насекомое-вектор – фитовирус» обеспечивает быстрое распространение инфекции и делает её трудноуправляемой для человека (Yigezu, 2023). Обычно передача инфекции от насекомых-переносчиков происходит во время жевания и сосания частей растения-хозяина (Whitfield et al., 2015; Yigezu, 2023). Многие вирусы растений обладают широким кругом хозяев, что, в свою очередь, способствует их успешному внедрению в новые среды обитания. Большинство насекомых-векторов – это насекомые с колюще-сосущим и грызущим ротовым аппаратами (Anna et al., 2015).

В ходе проведенного исследования в телах картофельных коровок, собранных в природных популяциях, нами были обнаружены вирус скручивания листьев картофеля, вириод веретеновидности клубней картофеля, вирус картофеля S, вирус картофеля Y, вирус картофеля M, вирус картофеля X, наличие вируса картофеля A установлено не было. При этом количественно преобладали PVS и PVM (Собко, 2023) (рисунок 20).

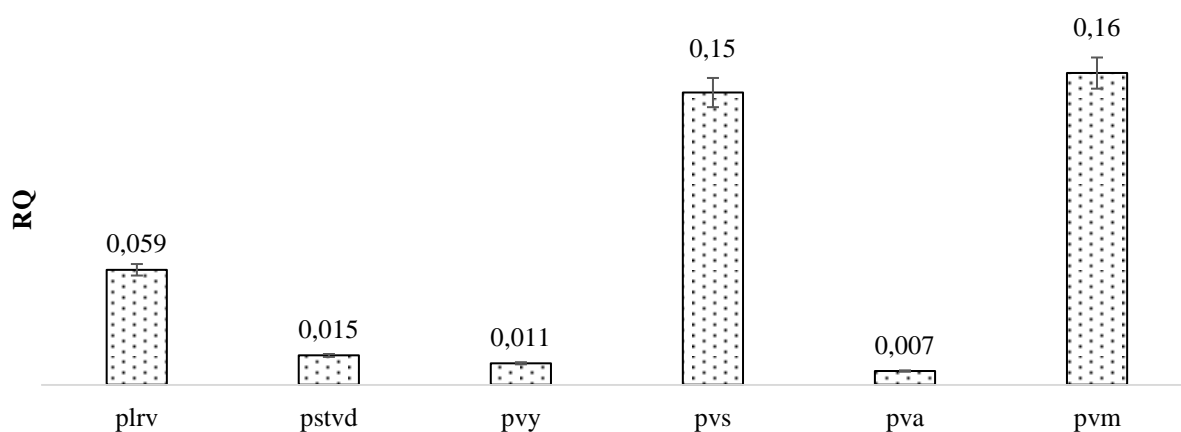


Рисунок 20 – Количественное соотношение фитовирусной инфекции в теле картофельной коровки. Количественная ПЦР (цит. по Собко, Мацишина, 2023)

Фитовирусы в популяции *H. vigintioctomaculata* распределялись следующим образом: PVY и PVM встречались у насекомых в 71,00 % случаях, 43,00 % картофельных коровок носительствовали PVX, PVS и

PLRV, в популяции картофельной коровки PSTVd встречался у 28,60 % особей, а PVA обнаружен не был (Собко, Мацишина, 2023) (рисунок 21).

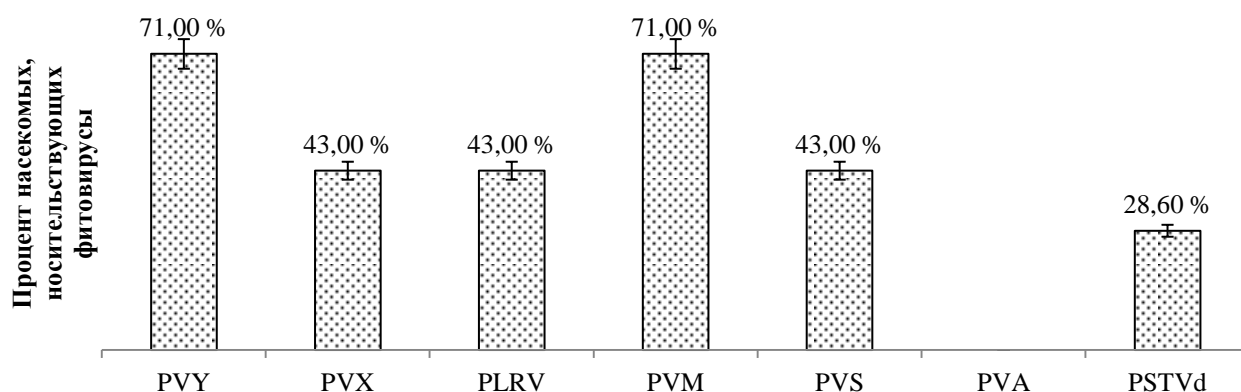


Рисунок 21 – Распределение фитовирусов картофеля в популяции *H. vigintioctomaculata* (цит. по Собко, Мацишина, 2023)

Для определения локализации вирусов картофеля в теле *H. vigintioctomaculata* препарировали имаго и смотрели наличие и отсутствие фитовирусов в насекомом. Вирус PVY локализовался во всех частях тела имаго, кроме кишечника и ротовых органов. На ротовых органах и в кишечнике картофельной коровки обнаружен только вирус картофеля S, что опровергает мнение Е. Г. Лебедевой о переносе вируса X с экскрементами (Лебедева и др., 1982). У лишенных ног имаго обнаружены все упомянутые вирусы, за исключением PVM и PVA, что указывает на механический путь распространения данных фитовирусов в экосистеме картофеля (таблица 14).

Таблица 14 – Распределение фитовирусов картофеля в разных частях тела имаго картофельной коровки (цит. по Собко, Мацишина, 2023)

Вирусы	Части тела имаго							
	Целая	Тело без ног	Ноги	Тело без головы	Голова	Тело без ног и головы	Кишечник	Крылья и голова
PVY	+	+	+	+	-	+	-	+
PVX	+	+	+	+	-	-	-	+
PLRV	+	+	-	-	-	-	-	-
PVM	+	-	-	+	-	-	-	-
PVS	+	+	+	+	+	+	+	+
PVA	-	-	-	-	-	-	-	-
PSTVd	+	+	-	-	-	-	-	+

Примечание: «+» – вирус обнаружен; «-» – вирус не обнаружен.

Таким образом, нами была выявлена локализация фитовирусов в теле картофельной коровки (Собко, Мацишина, 2023).

Анализ онтогенетических стадий переносчика показал, что в яйцекладке картофельной присутствует PVY и PVS. В личинках также обнаружили вирусы Y и S, кроме того, отмечен слабоположительный сигнал для PSTVd, что объясняется отсутствием оздоровленного материала для корма и неравномерным распределением фитовирусов в популяции картофеля. В куколке картофельной коровки выявлены PVS и PVY, а у только что отродившегося имаго – только вирус Y (Собко, Мацишина, 2023) (таблица 15, рисунок 22).

Таблица 15 – Содержание фитовирусов картофеля в теле картофельной коровки на различных стадиях развития (цит по Собко, Мацишина, 2023)

Стадия развития	Вирусы						
	PLRV	PVM	PSTVd	PVS	PVA	PVY	PVX
Яйцекладка	-	-	-	+	-	+	-
Личинка	-	-	+/-	+	-	+	-
Куколка	-	-	-	+	-	+	-
Только что отродившееся имаго	-	-	-	-	-	+	-
Взрослая особь	+	+	+	+	-	+	+

Примечание: «+» – вирус обнаружен; «-» – вирус не обнаружен

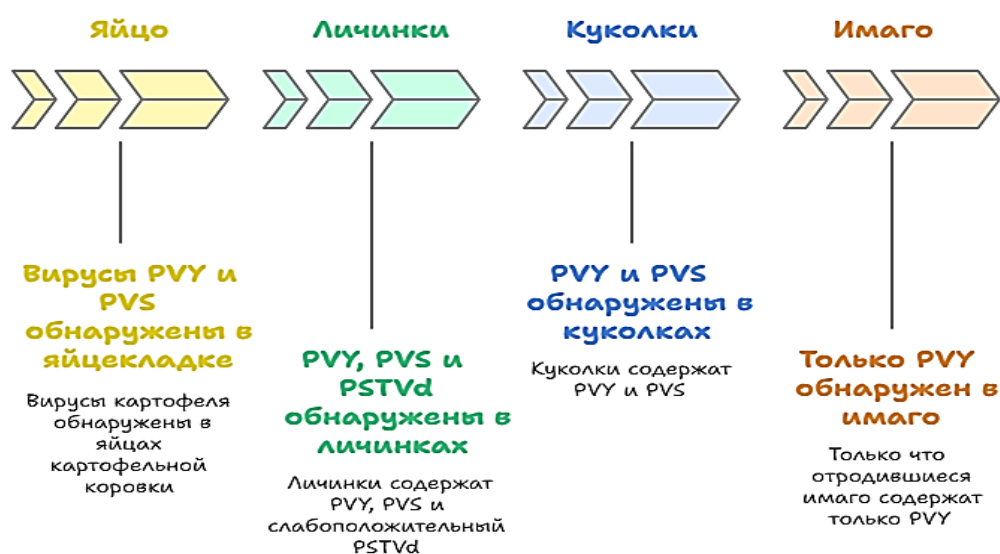


Рисунок 22 – Вирусы картофеля в жизненном цикле картофельной коровки

Таким образом, PVY присутствует в теле картофельной коровки на протяжении всего жизненного цикла и может передаваться из поколения в поколение. Наши данные согласуются с работами Феререс и Ракка, которые установили, что вирусы, попавшие в личинку, могут сохраняться у имаго даже во втором и третьем поколении; таким образом, переносчики могут наследовать вирус в течение значительного периода времени (Fereses, Raccan, 2015). Вертикальная передача вирусов между поколениями насекомых-переносчиков гарантирует выживание в неблагоприятных для горизонтальной передачи условиях, напрямую влияя на вирусную экологию и эпидемиологию (Wu et al., 2022).

Вирус S обнаружен на всех стадиях развития *H. vigintioctomaculata*, кроме стадии куколки. Полагаем, что проходя через стадии онтогенетического развития насекомого, он разрушается в теле куколки, и имаго вылетает освобожденной от вируса. Это связано с тем, что PVS является непersistентным вирусом, он не может размножаться в теле насекомого (Yardımcı et al., 2015; Dietzgen et al., 2016). Насекомому, чтобы стать вектором, нужно питаться на больном растении. Характерная особенность куколок насекомых – это состояние отсутствия акта питания. Нециркулирующие (неpersistентные) вирусы обратимо прикрепляются к кутикуле ротового аппарата насекомых, в стилетах или передней кишке их переносчиков (Blanc et al., 2014; Whitfield et al., 2014; Ng, Zhou, 2015). У насекомых в фазе куколки происходит процесс гистолиза, то есть распад личиночных органов (Захваткин, 2001). В результате этого мышцы пищеварительного канала, а также других личиночных органов, под воздействием гемоцитов и пищеварительных ферментов образуют кашицеобразную массу, состоящую из гемолимфы и продуктов распада (Бей-Биенко, 2008), вследствие чего вирусные частицы не могут прикрепиться к кутикуле в местах локализации в теле насекомого, что приводит к прерыванию цепи передачи PVS на стадии куколки (рисунок 23) (Dietzgen et al., 2016; Deshoux et al., 2018). Исследования взаимодействия

инфицированного растения, вируса и переносчика (вектора) приводят нас к пониманию роли вирусов в формировании экосистемы (Чунихин, 1990).

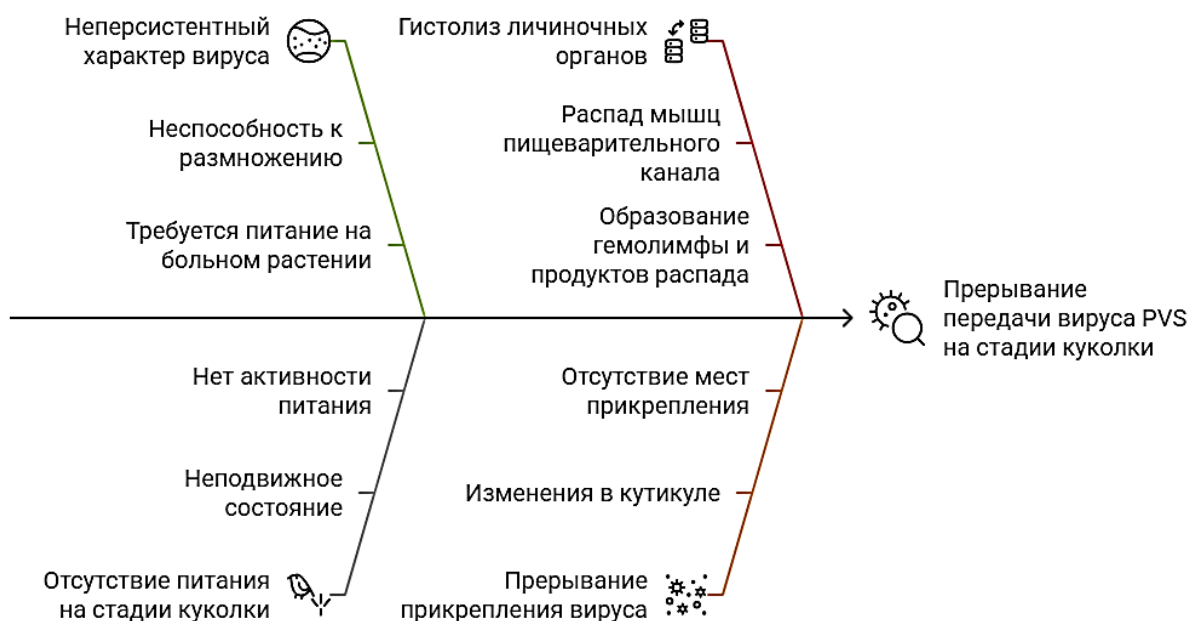


Рисунок 23 – Прерывание передачи вируса PVS на стадии куколки

Поскольку вирусные инфекции, в том числе и вирусные болезни растений, относятся к природно-очаговым инфекциям (Коренберг, 2010), знание механизмов распространения вирусов в популяции насекомого-вектора позволяет проследить динамику распространения болезни в агроэкосистеме картофеля.

5.3 Векторные свойства картофельной коровки

В наших исследованиях мы обнаружили, что *H. vigintioctomaculata* в процессе питания переносит на оздоровленные растения картофеля все исследуемые фитовирусы (Sobko, 2024). Мы наблюдали быстрое распространение по растению PVM, PVY, PVX, причем PVM нами обнаружен в листьях картофеля через 5 минут после того, как насекомые питались на растениях, PVY и PVX через 10 минут, а PSTVd через 180 минут, PVS и PLRV были обнаружены в клубнях и столонах на 8 сутки, а PVY, PVM, PVX обнаружены в клубнях на 2-е сутки (рисунок 24). В яйцекладке, отложенной инфицированными картофельными коровками обнаружены вирусы PVY, PVM, PVX, PVS, PLRV, PSTVd (Sobko, 2024).

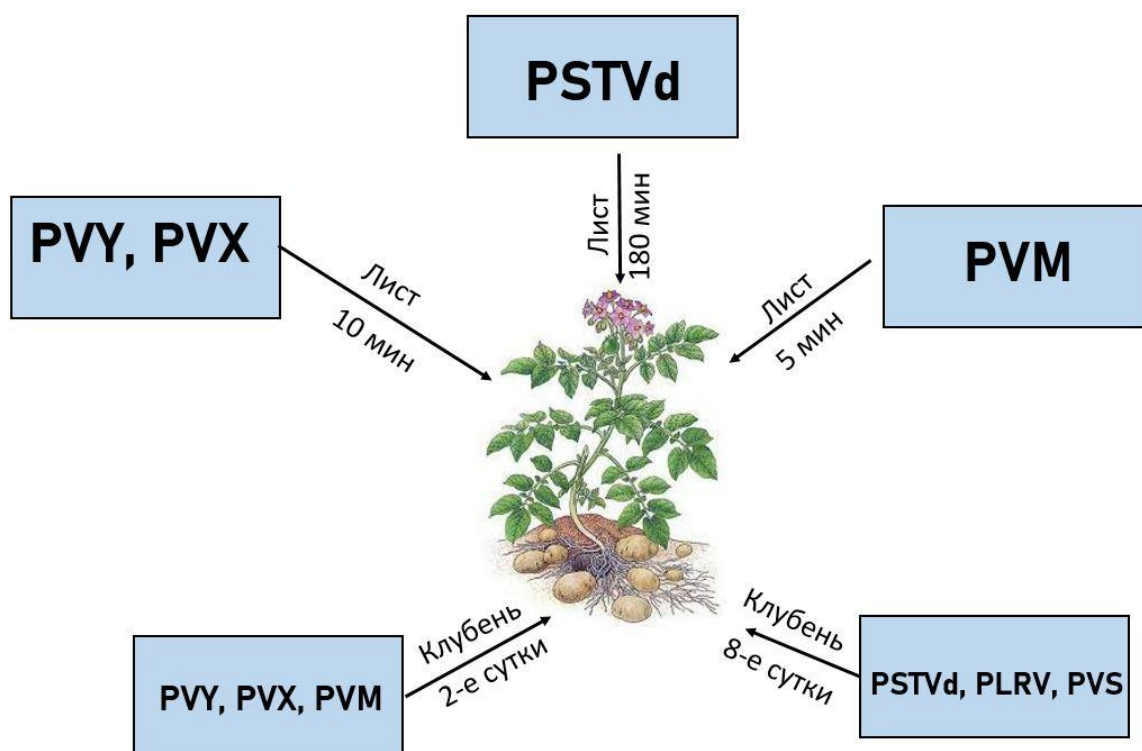


Рисунок 24 – Перенос фитовирусов картофеля *Henosepilachna vigintioctomaculata* (время от начала питания фитофагом до появления фитовирусов в растении)

Питаясь на растениях, *H. vigintioctomaculata* повреждает ткани листьев, таким образом, дает вирусам возможность размножиться в них, а затем перейти по плазмодесмам в смежные клетки и распространиться по тканям. Ряд авторов полагают, что скорость размножения вируса и степень его биологической активности в значительной степени определяются физиологией растения-хозяина. Эта зависимость вытекает из способности существования вируса, как облигатного внутриклеточного паразита (Whitfield, Falk, Rotenberg, 2015.).

Кроме прямого переноса фитовирусов картофеля *H. vigintioctomaculata* участвует в косвенном переносе. Так в предыдущих наших исследованиях мы установили, что картофельная коровка способна распространять грибы рода *Fusarium* в агробиоценозе картофельного поля в процессе питания и миграции (Собко и др., 2024). По литературным данным известно, что

Fusarium spp. носителем вирусов картофеля и может способствовать переносу фитовирусов с больных на здоровые растения картофеля (Agrios, 2005; Rajesh, et al., 2024). Однако для патогенной микофлоры Приморского края такие данные отсутствуют. В наших исследованиях в грибах р. *Fusarium* были обнаружены фитовирусы картофеля (рисунок 25).

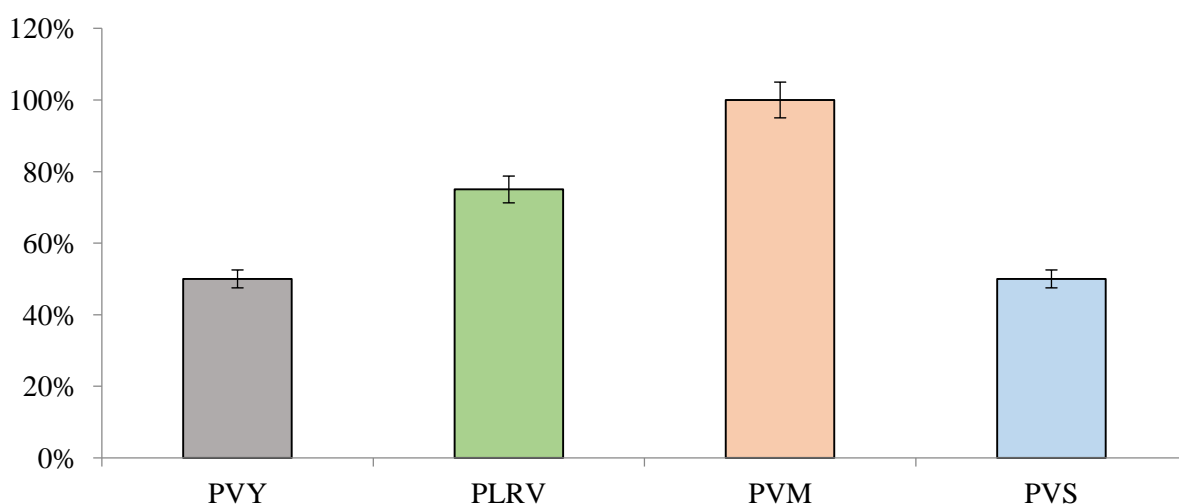


Рисунок 25 – Распределение фитовирусов в грибах рода *Fusarium*

В результате исследования во всех изучаемых пробах мы обнаружили вирус М, PLRV встречался в 75% случаев, вирусы Y и S обнаружены в гифах и мицелии в 50% проб. Таким образом, картофельная коровка осуществляет двойной перенос фитовирусов – самостоятельно и с помощью грибов р. *Fusarium*, что повышает её вредоносность.

5.4 Трофические связи картофельной коровки с зараженными и здоровыми растениями картофеля

Как известно, трофические связи занимают одно из ведущих мест в комплексе контактов организма с окружающей его средой (Павлов, 2016). В процессе эволюции у листоедов выработалась особая стратегия кормового поведения, которая гарантированно обеспечивает их регулярным поступлением питательных веществ и восстановлением баланса энергии (Павлов, 2016). Для поиска пищи насекомые пользуются дистантной ориентацией – пошаговым запаховым обследованием, позволяющим

обнаружить наиболее оптимальный для кормления участок (Павлов, 2016). В наших исследованиях по дистантной ориентации картофельной коровки стратегия поведения фитофагов по отношению к больным и здоровым листьям картофеля резко отличались, на здоровых листьях насекомых было больше, они активно питались и откладывали яйца (Sobko, 2024). Особи картофельной коровки, в зависимости от того, являются ли они носителями PVY, PVM, PVX, PVS, PLRV, PSTVd или были свободны от вирусов, проявляли разную дистантную ориентацию в поисках пищи: инфицированные *H. vigintioctomaculata* в подавляющем большинстве (72 % особей) питались на здоровых растениях. Картофельные коровки, свободные от фитовирусной инфекции, сначала пытались расселиться, а уже потом переходили питаться на инфицированные фитовирусами растения картофеля. Также различалась пищевая активность и самих насекомых. Имаго, которые не носительствовали фитовирусную инфекцию (условно «здоровые»), были менее активными, чем насекомые-векторы, на протяжении всего исследования они проявляли стратегию расселения, пытались отдалиться как можно дальше друг от друга – до 60 % всех особей выборки (рисунок 26).

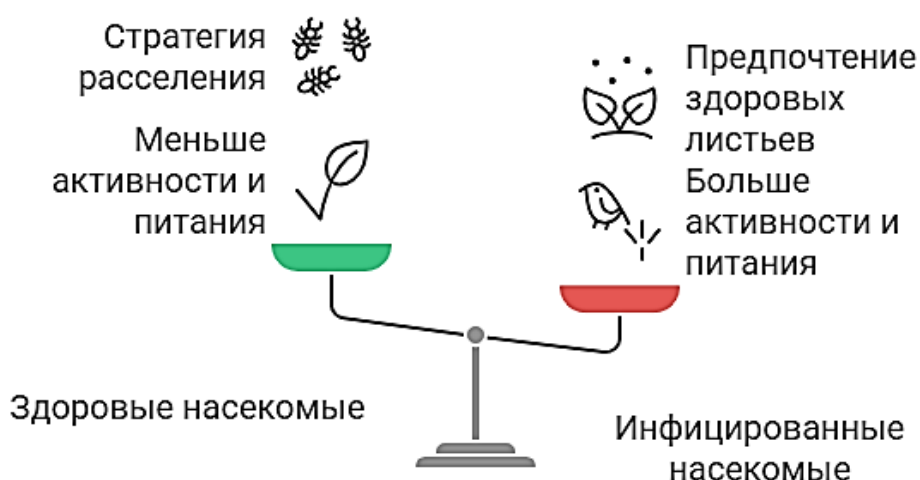


Рисунок 26 – Сравнение поведения «здоровых» и «инфицированных насекомых»

Первые 30 мин. эксперимента «здоровые» насекомые практически не наблюдались ни на больных, ни на инфицированных растениях картофеля, по истечению 60 мин. и до 180 мин. на здоровых растениях наблюдалось от 12

до 24 % всех особей, к 240 мин. количество фитофагов стало увеличиваться и на больных растениях – 16 % (Sobko, 2024) (рисунок 27).

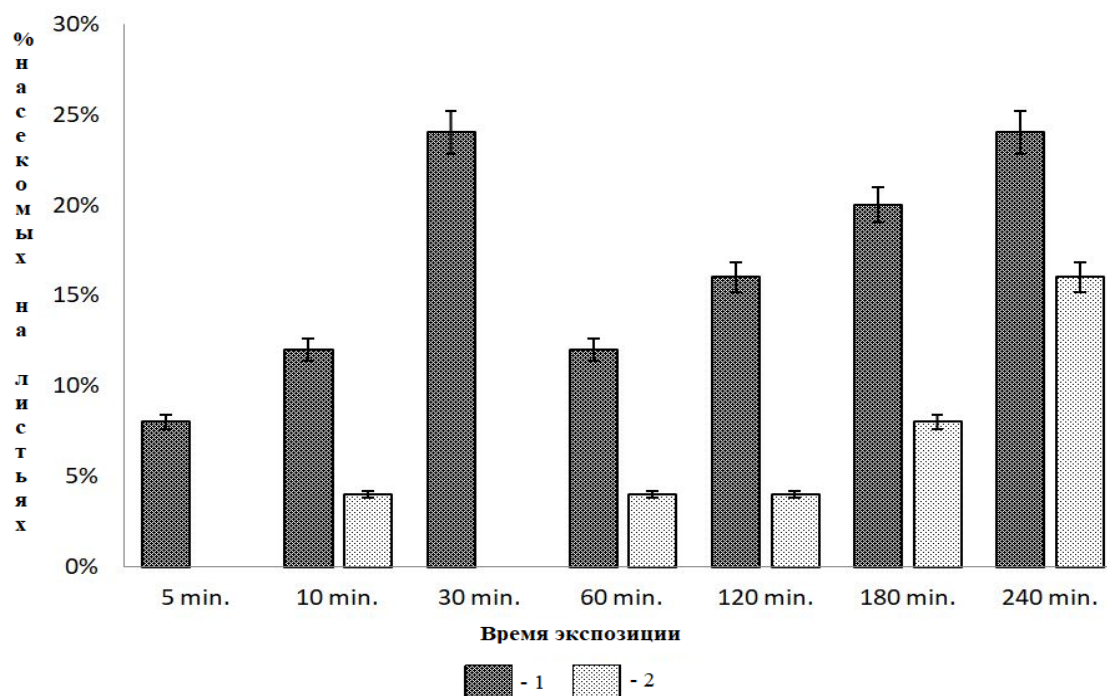


Рисунок 27 – Дистантная ориентация «здоровых» *H. vigintioctomaculata*
 Примечание: 1 – % здоровых насекомых на листьях здоровых растений; 2 – % здоровых насекомых на листьях картофеля инфицированных фитовирусами (PVY, PVM, PVX, PVS, PLRV, PSTVd) (цит. по Собко, 2024)

H. vigintioctomaculata, в которых обнаружены фитовирусы картофеля, питались преимущественно на здоровых листьях картофеля, через 10 мин. на здоровых листьях насчитывалось до 44 % всех насекомых, и к концу эксперимента, через 240 мин., 72 % насекомых питались здоровыми листьями картофеля, 8 % – на больных листьях, а 20 % ползали по садку (Sobko, 2024) (рисунок 26, 28).

Бокель с соавт. было продемонстрировано, что фитовирусы используют различные механизмы для улучшения своего распространения, включая манипулирование активностью вектора и эффективностью передачи (Voquel et al., 2011). Было также показано, что летучие органические соединения растений качественно и/или количественно изменяются после фитовирусной инфекции (Eigenbrode et al., 2002; Lacroix et al., 2014; Rajabaskar et al., 2014). Эйгенброд с соавт. установил, что зараженные

растения в целом становятся более привлекательными, особенно для насекомых, не несущих фитовирус (Eigenbrode et al., 2002).

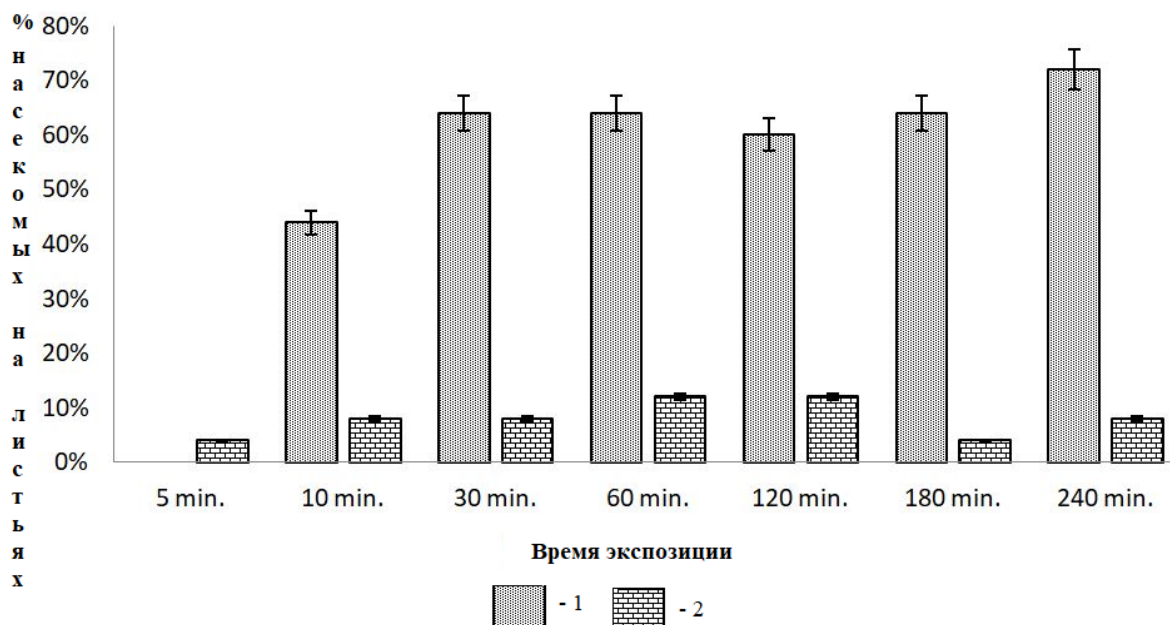


Рисунок 28 – Дистантная ориентация «больных» *H. vigintioctomaculata*

Примечание: 1 – % зараженных насекомых на листьях здоровых растений; 2 – % зараженных насекомых на листьях картофеля инфицированных фитовирусами (PVY, PVM, PVX, PVS, PLRV, PSTVd (цит. по Собко, 2024)

Раджабаскар с совт. (Rajabaskar et al., 2014) продемонстрировали, что инфекция, вызываемая вирусом PLRV, изменяет общее количество летучих органических соединений в растениях картофеля, которые меняют предконтактное поведение *Myzus persicae* (Fingu-Mabola, Francis, 2021). Многие авторы показывают, что циркулирующие фитовирусы напрямую манипулируют предпочтениями своих векторов, чтобы ориентировать их на здоровые растения, что согласуется с нашими исследованиями. Так в своих работах Раджабаскар с соавт., (Rajabaskar et al., 2014) обнаружили, что безвирусная тля *M. persicae* привлекалась к растениям картофеля, инфицированным PLRV, но после приобретения фитовируса процесс аттракции изменился: новые вирулиферные тли перешли на здоровые растения (Fingu-Mabola, Francis, 2021).

По результатам наших исследований картофельная коровка является вектором для фитовирусов картофеля (Sobko, 2024), так как она отвечает

критериям, определяющим специфичность взаимоотношений переносчика и возбудителя болезней (Алексеев и др., 1988; Чунихин, 1989; Сафонова и др., 2022): в *H. vigintioctomaculata* происходит размножение PVY, так как он присутствует на протяжении всего жизненного цикла в теле насекомого и может передаваться из поколения в поколение (Собко, Мацишина, 2023); фитовирусы картофеля относительно безвредны для картофельной коровки, сам фитофаг обладает высокоэффективными механизмами передачи инфекции: способен к значительным перелетам, питается и размножается в массе на картофеле, появляется на растениях с начала всходов (Erмаk et al., 2022), кроме того, перед тем как перейти на картофельные поля и после уборки урожая картофельная коровка питается на сорных растениях, резерваторах вирусной инфекции (Собко, 2023) (рисунок 29, 30). Так, после питания на осоте полевом (*Sonchus arvensis* L.), инфицированном PVS, *H. vigintioctomaculata* переходит на картофель, а с картофеля – на сорные растения. Питание картофельной коровки на растениях-резерваторах так же, как и циркуляция в гемолимфе вектора фитовирусов, способствует выживанию патогена в межвегетационный период (Sobko, 2024).



Рисунок 29 – Картофельная коровка – вектор фитовирусов картофеля

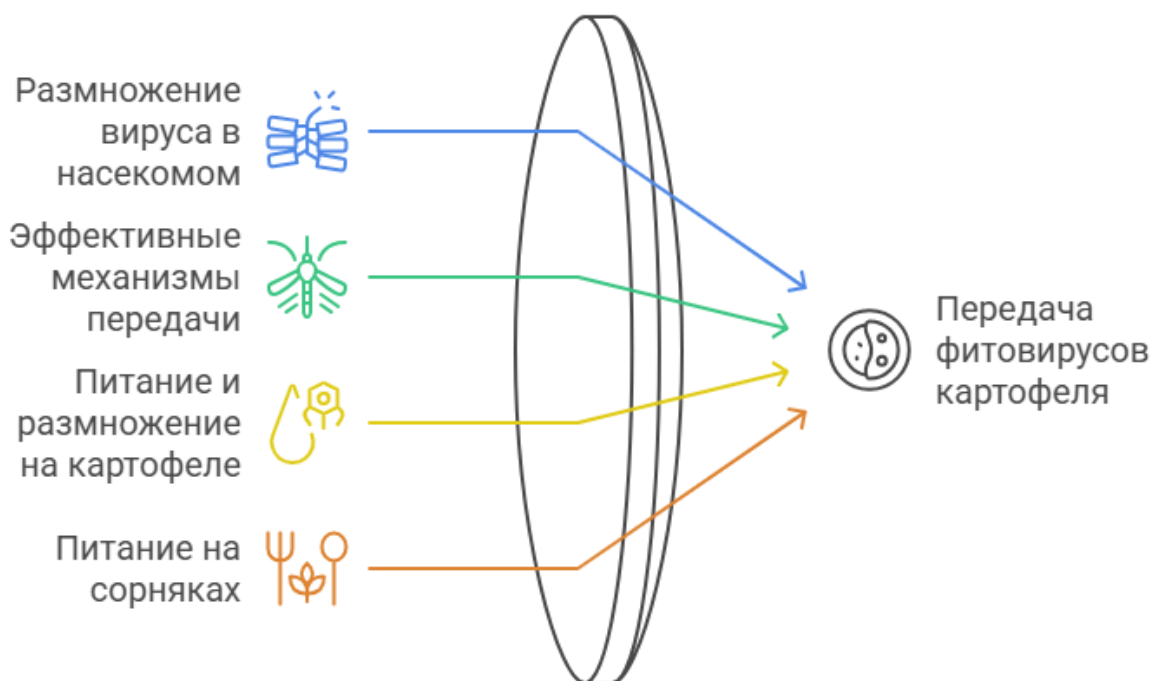


Рисунок 30 – Роль картофельной коровки в передаче вирусов

Известно, что перенос вирусов с больных растений на здоровые осуществляется главным образом насекомыми-векторами (Jeger, 2020; Лапшинов, 2010). В наших исследованиях по дистантной ориентации картофельной коровки в полевых условиях мы наблюдали, что зараженные фитовирусами растения посещаются картофельной коровкой чаще, чем не зараженные. Известно, что инфицированные фитовирусами растения манипулируют поведением насекомых-переносчиков, в результате чего насекомые активно питаются зараженными растениями (Jeger, 2020). На поведение вирусных векторов при выборе кормового растения влияют как визуальные, так и аттрактивные сигналы растений (Jeger, 2020). Фитовирусы вызывают изменения физиологических свойств растений, что увеличивает привлекательность растений для насекомых, улучшает пищевой потенциал растений для фитофагов (Wu et al., 2022).

5.5 Хемотаксис картофельной коровки в отношении аминокислот картофеля

По нашим данным, разное содержание аминокислот в листьях картофеля зависело от того, имелась ли вирусная инфекция в растениях.

Растения, в которых отсутствовала фитовирусная инфекция, отличались от растений с минимальной и максимальной вирусной нагрузкой по содержанию цистеина, глутамина, и в небольшом количестве – по содержанию аргинина. Содержание цистеина в листьях с максимальной вирусной нагрузкой превышало в среднем в 11,4 раза показатель содержания данной аминокислоты в безвирусных растениях. Количество глутамина в 8,3 раза увеличилось в растениях с максимальной вирусной нагрузкой, и в 4,1 раза в растениях с минимальной вирусной нагрузкой по сравнению с безвирусными растениями (рисунок 31).

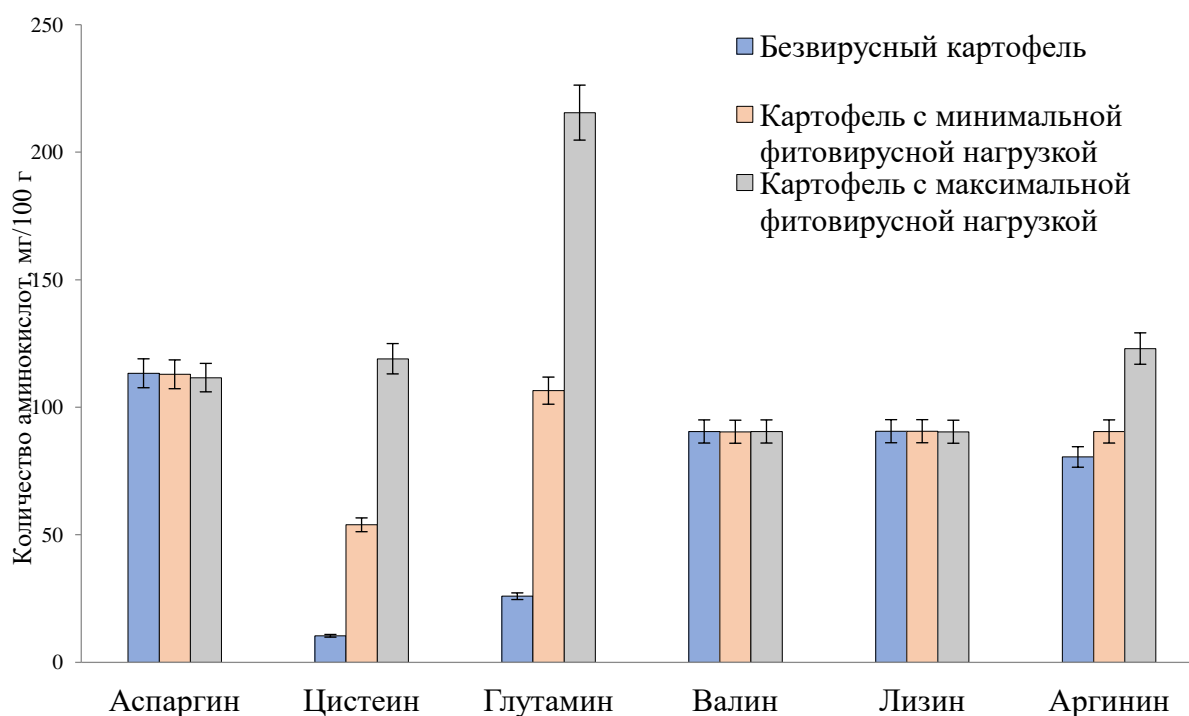


Рисунок 31 – Содержание аминокислот в растениях картофеля

Насекомые-фитофаги в процессе поиска пищи ориентируются на летучие вещества, выделяемые растениями. Пищевые аттрактанты являются регуляторами поведения взрослых особей. В эксперименте по влиянию аминокислот на хемотаксис картофельной коровки насекомые выбирали ватные шарики с цистеином. В начале эксперимента и до пяти минут в чашках Петри с цистеином наблюдали 5 ± 1 коровку, причем $3 \pm 0,5$ осуществляли акт питания, на аргинине насекомых не наблюдалось, глицин и

изолейцин привлекли по $1 \pm 0,5$ картофельной коровки, в чашках Петри с раствором аспарагина насчитывалось $2 \pm 0,5$ особей, раствор глутамина также привлек одну картофельную коровку. К концу эксперимента насекомых фиксировали только на шариках с цистеином. Через пять минут от начала эксперимента в чашках Петри с цистеином насчитывалось 8 ± 1 особей, из которых две приступили к спариванию, две так и продолжали питаться, через восемь минут насчитывалось 10 ± 1 особей, через 13 минут наблюдали 18 ± 1 насекомых на ватном шарике с раствором цистеина. Раствор глутамина к концу эксперимента привлек $2 \pm 0,5$ особей, одно насекомое питалось на ватке с глутамином. На чашках Петри с аргинином через пять минут была обнаружена одна особь картофельной коровки, которая потом перешла на цистеин, также к концу эксперимента на цистеин перешли насекомые с чашек Петри с изолейцином, аргинином и глицином (рисунок 32).

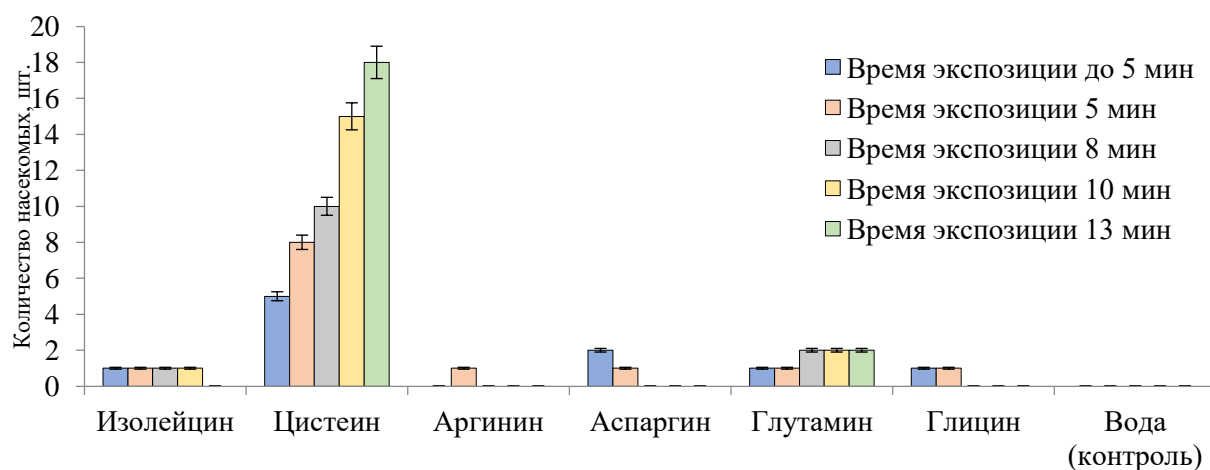


Рисунок 32 – Влияние аминокислот на хемотаксис *Henosepilachna vigintioctomaculata*

В естественной среде насекомые сталкиваются с гораздо более сложным набором летучих веществ, которые они используют для принятия поведенческих решений. Выявление потенциальных соединений, которые действуют как аттрактанты или репелленты на переносчиков вирусов растений, будет способствовать надлежащему управлению распространения векторами фитовирусной инфекции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами изучена энтомофауна агроценозов картофеля в Приморском крае. В посадках картофеля обнаружено 67 видов насекомых: основная доля приходится на фитофагов, для которых картофель является пищевым ресурсом. Векторами хозяйственно значимых вирусов в агроценозе картофеля являются *Cicadella viridis*, *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Dolycoris baccarum*, *Mythimna separata*, *Lygus pratensis*, *Myzus persicae*, *Rhopalosiphum padi* *Phaedon cochleariae*. Согласно нашим исследованиям, основным фитофагом в агроценозе является *Henosepilachna vigintioctomaculata*. Кроме того, агроценоз картофеля включает насекомых-энтомофагов, в наших исследованиях это насекомые, относящиеся к семейству Coccinellidae и Carabidae. Также для агроценозов картофельных полей характерны случайные насекомые, к таким видам в нашем исследовании относятся *Moechotypa diphysis*, *Deltote bankiana*. Разнообразие насекомых-векторов и переносимых ими вирусов свидетельствует о том, что агроценоз картофеля является стабильной многофакторной структурой.

Таким образом, мы делаем следующие выводы:

1. Энтомофауна картофельного поля представлена 67 видами насекомых. В агроценозе картофельного поля Приморского края выявлено 29 видов 7 семейств, относящихся к отряду Coleoptera; отряд Hemiptera в агроценозе картофеля представлен 6 семействами 12 видами; отряд Lepidoptera представлен 3 семействами 10 видами; отряд Diptera представлен 5-ю семействами 5 видами; отряд Hymenoptera – 3 семействами, 4 видами, отряд Thysanoptera представлен 1 семейством 3 видами, отряд Neuroptera – 1 семейство 1 вид, отряд Orthoptera представлен 3 семействами 3 видами.

2. Наибольшим видовым разнообразием и относительно равномерным распределением видов насекомых характеризовались агроценозы картофеля, расположенные в с. Фадеевка, с. Пуциловка и пос. Тимирязевский. Энтомофауна агроценозов картофеля в с. Новолитовск и с. Боголюбовка

обеднена вследствие применения химических пестицидов, индекс Маргалёфа равен 0,53 и 0,40 соответственно

3. Энтомофауна агроценозов пос. Тимирязевский – с. Пуциловка, пос. Тимирязевский – с. Фадеевка и пос. Тимирязевский – с. Анучино характеризуются сходством по коэффициенту Жаккара и Сёренсена-Чекановского.

4. Векторами вирусной инфекции в агроценозах картофельных полей Приморского края являются *Cicadella viridis*, *Henosepilachna vigintioctomaculata*, *Dolycoris baccarum*, *Mythimna separata*, *Lygus pratensis*, *Myzus persicae*, *Rhopalosiphum padi*.

5. Растения-резерваторы фитовирусной инфекции являются кормовыми для фитофагов, обитающих в агроценозах картофельных полей. Резерваторами являются 18 видов из 43 описанных. Ассоциативная вирусная инфекция включает PVY, PVX, PVM, PVS, PLRV и PSTVd.

6. Определяющим фактором в поисках пищи у картофельной коровки являются физиологические изменения в организмах насекомого и растения, обусловленные наличием или отсутствием фитовирусов: носители фитовирусной инфекции в 72% случаев питались на здоровых растениях.

7. Вирус PVY присутствует на протяжении всего жизненного цикла в теле картофельной коровки и может передаваться из поколения в поколение. *H. vigintioctomaculata* носительствует PVY и PVM (71%), PVX, PVS и PLRV (43%), PSTVd (28,6%).

8. Аминокислота цистеин является аттрактантом для особей картофельной коровки.

9. Фармакологические препараты способствуют оздоровлению лабораторной колонии картофельной коровки. Применение препарата экзифин приводит к выздоровлению 89,4% насекомых, зараженных *Beauveria bassiana*; препарат рибавирин освобождает организм картофельной коровки от фитовирусов картофеля при инсектарном содержании (до 25 % особей).

10. Выращивание личинок и имаго *H. vigintioctomaculata* на картофеле сорта Смак с одновременным допаиванием раствором, содержащим рибофлавин и пиридоксин гидрохлорид (витамина В6), увеличивает плодовитость насекомых, при этом уменьшается смертность и увеличивается их масса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдурахманов Г.М. Новые данные по составу и особенности географического распространения совков прикаспийских и островных экосистем (Сообщение 1) / Г.М. Абдурахманов, А.А. Туймуров, А.Г. Абдурахманов, Н.С. Курбанова, Н.М. Меликова // Юг России: экология, развитие. – 2014. – № 2. – С. 37-71
2. Агроклиматический справочник по Приморскому краю / под ред. В.В. Белевич. – Л. : ГИМИЗ, 1960. – 130 с.
3. Алексеев А.Н. Особенности поведения клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch., зараженных вирусом клещевого энцефалита / А.Н. Алексеев, Л.А. Буренкова, С.П. Чунихин // Мед. паразитол. – 1988. – № 2. – С. 71-75.
4. Андросов Г.К. О видовом составе и разнообразии основных консументов в картофельном агробиоценозе Брянской области / Г.К. Андросов, Е.В. Холопова // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – № 1. – С. 121-123.
5. Аникина И.Н. Фитовирусология / И.Н. Аникина, Д.Д. Сейтжанова. – Павлодар : Кереку, 2015. – 97 с.
6. Анисимов Б. В. Фитосанитарные зоны и их роль в безвирусном семеноводстве картофеля. // Защита и карантин растений. – 2014. – № 11. – С. 14-19.
7. Антонова О.Ю. Оздоровление микрорастений трех культурных видов картофеля (*Solanum tuberosum* L., *S. phureja* Juz. & Buk. и *S. stenotomum* Juz. & Buk. / О.Ю. Антонова, О.В. Апаликова, Ю.В. Ухатова, Е.А. Крылова, О.Ю. Шувалов, А.Р. Шувалова, Т.А. Гавриленко. // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – Т. 52, № 1. – С. 95-104.
8. Ануфриев Г.А. Состав фауны цикадовых (Homoptera, Cicadinea) заповедников ассоциации «Средняя Волга» // Наземные и водные экосистемы : сб. науч. тр. – Н. Новгород : НГУ, 1999. – Вып. 15. – С. 99-115.
9. Артохин К.С. Метод кошения энтомологическим сачком // Защита и карантин растений. – 2010. – № 11. – С. 45-48.

10. Артохин К.С. Мониторинг сорняков для практиков // Защита и карантин растений. – 2018. – № 2. – С. 8-13.
11. Ашбель С.И. Испытание новых лекарственных форм нистатина / С.И. Ашбель, И.А. Богословская, В.Г. Соколова // Казанский медицинский журнал. – 1968. – Т. 49. – № 6. – С. 56-57. DOI: 10.17816/kazmj61096
12. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А. И. Баканов // Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. – Пос. Борок, 1987, 63 с. – Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87 // Электронный журнал «Jahrbuch fur EcoAnalytic und EcoPatologic», 2004
13. Бежан П.А. Функциональная характеристика вспомогательных веществ в технологии шампуней лекарственных / П.А. Бежан, Д.С. Ладатко, В.Т. Кафаров, К.В. Алексеев // East European Scientific Journal. – 2021. – № 3 (67). – С. 20-23.
14. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. – СПб. : Проспект науки, 2008. – 486 с.
15. Белюченко И. С. Экологические основы аграрных ландшафтов, их устойчивость и стратегия развития : монография / И. С. Белюченко. – Краснодар : КубГАУ, 2018. – 404 с.
16. Бендикайте Т.В. Афидофауна агроценоза картофеля в Ленинградской области / Т.В. Бендикайте // Интеллектуальный потенциал молодых ученых как драйвер развития АПК : Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых и обучающихся, Санкт-Петербург-Пушкин, 24–26 марта 2021 года. Том Часть 1. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, 2021. – С. 4-7.
17. Богоутдинов Д.З. Роль цикадовых в агроценозах пасленовых культур // Защита и карантин растений. – 2012. – № 5. – С.45-46.
18. Бойкова И.В. Выделение энтомопатогенных дейтеромицетов / И.В. Бойкова, И.И. Новикова // Патогены насекомых: структурные и

- функциональные аспекты / ред. В.В. Глупов. – М. : Круглый год, 2001. – С. 698-708.
19. Борздова Т.В. Основы статистического анализа и обработка данных с применением Microsoft Excel. – Минск : ГИУСТ БГУ, 2011. – 75 с.
20. Василевский Д.Н. Связь атмосферных осадков на территории Приморского края с индексами атмосферной циркуляции / Д.Н. Василевский, И.А. Лисина, Л.Н. Василевская, А.С. Шпак, Б.Б. Мушта // Геосистемы Северо-Восточной Азии: природные, природно-ресурсные и социально-экономические структуры : сб. науч. ст. / Тихоокеанский ин-т географии ДВО РАН. – Владивосток : ТИГ, 2023. – С. 82-87.
21. Васильева О.Ю. Использование цифровой фенотеки травянистых растений в декоративном растениеводстве / О.Ю. Васильева, С.Х. Вышегуров // Аграрный вестник Урала. – 2022. – № 04 (219). – С. 37-47. DOI:10.32417/1997-4868-2022-219-04-37-47.
22. Васильева С.В. Сравнительная характеристика биоценозов картофеля и топинамбура в меняющихся климатических условиях / С.В. Васильева, Е.В. Овэс, В.Н. Зейрук, О.В. Абашкин, О.А. Старовойтова, Д.В. Абросимов, Ю.А. Масюк // Картофелеводство. – Минск, 2016. – Т. 24. – С. 210-216.
23. Великань В.С. Определитель вредных и полезных насекомых и клещей зерновых культур в СССР / В.С. Великань, В.Б. Голуб, Е.Л. Гурьева и др. ; сост. Л.М. Копанева. – Л. : Колос. Ленингр. отд-ние, 1980 – 335 с.
24. Великань В.С. Определитель вредных и полезных насекомых и клещей овощных культур и картофеля в СССР / В.С. Великань, В.Б. Голуб, Е.Л. Гурьева и др.; сост. Л.М. Копанева. – Л. : Колос. Ленингр. отд-ние, 1982 – 272с.
25. Великань В.С. Определитель вредных и полезных насекомых и клещей однолетних и многолетних трав и зернобобовых культур в СССР / В.С. Великань, В.Б. Голуб, Е.Л. Гурьева и др.; сост. Л.М. Копанева. – Л. : Колос. Ленингр. отд-ние, 1983 – 272 с.

26. 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 Междунар. науч.-практич. конф. – Краснодар, 2003. – С. 170-179.
27. 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 общества. – 2001. – Т. 72. – С. 107-128.
28. 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
29. 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.
30. Гайсёнок О.В. Применение ингибиторов вирусных РНК-полимераз в сочетании с ингибитором фузии в лечении пациентов с COVID-19: гипотеза // Вопросы вирусологии. – 2020. – Т. 65, № 3. – С. 167-175.
31. Глинская Е.В. Ассоциативные микроорганизмы насекомых Подотряда Цикадовые (Homoptera, Cicadinea) / Е.В. Глинская, А.Ю. Тяпкин, А.М. Петерсон, Н.О. Макаров, Р.А. Верховский // Известия Саратов. ун-та. Новая сер. Сер. Химия. Биология. Экология. – 2014. – Т. 14, вып. 4. – С. 76-79.
32. Гнутова Р.В. Вирусы растений азиатской территории России: систематика и номенклатура // Известия РАН. Сер. Биологическая. – 2011. – № 1. – С. 33-34.
33. Гнутова Р.В. Этапы развития фитовирусологии на Дальнем Востоке // Вестник ДВО РАН. – 2007. – № 6. – С. 34-41.

34. Голиванов Я.Ю. Содержание злаковых тлей в лабораторных условиях. – М. : МСХА, 2022. – 32 с.
35. Голуб В.Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин // 2-е изд. испр. и доп. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 358 с.
36. Горбунова М.С. Методы учета и картирование сорной растительности: метод. указания / М.С. Горбунова. – Иркутск: ГСХА, 2000. – 14с.
37. Горохова С.В. Некоторые особенности формирования мезоклимата на юге Приморского края // Известия Самар. науч. центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1441-1444.
38. Горшенин А.В. Первооткрыватель вирусов Дмитрий Иосифович Ивановский и изучение его научного вклада в школьном и вузовском курсах биологии // International Journal of Humanities and Natural Sciences. – 2021. – Vol. 12-1, no. 63. – P. 6-10.
39. Гроина Л.М. Зеленая цикадка – массовый вредитель садово-декоративных культур в Приморском крае // Чтения памяти А.И. Куренцова. – 2000. – Вып. XI. – С. 27-36.
40. Грэхам-Смит Д.Г. Оксфордский справочник по клинической фармакологии и фармакотерапии / Д.Г. Грэхам-Смит, Дж. К. Аронсон. – М. : Медицина, 2000. – С. 338-362.
41. Дедюхин С. В. Опыт применения ловушек Мёрике при изучении жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) на юго-востоке Черноморского побережья Крыма / С. В. Дедюхин, К. И. Шоренко // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского - Природного заповедника РАН. – 2022. – № 2(22). – С. 23-34.
42. Денисенко С.Г. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса [Баренцева и Печорского морей]) // Исследования фауны морей. – СПб. : Изд. ЗИН РАН, 2006. – Вып. 56: Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. – С. 35-46.

43. Дмитриев Д.А. Цикадовые (Homoptera, Cicadina) Центрально-Черноземного региона : дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2000. – 308 с.
44. Дьяконов К.П. О возможности переноса некоторых фитовирусов тлями (Homoptera, Aphidinea) неспецифических видов. // Вирусные болезни растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. –1976. – С. 271–275.
45. Дьяконов К.П. Взаимоотношения в системе "вирус - вектор - агробиоценоз" / К.П. Дьяконов, Ю.Г. Волков, Н.Н. Какарека, С.А. Романова // Известия ТСХА. – 2005. – № 3. – С. 107-115.
46. Евлахова А.А. Энтомопатогенные грибы. Систематика, биология, практическое значение. – Л. : Наука, 1974. – 240 с.
47. Езерская А.А. Капиллярный электрофорез: основные принципы, применение в фармацевтическом анализе / А.А. Езерская, М.Л. Пивовар // Вестник фармации. – 2019. – № 1(83). – С. 35-44.
48. 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. – 2020. – № 5. – С. 94-97.
49. 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.
50. Ермак М.В. Фотопериодические реакции популяции коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motsch. (Coleoptera, Coccinellidae) из Приморского края России / М.В. Ермак, Н.В. Мацишина, О.А. Собко, П.В. Фисенко // Амурский зоологический журнал. – 2024. – Т. 16, № 4. – С. 969-978.
51. Есаулов А.С. Бактериологический метод лабораторной диагностики / А.С. Есаулов, Н.Н. Митрофанова, В.Л. Мельников. – Пенза : Изд-во ПГУ, 2015. – 84 с.

52. Жирнов О.П., Георгиев Г.П. Д.И. Ивановский – первооткрыватель вирусов как новой формы биологической жизни // Вестник Российской академии медицинских наук. – 2017. – Т. 72, №1. – С. 84-86.
53. Жук Р.Ю. Поведение тли *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) в т-образном лабиринте при тестировании её трофических предпочтений // Материалы III международной конференции «Инновационные разработки молодых ученых – развитию агропромышленного комплекса» : сб. науч. тр. СНИИЖК. – Ставрополь, 2014. – Т. 2. – Вып. 7. – С. 282-285.
54. Жукова М.И. Сорные растения – резерваторы вредных организмов семенных посадок картофеля // Защита и карантин растений. – 2015. – № 12. – С. 16-18.
55. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). – Кишинев : Штиинца, 1990. – 432 с.
56. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика) : монография. – М. : Агрорус, 2004. – Т. 1. – 690 с. ; Т. 2. – 1153 с.
57. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика) : монография. – М. : Агрорус, 2004. – Т. 2. – 1153 с.
58. Завершается посадка картофеля в Приморье. URL: <https://rosselhocenter.ru/ob-uchrezhdenii/filialy/dalnevostochnyy/primorskiy-kray/zavershaetsya-posadka-kartofelya-v-primore/> (дата обращения 30.09.2025)
59. Замалиева Ф.Ф. Борьба с вирусными болезнями картофеля // Защита и карантин растений. – 2013. – № 3. – С. 17-21.
60. Замотайлов А.С. Энтомология / сост. А.С. Замотайлов, А.М. Девяткин, И.В. Бедловская. – Краснодар : КубГАУ, 2015. – 215 с.
61. Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. – М. : Колос, 2001. – 376 с.
62. Зверева Г.К. Агроценозы (понятия, структура, особенности функционирования). – Новосибирск : НГПУ, 2006. – 118 с.

63. Злотин А.З. Техническая энтомология. – Киев : Наукова думка, 1989. – 183 с.
64. Иванова А.Н. Вредоносность картофельной коровки и эффективность мероприятий по борьбе с ней // Первая научно-практическая конференция Приморского сельскохозяйственного института. – Уссурийск, 1961. – С. 39-41.
65. Ивантер Э.В. Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского гос. ун-та, 2011. – 302 с.
66. Игнатов А.Н. Динамика видового состава патогенов картофеля в европейской части РФ / А.Н. Игнатов, Ю.С. Панычева, М.В. Воронина, Д.М. Васильев, Ф.С. Джалилов // Картофель и овощи. – 2019. – № 9. – С. 28-32.
67. Казарцев И.А. Видовое и внутривидовое разнообразие грибов рода *Beauveria* в бореальных лесах на Северо-Западе России / И.А. Казарцев, Г.Р. Леднев, М.В. Левченко // Микология и фитопатология. – 2020. – Т. 54. – № 3. – С. 162-173.
68. Какарека Н.Н. Насекомые-переносчики вирусных заболеваний картофеля на Дальнем Востоке / Н.Н. Какарека, В.Ф. Толкач // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. XXX. – Владивосток : Дальнаука, 2019. – С. 191-199.
69. Камышев Н.С. Принципы систематизации агробиогеоценозов // I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии : тез. докл. – Казань : Изд-во Казанск. ун-та, 1967. – С. 7-11.
70. Капусткин Д.В. Изучение трофических реакций имаго северной популяции колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say на виды и сорта паслёновых растений // Вестник защиты растений. – 2008. – № 2. – С. 52-57.
71. Керчев И.А. Первые сведения о грибных патогенах (Ascomycota, Нуросcreales) в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа

- Polygraphus proximus* Blandf. / И.А. Керчев, В.Ю. Крюков, О.Н. Ярославцева, Г.П. Половинко, Ю.С. Токарев, В.В. Глупов // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – № 4. – С. 41-50.
72. Коваль А.Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий. Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 61 (2). СПб. : 2009. – 111 с.
73. Кожевникова З.В. Новые и редкие заносные виды сосудистых растений в Приморском крае // Turczaninowia. – 2021. – Т. 24, № 4. – С. 186-201.
74. Конарев А.В. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми / // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». – 2017. – Т. 9. – № 1. – С. 79-99.
75. Кондратков П.В. Сегетальная флора Свердловской области / П.В. Кондратков, А.С. Третьякова // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2019. – № 3 (31). – С. 26-37.
76. Коренберг Э.И. Природная очаговость инфекций: современные проблемы и перспективы исследований // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 1. – С. 5-17.
77. Красавина Л. П. Оптимизация процесса разведения *Aphidius colemani* // Защита и карантин растений. – 2009. – № 1. – С. 39-42.
78. Крылов А.В. Об истории открытия вирусов // Бюллетень физиологии и патологии дыхания. – 2014. – № 51. – С. 141-143.
79. Лантухова И.А. Биотопическое распределение огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera: Pyraloidea) заповедника «Бастак» / И.А. Лантухова, А.Н. Стрельцов // Амурский зоологический журнал. – 2015. – Т. VII (3). – С. 248-260.
80. Лапшинов Н.А. Влияние вирусной инфекции на урожайность картофеля в условиях северной лесостепи Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – № 9. – С. 27-29.

81. Лебедева Е.Г. Насекомые – переносчики вирусов растений на Дальнем Востоке / Е.Г. Лебедева, К.П. Дьяконов, Н.И. Немилостива. – Владивосток : Дальневост. кн. изд-во, 1982. – 195 с.
82. Леднев Г.Р. Возбудители микозов жуков-короедов и перспективы их использования для снижения численности данной группы ксилофагов / Г.Р. Леднев, А.М. Успанов, М.В. Левченко, М.Н. Сабитова, А.С. Каменова, Р. Абдукерим, Д.С. Конурова, Б.А. Дуйсембеков, И.А. Казарцев // Вестник защиты растений. – 2017. – № 4 (94). – С. 22-28.
83. Леднев Г.Р. Возбудители микозов насекомых. Пособие по диагностике / Г.Р. Леднев, Б.А. Борисов, Г.В. Митина. – СПб. : ВИЗР, 2003. – 79 с.
84. Леднёв Г.Р. Энтомопатогенные грибы в популяции жуков-короедов в предгорьях Заилийского Алатау / Г.Р. Леднёв, Р. Абдукерим, А.М. Успанов, М.Н. Сабитова, А.С. Каменова, М.В. Левченко, Б.А. Дуйсембеков // Вестник защиты растений. – 2016. – № 3. – С.93-94.
85. Литвинов М.А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. – Л. : Наука, 1969. – 115 с.
86. Лунева Н.Н. К методике оценки засоренности посевов // Защита и карантин растений. – 2004. – № 10. – С. 42–45.
87. Лысенко Н.Н. Экологические предпосылки формирования вредной энтомофауны соевого агроценоза в Орловской области / Н.Н. Лысенко, С.Н. Лысенко, В.П. Наумкин // Вестник Орел ГАУ. – 2012. – № 2 (35). – С. 2-10.
88. Макаров В.В. Векторная компетентность и способность насекомых – переносчиков инфекций / В.В. Макаров, Ф.И. Василевич, М.И. Гулюкин // Российский паразитологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 38-47.
89. Малиновская Ю.О. Медикаменты: иммунодепрессанты и другие лекарства : брошюра для реципиентов органов. – Москва, 2023. – 63 с.
90. Марков М.В. Агрофитоценоз как биосистема. – Казань : Изд-во Казанск. ун-та, 1983. – 62 с.

- 91.Марков М.В. Агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, науки об искусственных посевах растений // Материалы I Межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии. – Казань, 1969. – С. 3-15.
- 92.Марков М.В. Агрофитоценология. Наука о полевых растительных сообществах. – Казань : Изд-во КГУ, 1972. – 269 с.
- 93.Мацишина Н.В. Динамика природных популяций *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1857 (Coleoptera: Coccinellidae) в Приморском крае / Н.В. Мацишина, П.В. Фисенко, М.В. Ермак, О.А. Собко // Овощи России. – 2023. – № 1. – С. 80-86. – DOI 10.18619/2072-9146-2023-1-80-86.
- 94.Мацишина Н.В. Особенности биологии зимующих стадий восточной луговой совки *Mythimna separata* Walker, 1865 (Lepidoptera: Noctuidae) в Приморском крае / Н.В. Мацишина, О.А. Собко, Н.Г. Богинская // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – 2019. – № 30. – С. 229-231.
95. Мацишина Н.В. Пища как фактор плодовитости, продолжительности развития и изменения морфометрических показателей у *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky) / Н.В. Мацишина, П.В. Фисенко, М.В. Ермак, О.А. Собко, Д.И. Волков, А.Г. Балеевских // Овощи России. – 2021. – № 5. – С. 81-88.
- 96.Мацишина Н.В. Предварительная оценка сортов картофеля отечественной и зарубежной селекции на устойчивость к картофельной двадцативосьмиточечной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motch. (Fabricius, 1775) в Приморском крае / Н.В. Мацишина, А.С. Шайбекова, Н.Г. Богинская, О.А. Собко, Д.И. Волков, И.В. Ким // Овощи России. – 2019. – № 6 (50). – С. 116-119.
- 97.Мацишина Н.В. Связь между демографией и потреблением пищи у *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motch. / Н.В. Мацишина, М.В. Ермак, П.В. Фисенко, О.А. Собко // Вестник КрасГАУ. – 2023. – № 4(193). – С. 44-50.

98. Мацишина Н.В. Сравнительная характеристика экологии нативного (*Henosepilachna vigintioctomaculata*) и инвазивного (*Leptinoatrsa decemlineata*) видов в условиях муссонного климата юга Дальнего Востока / Н.В. Мацишина, П.В. Фисенко, М.В. Ермак, О.А. Собко // Амурский зоологический журнал. – 2023. – Т. 15, № 4. – С. 939-954.
99. Мацишина Н.В. Циркуляция вирусных инфекций в агробиоценозе картофельного поля / Н.В. Мацишина, О.А. Собко, П.В. Фисенко, И.В. Ким // VII Международная конференция молодых ученых: биофизиков, биотехнологов, молекулярных биологов и вирусологов : сб. тез. / АНО «Иннов. центр Кольцово». – Новосибирск : ИПЦ НГУ, 2020. – С. 317-318.
100. Международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) рода *Solanum* L. / сост. Н. Задина, И. Виднер, М. Майор и др. ; ВИР. – Л., 1984. – 44 с.
101. Методика изготовления тотальных препаратов насекомых и клещей в жидкости Фора-Берлизе и использование многомерного дискриминантного анализа морфометрических данных в диагностике таксономической принадлежности трудноразличимых видов животных / автор.-сост.: О.Л. Нестерова, А.В. Стекольников, Н.В. Лещинская. – Минск : БГУ, 2008 – 18 с.
102. Методика проведения агротехнических опытов, учетов, наблюдений и анализов на картофеле / С.В. Жевора, Л.С. Федотова, В.И. Старовойтов и др. ; ВНИИКХ. – М. : Наука, 2019. – 120 с.
103. Мирзабалаева А.К. Особенности интравагинальной терапии вульвовагинального кандидоза у женщин / А.К. Мирзабалаева, Ю.В. Долго-Сабурова // Гинекология. – 2013. – Т. 15, № 6. – С. 49-53.
104. Мороховец Т.В. Оценка обилия сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур Приморского края / Т.В. Мороховец, В.Н. Мороховец, С.С. Вострикова, З.В. Басай, Т.В. Штерболова // Успехи современной науки. – 2017. – №11. – С. 233-244.

105. Новиков В.С. Популярный атлас-определитель. Дикорастущие растения / В.С. Новиков, И.А. Губанов– М. : Дрофа, 2002. – 416 с
106. Новожилов К.В. Агроэкологические принципы использования инсектицидов в сельском хозяйстве России / К.В. Новожилов, Г.И. Сухорученко // Агрехимия. – 1995. – № 1. – С. 111-118.
107. Новожилов К.В. Защита растений – фитосанитарная оптимизация растениеводства // Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства : сб. тр. Всерос. съезда по защите растений. – СПб. : ВИЗР, 1997. – С. 35-46.
108. Новожилов К.В. Стратегия применения пестицидов в сельском хозяйстве в связи с охраной окружающей среды от загрязнения // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве / АН СССР, Зоол. ин-т. – Л. : Зоол. ин-т, 1981. – С. 39-44.
109. Олейникова Е.М. Биоморфология стержнекорневых травянистых растений // *Modern Phytomorphology*. – 2013. – № 4. – С. 139-142.
110. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т II: Равнокрылые и полужесткокрылые / сост. Г.А. Ануфриев, Н.Н. Винокуров, В.Б. Голуб и др. – Л. : Наука, 1988. – 972 с.
111. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III, ч. 2: Жесткокрылые или жуки / сост. В.Г. Грачев, Н.Н. Дубровин, А.Б. Егоров и др. – СПб. : Наука, 1992. – 704 с.
112. Определитель энтомофильных грибов СССР. Киев: Наукова думка, 1974. – 260 с.
113. Основы статистического анализа и обработка данных с применением Microsoft Excel : учеб. пособие / Т. В. Борздова. – Минск : ГИУСТ БГУ, 2011. – 75 с;
114. Павлов С.И. Стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов (на примере жуков-листоедов Coleoptera, Chrysomelidae) // Самарский научный вестник. – 2016. – № 4 (17). – С. 48-54.

115. Павлюшин В.А. Методические рекомендации по индикации и мониторингу процессов адаптации колорадского жука к генетическим 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.
116. 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.
117. Павлюшин В.А. Функционирование агробиоценозов и типы их отклика на антропогенные воздействия / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Нефедова // Вестник защиты растений. – 2016. – № 4 (90). – С. 5-18.
118. Палкина Т.А. Структура сегетальной флоры Рязанской области // Вестник Рязанского ГАУ. – 2015. – № 3 (27). – С. 26-32.
119. Панычева Ю.С. Динамика поражения сортов картофеля вирусом Y в полевых условиях / Ю.С. Панычева, Д.М. Васильев, Т.П. Супрунова, А.Н. Сахарова, А.Н. Игнатов // Картофель и овощи. – 2019. – № 5. – С. 25-29.
120. Пасенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука. 1982, 287 с.
121. Пащенко Н. Ф. Подотряд Aphidinea – тли // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР / под ред. П.А. Лера. Т. II. Равнокрылые и полужесткокрылые. – Л. : Наука, 1988. – 546-686 с.
122. Пащенко Н.Ф. Тли рода *Uroleucon* Mordvilko, 1914 (Homoptera, Aphididae) Дальнего Востока России. I. Определительная таблица подродов и видов номинативного подрода, описание новых таксонов // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Вып. 79, № 4. – С. 835-850.
123. Пащенко Н.Ф. Тли рода *Uroleucon* Mordvilko, 1914 (Homoptera, Aphididae) Дальнего Востока России. II. Виды подродов *Uroleucon s str.* и

- Lambersius olive* // Энтомологическое обозрение. – 2001. – Вып. 80. – № 1. – С. 73-80.
124. Петросян В.Г. Прогноз динамики ареалов инвазионных насекомых - колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) и картофельной моли *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) (Lepidoptera, Gelechiidae) на территории России в условиях глобального изменения климата / В.Г. Петросян, М.Г. Кривошеина, Н.А. Озерова, Н.Н. Дергунова, Ф.А. Осипов // Российский журнал биологических инвазий. – 2024. – Т. 17, № 3. – С. 167-203.
125. Пиневиц А.В. Вирусология / Пиневиц А.В., А.К. Сироткин, О.В. Гаврилова, А.А. Потехин ; под ред. А.В. Пиневица. – 2-е изд., доп. – СПб. : СПбГУ, 2020. – 442 с.
126. Прищепа И.А. Биоразнообразие и структура доминирования филлофагов биотопов огурца закрытого грунта // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2015. – № 1. – С. 26-35.
127. Проблемы и достижения в защите картофеля от колорадского жука / В.В. Гриценко, К.Г. Гусейнов, А.Н. Постников, И.М. Митюшев // Картофель и овощи. – 2020. – № 8. – С. 27-31.
128. Прохорова Н.Н. Анализ динамики климатических показателей как фактора определяющего тенденцию сезонной ритмики промерзания грунтов Уссурийского района // Сергеевские чтения. Вып. 15: Устойчивое развитие: задачи геоэкологии (инженерно-геологические, гидрогеологические и геокриологические аспекты)., Москва, 21-22 марта 2013 г. – М. : РУДН. – 2013. – С. 463-468.
129. Псарев А.М. Материалы к изучению фауны жесткокрылых особо охраняемых природных территорий Алтайского края (устье р. Песочной) // Вестник Нижневартковского государственного университета. – 2020. – № 2. – С. 97-101.
130. Работнов Т.А. Фитоценология. – М. : МГУ, 1978. – 384 с.

131. 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.
132. Рыжков В.Л. Научное наследие Д.И. Ивановского // Памяти Дмитрия Иосифовича Ивановского. – М., 1952. – С. 22-37.
133. Рябушкина Н.А. Специфика выделения ДНК из растительных объектов / Н.А. Рябушкина, М.Е. Омашева, Н.Н. Галиакпаров // Биотехнология. Теория и практика. – 2012. – № 2. – С. 9-26.
134. Рябцева, Куликова, Режим доступа: http://www.kgau.ru/new/all/uni/01/konferenc/4_1.pdf. (дата обращения 15.05.2025)
135. Рязанцев Д.Ю. Эффективный метод диагностики и идентификации вирусных патогенов картофеля / Д.Ю. Рязанцев, С.К. Завриев // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43, № 3. – С. 558-567.
136. Сафонова М.В. Разработка критериев количественной оценки эпидемического потенциала природно-очаговых инфекций вирусной этиологии / М.В. Сафонова, Е.Г.Симонова, А.А. Лопатин, А.С. Долгова, В.Г. Дедков. // Инфекция и иммунитет. – 2022. – Т. 12. – № 4. – С. 745–754.
137. Система защиты картофеля, выращиваемого на различные цели. URL: <https://avgust.com/upload/docs/POTATOS.pdf> (дата обращения 01.10.2025 г.)
138. Слепян Э.И. Химические средства в сельском, лесном и рыбном хозяйстве и в зеленом строительстве и проблема нарушения и восстановления экологических систем // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве / АН СССР, Зоол. ин-т. - Л. : Зоол. ин-т, 1981. – С. 5-34.
139. Смуков В.В. Многолетняя динамика численности и сезонное развитие колорадского жука на посадках картофеля в Ленинградской области в

- условиях потепления климата // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2024. – №25(3). – С. 407-414.
140. Собко О.А. Капустный листоед *Phaedon cochlearia* (Fabricius, 1792) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае // Амурский зоологический журнал. – 2025. – Т. 17. – № 2. – С. 192–198.
141. Собко О.А. К вопросу о векторных свойствах картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motsch.) (Coleoptera, Coccinellidae) в системе «насекомое-фитофаг - патоген растения - растение» / О.А. Собко, М.В. Ермак, Н.В. Мацишина, П.В. Фисенко // Амурский зоологический журнал. – 2024. – Т. 16, № 1. – С. 136-145.
142. Собко О.А. Патосистема «вектор – растение – фитовирус» в агроценозе картофеля в Приморском крае // Экология: факты, гипотезы, модели : материалы Всерос. конф. молодых ученых, 17-21 апр. 2023 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург : Альфа Принт, 2023. – С. 219-224.
143. Собко О.А. Роль *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera:Coccinellidae) в переносе фитовирусов картофеля / О.А. Собко, Н.В. Мацишина // Амурский зоологический журнал. – 2023. – Т. 15, № 4. – С. 772-780.
144. Собко О.А. Флористический состав агроэкосистемы картофеля в Приморском крае // АгроЭкоИнфо. – 2023. – № 4 (58).
145. Солодовников И.А. Основы таксидермии животных. – Витебск, 2012. – 110 с.
146. Спиглазова С.Ю. Комплексная защита картофеля компании «Сингента»: акцент на качество! // Картофель и овощи. – 2020. – № 3. – С. 20-23. URL: <http://potatoveg.ru/wp-content/uploads/2020/03> (дата обращения 01.10.2025 г.)
147. Старец В.А. Метод оптимизации рецептов полусинтетических питательных сред для разведения насекомых-фитофагов *Amathes c-nigrum* L. (Lepidoptera, Noctuidae) / В.А. Старец, Э.М. Менчер // Зоологический журнал. – 1980. – Т. 59, вып. 5. – С. 771-776.

148. Таймеров М.Э. Фитосанитарная обстановка зерновых агроэкосистем // Вестник Марийского государственного университета. Серия «Сельскохозяйственные науки. Экономические науки». – 2016. – № 3 (7). – С. 50-54.
149. Толкач В.Ф. Вирусные болезни овощных и бахчевых сельскохозяйственных культур на юге Дальнего Востока / В.Ф. Толкач, Н.Н. Какарека, Ю.Г. Волков, З.Н. Козловская, М.В. Сапоцкий, Т.И. Плешакова, К.П. Дьяконов, М.Ю. Щелканов // Юг России: экология, развитие. – 2019. – Т. 14. – № 4. – С. 121-133. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-121-133
150. Третьякова А.С. Сегетальная флора некоторых регионов России: характеристика таксономической структуры / А.С. Третьякова, О.Г. Баранова, Н.Н. Лунева, Т.А. Терехина, С.М. Ямалов, М.В. Лебедева, Г.Р. Хасанова, Н.Ю. Груданов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2020. – Т. 181, № 2. – С. 123-133.
151. Третьякова А.С. Сорные растения Южного Зауралья / А.С. Третьякова, П.В. Кондратков // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2021. – Т. 20, № 1. – С. 433-436.
152. Фархутдинов Р.Г. Влияние подкормок с растительными экстрактами на количественный и видовой состав микробиоценоза кишечника и качество зимовки пчелиных семей / Р.Г. Фархутдинов, Р.Р. Хисамов, Ф.Г. Юмагужин, М.С. Онучин, Р.Р. Зубаиров, М.А.Талыпов // Известия Оренбургского ГАУ. – 2020. – № 1 (81). – С. 154-159.
153. Фасулати С.Р., Иванова О.В. Роль абиотических факторов в ограничении распространения колорадского жука на Северо-Западе России. Вестник защиты растений. 2018;(4(98)):27–30.
154. Федина Л.А. Результаты векового мониторинга за цветением сосудистых растений в окрестностях г. Уссурийска (Приморский край) // Вестник ИрГСХА. – 2013. – № 59. – С. 60-69.

155. Фомина К.И. S- и M-вирусы картофеля и их переносчики в Приморском крае. / К.И. Фомина, Е.Г. Лебедева // Вирусологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1975. – С. 132–136.
156. Хади Мерза Хамза Хади. К познанию тлей (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae), вредящих пшенице в Среднем Ираке / Хади Мерза Хамза Хади, А.В. Присный // Вестник защиты растений. – 2015. – № 4 (86) – С. 33-36.
157. Хамаева Б.Б. Изучение видового состава цикадовых (Auchenorrhyncha) в ампелоценозах Республики Крым / Б.Б. Хамаева, Г.Н. Бондаренко, Я.Э. Радионовская // Фитосанитария. Карантин растений. – 2022. – № 3. – С. 45-52.
158. Цуриков М.Н. Простые ловушки для сбора беспозвоночных // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 6. – С. 760-765.
159. Чайка С.Ю. Сенсорные органы и системы насекомых: Полужесткокрылые (Heteroptera) // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). – 2015. – № 5 (14). – С. 39-41.
160. Часовенная А.А. О понятии культурфитоценоз // I Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии : тез. докл. – Казань : Изд-во Казанск. ун-та, 1967. – С. 12-14.
161. Чудинов М.В. Рибавирин и его аналоги: можно ли старую собаку научить новым фокусам? // Тонкие химические технологии. – 2019. – Т. 14, № 4. – С. 7-23.
162. Чунихин С.П. Природная очаговость вирусных болезней и экология вирусов // Паразитология. – 1989. – Т. 23, № 3. – С. 185-192.
163. Шапиро И.Д. Иммуниетет полевых культур к насекомым и клещам. – Л. : Зоол ин-т, 1985. – 321 с.
164. Шапиро И.Д. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства /

- И.Д. Шапиро, К.В. Новожилов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л. : Наука, 1979. – С. 3-50.
165. Шапиро И.Д. Экологические основы защиты растений от вредителей при возделывании сельскохозяйственных культур по интенсивной технологии на примере зерновых и зернобобовых культур. – Л. : Изд-во Ленингр. СХИ, 1988. – 73 с.
166. Шарапов А.В. Аэропонная система для выращивания картофеля / А.В. Шарапов, А.С. Гайзатулин, С.Н. Яценко // Достижения молодежной науки для агропромышленного комплекса : материалы LVII науч.-практич. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных, Тюмень, 27 февр.– 3 марта 2023 г. Ч. 1. – Тюмень : ГАУ Северного Зауралья, 2023. – С. 111-118.
167. Шитиков В.К. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко // Теоретическая и прикладная экология. – 2019. – № 1. – С. 5-11.
168. Шитиков В.К. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова / РАН, СамНЦ и др. – Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. – С. 91-129.
169. Шитиков В.К. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Исправленная и дополненная интернет-версия от 15.11.2013 / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг. – Тольятти : Кассандра, 2013. – 314 с.
170. Шитиков, В. К. Многомерный статистический анализ экосистем на примере донных сообществ малой равнинной реки (обзор) / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко // Астраханский вестник экологического образования. – 2018. – № 6(48). – С. 110-126.;
171. Шитиков, В. К. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг // Количественные методы экологии и гидробиологии : сборник научных трудов, посвященный

- памяти А.И. Баканова / Российская академия наук Самарский научный центр Институт экологии Волжского бассейна Институт биологии внутренних вод. – Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. – С. 91-129.
172. Шищенко Е.В. Оздоровление перспективных сортов картофеля с применением комбинированной терапии в культуре *in vitro* / Е.В. Шищенко, Е.Н. Барсукова, И.В. Ким, О.А. Собко, А.С. Чибизова // Аграрная наука. – 2023. – № 9. - 116-119.
173. Шпанев А.М. Модернизация защиты растений. 4. Агробиоценологическое обоснование фитосанитарной устойчивости агроэкосистем Каменной степи // Вестник защиты растений. – 2012. – № 2. – С. 3-18.
174. Юревич И.А. Роль элементов интенсификации картофелеводства в ограничении численности и вредоносности колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений. – Ленинград, 1976. – Вып.48. – С. 46-55.
175. Яковлев А.Б. Эффективность и безопасность тербинафина при комбинированной терапии разных клинических форм микоза стоп // Эффективная фармакотерапия. – 2018. – № 21. – С. 4-6.
176. Agrios G.N. Genetics of plant disease // Plant Pathology. – 5th ed. / G.N. Agrios (Eds.). – Burlington, MA, 2005. – Ch. 4. – P. 124-174.
177. Alonso B.D. Insect transmission of plant viruses: multilayered interactions optimize viral propagation / B.D. Alonso, C.Then, E. Berthelot, M. Ducouso, J. C. K. Ng, C.M. Drucker// Insect Science. – 2017. – Vol. 24 (6). – Hal-01602704
178. Asghar U., M.F. Malik, F. Anwar, A. Javed, A. Raza. (2015) DNA Extraction from Insects by Using Different Techniques: A Review. / U. Asghar, M.F. Malik, F. Anwar, A. Javed, A. Raza. // Advances in Entomology. –2015. –Vol. 3. – P. 132-138.

179. Awasthi L.P. Current status of viral diseases of potato and their ecofriendly management-A critical review / L.P. Awasthi, H.N. Verma // *Virol. Res. Rev.* – 2017. – Vol. 1 (4). – P. 1-16. DOI: 10.15761/VRR.1000122
180. Bischoff J.F. A multilocus phylogeny of the *Metarhizium anisopliae* lineage / J.F. Bischoff, S.A. Rehner, R.A. Humber // *Mycologia.* – 2009. – Vol. 101, Is. 4. – P. 512-530.
181. Blackman R.L. Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs / R.L. Blackman, V.F. Eastop // Chichester, UK: John Wiley & Sons, 2006. – 1460 pp.
182. Blanc S. Localizing viruses in their insect vectors / S. Blanc, M. Drucker, M. Uzzest // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2014. – Vol. 52. – P. 403-425.
183. Bommireddy P.L. Influence of constant temperatures on life history on immature *Lygus elisus* (Hemiptera: Miridae) / P.L. Bommireddy, M.N. Parajulee, D.O. Porter // *Environmental Entomology.* – 2004. – Vol. 33. – P. 1549-1553.
184. Boquel S. Assessing aphids' potato virus Y-transmission efficiency: A new approach / S. Boquel, A. Ameline, P. Giordanengo // *Journal of Virological Methods.* – 2011. – Vol. 178. – P. 63-67.
185. Bosquee E. Dispersion of *Myzus persicae* and transmission of Potato virus Y under elevated CO₂ atmosphere / E. Bosquee, A. Boullis, M. Bertaux, F. Francis, F.J. Verheggen // *Entomologia Experimentalis et Applicata.* – 2018. – Vol. 166, № 5. – P. 380-385.
186. Bragard C. Pest categorisation of potato virus A (non-EU isolates) / EFSA PLH Panel (EFSA Panel on Plant Health) / C. Bragard, K. Dehnen-Schmutz, P. Gonthier et. al. // *EFSA Journal.* – 2020. – № 18 (1). – Article 5935.
187. Bragard C. Pest categorisation of potato virus M (non-EU isolates) / EFSA PLH Panel (EFSA Panel on Plant Health) / C. Bragard, K. Dehnen-Schmutz, P. Gonthier et. al. // *EFSA Journal.* – 2020. – № 18 (1). – Article 5854.

188. Bragard C. Pest categorisation of potato virus S (non-EU isolates) / EFSA PLH Panel (EFSA Panel on Plant Health) / C. Bragard, K. Dehnen-Schmutz, P. Gonthier et. al. // EFSA Journal. – 2020. – № 18 (1). – Article 5855.
189. Bragard C. Pest categorisation of potato virus X (non-EU isolates) / EFSA PLH Panel (EFSA Panel on Plant Health) / C. Bragard, K. Dehnen-Schmutz, P. Gonthier et. al. // EFSA Journal 2020. – № 18 (1). – Article 5937.
190. Bragard C. Pest categorisation of potato virus Y (non-EU isolates) / EFSA PLH Panel (EFSA Panel on Plant Health) / C. Bragard, K. Dehnen-Schmutz, P. Gonthier et. al. // EFSA Journal 2020. – № 18 (1). – Article 5938.
191. Briere J.F. A novel rate model of temperaturedependent development for arthropods / J.F. Briere, P. Pracros, A.Y. Le Roux, J.S. Pierre // Environmental Entomology. – 1999. – Vol. 28. – P. 22-29.
192. Briere J.F. Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) / J.F. Briere, P. Pracros, // Environmental Entomology. – 1998. – Vol. 27. – P. 94-101.
193. Cassells A.C. The elimination of potato viruses X, Y, S and M in meristem and explant cultures of potato in the presence of Virazole / A.C. Cassells, R.D. Long // Potato Res. – 1982. – Vol. 25. – P. 165-173.
194. 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.
195. Chen S. Symptoms and yield loss caused by rice stripe mosaic virus / S. Chen, W. Li, X. Huang, B. Chen, T. Zhang, G. Zhou // Virology Journal. – 2019. – Vol. 16, no. 1. – Article 145.
196. Cunniffe N.J. Epidemiological and ecological consequences of virus manipulation of host and vector in plant virus transmission / N.J. Cunniffe, N.P. Taylor, F.M. Hamelin, M.J. Jeger // PLoS Comput Biol. – 2021. – 17(12). – e1009759.

197. Dietzgen R.G. Plant virus–insect vector interactions: current and potential future research directions / R.G. Dietzgen, K.S. Mann, K.N. Johnson // *Viruses*. – 2016. – Vol. 8, no. 11. – Article 303.
198. Douglas A.E. Nutrition and symbiosis / A.E. Douglas, H.F. van Emden // *Aphids as Crop Pests* / H.F. van Emden, R. Harrington, eds. – London : CABI Publishing, 2007. – P. 115-134.
199. Eigenbrode S.D. Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) / S.D. Eigenbrode, H. Ding, P. Shiel, P.H. Berger // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Containing papers of a Biological character*. Sci. 2002. – Vol. 269. – P. 455-460.
200. Engelmann H.-D. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden (К вопросу классификации доминирования видов наземных членистоногих) / H.-D. Engelmann // *Pedobiologia*. – 1978. – Bd. 18. – S. 378–380.
201. 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. – Vol. 3. – P. 62-70.
202. Faccioli G. Eradication of Potato virus Y and Potato leafroll virus by chemotherapy of infected potato stem cuttings / G. Faccioli, M.C. Colalongo // *Phytopathol. Mediterr.* – 2002. – Vol. 41. – P. 76-78.
203. Favret C & Aphid Taxon Community, eds. (2025) Blackman & Eastop's Aphids on the World's Plants, version 1.0. Accessed at <https://aphidsonworldsplants.info/> on [дата обращения 15.05.2025].
204. Fereres A. Behavioural aspects influencing plant virus transmission by homopteran insects / A. Fereres, A. Moreno / *Virus Research*. –2009. – Vol. 141, № 2. – P.158–168. – Pmid:19152819
205. Fingu-Mabola J.C. Aphid–Plant–Phytovirus Pathosystems: Influencing Factors from Vector Behaviour to Virus Spread / J.C. Fingu-Mabola, F. Francis // *Agriculture*. – 2021. – Vol. 11 (6). – P. 502.

206. Fischer J. Biodiversity-Friendly Farming / J. Fischer, C. Brittain, A.M. Klein // *Encyclopedia of Biodiversity*. – 2013. – Vol 1. – P.418-429.
207. Follett P.A. Insects in agroecosystems – an introduction / P.A. Follett, J. Bruin, N. Desneux. // *Entomol Exp Appl*. – 2020. – Vol. 168. – P. 3-6.
208. Galimberti A. Simulation modelling of potato virus Y spread in relation to initial inoculum and vector activity / A. Galimberti, A. Alyokhin, H. Qu, J. Rose // *Journal of Integrative Agriculture*. – 2020. – Vol. 19(2). –P. 376–388.
209. Gandrabur E.S. Specific features of the development of rhopalosiphum padi in connection with migration and transfer of the viral infection to host and non-host plants using potato as an example / E.S. Gandrabur, A.B. Vereshchagina // *Biodiversitas*. – 2019. – Vol. 20, No. 11. – P. 3439-3447.
210. Giner A. Viral Protein Inhibits RISC Activity by Argonaute Binding through Conserved WG/GW motifs, / A. Giner, L. Lakatos, M. García-Chapa, J.J. López-Moya, J. Burgyán // *PLoS Pathog*. – 2010. – Vol. 6, Is. 7. – e1000996.
211. Griffiths H.M. Effect of chemical and heat therapy on virus concentration in in vitro plantlets / H.M. Griffiths, S.A. Slack, J.H. Dodds // *Can. J. Bot*. – 1990. – Vol. 68. – P. 1515-1521.
212. Hameed A. Prospects for potato genome editing to engineer resistance against viruses and cold-induced sweetening / A. Hameed, M.A. Mehmood, M. Shahid, S. Fatma, A. Khan, S. Ali // *GM Crops Food*. – 2020. – Vol. 11. – P. 185-205.
213. 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 (дата обращения: 26.04.2025)
214. Humber R.A. Fungi: Identification // *Manual of techniques in insect pathology* / Ed. L.A. Lacey. Academic Press. – 1997. – P. 153–185
215. International Committee on Taxonomy of Viruses: ICTV. Official Taxonomic Resources [электронный ресурс]. URL: <https://ictv.global> (дата обращения 15.05.2025)

216. Jeger M.J. Epidemiology of insect-transmitted viruses: Modelling disease dynamics and control interventions / M.J. Jeger, J. Holt, F. van den Bosch, L.V. Madden // *Physiol. Entomol.* – 2004. – Vol. 29. – P. 291-304.
217. Jeger M.J. The Epidemiology of Plant Virus Disease: Towards a New Synthesis // *Plants.* – 2020. – Vol. 9, no. 12. – Article 1768.
218. Jones R.A.C. Global Plant Virus Disease Pandemics and Epidemics // *Plants (Basel).* – 2021. – Vol. 10, no. 2. – Article 233.
219. Justiniano W. Effect of Food Attractants and Insecticide Toxicity for the Control of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) Adults / W. Justiniano, M.G. Fernandes // *Journal of Agricultural Science.* – 2020. – Vol. 12, no. 1. – P. 129-137.
220. Kraus E.C. Direct and Indirect Effects of Herbicides on Insect Herbivores in Rice, *Oryza sativa* / E.C. Kraus, M.J. Stout // *Scientific RepoRts.* – 2019. – P. 9:6998, DOI: 10.1038/s41598-019-43361-w.
221. Keswani C. *Beauveria bassiana*: Status, Mode of action, Applications and Safety issues / C. Keswani, S.P. Singh, H.B. Singh // *Biotech Today.* – 2013. – Vol. 3, no. 1. – P. 16-20.
222. Kobayasi Y. The genus *Cordyceps* and its allies // *Sci. Repts Tokyo Bunrika Daigaku, B.* – 1941. – № 84. – P. 53-260.
223. Kobayasi Y. The genus *Cordyceps* and its allies from New Guinea / Y. Kobayasi, D. Shimizu // *Bull. Natn. Sci. Mus., Ser. B.* – 1976. – Vol. 2, № 4. – P. 133-151.
224. Kostiw M. Transmission of potato virus Y by *Rhopalosiphum padi* L. // *Potato Res.* – 1979. – Vol. 22. – P. 237–238.
225. Koyama J. Ecology and control of armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) in Japan, with special reference to outbreak and migration / J.Koyama, M. Matsumura // *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology.* – 2019. – Vol. 63(2). – P. 39-56.
226. Lacroix C. Non-random biodiversity loss underlies predictable increases in viral disease prevalence / C. Lacroix, A. Jolles, E.W. Seabloom, A.G. Power,

- C.E. Mitchell, E.T. Borer // J. Royal Soc. Interface. – 2014. – Vol. 11, no. 92. – Article 20130947.
227. Li Z. Discovery and demonstration of the teleomorph of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., an important entomogenous fungus (АНГЛ.) / Z. Li, C. Li, B. Huang, M. Fan // Chinese Science Bulletin. – 2001. – Vol. 46, no. 9. – P. 751-753.
228. Lu Y.H. Comparative study of temperature-dependent life histories of three economically important *Adelphocoris* spp. / Y.H. Lu, K.M. Wu, K.A. Wyckhuys, Y.Y. Guo // Physiology Entomology. – 2009. – Vol. 34. – P. 318-324.
229. Lu Y.H. Temperature-dependent life history of the green plant bug, *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae) / Y.H. Lu, K.M. Wu, K.A. Wyckhuys, Y.Y. Guo // Applied Entomology and Zoology. – 2010. – Vol. 45. – P. 387-393.
230. 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. – No. 5. – Article 459.
231. Matsishina N.V. Influence of the temperature and humidity on the development time of eggs and immature stages of *Lygus pratensis* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Miridae) in Primorsky krai / N.V. Matsishina, O.A. Sobko, A.S. Didora, N.G. Boginskaya, M.A. Korneeva, P.V. Fisenko // Far Eastern Entomologist. – 2020. – No. 413. – P. 15-19. – DOI 10.25221/fee.413.3.
232. 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 Journal of Agricultural Research. – 2022. – Vol. 56, No. 4. – P. 456-462.

233. Matsishina N.V. Varietal preferences of *Rhopalosiphum padi* Linnaeus, 1758 in the Far East South / N.V. Matsishina, O.A. Sobko, P.V. Fisenko, G.A. Murugova, P.M. Bogdan, A.G. Klykov // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 723, no. 2. – P. 022004.
234. Mueller E.E. Crop and non-crop plants as potential reservoir hosts of Alfalfa mosaic virus and Cucumber mosaic virus for spread to commercial snap bean / E.E. Mueller, R.L. Groves, C. Gratton // Plant Disease. – 2012. – Vol. 96, no 4. – P. 506-514.
235. Navas-Castillo J. Special Issue "Plant Viruses: From Ecology to Control" / J. Navas-Castillo, E. Fiallo-Olivé // Microorganisms. – 2021. – Vol. 9, no. 6. – Article 1136.
236. Navasero M.M., Navasero J.M.M. Host plants of *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera:Noctuidae) in the philippines and inventory of world records // J Issaas. – 2022. – Vol. 28, no. 2. – P. 100–109
237. Ng J.C. Insect vector–plant virus interactions associated with non-circulative, semi-persistent transmission: current perspectives and future challenges / J.C. Ng, J.S. Zhou // Curr. Opin. Virol. – 2015. – Vol. 15. – P. 48-55.
238. Nieto Nafría J.M. New synonyms and several nomenclatural clarifications on family-group names in the Aphididae (Hemiptera Sternorrhyncha) / J.M. Nieto Nafría, N. Pérez Hidalgo, M.P. Mier Durante // Zootaxa. – 2007. – Vol. 1629. – P. 51-55.
239. Raccach B. Plant Virus Transmission by Insects. / B. Raccach, A. Fereres // Encyclopedia of Life Sciences (ELS). – Chichester : John Wiley & Sons, Ltd. – 2009. – Article 2.
240. Rajabaskar D. Preference by a virus vector for infected plants is reversed after virus acquisition / D. Rajabaskar, N.A. Bosque-Pérez, S.D. Eigenbrode // Virus Res. – 2014. – Vol. 186. – P. 32-37.
241. Rajesh V. Potato Virus Transmission by Thrips, Hoppers, Beetles, Nematodes, and Fungi / V. Rajesh, V. Rakesh, A. Jeevalatha, A. Ghosh //

- Approaches for Potato Crop Improvement and Stress Management / S.M.P. Khurana, J.E. Bradshaw, V. Bhardwaj (Eds.). – Singapore : Springer, 2024. – P. 289-323.
242. Rojas M.R. Emerging Plant Viruses: a Diversity of Mechanisms and Opportunities / M.R. Rojas, R.L. Gilbertson // Plant Virus Evolution. – Heidelberg : Springer-Verlag Berlin, 2008. – Ch. 3. – P. 27-51.
243. Sánchez-Bayo F. Indirect Effect of Pesticides on Insects and Other Arthropods // Toxics. – 2021. – Vol. 9. – P. 177, DOI: 10.3390/toxics9080177.
244. Sarwar M. Insects as transport devices of plant viruses // Applied Plant Virology. Editor(s): L.P. Awasthi. Academic Press 2020. – Ch. 27. – P. 381-402, ISBN 9780128186541, DOI: 10.1016/B978-0-12-818654-1.00027-X.
245. Sato H. Stromata production for *Cordyceps militaris* (Clavicipitales: Clavicipitaceae) by injection of hyphal bodies to alternative host insects / H. Sato, M. Shimazu // Appl. Entomol. Zool. – 2002. – Vol. 37, № 1. – P. 85-92.
246. Schröder M., Glinwood R., Ignell R., Kruger K. Landing Preference and Reproduction of *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) in the Laboratory on Three Maize, Potato, and Wheat Cultivars // Journal of Insect Science. – 2015. – Vol. 63 (1). – P. 1-6.
247. Seifert K. The genera of Hyphomycetes / K. Seifert, G. Morgan-Jones, W. Gams, B. Kendrick. – Utrecht, Netherlands : CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. – 997 p.
248. 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. Series: Earth and Environmental Science. – 2018. – Vol. 205. – 012026.
249. Sobko O.A. On the vector properties of *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae) in the transmission of potato viruses // Far Eastern Entomologist. – 2024. – No. 501. – P. 17-24.
250. Sobko O. Phytoviruses in the Potato Field Tripartite Agroecosystem / O. Sobko, N. Matsishina, P. Fisenko, I. Kim, N. Boginskaya // Fundamental and

- Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East : Agricultural Innovation Systems, Volume 1, Volozhenin, 21–22 июня 2021 года. Vol. 353. – Ussuriysk: Springer, 2022. – P. 434-442.
251. Sobko O.A. Viruses in the agrobiocenosis of the potato fields / O.A. Sobko, N.V. Matsishina, P.V. Fisenko, I.V. Kim, A.S. Didora, N.G. Boginskay, D.I. Volkov // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 677, is. 5. – Article 052093.
252. Srinivasan R. Effect of Mixed Viral Infections (Potato Virus Y–Potato Leafroll Virus) on Biology and Preference of Vectors *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae) / R. Srinivasan, J.M. Alvarez // J. Econ. Entomol. – 2007. – Vol. 100 (3). – P. 646-655.
253. Webster B. The role of olfaction in aphid host location // Physiological Entomology. – 2012. – Vol. 37. – P. 10-18.
254. Whitfield A.E. Insect vector-mediated transmission of plant viruses / A.E. Whitfield, B.W. Falk, D. Rotenberg // Virology. – 2015. – Vol. 479-480. – P. 278-289.
255. Wiktelius S. Flight and settling behaviour of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) // *Bulletin of Entomological Research*. – 1982. – Vol. 72(1). –P. 157-163. DOI:10.1017/S0007485300050380
256. Wraight S.P. Integrated use *Beauveria bassiana* and *Bacillus thuringiensis* serovar. tenebrionis for microbial biocontrol of Colorado potato beetle / S.P. Wraight, M.A. Ramos // *Journal of Anhui Agricultural University*. – 2007. – Vol. 34. – P. 174-184.
257. Wu W. Roles of Bacterial Symbionts in Transmission of Plant Virus by Hemipteran Vectors / W. Wu, H.W. Shan, J.M. Li, C.X. Zhang, J.P. Chen, Q. Mao // *Frontiers in Microbiology*. – 2022. – Vol. 13. – Article 805352.
258. Yardımcı N. Detection of PVY, PVX, PVS, PVA, and PLRV on Different Potato Varieties in Turkey Using DAS-ELISA / N. Yardımcı, H. Çulal Kılıç, Y. Demir // *J. Agr. Sci. Tech*. – 2015. – Vol. 17. – P. 757-764.

259. Yigezu G. Phytovirus Vectors, Detection Techniques, and Future Directions : Preprint. – 2023. – P. 2-17. – URL: DOI: 10.20944/preprints202309.1089.v2.
260. Yooboon T. Contact toxicity and antifeedant activity of binary mixtures of piperine and β -asarone against the crop pests, *Pseudaletia separata* and *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) / T. Yooboon, V. Bullangpoti, Y. Kainoh // International Journal of Pest Management. – 2020. – P. 1-8. (DOI:10.1080/09670874.2020.1853275
261. Yvon R. Aphid Transmission of Potato Viruses / R. Yvon, B. Danièle // Virus and Virus-like Diseases of Potatoes and Production of Seed-Potatoes. – Switzerland : Springer Nature, 2001. – Ch. 8. – P. 195-225. DOI 10.1007/978-94-007-0842-6.
262. Yvon R. Aphid Transmission of Potato Viruses / R. Yvon, B. Danièle // Virus and Virus-like Diseases of Potatoes and Production of Seed-Potatoes. – Switzerland : Springer Nature, 2001. – Ch. 8. – P. 195-225.
263. Zerbini F.M. Differentiating between viruses and virus species by writing their names correctly / F.M. Zerbini, S.G. Siddell, A.R. Mushegian et al. // Arch. Virol. – 2022. – Vol. 167. – P. 1231-1234. DOI: 10.1007/s00705-021-05323-4
264. Zhong H. Morphology of the Alimentary Canal of the Leafhopper *Cicadella viridis* (Hemiptera: Cicadellidae) / H. Zhong, Y. Zhang, C. Wei // Ann. Entomol. Soc. Am. – 2015. – Vol. 108. – P. 57–69.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Акт внедрения результатов исследования


 ТВЕРЖДАЮ
 директор ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий
 Дальнего Востока им. А.К. Чайки»,
 канд. с.-х. наук  А.Н. Емельянов
 «22» февраля 2024 г.

АКТ ВНЕДРЕНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

В рамках выполнения диссертационной работы научным сотрудником лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки», научным сотрудником Собко О.А. проведено изучение циркуляции фитовирусов в агроэкосистеме картофельного поля. На основе анализа взаимодействий в системе «вектор-фитовирус-растение картофеля» впервые показано, что вирус PVY циркулирует в гемолимфе *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae) (нативный вредитель), присутствует на протяжении всего жизненного цикла в теле насекомого и может передаваться из поколения в поколение. Впервые показан перенос ассоциативной вирусной инфекции *H. vigintioctomaculata* с больных на здоровые растения картофеля. Расширен список растений-резерваторов и насекомых-векторов фитовирусной инфекции картофеля. Установлено, что фитовирусная инфекция определяет дистантную ориентацию *H. vigintioctomaculata*, что влияет на распространение инфекции в агроэкосистемах. Воссоздана полная картина вирусной нагрузки на агроэкосистему картофельного поля юга Дальнего Востока. Результаты исследования включены в селекционную программу ФГБНУ «ФНЦ агrobiотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Ведущий научный сотрудник лаборатории
 диагностики болезней картофеля ФГБНУ «ФНЦ
 агrobiотехнологий Дальнего Востока
 им. А.К. Чайки», д - р с.-х. наук



И.В. Ким

Подпись И.В. Ким заверяю
 Ученый секретарь ФГБНУ «ФНЦ
 агrobiотехнологий Дальнего Востока
 им. А.К. Чайки», канд. с.-х. наук



С.Н. Иншакова

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Свидетельство победителя конкурсного отбора 2024 г.



ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля (по данным выкосов)

Балл, <i>a</i>	Граница классового интервала		Характеристика обилия
	нижняя	верхняя	
пос. Тимирязевский			
1	1	6	редкие
2	7	24	малочисленные
3	25	125	обычные
4	126	1764	многочисленные
5	1764	2476	доминирующие
с. Пуциловка			
1	1	5	редкие
2	6	21	малочисленные
3	22	103	обычные
4	104	1324	многочисленные
5	1325	1810	доминирующие
с. Фадеевка			
1	1	5	редкие
2	6	14	малочисленные
3	15	58	обычные
4	59	581	многочисленные
5	582	868	доминирующие
с. Кремово			
1	1	5	редкие
2	6	14	малочисленные
3	15	60	обычные
4	61	611	многочисленные
5	611	826	доминирующие
с. Анучино			
1	1	4	редкие
2	5	12	малочисленные
3	13	44	обычные
4	45	386	многочисленные
5	357	530	доминирующие
с. Новолитовск			
1	1	4	редкие
2	5	8	малочисленные
3	9	24	обычные
4	25	168	многочисленные
5	169	258	доминирующие
с. Боголюбовка			
1	1	4	редкие
2	5	7	малочисленные
3	8	20	обычные
4	21	126	многочисленные
5	127	230	доминирующие

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Пятибалльная логарифмическая шкала оценки обилия видов в агроценозе картофеля (по данным почвенных ловушек)

Балл, <i>a</i>	Граница классового интервала		Характеристика обилия
	нижняя	верхняя	
пос. Тимирязевский			
1	1	4	редкие
2	5	8	малочисленные
3	9	33	обычные
4	34	176	многочисленные
5	176	321	доминирующие
с. Пуциловка			
1	1	3	редкие
2	4	7	малочисленные
3	8	19	обычные
4	20	122	многочисленные
5	123	250	доминирующие
с. Кремово			
1	1	3	редкие
2	3	5	малочисленные
3	6	12	обычные
4	13	64	многочисленные
5	65	76	доминирующие