

На правах рукописи

МАЦИШИНА НАТАЛИЯ ВАЛЕРИЕВНА



**БИОХИМИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ  
АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИИ ДВАДЦАТИВОСЬМИПЯТИСТОЙ  
КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ  
*HENOSEPILACHNA VIGINTIOCTOMACULATA* (MOTSCHULSKY, 1858)  
(COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)  
В АГРОЭКОСИСТЕМАХ**

1.5.14 – Энтомология (биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

ВЛАДИВОСТОК – 2024

Работа выполнена в лаборатории селекционно-генетических исследований полевых культур ФГБНУ «Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор **Стороженко Сергей Юрьевич**  
 Официальные оппоненты: **Мутин Валерий Александрович**, доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВО «Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет», профессор кафедры безопасности жизнедеятельности и естественных наук  
**Есипенко Леонид Павлович**, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», профессор кафедры фитопатологии, энтомологии и защиты растений  
**Фролов Андрей Николаевич**, доктор биологических наук, профессор, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», главный научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной энтомологии

**Ведущая организация:** ФГБОУ ВО «Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена», Санкт-Петербург.

Защита состоится 29 «октября» 2024 г., в 10.00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе ФГБУН "Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии" ДВО РАН» по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, 159, факс: (4232) 310-193, E-mail: info@biosoil.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета

Автореферат разослан «\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г.  
 Учёный секретарь  
 диссертационного совета,  
 кандидат биологических наук



Е.М. Саенко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

Известно, что изменение численности вида, распространение его ареала нередко связано с изменением условий питания. Прямое или косвенное влияние человека, осваивающего долинные земли Дальнего Востока, занятые широколиственными и смешанными лесами, привело к коренным изменениям растительности и образованию полей и огородов с картофелем. Изначально картофельная коровка – типичный представитель лесной фауны, основными кормовыми растениями вредителя были виды из семейства пасленовых и тыквенных, но разреженность этих растений в местах обитания *H. vigintioctomaculata* сдерживали ее массовое размножение и расселение по территории (Ермак и др., 2022). Появление растений картофеля на обширных площадях благоприятно сказалось на развитии картофельной коровки. Листья картофеля более привлекательны для питания. Картофельная коровка сразу же перешла на это растение, превратившись из безобидного вида в опасного вредителя. Таким образом, большую роль в распространении картофельной коровки сыграли именно антропогенные факторы, которые в сочетании с высокой экологической пластичностью вида позволили ей повсеместно распространиться в зоне выращивания картофеля на юге Дальнего Востока (Коваленко, 2006а; Коваленко, 2006б; Волков и др., 2012). Питательная ценность растений-реципиентов оказала глубокое влияние на экологию, поведение и физиологию картофельной коровки.

Нами было обнаружено важное влияние кормового ресурса на состояние популяции картофельной коровки в зависимости от генотипа сорта (Matsishina, 2023; Matsishina et al., 2023; Мацишина и др., 2023). Механизмы такого влияния лежат в области аллелохимических взаимоотношений в системе «фитофаг –

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

*Цель работы:* исследование морфологических, биохимических и экологических аспектов популяции двадцативосьмипятнистой картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1858) в агроэкосистеме.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

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

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

состояние особей в популяции коровки, смертность, плодовитость, выработку гормонов стресса.

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

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

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

Полученные данные об иммунном статусе изученных сортов картофеля используются сотрудниками отдела картофелеводства и овощеводства ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки» в селекционном процессе (Акт внедрения результатов исследований от 8 января 2024 г.). Полученные данные по биологии и экологии картофельной коровки в дальнейшем будут использованы для актуализации мер борьбы с вредителем на Дальнем Востоке. Данные о морфологических аномалиях будут использованы в разработке схем мониторинга устойчивости картофеля к листогрызущим вредителям. Результаты исследования используются в курсе лекций по предмету «Защита растений» и «Биотехнология в защите растений», разработанном для образовательной программы аспирантуры ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки».

*Положения, выносимые на защиту:*

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

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

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

*Апробация работы:* Материалы диссертационной работы доложены на отчетно-плановых сессиях Дальневосточного научно-методического центра РАСХН (пос. Тимирязевский, УГО, 2007-2011 гг.), научно-практической конференции молодых ученых «Агротехнические и биологические исследования в сельскохозяйственном производстве Дальнего Востока» (Благовещенск, 2008 г.); научно-практической школе-конференции молодых ученых «Молодые ученые – АПК Дальнего Востока» (Хабаровск, 2008 г.), Чтениях памяти А.И. Куренцова (Владивосток, 2010 г., 2019 г., 2021 г., 2022 г., 2023 г., 2024 г.), заседаниях лаборатории энтомологии и отдела зоологии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (2012 г., 2023 г., 2024 г.); Международной научно-практической конференции «Фундаментальные исследования в развитии сельского хозяйства Дальнего Востока», 21 июля 2021 г., пос. Тимирязевский; Международной научно-практической конференции «Обеспечение устойчивого развития в контексте сельского хозяйства, зеленой энергетики, экологии и науки о Земле» (ESDCA 2021) 25 января 2021 г., Смоленск; Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials (MOSV2020). IV Inter.Conf., 16-20 november 2020, Yekaterinburg; VI Международной научно-практической конференции AGRITECH-VI – 2021: Агротехнологии, экологический инжиниринг и устойчивое развитие 18-20 ноября 2021 г., Красноярск, Россия; выступлениях в средствах массовой информации по теме НИР (ВГТРК, июнь 2020 г; УссурМедиа, февраль 2024; ТВЦ, май 2024 г.); XX международной аграрно-продовольственной выставке «Дальагро. Продовольствие», 28-30 марта 2019 г.; XXVIII (28) международном конкурсе научно-исследовательских работ, Москва, 16.12.2020 г.; Музейном пикнике «Жизнь вокруг нас», Уссурийск, 12 марта 2022 г.; на заседаниях Ученого совета ФГБНУ «ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки»; при прохождении стажировки «Современные методы диагностики болезней и вредителей картофеля, и изучение генетики взаимоотношении в патосистемах», 15-19 ноября 2021 г., ВИЗР, Санкт-Петербург; 7-8 сентября 2022 г., Национальной научно-

технической конференции «Актуальные вопросы аграрной науки Дальнего Востока в условиях изменяющегося климата (к 80-летию А.К. Чайки)», пос. Тимирязевский; I Международной молодёжной конференции «Генетические и радиационные технологии в сельском хозяйстве», 18–21 октября 2022 г., г. Обнинск; Международной научно-практической конференции «Биотехнологии в АПК Дальнего Востока: состояние и перспективы развития» (к 115-летию аграрной науки на Дальнем Востоке), пос. Тимирязевский, 27-28 июня 2023 г.; Национальной научно-практической конференции «Чтения памяти доктора сельскохозяйственных наук, профессора Александра Петровича Ващенко» (к 90-летию со дня рождения), пос. Тимирязевский, 20 марта 2024 г.

*Структура и объем диссертации.* Работа изложена на 315 страницах текста, состоит из Введения, 6 глав, Выводов, Списка литературы и Приложения. Рукопись содержит 18 таблиц и 102 рисунка. Список литературы состоит из 917 источников, из них – 612 иностранных.

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

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

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

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

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

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

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

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность выбранной темы, сформулированы цель и основные задачи исследования, приведены ее научная новизна, теоретическая и практическая ценность работы.

### ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Основой для настоящей работы послужили собственные сборы автора в течение 2008-2024 гг. в Приморском, Амурском и Хабаровском краях. Всего изучено более 500 тысяч экз. картофельной коровки.

В Главе 1 приведены природно-климатические условия региона, представлены схемы полевых и лабораторных экспериментов для изучения аллелохимических взаимодействий в системе «картофельная коровка-растение картофеля» с учетом генотипов культуры (Тукало, Царик, 1970; Bradford, 1976; Ронин, Старобинец, 1989; Методические рекомендации..., 1993; Dao, Friedman, 1994; Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2003; Павлюшин и др., 2005; Шпирная и др., 2006).

Приводятся сведения о способах содержания 28-пятнистой картофельной коровки в инсектарии (Злотин, 1989), об определении видовой принадлежности изучаемых особей методом ПЦР (Guo et al., 2022); описаны методики изучения фенотипического разнообразия картофельной коровки (Kurisaki, 1932; Moroney, 1956; Фасулати, 1986; Голуб, Лихман, 2003; Yan, Zhang, 2021); морфологических аномалий (Присный, 2009).

Глава 1 содержит описание методик изучения гемолимфы картофельной коровки (Шовен, 1953; Коган, Щитов, 1954; Злотин, 1989; Трасатти, Петрий, 1993; Орлов, Новиков, 1996; Федорова, Левин, 1997; Carpenter et.al., 2006; Присный, 2013; Присный, 2016; Гребцова, 2014; Меньшикова и др., 2016; Haszcz, 2016;), описание способов изучения динамики природных популяций картофельной коровки (Hirano, 1981; Jolly, 1965; Seber, 1973), изучения демографических параметров популяции картофельной коровки (Goodman, 1982; Chi, Liu, 1985; Efron, Tibshirani, 1993; Chi, Yang, 2003; Chi, Su, 2006; Chi, 2017; Akca et al., 2015), приведены методики для сравнительного анализа картофельной коровки и колорадского жука (Добровольский, 1969; Фрисман, 1986; Титар, Мочалов, 2010; Некрасова, 2012).

Описаны методы изучения векторных свойств картофельной коровки в отношении грибов рода *Fusarium* (Bekesiova, Nap, Mlynarova, 1999; Соловьевников, 2012; Yikilmazsoy, Gülcen, Tosun, 2021; Sobko, Matsishina et al., 2021).

Статистическую обработку результатов экспериментов проводили в программе Past v. 3.17, рассчитывали среднее квадратичное отклонение (Mean $\pm$ SD), коэффициент вариации (Cv), коэффициент корреляции по Спирмену (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

Полученные результаты обрабатывали статистически и сравнивали с помощью t-критерия Стьюдента. Различия между показателями считали достоверными при  $p\leq 0,05$ . (McDonald, 2014). Анализ таблицы дожития был упрощен с помощью компьютерной программы TWOSEX-MSChart (Chi, 2017).

## ГЛАВА 2 НАТИВНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ В СОСТОЯНИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ

### 2.1. СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР).

В Главе 2, разделе 2.1 приводятся данные о систематике и морфологии двадцативосьмипятнистой картофельной коровки.

### 2.2. ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

В наших исследованиях, в результате анализа рисунков элитр локальной популяции картофельной коровки было выделено 8 феноформ (рисунок 1).

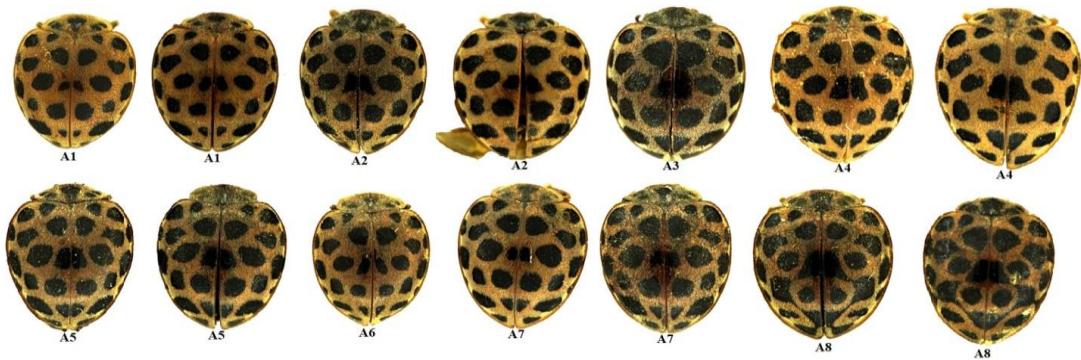


Рисунок 1 – Вариации окраски элитр картофельной коровки (фото автора, Nikon SMZ 25, x20)

**Феноформа A1:** пятна №№ 5, 7, 11 примерно одного размера, имеют одинаковую интенсивность окраски, №№ 5, 8 несросшиеся, № 8 небольшого размера, визуально не четко выражено, № 12 – крупное, овальной формы, №№ 13 и 14 мелкие, находятся на отдалении друг от друга.

**Феноформа A2:** пятна ярко выраженной интенсивной окраски, №№ 5, 7, 11 одинакового крупного размера, №5 расположено близко ко шву, пятно №8 частично сросшееся, №12 крупное, ярко выражено, изогнутой формы, №№ 13 и 14 среднего размера, №13 частично или полностью сросшееся.

**Феноформа A3:** все пятна гиперпигментированы, крупного размера, №5 частично или полностью сросшееся по шву, №8 – сросшееся, №№ 13 и 14 частично сросшееся друг с другом или между собой.

**Феноформа A4:** пятна одинаковой степени насыщенности окраски; № 5 несросшееся, № 12 крупное, изогнутой формы; №№ 13 и 14 мелкое, несросшееся; №8 крупное, интенсивной окраски, сросшееся.

**Феноформа A5:** пятна крупные, гиперпигментированные, пятно №5 несросшееся, №8 и №13 сросшееся по шву; пятно №7 наиболее крупное и выделяется на фоне всех остальных; №12 - крупное, изогнутой формы; №6 - одного размера с пятнами № 7, могут иметь между собой перетяжки.

**Феноформа A6:** пятна №№ 5 и 7 одинаковой пигментации, №5 несросшееся, №8 не сросшееся либо частично сросшееся, №№ 13 14 - мелкие, несросшиеся, №12 - средних размеров, №11 - менее насыщенной окраски, мелкое, на фоне остальных пятен едва заметное.

**Феноформа A7:** пятна №№ 5, 7, 11, 12 гиперпигментированы, №5 несросшееся, №№ 8, 13 и 14 мелкие, слабопигментированы; №12 - гипертрофировано, самые крупные пятна на надкрыльях.

**Феноформа A8:** все пятна крупные, гиперпигментированные, №№ 5, 8, 13 сросшиеся по шву; между пятнами №№ 8, 10, 13 и 14 образуются перетяжки. Рисунок представлен в двух вариациях.

Проведенные измерения показали, что морфотипы достоверно различаются линейными размерами пятен элитр. Полученные данные подтверждают корректность выделения феноформ картофельной коровки по рисунку надкрыльй. Наиболее крупными пятнами характеризовалась форма A2, средние размеры рисунка варьировали от  $104,98 \pm 0,071$  до  $297,01 \pm 0,065 \mu$ ,

наиболее мелкими – форма А1. Для формы А8 отмечалась перетяжка между пятнами №№ 13 и 14 длиной  $104,89 \pm 0,005$  мкм. По данным кластерного анализа, выявлены три размерные группы пятен. Наименьшими размерами характеризуется первый кластер, в который входят пятна №№ 9,3 и перетяжка, наибольшими – второй кластер, включающий пятна №№ 8,4,5,12,6,7. В изучаемых популяциях картофельной коровки преобладают особи с феноформой А2 (47,81% в среднем). Часто встречаются вариациями морфотипов являются А1 и А6, составляющие 31,19 и 29,65% в среднем соответственно.

### 2.3 МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ МЕТОДОМ АНАЛИЗА ГЕМОЛИМФЫ

При вскрытии *H. vigintioctomaculata* отмечено, что гемолимфа имаго желтая, с характерным резким запахом. В гемолимфе образцов всех возрастов были обнаружены семь типов гемоцитов: плазмоциты, гранулоциты, сферулоциты, прогемоциты, эноцитоиды, адипогемоциты и цистоциты. Анализ с применением электронного микроскопа показал, что гемолимфа двадцативосьмиточечной коровки богата белками. Следует заметить, что в результате изучения гемоцитов при помощи электронной микроскопии, мы сомневаемся в необходимости выделения вермицитов и подоцитов в отдельный от плазматоцитов класс, поскольку ультраструктурные характеристики у них идентичны. Устранение вариаций в картине гемолимфы путем сравнения результатов световой и электронной микроскопии позволило установить существование прогемоциста, плазматоциста, гранулоциста, эноцитоида, сферулоциста, адипогемоциста и цистоциста в качестве основных типов гемоцитов у картофельной коровки. Другие наблюдаемые включения следует рассматривать как артефакты подготовки.

В гемолимфе взрослых особей наиболее многочисленными являются прогемоциты. Во всех выборках имаго наибольшие размеры имели сферулоциты и эноцитоиды, большой и малый диаметры которых составляют  $17,15 \pm 6,51$  и  $14,64 \pm 4,02$ ;  $16,08 \pm 2,93$  и  $13,04 \pm 2,04$  мкм соответственно. Размеры адипогемоцитов и цистоцитов были несколько меньше:  $15,57 \pm 3,88$  и  $10,04 \pm 3,02$ ;  $14,04 \pm 4,48$  и  $11,04 \pm 4,01$  мкм соответственно. Размеры плазматоцитов и гранулоцитов не различались:  $14,9 \pm 2,50$  и  $9,70 \pm 1,91$ ;  $14,12 \pm 2,30$  и  $10,01 \pm 1,91$  мкм. Наименьшие размеры имели прогемоциты  $10,09 \pm 2,11$  и  $9,42 \pm 1,85$  мкм. В гемолимфе личинок наиболее многочисленными являются прогемоциты с базофильным ядром (32,07%), прогемоциты с эозинофильным ядром (38,12%) и плазматоциты (19,4%). В процессе развития личинок на II и III возрастах формируются фагоциты веретеновидные, что может быть связано с легким заражением энтомопатогенными грибами. Адипогемоциты, эноцитоиды и цистоциты у

личинок всех возрастов обнаружены не были. Размерные характеристики гемоцитов личинок представлены в таблице 1

Таблица 1 – Размерные характеристики гемоцитов личинок *H. vigintioctomaculata*,  $d_b$  – продольный диаметр,  $d_m$  – поперечный диаметр

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

Для куколки характерны все типы гемоцитов. При этом наибольшее количество отмечено для прогемоцитов (64,3%) (Ermak, Matsishina et al., 2022). Сравнение состава гемолимфы личинок 1-4 возраста и имаго показало, что четыре типа гемоцитов: прогемоциты, плазмоциты, гранулоциты, сфероциты присутствуют на всех стадиях онтогенеза. Сравнивая размерные характеристики гемоцитов на всех личиночных стадиях, стадии куколки и имаго можно сделать вывод, что гемоциты не статичны, изменяются с возрастом. На стадии куколки все процессы роста прекращаются, прогемоциты уменьшаются в размере и по размерным характеристикам соответствуют прогемоцитам свойственным для стадии имаго ( $10.09 \pm 2.11$ ) (рисунок 2).

При воздействии на гемоциты исследуемых видов растворов различной солености установлены изменения показателей объема клеток. В условиях гипоосмотической нагрузки происходит достоверное увеличение объема всех типов клеток, при этом объем сферулоцитов возрастает на 33 % ( $p < 0,01$ ), а объем энодитоидов не более, чем на 4,5 %. В гипертонических условиях зафиксировано значительное снижение значений объема у прогемоцитов и гранулоцитов (на 20-22%).

Плазмоциты и сферулоциты, в целом, проявляют слабую устойчивость к гипоосмотической нагрузке. Установлено, что при инкубации в гипо- и гипертоническом растворах фагоциты (гранулоциты и плазмоциты) не проявляют способность поглощать инородные объекты. Фагоцитарный индекс, т.е. процент гемоцитов, участвовавших в фагоцитозе из числа сосчитанных фагоцитов составлял 8 для гипо-; 10 для гипер-; 41 для изотонического раствора.

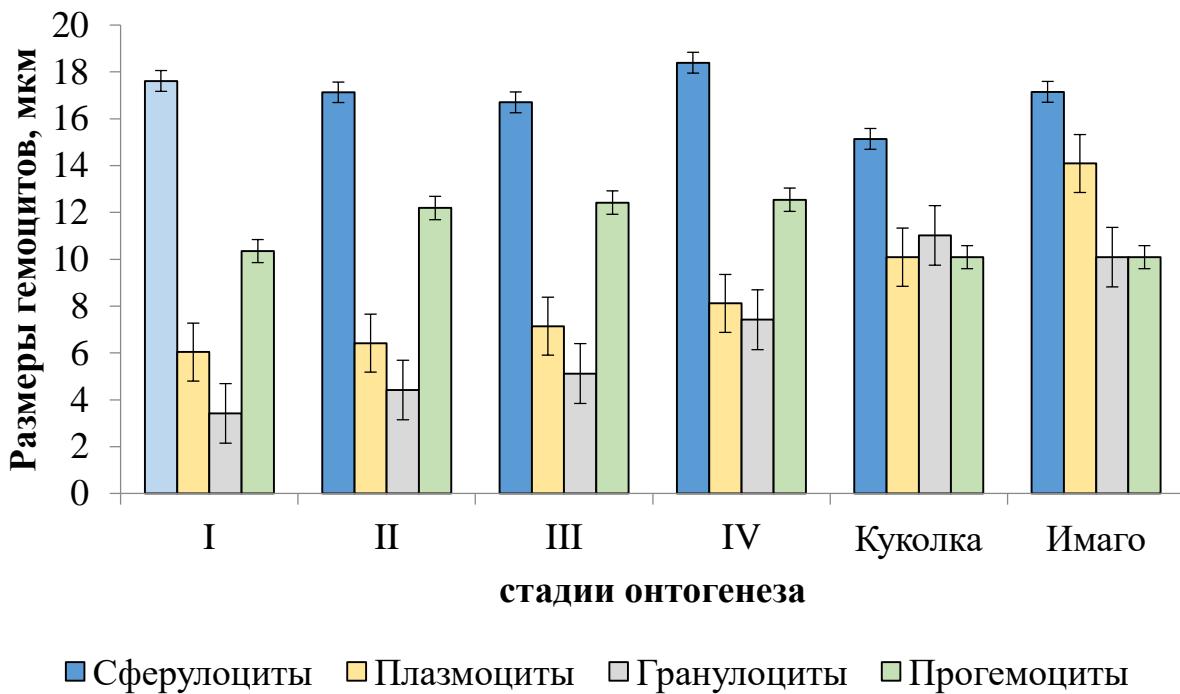


Рисунок 2 – Изменение размеров гемоцитов в онтогенезе

Таким образом, было установлено, что клеточный состав гемолимфы *Henosepilachna vigintioctomaculata* одинаков для стадии имаго и куколки, но имеет различия в размерных характеристиках форменных элементов. Стадия личинки имеет свои особенности в клеточном составе гемолимфы: отсутствие трех типов гемоцитов и образование двух подтипов прогемоцитов. Использование гемограмм гемолимфы для оценки физиологического состояния насекомых дает возможность оценить адаптационную способность организма, может быть использована как физиологическая норма при диагностике патологического состояния *Henosepilachna vigintioctomaculata*, также возможно использование в качестве биоиндикатора изменения ситуации в популяции.

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

#### 3.1 ДИНАМИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *HENOSEPILACHNA VIGINTIOCTOMACULATA* MOTSCHULSKY

По среднемноголетним данным перезимовавшие имаго картофельной коровки появились на картофельных полях и начали откладывать яйца в конце мая. Имаго первого поколения появились в конце июня – начале июля. Имаго второго поколения появились в конце июля – начале августа, часть которых мигрировала в места зимовки без яйцекладки примерно в конце августа. В наших исследованиях выход перезимовавших жуков отмечался на дубе монгольском (*Quercus mongolica*), чистотеле большом (*Chelidonium majus*),

черемухе обыкновенной (*Prunus pádus*). В целом, зимовочные биото-пы картофельной коровки представляют собой широколиственные лесные насаждения с кустарниковым подлеском и разнотравьем, сухие и хорошо прогреваемые солнцем. А.И. Куренцов (Куренцов, 1946) отмечал, что жуки картофельной коровки держатся в большом количестве на цветущих в это время селезеночнике волосистом (*Chrysosplenium pilosum*), черемухе азиатской (*Padus asiatica*), яблоне маньчжурской (*Malus manshurica*), боярышнике Максимовича (*Crategus maximowiczii*), груше уссурийской (*Pyrrus ussuriensis*), лесных травах и затем переходят на более характерные и часто встречающиеся сорняки полей: осот полевой (*Sonchus arvensis*), паслен черный (*Solanum nigrum*). Жуки проходят дополнительное питание пыльцой на цветках черемухи, яблони, боярышника. С последних растений коровка переходит на картофель в конце третьей декады мая (Куренцов, 1941; Кузнецов, 1984).

В наших исследованиях, переход на картофельные поля проходил в течение всего периода выхода имаго из диапаузы. Дополнительного питания пыльцой нами зафиксировано не было. Картофельные поля заселялись при этом неравномерно, в зависимости от преобладающей погоды. Спустя 3-5 дней после выхода коровки из зимовки, на растениях картофеля отмечались спаривающиеся жуки и первые повреждения. Типичный первичный агробиотоп заселения картофельной коровкой представлял собой посадки картофеля в фазе 5-7 листьев, окруженные межевой полосой с пыреем (*Elytrigia repens*), одуванчиками (*Taraxacum officinale*) и осотом (*Sonchus arvensis*). Питание на тладианте сомнительной (*Thladiantha dubia*), на которое указывает в своем труде А. Иванова (1962) нами за годы исследования было зафиксировано лишь однажды, в 2023 г. на личном придомовом участке. Это объясняется тем, что тладианту сомнительной в Приморском крае культивируют преимущественно в декоративных целях, в дикой природе она практически не встречается и в современной классификации её относят к антропофитам (Гуларьянц, 2017). Однако, тладианта сомнительная является удобным модельным растением для уточнения фенологии картофельной коровки. В целом, маркирование перезимовавших и имаго нового поколения показало, что биотопическая приуроченность картофельной коровки зависит от агрометеорологических условий. В дождливом и прохладном 2019 г. наибольшее количество имаго отмечено в наиболее сухих, хорошо прогреваемых биотопах, причем численность самок превышала численность самцов в 2,5 раза. Тенденция к преобладанию числа самок над числом самцов сохранилась и в 2020 г., однако общая численность перезимовавших имаго в среднем снизилась, что связано с замоканием мест зимовки и частичной гибелью. Несмотря на то, что осень 2020 г. была благоприятна для ухода на зимовку, неконтролируемые палы травы и подлеска весны 2021 г. привели к снижению численности зимующих имаго, а для отдельных биотопов – полному отсутствию весеннего заселения.

Первая яйцекладка жуков картофельной коровки на картофеле в условиях Приморья отмечается в конце мая – начале июня, массовая – с 15-17 июня (таблица 2). Самки откладывают яйца, как правило, на нижнюю сторону листьев картофеля или на сорные растения: коммелина обыкновенная (*Commelina communis*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), выюнок полевой (*Convolvulus arvensis*). Яйца откладывают группами, в которых насчитывается от 14 до 60 яиц. Период откладки яиц очень растянут: начинается с первой декады июня и продолжается до начала августа (Коваленко, 2001, 2005). В условиях северной части Японии этот период длится в зависимости от температуры от 10 до 44 дней (Katakura, 1981).

Таблица 2 – Фенология развития картофельной коровки в Приморском крае (п. Тимирязевский)

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

декады июля по вторую декаду сентября. Со второй декады сентября имаго начинали готовиться к диапаузе, переходили на питание древесными растениями, произрастающими вблизи картофельного поля.

В 2021 г. массовый выход картофельной коровки из диапаузы был отмечен 18-20 мая (таблица 2). Первые всходы картофеля были отмечены 19 мая. 20-21 мая на всходах были обнаружены первые повреждения картофельной коровкой. Первые яйцекладки были зафиксированы во второй декаде июня, после периода дополнительного питания. Личинки первого поколения были отмечены с конца второй декады июня, массовое окукливание личинок наблюдалось в период второй – третьей декады июля, вылет жуков второго поколения отмечен в период третьей декады июля – первой второй декады августа. Молодые жуки второго поколения откладывали яйца до первой декады сентября включительно. В третьей декаде августа был отмечен выход молодых жуков третьего поколения. Также в этот период наблюдались яйцекладки и личинки первого и второго возраста.

Сравнивая фенологию картофельной коровки в 2020-2021 гг., было обнаружено, что в 2021 г. картофельная коровка имеет две генерации на картофеле. Можно предположить, что в более сухие и жаркие годы картофельная коровка имеет больше одной генерации. Также мы наблюдали наложение второго и третьего поколения друг на друга, что может дать ложное представление о числе генераций. Исследования 2019-2023 гг. показали, что после окончания вегетации картофеля, картофельная коровка переходит на паслен чёрный *Solanum nigrum*, паслён сладко-горький *Solanum dulcamara*, бахчевые культуры, а также тладианту сомнительную *Thladiantha dubia*, при наличии последней. При этом, на растениях семейства Пасленовые и тладиант сомнительной отмечается обильная яйцекладка.

Наши наблюдения на стационарном участке площадью 17 кв.м., где доминирующей растительностью являлась *Thladiantha dubia*, показали, что вплоть до 7 октября, пока растение сохраняло зеленую массу, имаго картофельной коровки питались листьями и цветами. Кроме того, в тладиантовом массиве присутствовали личинки разных возрастов и куколки. Необходимо отметить, что заселение массива начало происходить после десикации ботвы картофеля, вызванной разными причинами: от специализированных химических обработок до развития фитофтороза. Личинки, питающиеся тладиантой сомнительной, демонстрировали слабо выраженную гетерохронию развития, однако, в  $75\pm1,015\%$  случаев завершали своё развитие и окукливались. Из куколок выводились здоровые имаго, которые приступали к питанию тладиантой и яйцекладке. В целом, к 7 октября, на момент ухода картофельной коровки в диапаузу, численность имаго в тладиантовом массиве составляла  $3,5\pm0,02$  экз./кв.м. Таким образом, по нашим данным, картофельная коровка может давать еще одно-два дополнительных поколения после завершения питания на картофеле.

По нашему мнению, фенологию картофельной коровки следует разделить на два этапа, в зависимости от используемого кормового ресурса: 1)

развитие в агроэкосистеме картофеля в период его вегетации; 2) развитие на дикорастущих кормовых ресурсах после окончания вегетации картофеля (таблица 2). Данный аспект экологии картофельной коровки не учитывался предыдущими исследователями, поскольку считалось, что после окончания вегетации картофеля, фитофаг не способен успешно завершить начатые циклы развития, а имаго уходят в диапаузу (Волков и др., 2012; Коваленко, Новоселов, 2016). К этому факту были привязаны сроки борьбы с вредителем, включающие в т.ч. сжигание листового опада вокруг картофельных полей. Выявленные новые факты фенологии картофельной коровки требуют пересмотра мер борьбы с ней, а также уточнения сведений в литературных источниках.

### 3.2 ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ *HENOSEPILACHNA VIGINTIOSTOMACULATA* В ПРИМОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В наших исследованиях длина фотопериода оказывала прямое влияние на индукцию диапаузы у картофельной коровки, нами была отмечена зависимость между фотопериодом, смертностью личинок и нажировочным питанием имаго. Максимальный средний вес имаго (мг) отмечался в варианте с 18 ч фотопериодом. Увеличение фотопериода до 24 ч не приводило к дополнительному набору веса, равно как и уменьшение до 4 ч. Наиболее оптимально процесс нажировки протекал в пределах от 12 до 18 ч. Этот же период оказался наилучшим для успешного формирования диапаузы. Увеличение ФПР до 20, 21, 22 часов значимой разницы не показало, а до 24 часов привело к полному отказу от диапаузы. Выше показано, что картофельная коровка способна воспринимать как короткодневные, так и длиннодневные сигналы. Это свойство довольно широко распространено среди насекомых, благодаря ему окончательный фотопериодический ответ формируется под влиянием конечного ФПР. На фотопериодическую реакцию картофельной коровки заметное влияние оказывает температура. Так, при температуре 25°C и длине дня 18 ч приступили к размножению около 75% имаго. Зависимость параметров «размножение», «температура» и «фотопериод» находится на высоком уровне статистической достоверности ( $p \leq 0,01$ ). В опытах при 20°C способность к активному развитию подавляется сильнее: при 18-часов фотопериоде к яйцекладке приступили только 50% самок. Наименее благоприятными оказались сочетания «фотопериод:температура» 4 ч:10-15°C, 4 ч:30°C, 12 ч:10°C, 12 ч:4,2°C, 18 ч:10-15°C, 24ч:10-15, 20-30°C. При указанных сочетаниях температур и фотопериода самки либо не приступали к яйцекладке, либо процент яйцекладущих был ничтожно мал.

### 3.3 БИОДЕМОГРАФИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

В нашем исследовании, взрослая стадия и продолжительность жизни были значительно длиннее у самцов, чем у самок, однако, существенных различий во времени развития других стадий между полами не обнаружено. Максимальная суточная плодовитость одной особи составила 101 яйцо. Максимальная пожизненная плодовитость одной самки составила 3185 яиц, тогда как средняя плодовитость самок (F) составила 1439 яиц. Поскольку средняя продолжительность жизни самок была значительно короче, чем у самцов, уровень потребления взрослых самок был ниже. Внутренняя скорость увеличения ( $r$ ), конечная скорость увеличения ( $\lambda$ ) и среднее время генерации (T) составили 0,1312d-1, 1,1402d-1 и 48,79 дней, соответственно. Чистый репродуктивный коэффициент  $R_0$  составил 603,54 яйца. Максимум кумулятивного репродуктивного коэффициента, т.е. чистого репродуктивного коэффициента ( $R_0 = 603,54$  потомства), достигнут в возрасте 273 дней. Коэффициент трансформации  $Q_p$  составил 0,129, что означает, что картофельной коровке требовалось 0,129 см<sup>2</sup> листьев *S.tuberosum* для производства одного яйца. Коэффициент конечного потребления составил 0,1293 см<sup>2</sup>/день

### 3.4 ВЛИЯНИЕ ИЗОЛИРОВАНИЯ САМЦОВ И САМОК НА СКОРОСТЬ ВОСПРОИЗВОДСТВА У *HENOSEPILACHNA VIGINTIOCTOMACULATA*

Нами было установлено, что изолирование самцов и самок негативно влияет на успех оплодотворения у *H. vigintioctomaculata*. Успешность совокупления была самой низкой при изоляции в 8 дней, что привело к снижению плодовитости на 25–32%. При своевременном спаривании период от копуляции до яйцекладки составлял 13 дней, по мере старения самцов и самок он уменьшался до 4,25 дней. Выявлена отрицательная связь между продолжительностью изоляции и периодом до яйцекладки (количество дней от момента спаривания до откладки первого яйца). Период яйцекладки без отсрочки копуляции составил 95,33 дня. При задержке спаривания со стороны самок, период яйцекладки значительно сокращался, при этом самый короткий период яйцекладки происходил после 8-дневной задержки. Количество отложенных яиц уменьшалось после 2 и 4 суток изолирования, но стабилизировалось при отсрочке спаривания на 6 сутки, по сравнению с самками с нулевой задержкой. Плодовитость снизилась на 50% при 8-дневном изолировании. В случае, когда копуляция откладывалась самцами, период яйцекладки самок значительно сокращался, количество яиц было значительно ниже по сравнению с самками с нулевой задержкой копуляции. Самая высокая продуктивность потомства была при изолировании 0 дней, с незначительным изменением плодовитости, происходящим после 2-х дневной изоляции. В дальнейшем, плодовитость постепенно снижалась с увеличением числа дней

изолирования. Изоляция не только значительно снижала плодовитость картофельной коровки, но и уменьшала долю оплодотворенных яиц в их потомстве, особенно при отсроченном спаривании самок. Изолирование повлияло не только на размножение *H. vigintioctomaculata*, но и на показатели таблицы продолжительности жизни популяции (таблица 3).

Таблица 3 – Влияние изолирования на параметры таблицы дожития

	Пол	Дни изоляции, сутки				
		0	2	4	6	8
$R_0$	♀	462,08±25,70	330,70±21,23	150,01±9,89	130,61±7,15	94,99±5,92
	♂	468,08±25,70	285,45±21,23	250,20±9,89	150,52±7,15	68,01±5,95
T	♀	155,17±7,01	147,01±3,91	152,12±6,91	155,00±2,51	166,00±5,41
	♂	155,17±7,01	155,00±3,91	153,00±6,91	152,00±2,51	161,00±5,41
$r_m$	♀	0,041±0,002	0,040±0,001	0,032±0,002	0,031±0,003	0,028±0,002
	♂	0,041±0,002	0,037±0,001	0,036±0,002	0,032±0,003	0,027±0,002
D	♀	18,02±0,91	17,55±0,57	21,3±1,13	22,01±0,23	25,21±0,83
	♂	18,02±0,91	17,52±0,57	21,3±1,13	22,05±0,23	25,22±0,83
$\lambda$	♀	1,05±0,002	1,04±0,001	1,09±0,002	1,03±0,003	1,02±0,001
	♂	1,05±0,002	1,04±0,001	1,03±0,003	1,02±0,003	1,01±0,001

Среднее время генерации варьировало от 146,83 до 165,33 дней, когда самки откладывали спаривание на 0–8 дней. Однако, существенных различий в среднем времени генерации на разных возрастных стадиях при задержке спаривания самцов не отмечено. Время удвоения популяции удлинялось с увеличением возраста половозрелых особей. Наши результаты показывают, что количество дней половой изоляции может оказывать негативное влияние на репродуктивную функцию картофельной коровки, причем степень воздействия различается между полами. Хотя влияние половой изоляции на снижение плотности популяции вредителей не было подтверждено в полевых условиях, оно дополняет теоретическую основу интеграции факторов, влияющих на динамику популяции.

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

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

Комплекс гидролитических ферментов кишечника насекомых является одной из основных мишеней для действия защитных реакций растения, т.к. именно этими ферментами определяется доступность структурных веществ (белков, сахаров, липидов) для фитофагов. Поэтому ферменты кишечника фитофагов играют одну из ведущих ролей в механизмах адаптации насекомых к энтоморезистентности кормовых растений. В частности, при синтезе в кормовых растениях ингибиторов протеиназ в результате индуцированной энтоморезистентности, в кишечнике насекомого может изменяться состав ферментов, что приводит к уходу от действия этих ингибиторов. Так, например, скармливание листьев картофеля, обработанных жасмоновой кислотой (т.е. с имитацией, индуцированной энтоморезистентности) колорадскому жуку, приводит к увеличению экспрессии цистеиновых протеиназ в его кишечнике. В обработанных листьях при этом наблюдается синтез ингибиторов аспарагиновых протеиназ (Bolter, Jongsma, 1995). С экологической точки зрения специализацию насекомых-фитофагов по отношению к кормовым растениям можно рассматривать как один из путей сохранения и поддержания устойчивой системы продуцент-консумент. При взаимодействии видов в пищевых цепях возникновение комплекса взаимоприспособлений находится в зависимости от сложной констелляции противоречивых отношений, связывающих потребителей и пищевые объекты (Вилкова, 2000). Нами было обнаружено разное влияние кормового ресурса на состояние популяции картофельной коровки в зависимости от генотипа сорта. Механизмы такого влияния могут лежать в области аллелохимических взаимоотношений в системе «фитофаг – растение-реципиент».

Для изучения механизмов аллелохимических взаимодействий в системе «картофельная коровка – растение картофеля» нами был поставлен эксперимент по изучению содержания и динамики гликоалкалоидов в листьях интактных и поврежденных растений картофеля различных сортов. О физиологическом состоянии группы особей коровки, питавшихся на листьях картофеля, судили по содержанию гормонов стресса, выражаемых в мг% адреналина (рисунок 3).

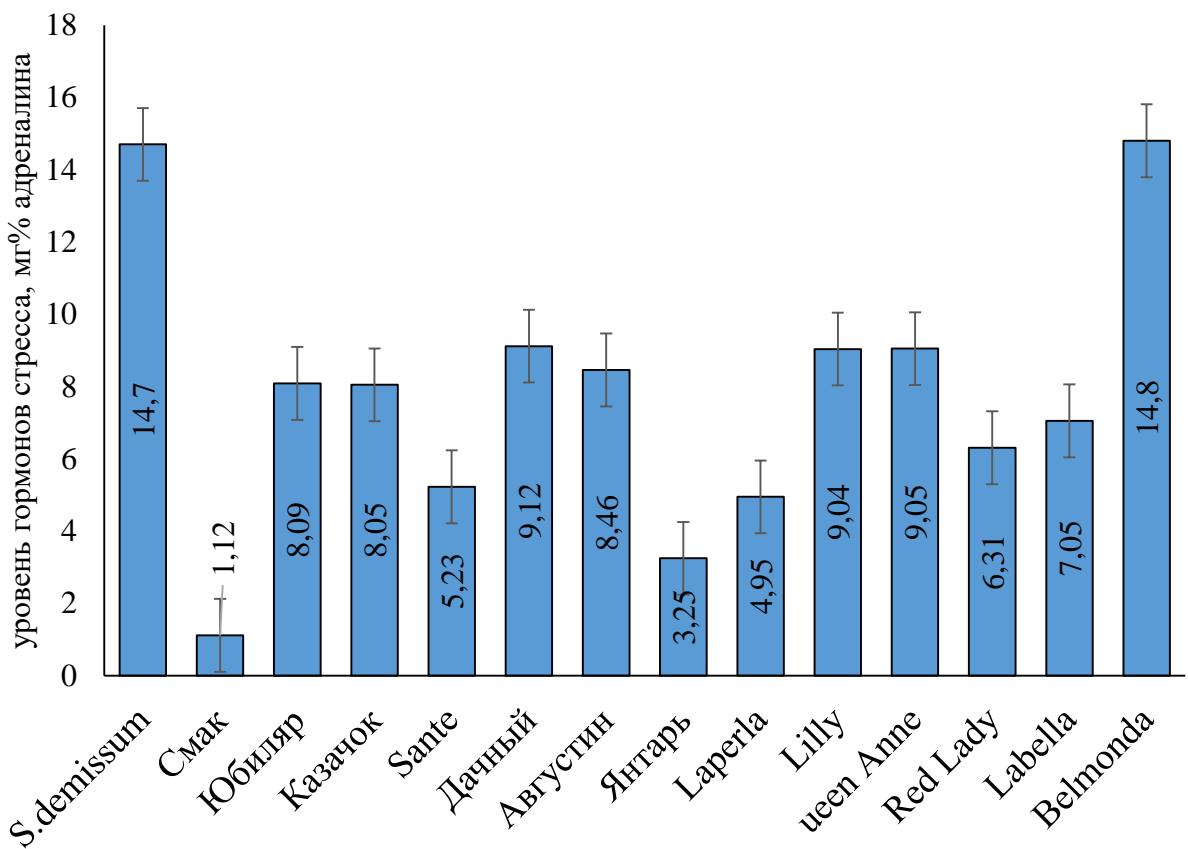


Рисунок 3 – Содержание гормонов стресса (мг% адреналина) в теле личинок картофельной коровки при питании различными сортами картофеля

Наибольший уровень стресса демонстрировали личинки, питающиеся на растениях сортов Belmonda, Queen Anne, Lilly, Дачный, Казачок, Юбияр и Августин. Наименьший – при питании на сорте Смак. Для сорта Belmonda содержание адреналина незначительно превышало аналогичный показатель для *Solanum demissum* и составило 14,8 мг%. По данным Вилковой и др., (Методические рекомендации..., 1993), известно, что содержание гормонов стресса у колорадского жука при питании на устойчивых сортах может составлять 12 мг% адреналина и более. В нашем исследовании этот показатель для картофельной коровки превышает 14 мг%.

Необходимо отметить, что определённый уровень стресса, выражаемый в повышении уровня гликоалкалоидов, демонстрировали также и растения картофеля (рисунок 4) (Matsishina et al., 2023). В целом, в наших исследованиях более высоким содержанием гликоалкалоидов отличались дикорастущие виды картофеля. Сорта культурного картофеля отличались значительным разнообразием содержания гликоалкалоидов. Так, сорта Бельмонда, Лабелла, Королева Анна, Лилли, Казачок и Августин характеризовались высоким уровнем содержания вторичных метаболитов, сравнимым с дикими видами. Однако, сорт Санте показывал значительно меньший уровень, а Лаперла, Ред Леди и Янтарь – сопоставимый со Смаком, который имел самый низкий показатель содержания гликоалкалоидов (120-

128 мг/100 г). Повреждение листьев картофеля коровкой у ряда исследованных образцов вызвало прогрессирующий во времени прирост содержания гликоалкалоидов, наблюдаемый уже через 24 часа после подсаживания фитофага.

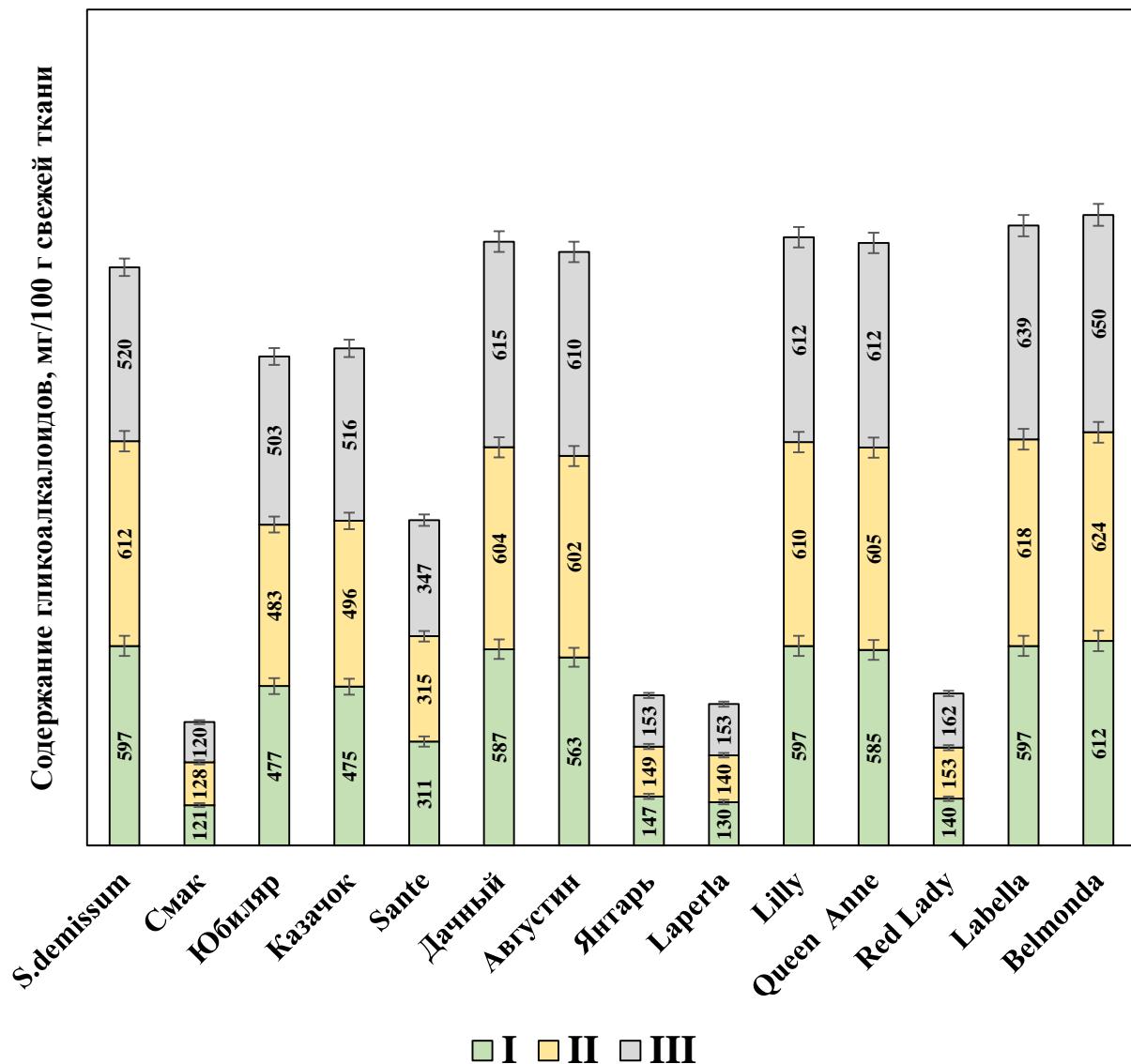


Рисунок 4 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях поврежденных картофельной коровкой растений картофеля: I – первые стуки; II – 3 сутки; III – 5 сутки

Так, для сорта Бельмонда было характерно увеличение содержания гликоалкалоидов по сравнению с контролем в 1,3 раза в первые сутки, в 1,4 раза на 3 сутки, 1,5 раза на 5 сутки. Для большинства прирост содержания гликоалкалоидов через 5 суток достигал до 20% от первоначального уровня. В отличии от большинства сортов растения сорта Смак не демонстрируют значимого увеличения содержания алкалоидов в зеленой массе в ответ на повреждение (Matsishina et al., 2023). В неповрежденных листьях поврежденных растений (интактные растения) содержание гликоалкалоидов

не оставалось постоянным, а прогрессировало в течение эксперимента практически синхронно (рисунок 5). Так, у сорта Бельмонда содержание гликоалкалоидов в листья интактных растений увеличилось в 1,32 раза на 3-и сутки. У сорта Казачок – в 1,004 раза на 3-и, а на 5-е сутки – в 1,12 раз, что незначительно превышает этот показатель для поврежденных растений.

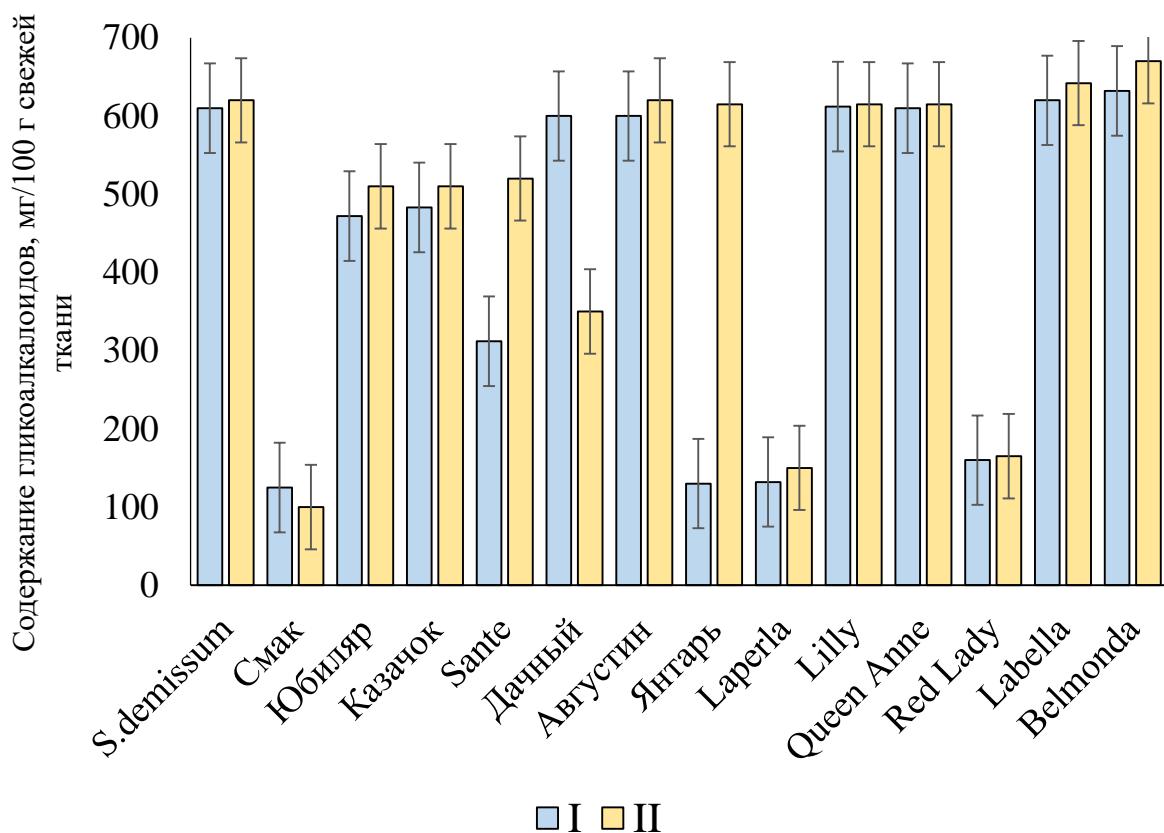


Рисунок 5 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях интактных растений картофеля: I – 3 сутки, II – 5 сутки

Сорт Смак не демонстрировал каких-либо иммунных реакций, более того, на 5-е сутки произошло снижение количества гликоалкалоидов в 1,18 раз. Вместе с тем, механическое повреждение, имитировавшее повреждение от коровок, незначительно влияло на содержание гликоалкалоидов (рисунок 6). Кроме того, питание картофельной коровкой на растениях различных сортов картофеля вызывало прогрессирующий во времени прирост ингибиторов протеаз (% к контролю). Для сорта Belmonda характерна высокая, достоверно превышающая стандарт *S. demissum*, активность ингибиторов трипсина во всех вариантах эксперимента.

Сопоставимо высокими являются показатели для сортов Queen Anne и Дачный, в то время как сорт Смак демонстрирует отсутствие какого-либо негативного воздействия на картофельную коровку (Matsishina et al., 2023). Методом попарных сравнений и построения коррелограмм было выявлено, что достоверная линейная корреляция наблюдается между параметрами «уровень гормонов стресса – динамика гликоалкалоидов» и «уровень

гормонов стресса – активность ингибиторов протеиназ», необходимо трактовать как «чем выше уровень гликоалкалоидов и активность ингибиторов протеиназ в тканях растений картофеля – тем закономерно выше уровень стресса у питающейся на них картофельной коровки» (таблица 4).

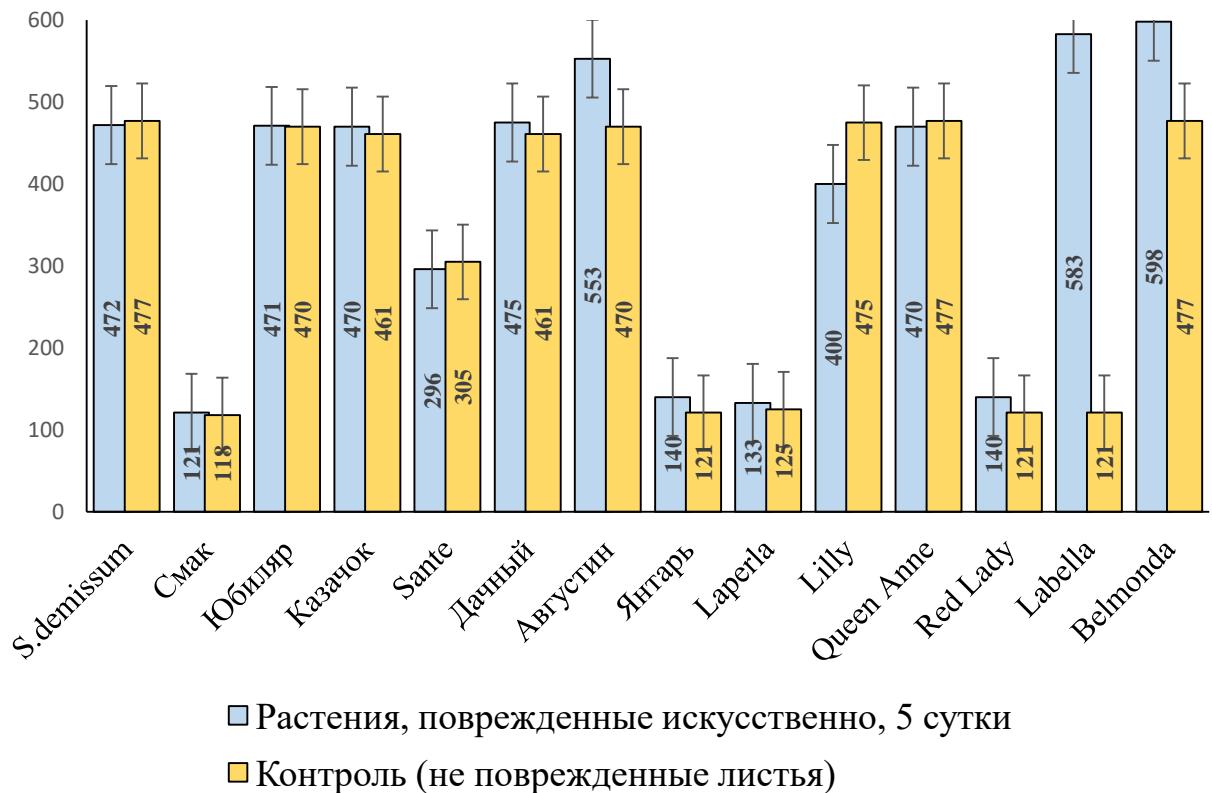


Рисунок 6 – Содержание и динамика гликоалкалоидов (мг/100 г свежей ткани) в листьях растений картофеля, поврежденных искусственно

Таблица 4 – Корреляционный анализ исследуемых параметров по методу Спирмена (R),  $p \leq 0,01$

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

Чтобы доказать, что на физиологическую реакцию организма фитофага при питании картофелем не влияют стрессы иного генеза (абиотические и биотические), был поставлен эксперимент с дизайном по Е.А. Чертковой и др. (Черткова и др., 2016) в нашей модификации: в схему эксперимента добавлены контроль 1 (обработка дистилированной водой) и контроль 2 (питание на устойчивом сорте картофеля Belmonda) (рисунок 7).

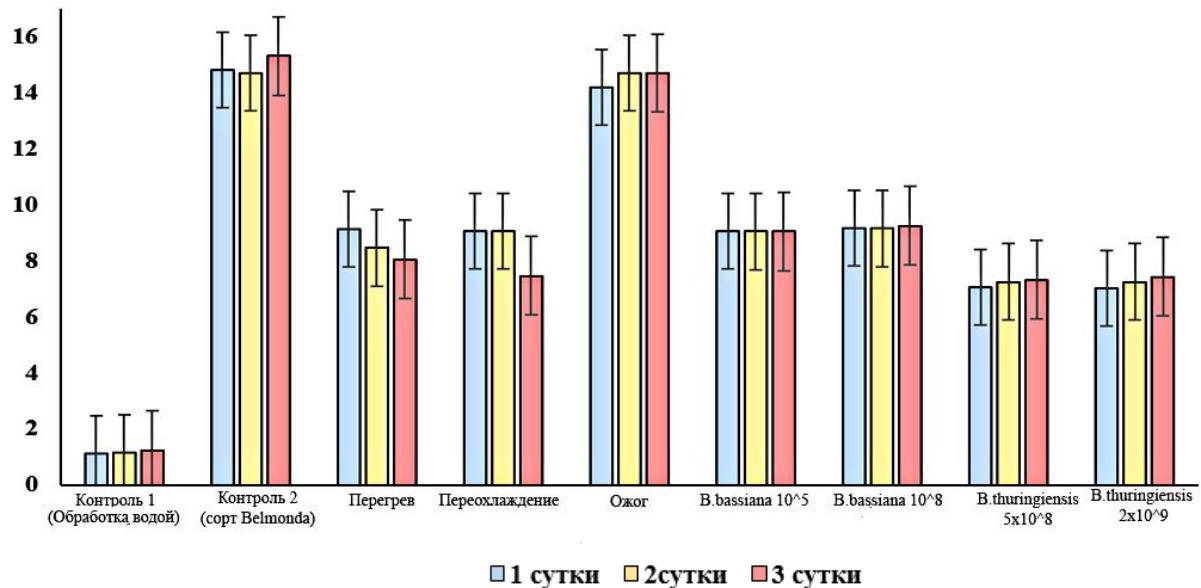


Рисунок 7 – Изменение уровня гормонов стресса (мг% адреналина) в зависимости от стрессового воздействия

Экстремальное повышение уровня гормонов стресса, выражаемых в мг% адреналина, зафиксировано в варианте с ожогом. В первые сутки после воздействия показатель превысил 12,7 раз вариант с обработкой водой и был достоверно равен показателю контроля 2 – питание на листья устойчивого сорта Belmonda ( $14,53\pm1,25$  и  $14,9\pm1,21$  соответственно). Перегрев и переохлаждение приводили к повышению уровня адреналина, однако, высокая адаптированность картофельной коровки к флюктуациям муссонного климата Приморского края нивелировала данные воздействия, вследствие чего уровень гормонов стресса на третьи сутки даже незначительно снижался (рисунок 7).

Сопоставимые результаты были получены в работе Е.А. Чертковой с соавт. (Черткова и др., 2016) для колорадского жука. Однако, в работе коллег не указано, на листьях какого сорта картофеля содержались личинки в процессе эксперимента, и в результатах нет поправки на стрессовое воздействие кормового растения. При инфицировании личинок картофельной коровки бактериями *Bacillus thuringiensis* было отмечено увеличение уровня гормонов стресса по отношению к контролю 1 (обработка водой), однако, в сравнении с контролем 2 (питание на устойчивом сорте Belmonda) это оказался самый слабый стрессор.

Заражение *Beauveria bassiana* также приводило к увеличению уровня гормонов стресса относительно контроля 1 (обработка водой), причём воздействие стрессора оставалось стабильным, что указывает на развитие патогенеза микоза. На трети сутки коровки, зараженные спорами *B. bassiana*, теряли подвижность и прекращали питаться. При этом, уровень адреналина в данном варианте эксперимента был ниже, чем в контроле 2 (питание на устойчивом сорте Belmonda) в 1,62 раза.

Необходимо обратить внимание, что питание на устойчивом сорте картофеля по силе стрессового воздействия оказалось сопоставимо с ожогом – повреждением тканей организма, вызванном действием высокой температуры. Это указывает на важное значение пищевого фактора для популяции двадцативосьмипятнистой картофельной коровки.

В своих исследованиях мы также наблюдали, что сорта с разной активностью ингибиторов протеаз оказывали различное подавляющее действие на протеазную активность и, следовательно, продлевали рост и периоды развития картофельной коровки (Мацишина и др., 2019). Данные факты подтверждаются нашим следующим экспериментом по изучению активности собственных протеаз картофельной коровки (рисунок 8, 9). На сортах Смак, Янтарь, Red Lady наблюдается наименьшая активность инвертазы и  $\alpha$ -амилазы, в то время как у остальных сортов она выше в среднем от 3 до 18 раз.

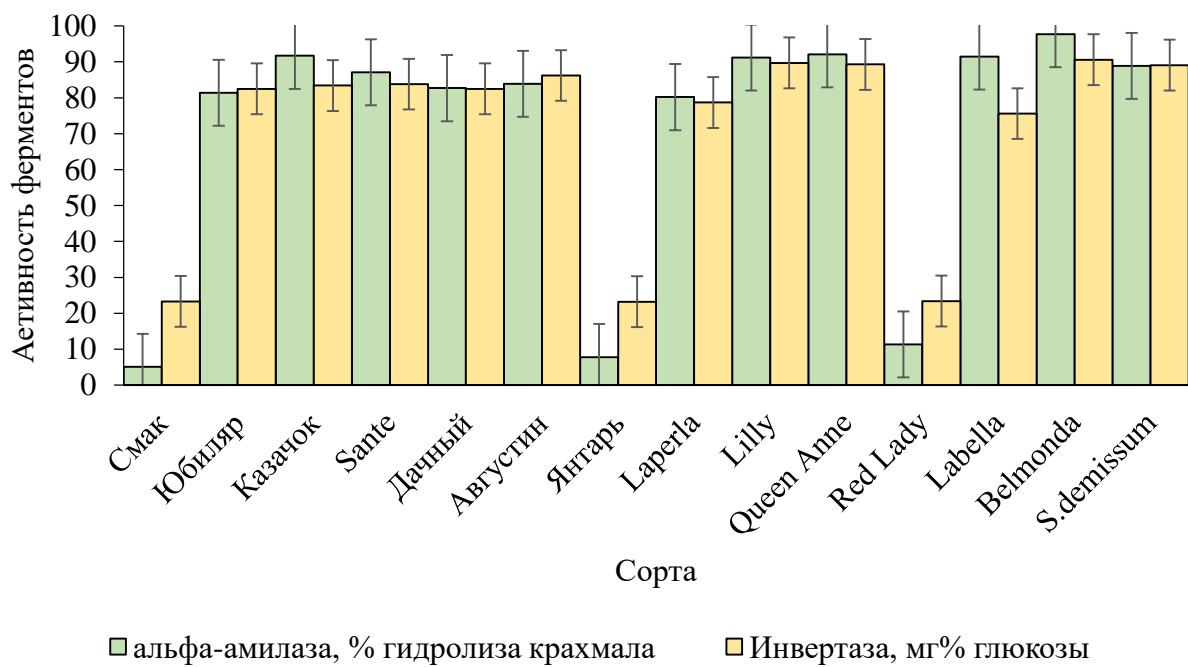


Рисунок 8 – Активность ферментов инвертазы и  $\alpha$  – амилазы в теле личинок картофельной коровки в ответ на питание различными сортами

Вместе с ростом уровня гормонов стресса это свидетельствует о торможении синтеза гликогена и активизации его расщепления (Митрофанов, 2007). Наибольшая активность липолитического фермента трибутириназы

отмечена на сорте Смак, что превышает показатели остальных сортов в 1,3-1,8 раза (рисунок 9). По-видимому, на Смаке наблюдается нормальный липидный обмен, что позволяет личинкам эффективно использовать своё жировое тело. В то же время, происходит уменьшение эффективности использования запасных жиров у личинок, кормящихся на отличных от Смака сортах, что приводит к недоразвитию жирового тела.

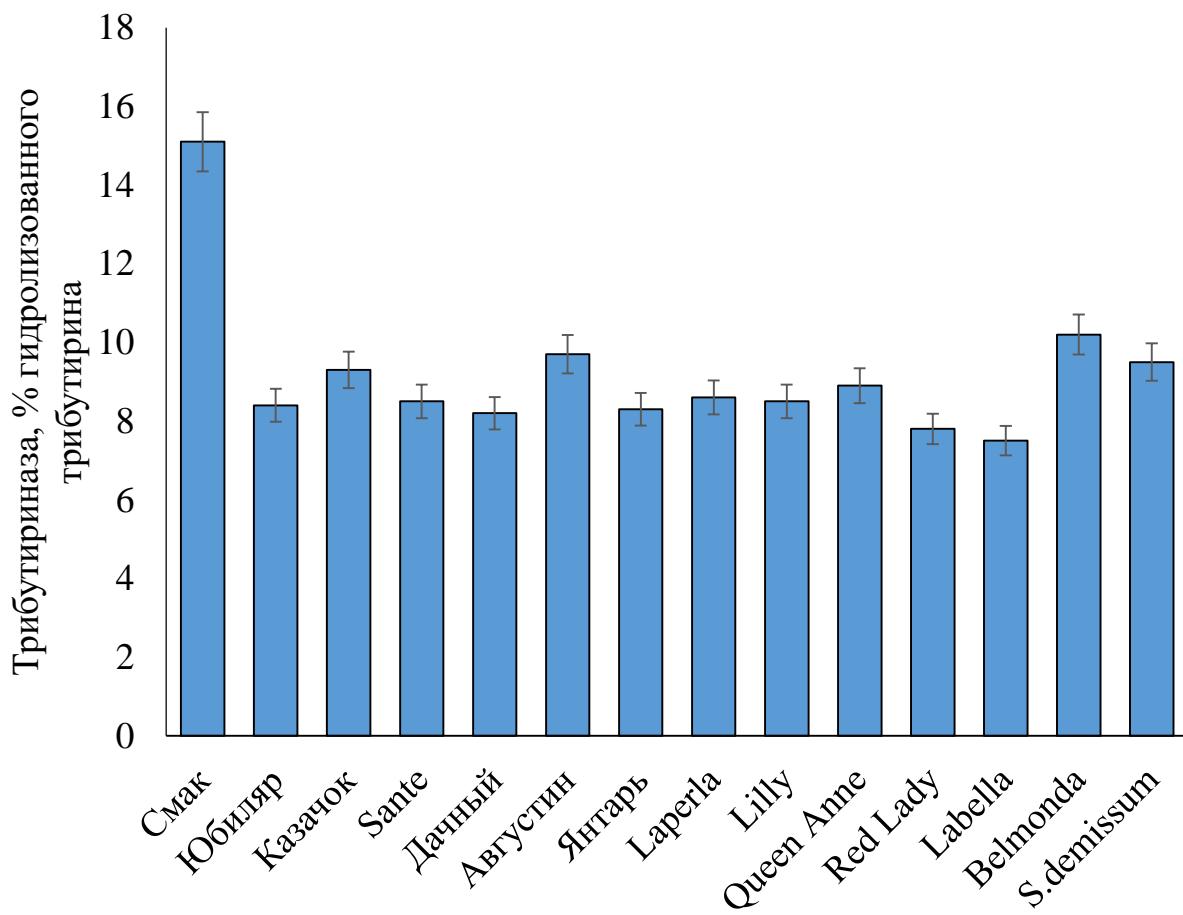


Рисунок 9 – Активность фермента трибутириназы в теле личинок картофельной коровки в ответ на питание различными сортами

Проведенный анализ по Спирмену показал наличие положительной корреляции между показателями «активность ингибиторов трипсина» и «активность протеиназы типа трипсина» ( $R=0,2338$ , коэффициент детерминации  $0,0547$ ,  $p\leq 0,01$ ). На устойчивых сортах резко замедляется акт питания картофельной коровки. Отрицательное влияние неблагоприятного кормового ресурса (устойчивого сорта) на картофельную коровку обусловливается его пониженной пищевой ценностью, которая вызвана меньшей доступностью основных энергетических и пластических веществ гидролизу ферментов (Шапиро, Вилкова, 1976). Трудности в использовании пищи при питании на нём сказываются на поступлении питательных веществ в гемолимфу. Все эти факторы в совокупности оказывают прямое влияние на протекание онтогенеза, что выражается в увеличении продолжительности

периода нажировочного питания, осложненном прохождении возрастных стадий, появлении морфологических аномалий личинок и имаго, а также увеличении общей смертности.

В зависимости от генотипа кормового растения изменялись параметры таблицы дожития. При питании на благоприятных растениях (Смак, Янтарь, Red Lady, Sante, Юбилияр) большинство параметров были на уровне либо превышали показатели оригинальной выборки. В то время как на остальных значительно снижалась жизнеспособность популяции вплоть до невозможности её поддержания (Belmonda) (рисунок 10).

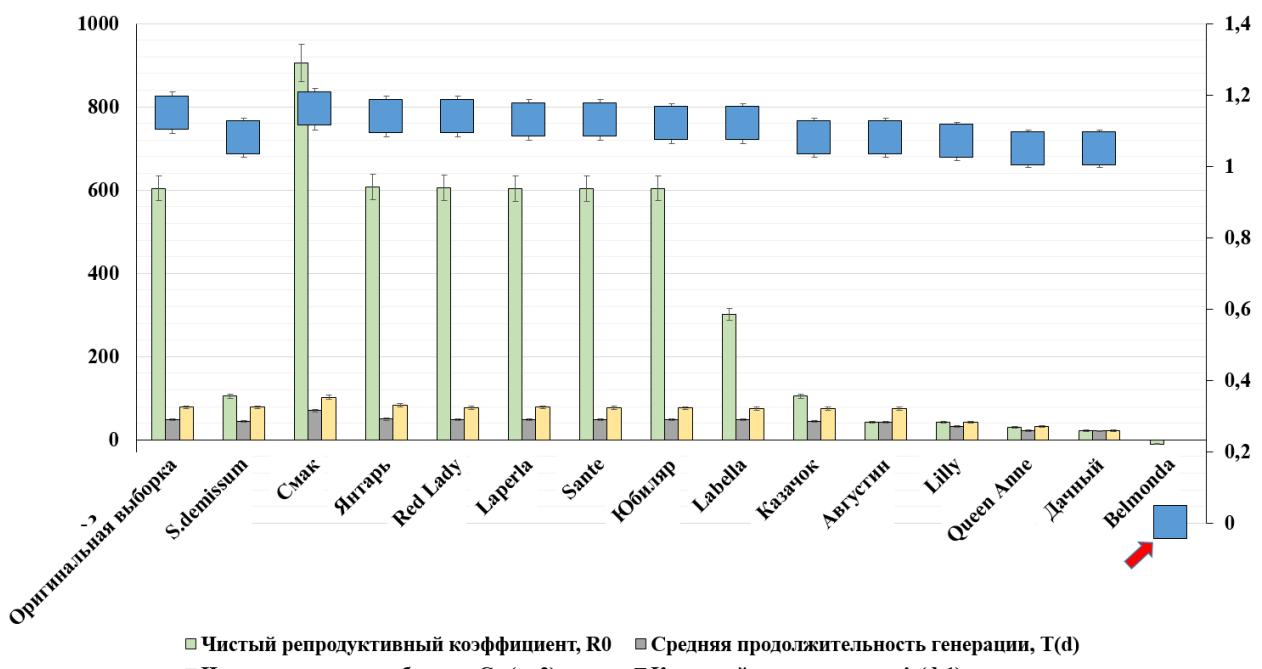


Рисунок 10 – Влияние сортов картофеля на популяционные параметры картофельной коровки

Питание на этих растениях также влияло на структурные характеристики гемолимфы картофельной коровки. Воздействие веществ вторичного обмена растений приводило к более рыхлому распределению гранул у гранулоцитов вплоть до разрыва оболочек. Гранулоциты теряли способность формировать псевдоподии, при этом фагоцитарный индекс и фагоцитарное число были равно 0, т.е. клетки гемолимфы утратили способность к фагоцитозу. Таким образом, пищевой фактор является лимитирующим в природных популяциях фитофага. Питание на устойчивых сортах снижает жизнеспособность и плодовитость особей, что сказывается как на численности популяции, так и на её генетическом разнообразии.

## 4.2 ПРОХОЖДЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ НА РАЗЛИЧНЫХ СОРТАХ КАРТОФЕЛЯ

В наших исследованиях питание на картофеле влияло и на сроки онтогенеза, выживаемость и нажировочное питание картофельной коровки (рисунок 11). По среднемноголетним данным, наиболее оптимальным для нажировки, роста и развития всех возрастных стадий картофельной коровки стал сорт Смак. На нем отмечена самая низкая смертность (рисунок 12) и самая высокая плодовитость (Мацишина, и др, 2019). К наименее благоприятным для питания картофельной коровки сортам нами отнесены Королева Анна, Lilly, Дачный и Казачок, для которых характерна максимальная смертность при допустимых смещениях онтогенетических сроков. В результате исследования сорт Belmonda оказался абсолютно непригоден как пищевой ресурс для роста и развития картофельной коровки. При питании им зафиксирована наибольшая смертность (100%) при удлинении временных рамок онтогенеза (рисунок 11).

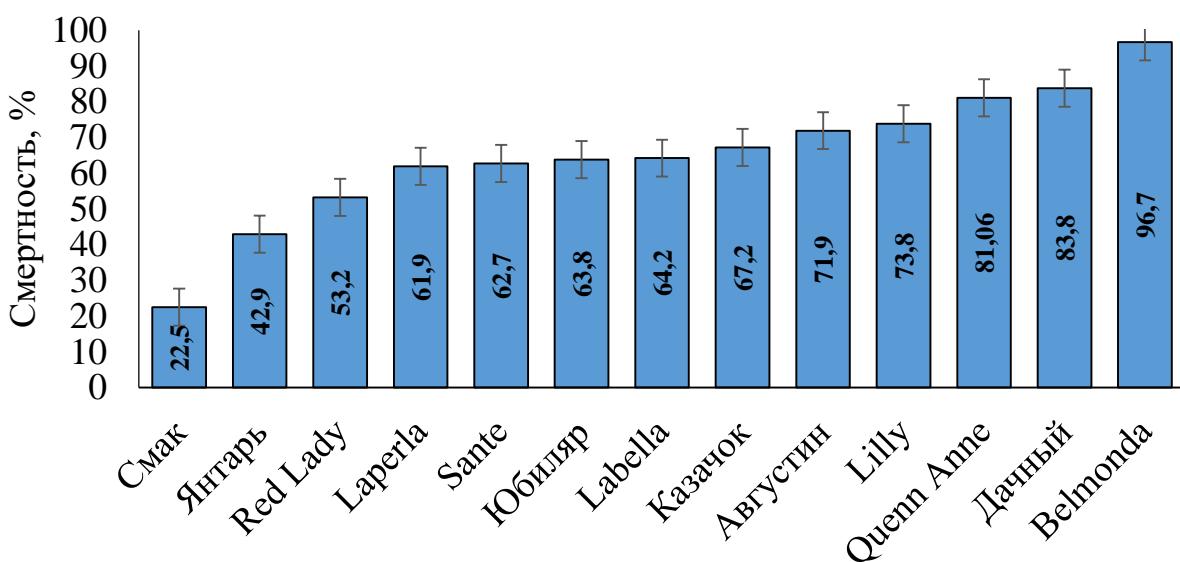


Рисунок 11 – Смертность личинок картофельной коровки при питании различными сортами картофеля: 1- Смак; 2- Янтарь; 3 – Red Lady; 4 – Laperla; 5 – Sante; 6 – Юбиляр; 7 – Labella; 8 – Казачок; 9 – Августин; 10 – Lilly; 11 – Queen Anne; 12 – Дачный; 13 – Belmonda

Максимальные показатели веса куколок были отмечены для сортов Смак ( $\bar{a}=54,38$  мг) и Юбиляр ( $\bar{a}=41,5$  мг). Минимальные – для сорта Belmonda ( $\bar{a}=12,28$  мг). На остальных сортах наблюдалось равномерное распределение веса, что согласуется с показателями сроков онтогенеза и смертности. Результаты лабораторных экспериментов подтверждаются также исследованиями в условиях энтомофитопатологического участка естественного заселения картофельной коровкой. Наибольшее количество

яйцекладок и яиц в них на растении отмечено у сорта Юбиляр (4/401), наименьшее – на сорте Lilly (1,5/23,6) (Matsishina et.al., 2022).

Максимальное количество личинок старших возрастов и имаго зафиксировано для сорта Смак, минимальное – для Red Lady в случае имаго, и Лабеллы – в случае личинок. Наивысший балл повреждения наблюдался на сорте Казачок (5,0), наименьший – на сорте Labella (2,2). У сортов Казачок (5 баллов повреждения), Королева Анна (3,1 балл) и Red Lady (3,1 балл) наблюдались признаки наличия антибиоза. Были отмечены некрозы под яйцекладками и появление дополнительных стеблей. Для сорта Belmonda зафиксированы проявления также и антиксеноза, выражавшегося в том, что растения данного сорта не выбирались коровкой ни для питания, ни для откладки яиц. Для коровки характерно использование растения не только для акта питания, но и для откладки яиц. Сортовые особенности растения-реципиента, выражавшиеся в реакции сверхчувствительности к секрету яйцеклада самки, приводят к гибели отложенных яйцекладок, что, в свою очередь, является одной из причин сокращения количества и площадей репродуктивных биотопов. Растение-реципиент играет средообразующую функцию в биоценозах, создавая не только специфические микроклиматические условия, в разной степени насыщенные алломонами, но и фрагментирует ареалы фитофага, сокращая полезную площадь для размножения и питания, что приводит к увеличению плотности населения на благоприятных участках.

В ходе проведения эксперимента обнаружена специфическая зависимость уродств от сорта (рисунок 12). Следует отметить, что все аномалии имеют сочетанный характер, однако между совокупностями их проявления прямой зависимости нет. Нами зафиксированы 17 нарушений нормального строения: trematэлитрия, кукловидность имаго, частичная атрофия правой средней голени, неотхождение куколочного экзуния, деформация переднеспинки, дистрофия последних члеников средних лапок, гематомы надкрылий, точечные травмы, брахэлитрия, полная редукция члеников передней правой лапки с сохранением метатарзуса, зияющий шов надкрылий, редукция правой задней ноги с сохранением основания бедра, шестичлениковые усики, схистомелия, аномалия кубитальных жилок правого и левого крыла, деформации крыльев при внешней асимметрии надкрылий (Matsishina et al., 2021).

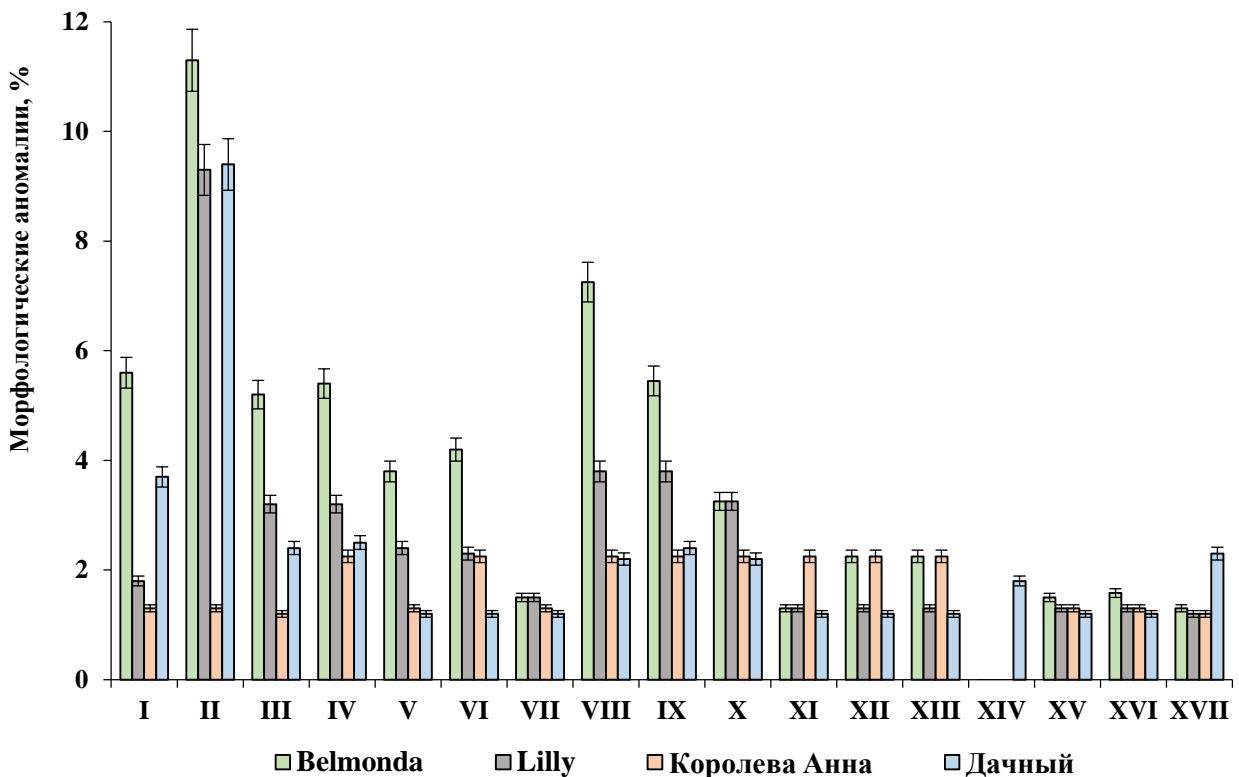


Рисунок 12 – Распределение морфологических аномалий по сортам картофеля, %. Пояснения. I – Частичная атрофия правой средней голени; II – Трематэлитрия; III – Кукловидность имаго; IV – Аномалии развития личинок; V – Неотхождение куколочного экзувия; VI – Деформация переднеспинки; VII – Дистрофия последних члеников средних лапок; VIII – Гематомы надкрылий; IX – Точечные травмы; X – Брахэлитрия; XI – Полная редукция члеников передней правой лапки с сохранением метатарзуса; XII – Зияющий шов надкрылий; XIII – Редукция правой задней ноги с сохранением основания бедра; XIV – шестичлениковые усики; XV – схистомелия; XVI – аномалии кубитальной жилки; XVII – деформации крыльев при внешней асимметрии надкрылий

При питании на сорте Belmonda уродства наблюдалась чаще, чем на остальных – в 97,3% случаев, кроме того, на сортах Belmonda и Lilly наблюдались аномалии развития личинок. Тело становилось удлиненным, тонким и растянутым, части старой кутикулы остались на новых покровах, были утрачены щетинки, а также структуры, расположенные на концах ног и ротовой части. Кутикула приняла однородный, темно-серый цвет, а несколько грудных сегментов были дорсально раздуть. Вскрытие не показало патогенеза, присущего развитию паразита или микоза, что позволило сделать вывод о неинвазивном характере аномалии. Некоторые куколки имели участки с аномально тонкой кутикулой. При этом наблюдалось изменение пигментации и появление черных пятен в результате гипермеланизации. В 12% случаев на сорте Belmonda отмечалась смерть во время линьки, при которой личинки оставались запутанными в старых экзувиях. Тело куколки в

10% для сорта Lilly и в 4% на Бельмонде было сморщенным и деформированным.

В то же время, частота отдельных аномалий – трематэлитрии, кукловидной деформации надкрылий и гематом надкрылий, соотносятся с таковыми или выше для особей, воспитанных на сортах Lilly, Дачный и Королева Анна соответственно (Matsishina et al, 2021). Особи с морфологическими аномалиями имеют ограниченную подвижность вследствие поражения локомоторного аппарата, часть из них неспособна размножаться по причине тератозов яйцеклада.

Однако, насекомые, имеющие нормально развитые половые органы, могут размножаться и давать здоровое потомство. Необходимо отметить, что только особи с сохранной локомоторной функцией способны покинуть неблагоприятный пищевой ресурс (устойчивый сорт картофеля) и дать потомство. Нарушения подвижности у имаго приводят к гибели от воздействия абиотических и биотических факторов среды (переувлажнение, перегрев, хищники, антибиотические воздействия сорта). Это элиминирует часть генотипов из популяции и снижает генетическое разнообразие.

#### 4.3 ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ПЛОДОВИТОСТЬ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

Вопрос кормовой специализации картофельной коровки имеет большой теоретический и практический интерес, так как изменение численности вида, расширение его ареала нередко связано с изменением условий питания. Выше приведенные данные говорят об исторической давности становления картофельной коровки вредителем. Наблюдения А. Ивановой (Иванова, 1962) показали, что жуки картофельной коровки без резкого угнетения развиваются только на лопухе крупном *Arctium lappa*. Нами были проведены исследования по влиянию качества пищи на морфометрические показатели картофельной коровки. Продолжительность инкубационного периода яиц достоверно различалась при питании самок на различных культурах. Так, инкубационный период на баклажане составил  $3,60 \pm 0,11$  суток, помидоре –  $5,30 \pm 1,95$ , огурце –  $5,20 \pm 0,87$ , тыкве –  $4,15 \pm 0,21$ , картофеле –  $2,58 \pm 0,11$ , липе –  $2,01 \pm 0,11$  (Мацишина, и др., 2021). Длина и ширина тела личиночных возрастов также значительно различались. Максимальная длина тела в ранних (I-II) возрастах отмечалась при воспитании на картофеле и липе, в то время, как личинки старших (III-IV) возрастов достигали максимальных значений на помидоре, огурце, баклажане и тыкве (Мацишина и др., 2021).

Соотношения длины к ширине тела личинок первого и последнего возраста составляли для баклажана 2,9:1 и 2,26:1, огурца – 2,85:1 и 2,4:1, помидора – 2,67:1 и 2,07:1, тыквы – 2,7:1 и 2,1:1, картофеля – 3,01:1 и 2,3:1, для липы – 3,5:1 и 2,1:1 соответственно (таблица 5).

Таблица 5 – Показатели длины и ширины тела личинок картофельной коровки при питании различными культурами

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

Измерения длины и ширины тела куколки (рисунок 13) достоверно различались у личинок, которых кормили баклажаном и картофелем. Питание на томатах, огурце, тыкве и липе не давало существенной разницы показателей.

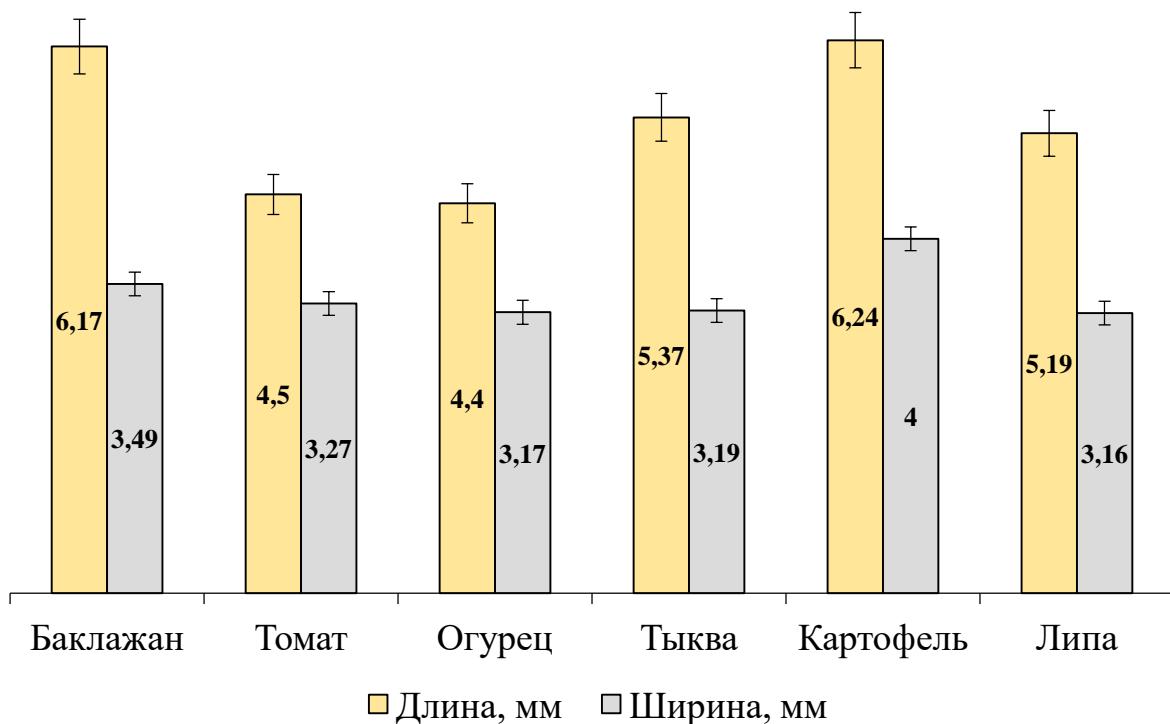


Рисунок 13 – Соотношение показателей длины и ширины куколки картофельной коровки при питании различными культурами, мм

Показатели соотношения длины и ширины груди, а также длины и ширины надкрылий имаго картофельной коровки варьировали в пределах видовой нормы, не демонстрируя существенной разницы в зависимости от питания на различных культурах (Мацишина и др, 2021). Следует отметить, что питание на баклажане, помидоре и картофеле влияло на скорость и константу роста. Максимальные результаты зафиксированы для картофеля, на котором наблюдаются самые высокие показатели этих параметров. Общий период онтогенеза при этом закономерно укорачивался и составлял  $21,3\pm0,81$  суток

для насекомых, воспитываемых на картофеле,  $22,1 \pm 0,77$  – на баклажане,  $23,25 \pm 0,61$  – на томате (таблица 6).

Таблица 6 – Скорость и константа роста личинок картофельной коровки при питании различными культурами

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

Средние значения числа яйцекладок (плодовитости) и смертности соотносятся с данными скорости и константы роста. Максимальная плодовитость отмечена на картофеле ( $735,4 \pm 4,90$ ), баклажане ( $232 \pm 7,43$ ) и томате ( $102 \pm 4,90$ ), минимальная – на огурце ( $72,30 \pm 6,13$ ), тыкве ( $62,30 \pm 4,90$ ), липе ( $42,25 \pm 4,90$ ). Самые высокие показатели смертности зафиксированы у осбей, питавшихся томатами ( $32,7 \pm 0,04\%$ ), огурцом ( $30,0 \pm 0,04\%$ ), тыквой ( $25,4 \pm 0,04\%$ ), липой ( $25,0 \pm 0,04\%$ ). Самые низкие – на картофеле ( $10,0 \pm 0,04\%$ ) и баклажане ( $10,0 \pm 0,04\%$ ) (Мацишина и др., 2021). В лабораторном эксперименте питание на аралии маньчжурской, бархате амурском и лопухе большом привело к гибели личинок во всех вариантах опыта (рисунок 14).

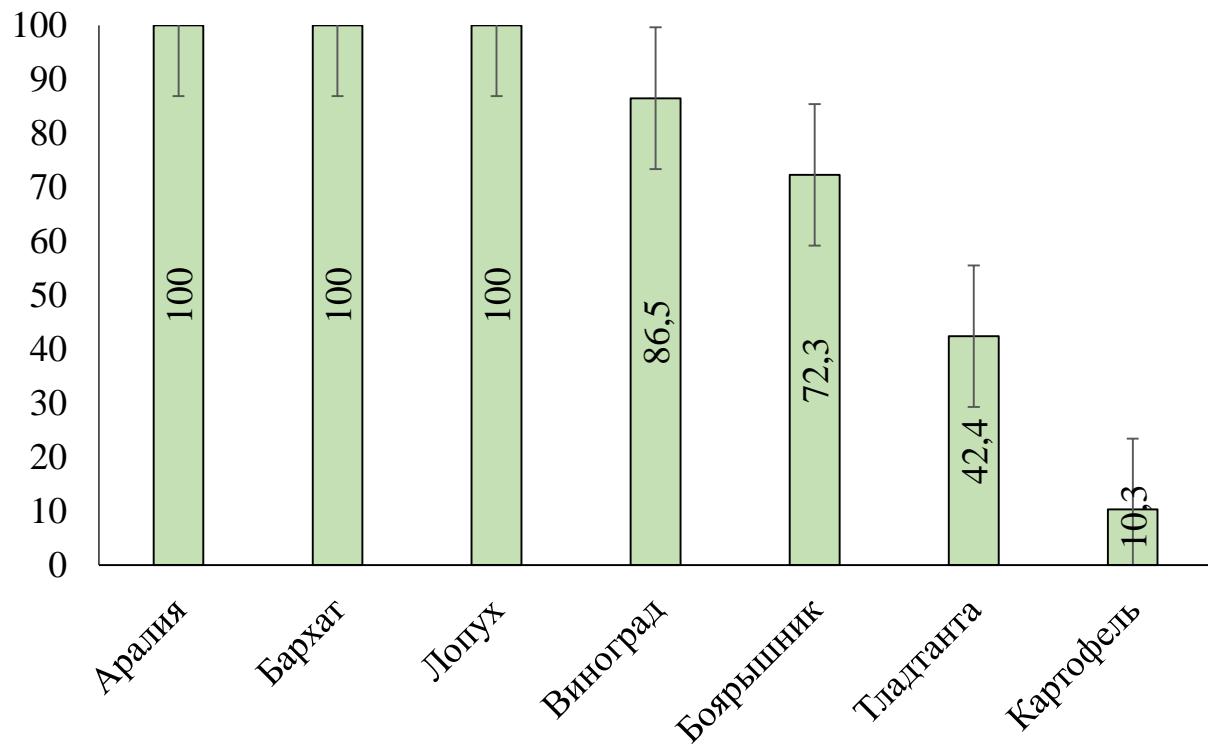


Рисунок 14 – Смертность личинок картофельной коровки при питании различными культурами

Минимальная смертность наблюдалась на картофеле (st) (10,3%), максимальная – на винограде амурском (86,5%) и боярышнике Максимовича (72,3%). Об успешности нажировочного питания на этих культурах судили по изменению веса личинок. Наиболее успешно в сравнении с контролем (картофель) питание проходило на тладианте сомнительной. Привес у имаго относительно первого возраста составил  $1,73 \pm 0,01$  мг (таблица 7). Наибольшее соотношение длины тела к ширине относительно контроля (картофель) у личинок отмечалось при питании на тладианте (3,18:1,062), наименьшее – при питании на винограде (1,51:0,50).

Таблица 7 – Показатели веса куколок картофельной коровки при питании различными культурами

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

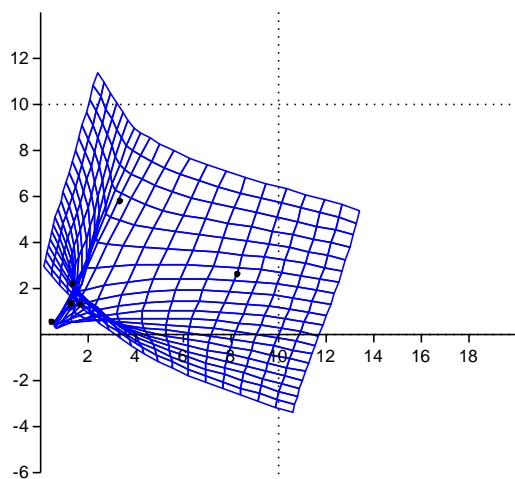
Наиболее оптимальными параметрами характеризовались особи, воспитываемые на тладианте сомнительной. Питание на винограде и боярышнике снижало скорость и константу роста, увеличивая общий период онтогенеза, что приводило к задержкам развития. Следует отметить, что липу необходимо считать скорее контрольным вариантом, поскольку до появления картофеля на Дальнем Востоке двадцативосьмипятнистая коровка была вредителем лесных насаждений. По нашему предположению, коллеги (Куренцов, 1941, 1946; Кузнецов, 1975) имели возможность наблюдать процессы, сходные с процессами адаптации колорадского жука к новому корму.

Полагаем, что в недалеком прошлом (около 103 лет назад) основными кормовыми растениями картофельной коровки были травянистые растения из семейств пасленовых и тыквенных. Разреженность диких пасленовых и тыквенных в прежних местах обитания картофельной коровки сдерживала массовое размножение и расселение фитофага. Переход эпилляхны на питание картофелем оказался весьма благоприятным для вида.

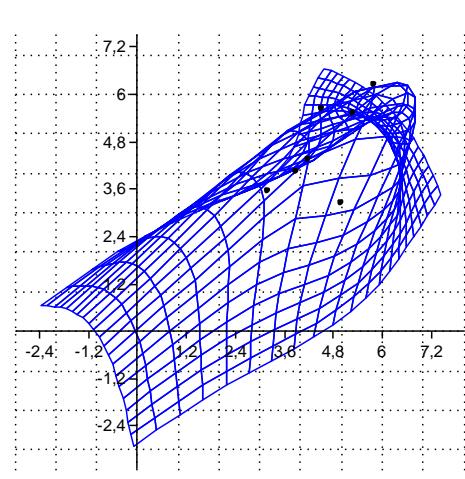
## ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ НАТИВНОГО (*HENOSEPILACHNA VIGINTIOCTOMACULATA*) И ИНВАЗИВНОГО (*LEPTINOATRSA DECEMLINEATA*) ВИДОВ В УСЛОВИЯХ МУССОННОГО КЛИМАТА ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Биологическое вторжение видов растений и животных носит глобальный характер и ведет к сокращению естественного биоразнообразия, так как новые виды создают либо жесткую конкуренцию для аборигенных видов, либо их хищническое поведение вызывает угрозу исчезновению многих видов (Sileshi, Gebeyeihu, Mafongoya, 2019). Кроме этого, такие биологические инвазии представляют угрозу естественным процессам развития ценозов. Инвазия колорадского жука в Приморский край в начале XXI века является одним из наиболее важных для сельского хозяйства региона событий. Впервые отмечена в 2000 г. Карантин не был установлен, так как считалось, что вредитель не сможет акклиматизироваться в Приморском крае (Власова, 1978). Это привело к тому, что за десять лет колорадский жук широко распространился по территории Приморского края. В 2011 г. заселенная вредителем площадь составила 4200 га (Мацишина, Рогатных, 2013).

Динамику популяции колорадского жука и картофельной коровки в условиях муссонного климата мы описывали посредством уравнения роста при дробно-линейной зависимости плодовитости от численности (Гиричева, Абакумов, 2017). При помощи пакета программ ECOSTAT (режим доступа - <https://ipaе.uran.ru/lab106>) нами была рассчитана элементная дискретизация (TPS-RPM) показателей дробно-линейной зависимости плодовитости от численности для колорадского жука и картофельной коровки, а также построен график динамики численности обоих фитофагов по годам исследования (рисунок 15). Таким образом, в отличие от колорадского жука, популяция картофельной коровки проявляет свойства саморегуляции численности, обеспечивая оптимальную структуру и плотность населения. Расчетные показатели популяционных параметров двух фитофагов для периода 2008-2012 гг., представленные на рисунке 16, показывают, что внутренний темп прироста, чистый репродуктивный коэффициент, норма чистого потребления и коэффициент трансформации у картофельной коровки выше, чем у колорадского жука, даже в благоприятные для развития последнего годы.



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



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

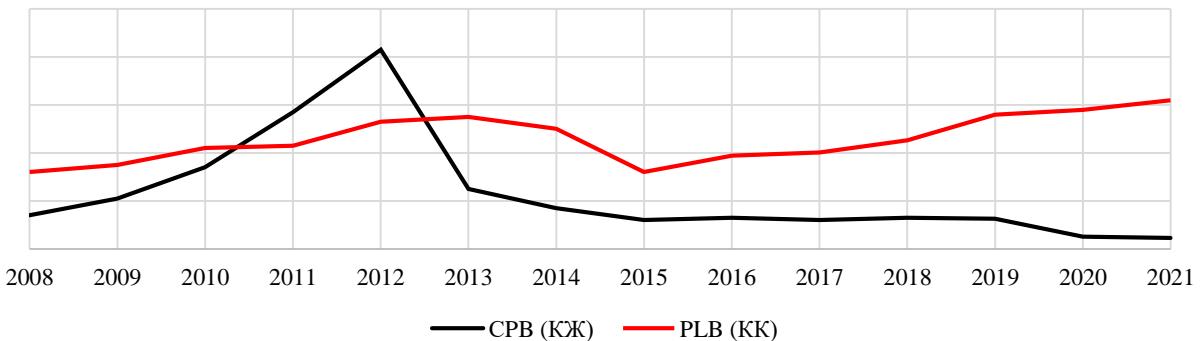


Рисунок 15 – Динамика численности колорадского жука (КЖ) и картофельной коровки (КК), имаго/куст картофеля, по годам (в среднем для Приморского края) (цит. по Мацишина и др., 2023)

Месячные осадки также распределялись неравномерно, что существенно влияет на урожайность сельскохозяйственных культур. Такое количество осадков вызывало наводнения и создавало водный стресс для сельскохозяйственных культур, что существенно сокращало кормовую базу для фитофагов. Картофельная коровка, будучи нативным видом, оказалась лучше адаптирована к флюктуирующему условиям муссонного климата юга Дальнего Востока, так как, являясь широким полифагом способна менять кормовые стации и переключаться на нативные для региона кормовые ресурсы при наступлении неблагоприятных условий для культурных растений. Кроме того, пространственное разделение кормового и зимовочного биотопов также обеспечивает большую выживаемость при наступлении осеннего затопления агроэкосистем и уходе их в зиму в переувлажненном состоянии.

Как видно из рисунка 17, популяция колорадского жука до 2013 г. имела характеристики растущих популяций: преобладала дорепродуктивная и репродуктивная группы, в то время как пострепродуктивная и группа

смертности были представлены так скучно, что имело смысл объединить их в одну колонку. Данная демографическая пирамида соответствует модели г-стратегии.

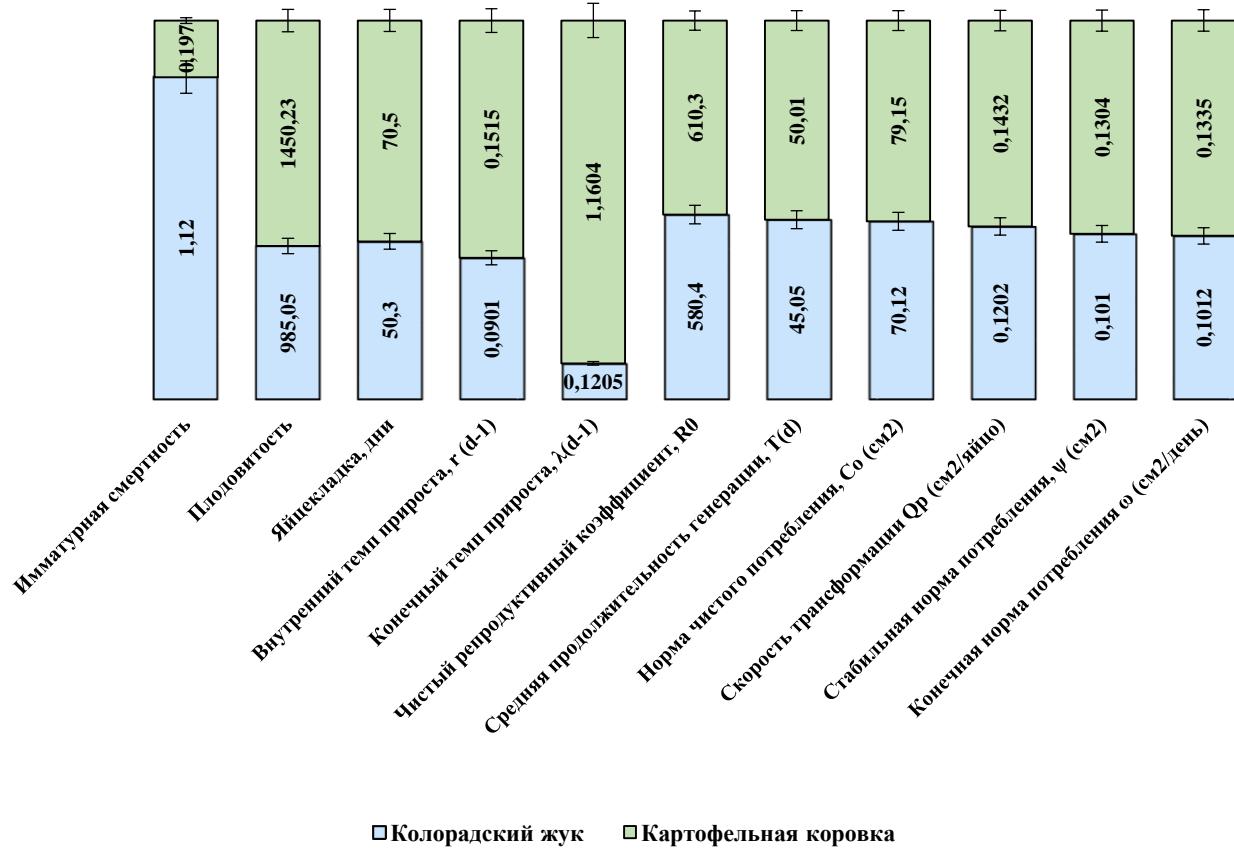


Рисунок 16 – Популяционные параметры исходных выборок картофельной коровки и колорадского жука (2008-2012 гг)

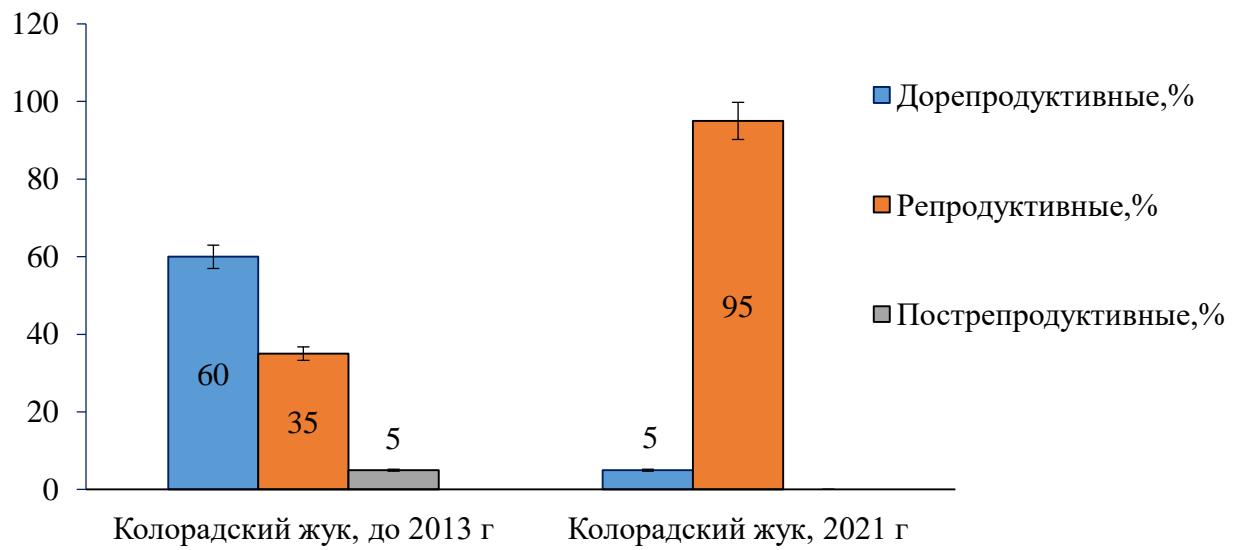


Рисунок 17 – Демографический потенциал колорадского жука в Приморском крае.

Данный постулат подтверждается нашими исследованиями, согласно которым скорость приращения ареала для колорадского жука составляла до 2 тыс. га в год (Мацишина, Рогатных, 2013). После наступления неблагоприятных условий периода 2013-2015 гг. численность популяции резко снизилась, и к 2024 г. остались незначительные, четко локализованные в границах сельскохозяйственных угодий очаги, для которых характерно преобладание репродуктивной формы над дорепродуктивной, причем пострепродуктивную стадию учесть не представлялось возможным по причине численности, стремящейся к нулю. На данный момент популяцию колорадского жука в Приморском крае можно охарактеризовать как стабильную с тенденцией к сокращению плотности и ареала. Возможно, это свидетельствует, что в период 2013-2015 гг. в результате катастрофических для колорадского жука проявлений климата, популяция прошла через т.н. «бутылочное горлышко». Мы можем предположить, что под влиянием этих событий произошла потеря значительной части генетического разнообразия, что, в свою очередь привело к исчезновению тренда г-стратегии.

Колорадский жук в своем развитии и жизнедеятельности тесно связан с почвой, где проходят окукливание личинки и, переживая неблагоприятные условия, впадает в диапаузу взрослый жук (Финаков, 1956) – и в этом одно из главных отличий его от картофельной коровки (рисунок 18). Замокание почв вследствие тайфунов, частых на юге Дальнего Востока России, приводит зимующих имаго колорадского жука к массовой гибели от удушения и вымерзания.

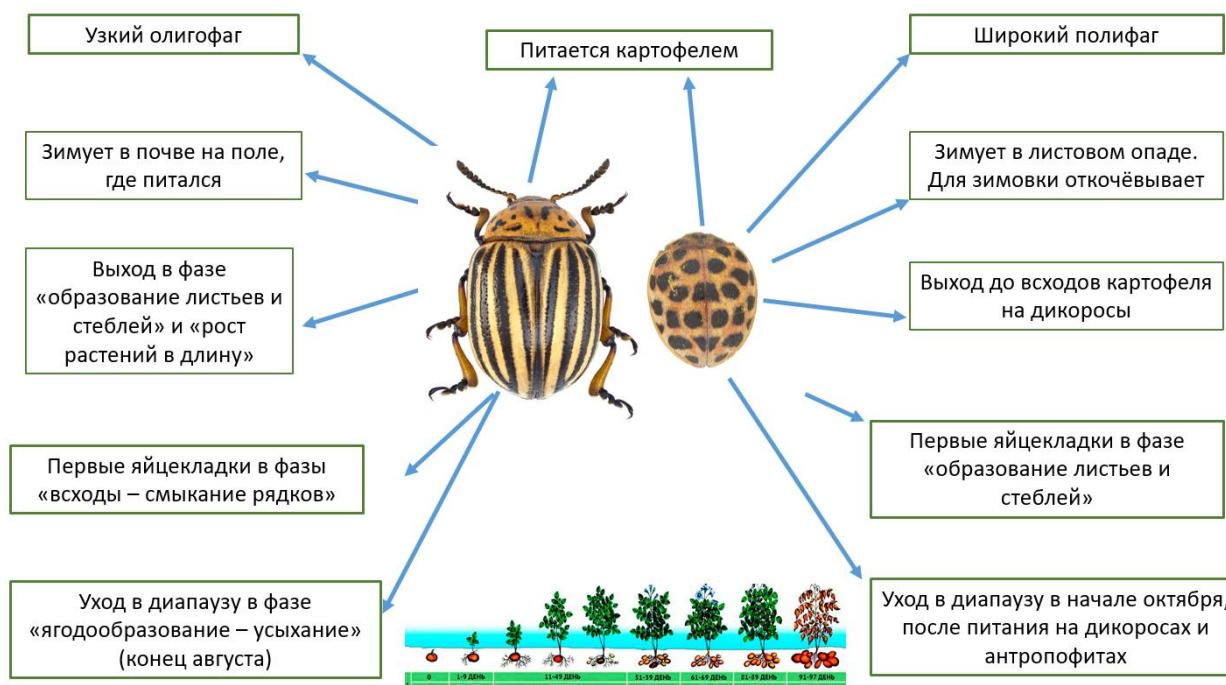


Рисунок 18 – Сравнительная характеристика колорадского жука и картофельной коровки

Выход перезимовавших жуков весной из почвы зависит от погодных условий года, поэтому в разных частях ареала и даже в одной и той же местности наблюдается в разные месяцы (Журавлев, 1959; Арапова Л. И., Карташевич В. Н., 1989.). Вредитель может долго, до 2-3 месяцев, обходится без пищи (Hare, 1990; Klein-Krautheim, 1950; Kuepper, 2003; Leib, 1951; Lyttinen et al., 2007). До начала размножения колорадский жук должен восстановить свое физиологическое состояние. Продолжительность восстановительного периода зависит от температуры воздуха и влажности. При 20 °C этот период составляет 10 суток. За это время организм насекомых освобождается от экскретов, накопленных за зиму, восстанавливается водный баланс, повышаются газообмен и тканевый обмен (Элтон, 1960; Юрьевич, Гончаров, Жемчужина, 1975; Яковлев, 1960; Яхимович, 1967; Яхонтов, 1969). В Приморском крае начало выхода перезимовавших имаго колорадского жука происходит на раннеспелых и среднеранних сортах картофеля в фазы «образование листьев и стеблей» и «рост растений в высоту», а в отдельные годы – до всходов картофеля. Массовый выход имаго происходит в фазы «рост растений в высоту» и «смыкание рядков», а первые яйцекладки зафиксированы в фенофазы «всходы-смыкание рядков». Уход в диапаузу наблюдается в фенофазу «ягодообразование – отмирание ботвы» (конец августа). При этом, как мы указывали ранее, картофельная коровка выходит из диапаузы до всходов картофеля и немедленно приступает к питанию на вегетирующих в это время черемухе, дубе, чистотеле. Таким образом, картофельная коровка, являясь нативным видом, способна быстрее занимать пищевые стации после выхода из зимовки, она быстрее приступает к яйцекладке, что является свидетельством пассивной конкуренции за пищевые ресурсы между фитофагами. Картофельная коровка оказывается в более выгодном положении, поскольку колорадскому жуку требуется пройти постдиапаузный восстановительный период. Восстановительный период значительно увеличивает риски гибели имаго колорадского жука от истощения, хищников и стохастических факторов.

Подытоживая сказанное, необходимо сделать вывод, что успешная натурализация колорадского жука в экосистемы Приморского края возможна лишь в благоприятные по климатическим условиям периоды. Опираясь на представлении о консервативности экологической ниши (Whiens, Graham, 2005) можно ожидать, что виды, которые попали на новую территорию, будут соблюдать те же экологические принципы, что и на родине. Однако, моделирование экологической ниши колорадского жука по методу метрического двухмерного шкалирования с использованием коэффициента Жаккара (Мочалов, 2010) показало, что модель дальневосточной популяции не является элементом модели европейской популяции и достаточно далека от североамериканской (рисунок 19).

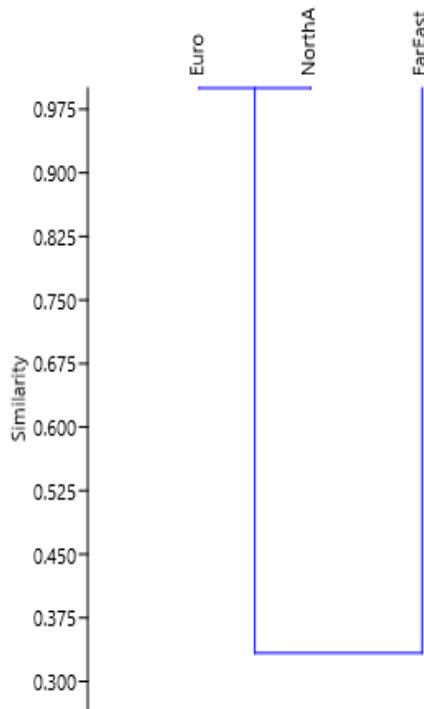


Рисунок 19 – Моделирование экологических ниш колорадского жука для дальневосточного, европейского и североамериканского ареалов методом метрического двухмерного шкалирования с применением коэффициента Жаккара

Для картофельной коровки модель в виде дендрограммы визуализировать невозможно вследствие практически идентичных параметров экологических ниш в различных регионах её обитания. Модель дальневосточной популяции картофельной коровки является элементом модели экологической ниши вида с территории азиатского ареала.

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

## ГЛАВА 6 ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ

### 6.1 ВРЕДОНОСНОСТЬ КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

В Главе 6, раздел 6.1. приведены сведения об истории распространения и вредоносности картофельной коровки (Ермак и др., 2022; Коваленко, 2018).

### 6.2 КАРТОФЕЛЬНАЯ КОРОВКА КАК ПЕРЕНОСЧИК ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM*

В результате проведенного нами исследования по кормлению жуков растениями картофеля, зараженными фузариями, на поверхностях тела и в физиологических жидкостях картофельной коровки были обнаружены микроконидии и макроконидии *Fusarium spp.* (рисунок 20).



Рисунок 20 – Количество конидий *Fusarium spp.* в органах и физиологических жидкостях *Henosepilachna vigintioctomaculata*

Наибольшее количество конидий (7735 шт.) обнаружено в кишечнике насекомых, наименьшее – на ногах и в отрыжке. Отрыжка содержала 4,6% макроконидий и до 95,4% микроконидий. Самое большое количество макроконидий с одной, тремя и четырьмя перетяжками наблюдалось в кишечнике (30%). В эксперименте по изучению сохранения вирулентности было установлено, что конидии *Fusarium spp.* сохраняют контагиозность после прохождения пищеварительного тракта картофельной коровки (рисунок 21).

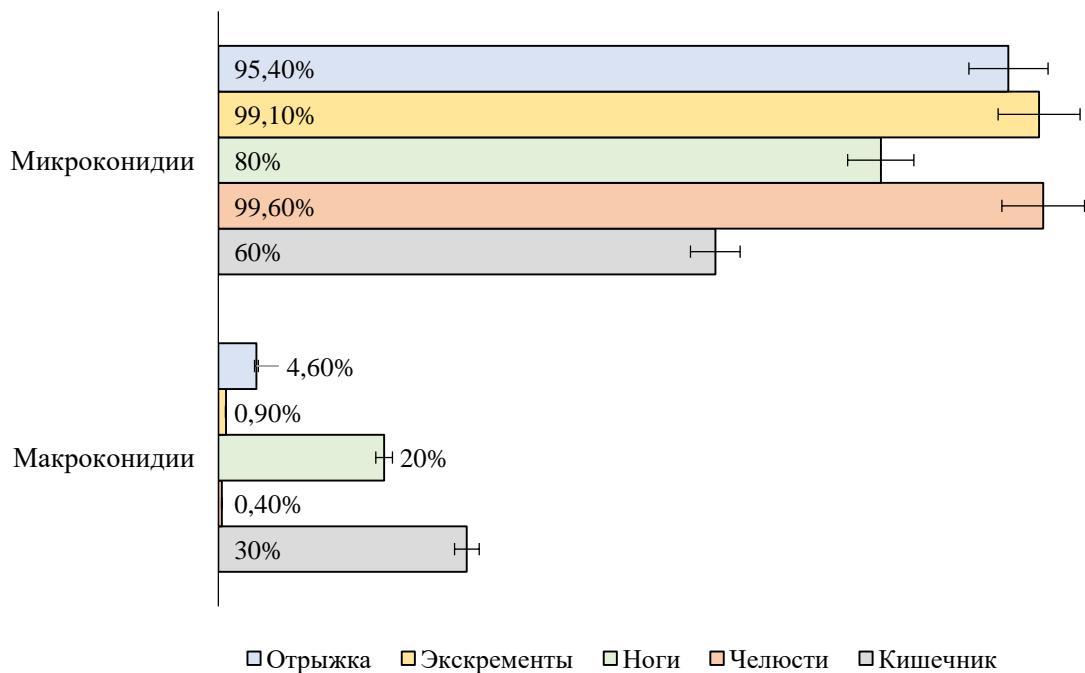


Рисунок 21 – Соотношение макро- и микроконидий *Fuzarium spp.* на органах и в физиологических жидкостях картофельной коровки

Наибольший балл повреждения на 14 сутки после заражения наблюдался для растений, зараженных содержимым отрыжки и кишечника (96 и 90% развития болезни соответственно), наименьший – для содержимого экскрементов (64% развития болезни). При питании картофелем, зараженным фузариозом, конидии и гифы *Fusarium spp.* попадают на челюсти, а затем и в кишечник насекомого. В кишечнике, вероятно, конидии не перевариваются, проходят через пищеварительный тракт и в дальнейшем, попадая на пищевое растение, могут вызвать заражение. Кроме того, наличие конидий и гифов фузарий на внешних покровах жука, а также челюстях, способствует попаданию инфекции на раневые поверхности, образующиеся в результате питания фитофага, что способствует распространению болезни на здоровые растения в результате миграции жуков, предварительно питавшихся в очагах заражения.

## ВЫВОДЫ

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

составляет 603,54 яйца. Максимум кумулятивного репродуктивного коэффициента достигается в возрасте 273 дня.

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

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

4. Питание на растениях, биополимеры которых легко гидролизуются пищевыми ферментами вредителя, обеспечивает ему наиболее выгодный в энергетическом отношении уровень обмена. В результате существенно повышается выносливость всей популяции к экстремальным условиям, что служит базисом для повышения общего уровня численности вредителя и расширения его ареала.

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

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

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### СТАТЬИ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ В ВЕДУЩИХ РЕЦЕНЗИРУЕМЫХ НАУЧНЫХ ЖУРНАЛАХ ИЗ СПИСКА ВАК РФ, И В ПРИРАВНИВАЕМЫХ К НИМ ПЕРИОДИЧЕСКИХ ИЗДАНИЯХ, ВХОДЯЩИХ В ХОТЯ БЫ ОДНУ ИЗ БИБЛИОГРАФИЧЕСКИХ БАЗ ЦИТИРОВАНИЯ (WEB OF SCIENCE, SCOPUS)

1. **Мацишина, Н. В.** К биологии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Дальнего Востока России / Н. В. Мацишина // Евразиатский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 3. – С. 330-336 (Scopus, K1).
2. **Мацишина, Н. В.** Инвазия колорадского жука на Дальнем Востоке / Н. В. Мацишина, Д. Ю. Рогатных // Вестник защиты растений. – 2013. – № 4. – С. 64-68 (K2).
3. 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 [et al.] // Indian Journal of Agricultural Research. – 2022. – Vol. 56, No. 4. – P. 456-462. – DOI 10.18805/IJARe.AF-694. (Scopus Q2=K1)
4. *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky (Coleoptera: Coccinellidae): morphotypes in an East Asian population / **N. V. Matsishina**, M. V. Ermak, P. V. Fisenko, O. A. Sobko // Journal of Insect Biodiversity. – 2023. – Vol. 38, No. 1. – P. 15-23. – DOI 10.12976/JIB/2023.38.1.2. (WoS = K1)
5. Allelochemical interactions in the trophic system "*Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky-*Solanum tuberosum* Linneus" / **N. V. Matsishina**, M. V. Ermak, I. V. Kim [et al.] // Insects. – 2023. – Vol. 14, No. 5. – P. 459. – DOI 10.3390/insects14050459. (WoS Q1 = K1)
6. Роль факторов иммунитета картофеля в формировании трофических реакций *Henosepilachna vigintioctomaculata* / **Н. В. Мацишина**, М. В. Ермак, П. В. Фисенко [и др.] // Амурский зоологический журнал. – 2023. – Т. 15, № 3. – С. 623-636. – DOI 10.33910/2686-9519-2023-15-3-623-636. (RSCI, K1)
7. **Matsishina, N. V.** On the acclimatization of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera: Chrysomelidae) in Primorsky Kray / N. V. Matsishina // Far Eastern Entomologist. – 2023. – No. 480. – P. 23-28. – DOI 10.25221/fee.480.2. (Q2=K1)
8. **Matsishina N. V.** On the feeding of the potato ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae) on wild plants in Primorskii krai, Russia / N. V. Matsishina // Euroasian Entomological Journal. 2023. V. 22. № 3. P. 154-158 (Scopus Q3 = K1)
9. Собко О. А., **Мацишина Н. В.** Роль *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae) в переносе фитовирусов картофеля // Амурский зоологический журнал. – 2023. – т. XV, №

4. - с. 772–780. - <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-772-780> (RSCI, K1)

10. Ермак М. В., **Мацишина Н. В.**, Собко О. А., Фисенко П. В. Токсическое действие α-томатина на картофельную коровку *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Вестник защиты растений. – 2023. - 106(4), с. 187–194. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-4-16034> (K2)

11. **Мацишина, Н. В.**, Фисенко, П. В., Ермак, М. В., Собко, О. А. (2023) Сравнительная характеристика экологии нативного (*Henosepilachna vigintioctomaculata*) и инвазивного (*Leptinotarsa decemlineata*) видов в условиях муссонного климата юга Дальнего Востока // Амурский зоологический журнал. – 2023. - т. XV, № 4. - с. 939–954. - <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-939-954> (RSCI, K1)

12. Protease inhibitors of fodder plants as a factor of immune response influencing the physiological state of the potato ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera:Coccinellidae) / **N. V. Matsishina**, M. V. Ermak, P. V. Fisenko, O. A. Sobko, A. A. Gisyuk // Far Eastern Entomologist. – 2024. – N 492. – P. 15-24 - <https://doi.org/10.25221/fee.492.2> (Q2=K1)

13. Ермак, М. В., **Мацишина, Н. В.**, Собко, О. А., Фисенко, П. В. Изменение уровня гормонов стресса в теле личинок картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, 1858 (Coleoptera: Coccinellidae) в ответ на стрессоры различного генеза. / М. В. Ермак, Н. В. Мацишина, О. А. Собко, П. В. Фисенко // Амурский зоологический журнал. – 2024. - т. XVI, № 1, с. 97–102. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-1-97-102> (RSCI, K1)

14. Собко, О. А., Ермак, М. В., **Мацишина, Н. В.**, Фисенко, П. В. (2024) 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. XVI, № 1. - с. 136–145 <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-1-136-145> (RSCI, K1).

## РИД, ПАТЕНТЫ

15. Патент № 2802375 С1 Российская Федерация, МПК A01H 1/04. Способ определения устойчивости картофеля к листогрызущим вредителям : № 2022129880 : заявл. 17.11.2022 : опубл. 28.08.2023 / М. В. Ермак, **Н. В. Мацишина**, О. А. Собко [и др.] ; заявитель Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки".

## ПРОЧИЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

16. **Мацишина, Н. В.** Динамика численности колорадского жука в условиях Приморского края / **Н. В. Мацишина** // Защита и карантин растений. – 2011. – № 5. – С. 50-51 (К2).
17. **Мацишина, Н. В.** Развитие колорадского жука в зависимости от температуры и фотопериода / **Н. В. Мацишина** // Защита и карантин растений. – 2014. – № 11. – С. 49-50 (К2).
18. **Мацишина, Н. В.** К вопросу устойчивости сортов картофеля традиционной селекции к колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824 (Coleoptera, Chrysomelidae) в условиях муссонного климата Приморского края / Н. В. Мацишина // Овощи России. – 2015. – № 2(27). – С. 80-83 (К2).
19. Предварительная оценка сортов картофеля отечественной и зарубежной селекции на устойчивость к картофельной двадцативосьмиточечной коровке *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motsch. в Приморском крае / **Н. В. Мацишина**, А. С. Шайбекова, Н. Г. Богинская [и др.] // Овощи России. – 2019. – № 6(50). – С. 116-119. – DOI 10.18619/2072-9146-2019-6-116-119 (К2).
20. Пища как фактор плодовитости, продолжительности развития и изменения морфометрических показателей у *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky) / **Н. В. Мацишина**, П. В. Фисенко, М. В. Ермак [и др.] // Овощи России. – 2021. – № 5. – С. 81-88. – DOI 10.18619/2072-9146-2021-5-81-88 (К2).
21. **Мацишина, Н. В.** Морфологические аномалии в онтогенезе картофельной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) (Coleoptera: Coccinellidae) / Н. В. Мацишина, П. В. Фисенко, О. А. Собко // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. – 2021. – № 3(217). – С. 57-62. – DOI 10.37102/0869-7698\_2021\_217\_03\_09 (К2).
22. Ермак, М. В. Фенотипическое разнообразие популяции картофельной коровки / М. В. Ермак, **Н. В. Мацишина**, П. В. Фисенко // Вестник Камчатского государственного технического университета. – 2022. – № 62. – С. 117-125. – DOI 10.17217/2079-0333-2022-62-117-125 (К2).
23. 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. – DOI 10.18619/2072-9146-2022-6-97-103 (К2).
24. Ермак, М. В. Двадцативосьмипятнистая картофельная коровка *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motsch.) в Приморском крае: история вредителя (литературный обзор) / М. В. Ермак, **Н. В. Мацишина**, П. В. Фисенко // Овощи России. – 2022. – № 5. – С. 94-97. – DOI 10.18619/2072-9146-2022-5-94-97 (К2).
25. Ermak, M. V. Phenology of the 28-spotted potato ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* in the south of the Russian Far East / M. V.

Ermak, N. V. Matsishina, P. V. Fisenko // Vegetable Crops of Russia. – 2022. – No. 3. – P. 62-70. – DOI 10.18619/2072-9146-2022-3-62-70 (K2).

26. Potato viruses of 7 commercial cultivars grown in field Primorsky Krai of Russia / O. A. Sobko, P. V. Fisenko, I. V. Kim, N. V. Matsishina // Vegetable Crops of Russia. – 2022. – No. 1. – P. 79-85. – DOI 10.18619/2072-9146-2022-1-79-85 (K2).

27. Влияние температуры на продолжительность онтогенеза 28-точечной коровки *Henosepilachna vigintioctomaculata* / Н. В. Мацишина, М. В. Ермак, П. В. Фисенко, Д. И. Волков // Картофель и овощи. – 2022. – № 7. – С. 24-28. – DOI 10.25630/PAV.2022.58.69.002 (K1).

28. Динамика природных популяций *Henosepilachna vigintioctomaculata* Motchulsky, 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 (K2).

29. 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. – DOI 10.36718/1819-4036-2023-4-44-50. (RSCI, K1).

### ПУБЛИКАЦИИ В СБОРНИКАХ КОНФЕРЕНЦИЙ, ИНДЕКСИРУЕМЫХ В SCOPUS

30. Morphological abnormalities of the 28-punctata potato ladybug *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) when feeding on potato varieties of various origins / N. V. Matsishina, P. V. Fisenko, O. A. Sobko [et al.] // AIP Conference Proceedings : 4th International Conference on Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials, MOSM 2020, Yekaterinburg, 16–20 ноября 2020 года. Vol. 2388, Issue 1. – American Institute of Physics Inc.: American Institute of Physics Inc., 2021. – P. 030022. – DOI 10.1063/5.0068578. – EDN SPLTYJ.

31. Viruses in the agrobiocenosis of the potato fields / O. A. Sobko, N. V. Matsishina, P. V. Fisenko [et al.] // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Krasnoyarsk, 18–20 ноября 2020 года / Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. Vol. Volume 677. – Krasnoyarsk, Russian Federation: IOP Publishing Ltd, 2021. – P. 52093. – DOI 10.1088/1755-1315/677/5/052093. (Q4)

32. Climate change impact on extreme flood occurrence and flood-related damage to the Primorye Region agriculture / A. Lyude, B. Boiarskii, N. Matsishina [et al.] // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Krasnoyarsk, 18–20 ноября 2020 года / Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. Vol. Volume 677. – Krasnoyarsk, Russian Federation: IOP Publishing Ltd, 2021. – P. 52028. – DOI 10.1088/1755-1315/677/5/052028. (Q4)

33. Phytoviruses in the Potato Field Tripartite Agroecosystem / O. Sobko, N. Matsishina, P. Fisenko [et al.] // 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. – Us-suriysk: Springer, 2022. – P. 434-442. – DOI 10.1007/978-3-030-91402-8\_49. (Q4)

34. Ontogenetic features of the morphology of hemolymph cells in *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) as an indicator of biodiversity / M. V. Ermak, N. V. Matsishina, P. V. Fisenko [et al.] // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Krasnoyarsk, 18–20 ноября 2021 года. – Krasnoyarsk: IOP Publishing Ltd, 2022. – P. 042057. – DOI 10.1088/1755-1315/981/4/042057. (Q4)

35. Matsishina N.V., Ermak M.V., Fisenko P.V., Sobko O.A., Klykov A.G. On the similarity between the ecological responses of the potato ladybird beetle *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motchulsky, 1857) (Coleoptera, Coccinellidae) and the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) // AIP Conference Proceedings, 2023. - 2929. – 04001. - 10.1063/5.0178554 (Q4)

### РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ В МАТЕРИАЛАХ РЕГИОНАЛЬНЫХ И МЕЖДУНАРОДНЫХ НАУЧНЫХ КОНФЕРЕНЦИЙ, СИМПОЗИУМАХ

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

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

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

39. Morphological abnormalities of the 28-punctata potato ladybug *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Motschulsky, 1857) when feeding on potato varieties of various origins / N. V. Matsishina, P. V. Fisenko, O. A. Sobko [et al.] // Современные подходы и методы в защите растений : Материалы II Международной научно-практической конференции, Екатеринбург, 16–18 ноября 2020 года. – Екатеринбург: Общество с ограниченной ответственностью "ИЗДАТЕЛЬСТВО АМБ", 2020. – Р. 124-125.

Мацишина Наталия Валериевна

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

**БИОХИМИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИИ  
ДВАДЦАТИВОСЬМИПЯТИСТОЙ  
КАРТОФЕЛЬНОЙ КОРОВКИ  
*HENOSEPILACHNA VIGINTIOCTOMACULATA* MOTSCHULSKY,  
1858 (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)  
В АГРОЭКОСИСТЕМАХ**