

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ
РАСТЕНИЙ

На правах рукописи

АХАНАЕВ

Юрий Баторович

Популяционная структура лугового мотылька и
пути совершенствования прогноза его численности

Шифр и наименование специальности:
06.01.07 - Защита растений

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: д.б.н., проф. А.Н. Фролов

Санкт-Петербург, 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 3 |
| ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ | 11 |
| 1.1 История изучения лугового мотылька и его биологические особенности | 14 |
| 1.2 Прогноз массовых размножений лугового мотылька | 25 |
| 1.3 Миграции лугового мотылька | 32 |
| 1.4 Распространение лугового мотылька в России и сопредельных странах | 35 |
| 1.5 Изучение генетики лугового мотылька | 38 |
| 1.6 Сезонно-циклические адаптации и их значение для размножения лугового мотылька | 42 |
| 1.7 Факторы, влияющие на динамику численности лугового мотылька | 47 |
| 1.8 Понятие о фитосанитарном районировании | 54 |
| ГЛАВА 2 МЕТОДОЛОГИЯ..... | 58 |
| 2.1 Условия, материал и методы исследований..... | 58 |
| 2.2 Молекулярно-биологические исследования | 60 |
| 2.3 Лабораторные эксперименты..... | 63 |
| РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ..... | 70 |
| ГЛАВА 3 ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА В АРЕАЛЕ | 70 |
| ГЛАВА 4 АДАПТАЦИИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА К СЕЗОННО- ЦИКЛИЧЕСКИМ ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА | 79 |
| 4.1 Лабораторные эксперименты по изучению фотопериодической реакции лугового мотылька | 79 |
| 4.2 Оценка воздействия температур на выживаемость лугового мотылька во время и после завершения диапаузы..... | 81 |
| ГЛАВА 5 ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА..... | 84 |
| 5.1 Облигатные паразиты - микроспоридии..... | 84 |
| 5.2 Факультативные паразиты - энтомопатогенные гифомицеты | 87 |
| ГЛАВА 6 РАЙОНИРОВАНИЕ АРЕАЛА ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА СРЕДСТВАМИ ГИС | 94 |
| 6.1 Ареал лугового мотылька на территории бывшего СССР и его районирование по числу генераций в сезоне | 94 |
| 6.2 Фитосанитарное районирование ареала лугового мотылька | 98 |
| 6.3 Перспективы использования карт распространения лугового мотылька, построенных с использованием агроклиматических предикторов | 102 |
| ВЫВОДЫ | 106 |
| ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ..... | 108 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 109 |

ВВЕДЕНИЕ

Наука о насекомых — энтомология, обрела статус самостоятельной дисциплины в первую очередь благодаря исключительно важной роли объектов исследования в хозяйственной деятельности человека, т.к. среди вредителей сельскохозяйственных культур безусловно преобладают насекомые. Сельскохозяйственная энтомология одновременно является фундаментальной наукой, как одна из основных составных частей энтомологии - биологической науки, а с другой - прикладной, как составной элемент науки по защите растений, совершенствование которой в первую очередь нуждается в качественном улучшении информационного сопровождения. При анализе экологической обстановки и ее динамики, т.е. для выявления пространственной и временной изменчивости факторов среды, необходимым условием является корректное представление многообразной, порой трудно сопоставимой экологической и иной хозяйственно-ценной информации. В этой связи экологическое картографирование средствами геоинформационных систем (ГИС) призвано обеспечить наглядное и одновременно корректное представление массива информации о состоянии среды обитания биологических видов, что имеет не только прикладное, но и фундаментальное значение. Характерным примером востребованности информационного ресурса эколого-географической направленности (около 200000 посещений за год) может служить интерактивный «Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения» (www.agroatlas.ru). Данный ресурс, созданный большим коллективом ученых трех научных учреждений Санкт-Петербурга при партнерстве специалистов Департамента сельского хозяйства США (руководители А.Н. Афонин, С. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролов), помогает принимать адекватные решения в области сельского хозяйства на уровне фермеров, технических экспертов, ученых и политических деятелей. Указанный проект является первым в России ГИС-атласом, включающим карты в открытых ГИС-форматах и оригинальное программное обеспечение для работы пользователя с

растровыми и векторными слоями; Атлас содержит около 1500 карт и описаний, в т.ч. наиболее важных сельскохозяйственных культур (100), их диких родичей (560), вредных объектов - болезней, вредителей сельскохозяйственных культур и сорных растений (640), а также карты агроэкологических факторов среды на территории бывшего СССР (более 200). Наличие электронных карт вредоносности большого числа экономически значимых вредных для растений организмов, выполненных в едином формате, способствует переходу к комплексному фитосанитарному районированию тех или иных территорий страны (Афонин и др., 2008).

Фитосанитарный мониторинг и прогноз нацелены на сбор, анализ и передачу информации в целях своевременного принятия решений в сфере управления фитосанитарной ситуацией (Поляков, 1964). Качественное улучшение планирования защитных мероприятий достигается путем повышения точности прогнозов развития вредных организмов, что требует совершенствования моделей биологических процессов, протекающих в агроценозах, создание которых в свою очередь нуждается во всестороннем изучении популяционной структуры вредных объектов. Уже в начале прошлого века стало очевидным (Филипченко, 1923), что изучение генетической изменчивости, полиморфизма и структуры природных популяций должно лежать в основе экологических исследований насекомых, имеющих экономическое значение (Powell et. al., 1999; Yan, Severson, 2003; van Bortel et. al., 2004; da Silva, de Azeredo-Espin, 2009), в том числе и при решении тех или иных вопросов, связанных с фитосанитарным мониторингом и прогнозами (Сидоренко, Березовская, 2002; Fuentes-Contreras et. al., 2008; Gao et. al., 2009; Marimuthu et. al., 2009; Shoda-Kagaya et. al., 2010; Nikol et. al., 1997). Детальное изучение особенностей фототермических реакций, регулирующих фенологию и сезонную циклику, также необходимо для повышения точности и надежности прогнозов динамики популяций вредных и полезных видов насекомых (Tauber et. al., 1986; Чернышев, 1996; Lima et. al., 2002). Применение обозначенных подходов к разработке проблем популяционной биологии ряда опасных вредителей в целях создания прогностических карт их фитосанитарного районирования будет

способствовать прогрессу систем защиты растений благодаря ее переходу на качественно новый уровень.

Актуальность темы исследования

Луговой мотылек *Loxostege sticticalis* L. (Pyraloidea, Crambidae) - особо опасный вредитель, которому присущи широкая многоядность, способность к дальним миграциям, агрегированность пространственного распределения (Трибель, 1989; Алехин, 2002; Фролов и др., 2008). Во время вспышек массового размножения, зачастую неожиданных, луговой мотылёк способен наносить колоссальный ущерб сельскохозяйственным культурам, что уже происходило в 30-х и 70-х годах прошлого века. Качественное улучшение организации и планирования защитных мероприятий может быть достигнуто лишь путем повышения точности прогнозов, улучшение которых требует глубокого изучения популяционной структуры вредного объекта.

Степень разработанности темы исследования

Несмотря на более чем двухсотлетний период истории борьбы с луговым мотыльком, его трудно назвать хорошо изученным объектом. Так, отсутствие детальной информации о структуре популяций вредителя препятствует пониманию закономерностей возникновения вспышек его массового размножения. Безусловно, новые сведения об особенностях популяционной экологии лугового мотылька окажутся полезными для фитосанитарного районирования его ареала и выделения зон, в пределах которых с той или иной вероятностью могут возникать очаги массового размножения, что несомненно будет способствовать совершенствованию мониторинга за этим особо опасным сельскохозяйственным вредителем.

Цель работы состоит в изучении внутри- и межпопуляционной изменчивости лугового мотылька, генетической структуры его популяций в связи с эффектами

ведущих экологических факторов, что является необходимым условием совершенствования принципов и подходов к прогнозированию массовых размножений вредителя.

В соответствии с поставленной целью решали следующие задачи:

- 1) Оценить уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости лугового мотылька в ареале по результатам оценки полиморфизма нуклеотидной последовательности фрагмента гена 1 субъединицы цитохром оксидазы *cox1* мтДНК;
- 2) Охарактеризовать изменчивость фотопериодической реакции (ФПР) лугового мотылька в сезоне в зависимости от популяционной принадлежности насекомых;
- 3) Выявить характер воздействия температур на развитие и выживаемость прониимф лугового мотылька в постдиапаузный период;
- 4) Охарактеризовать влияние облигатных и факультативных патогенных микроорганизмов на размножение лугового мотылька и оценить их перспективность как предикторов для прогноза динамики численности вредителя;
- 5) Провести фитосанитарное районирование ареала лугового мотылька на территории России и сопредельных стран по агроклиматическим предикторам с использованием ГИС-инструментов.

Научная новизна

Впервые проведено генотипирование лугового мотылька по SNP-локусам гена первой субъединицы митохондриальной цитохром оксидазы *cox1*, которое свидетельствует об отсутствии существенной сегрегации выборок насекомых, удаленных друг от друга на расстояния до 6000 км.

Отличаются новизной сведения, характеризующие сезонно-циклические адаптации лугового мотылька в ареале. В частности, нами не обнаружено статистически достоверных различий по ФПР у насекомых, обитающих на западе

(Краснодарский край, Ростовская область) и востоке (Бурятия, Китай) ареала, при пороге, близком к 14 час 30 мин.

Получены новые данные, характеризующие влияние температур на выживаемость диапаузирующих прони́мф лугового мотылька; в частности, показано, что температуры зимовки +20...+25 °С не вызывают существенно более высокой смертности насекомых, а лишь растягивают и замедляют реактивацию насекомых.

Впервые проведено картирование распространения лугового мотылька в ареале при помощи ГИС–инструментов с использованием агроклиматических предикторов: созданы карты районирования территории бывшего СССР на зоны, в пределах которых 1) осуществляется устойчивое развитие от 1 до 4 последовательных генераций в сезоне, и 2) с той или иной вероятностью ожидается формирование очагов массового размножения вредителя.

Теоретическая и практическая значимость

Получены новые данные об эколого-генетической структуре популяций лугового мотылька. С помощью молекулярно-биологических методов доказано единообразие генетической структуры насекомого, а результаты лабораторных экспериментов по оценке ФПР подтверждают отсутствие существенной эколого-физиологической сегрегации вредителя в ареале.

Отличаются новизной полученные в лаборатории, данные, характеризующие уровень выживаемости диапаузирующих гусениц при воздействии разных температур во время перезимовки, а также влияние облигатных и факультативных энтомопатогенных микроорганизмов на выживаемость лугового мотылька как в полевых, так и лабораторных условиях.

Благодаря применению ГИС-технологий осуществлено районирование ареала лугового мотылька на области, в пределах которых условия в той или иной степени благоприятствуют возникновению очагов размножения лугового

мотылька, что имеет важное значение для прогноза и организации мер борьбы с этим особо опасным вредителем сельскохозяйственных культур.

Методология и методы исследования

Для анализа особенностей популяционной структуры лугового мотылька использовали систему традиционных и современных методов и подходов. К традиционным методическим подходам можно отнести ручной сбор живого материала в природных условиях, культивирование насекомых в лаборатории (в том числе на ИПС), оценку влияния фотопериода и температур на развитие насекомых в камерах с регулируемым климатом, стандартные методы выращивания грибов, световую микроскопию и оценку гибели насекомых от патогенных микроорганизмов в полевых и лабораторных условиях. В категорию современных методических подходов вошли молекулярно-биологические методы (экстракция, амплификация, электрофорез, клонирование и секвенирование ДНК), биоинформационный и статистический анализ, а также применение ГИС-технологий с использованием программных продуктов MapInfo и Idrisi32.

Положения, выносимые на защиту

- 1) Несмотря на весьма высокий уровень внутривидовой изменчивости, луговому мотыльку присуще единообразие эколого-генетической популяционной структуры в ареале, что обусловлено с одной стороны высокой миграционной активностью имаго, а с другой стороны - адаптацией к специфическому диапазону значений погодно-климатических факторов, характерному для степной зоны.
- 2) Карты распространения лугового мотылька на территории России и сопредельных стран с разделением на области с устойчивым развитием от одного до четырех последовательных генераций вредителя в сезоне и фитосанитарного районирования, с выделением зон, различающихся по степени их благоприятности для возникновения там очагов массового размножения вредителя.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность полученных данных доказывается высокой степенью воспроизводимости результатов экспериментов, сходимостью средних оценок показателей популяционной структуры в выборках насекомых, собранных в разных географических точках ареала, включая полученные из-за рубежа (Китай), и статистической достоверностью оценок, полученных в ходе осуществления стандартных статистических процедур.

Материалы диссертационной работы были доложены на заседаниях методической комиссии ВИЗР по энтомологии (Санкт-Петербург - Пушкин, 2011-2013), отчетно-плановой сессии ученого совета ВИЗР (Санкт-Петербург - Пушкин, 2012), научной конференции профессорско-преподавательского состава СПбГАУ (Санкт-Петербург - Пушкин, 2013), XIV Съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012) и III Съезде по защите растений (Санкт-Петербург - Пушкин, 2013).

По материалам исследований опубликовано 8 работ, включая 4 статьи в рецензируемых изданиях (3 в журнале Энтомологическое обозрение и 1 - Вестнике защиты растений).

Благодарности

Я глубоко признателен моему научному руководителю А.Н. Фролову за терпение и отзывчивость, за ценные методические советы и консультации в течение всего периода подготовки диссертации, благодарю сотрудников ВИЗР Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарева, М.Н. Берим за поддержку и помощь в проведении работ и за сбор энтомологического материала, за помощь разведения живого материала, весь коллектив лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов за поддержку и советы. За помощь в работе с энтомопатогенными гифомицетами выражаю глубокую признательность Г.Р. Ледневу и М.В. Левченко. Также хочу поблагодарить зав. лаб. экспериментальной энтомологии и теоретических основ

био метода ЗИН РАН С.Я. Резника, проф. каф. энтомологии СПбГУ А.Х. Саулич за предоставленную возможность проведения лабораторных экспериментов, искреннюю благодарность за помощь при составлении карт выражаю ст. научн. сотруднику СПбГУ А.Н. Афонину и вед. научн. сотруднику ВИЗР М.И. Сауличу.

Данная работа была выполнена при частичной финансовой поддержке грантами РФФИ № 12-04-91174-ГФЕН_а «Изучение экологических аспектов диапаузы и миграций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* в приграничном регионе России и Китая» и № 12-04-00552-а «Регулирующие факторы в многолетней динамике численности растительноядных насекомых», за что Российскому Фонду Фундаментальных Исследований выражается глубокая признательность.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Термин «экология» (от греч. «ойкос» - дом, жилище, обиталище) предложил в 1866 г. известный немецкий естествоиспытатель Эрнст Геккель для обозначения «общей науки об отношениях организмов с окружающей средой», куда мы относим в широком смысле все «условия существования» (Кашкаров, 1933; Шварц, 1973; Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Одум, 1986).

Как более или менее оформленная наука экология стала складываться только в начале XX в., именно в это время она становится целостной, «осознающей себя» наукой, имеющей собственные объекты и методы исследования (Hutchinson, 1953; Макфедьен, 1965; Реймерс, 1994). В экологии выделяют два подхода: «экосистемный» и «популяционный». В совокупности они охватывают всю экологию, но, как ясно уже из названия, первый в центре внимания ставит биоценозы, а второй - популяцию (Гиляров, 1990).

При экосистемном подходе исследователь изучает взаимоотношения, обитающих совместно, на одной территории организмов разных видов с учетом эффектов тех или иных физических и химических (косных) компонентов среды, необходимых для их существования или являющихся продуктами их жизнедеятельности. Обычно полагают, что в экосистему наряду с неживыми компонентами входят продуценты (растения), консументы (животные) и редуценты (бактерии и грибы), т.е. формируется совокупность организмов, способных совместно осуществлять круговорот углерода и других основных биогенных элементов (азота, фосфора и т. д.) (Арнольди, Арнольди, 1963; Разумовский, 1981; Одум, 1986; Джиллер, 1988; Миркин и др., 1992; Иорданский, 2001).

Популяционный подход в экологии направлен на выявление процессов, протекающих внутри совокупностей особей одного вида, обитающих в ценозе, т. е. популяций, включая таковые, связанные с изменениями их численного и качественного состава во времени и пространстве (Наумов, 1963; Яблоков, 1987; Гиляров, 1990; Шилова, 1993).

Учитывая разнообразие объектов изучения и множество стоящих перед экологами задач, оба подхода имеют равное право на существование, а приоритетное использование того или другого определяется спецификой поставленных задач. В данной работе мы будем придерживаться принципов, развиваемых в рамках популяционного подхода в экологии (Левонтин, 1978; Солбриг, Солбриг, 1982; Гиляров, 1990; Sharov, 1996).

Понятие «популяция» используется в самых разных областях биологии в несколько разных смыслах (Второв, Дроздов, 2001). Порой, экологи говорят о популяции как синониме населения, например, о планктонных организмах, включая в состав популяции особей разных видов. Ихтиологи употребляют термин «популяция» для обозначения населения рыб определенного водоема. Под человеческой популяцией могут понимать совокупность всех людей на земном шаре, объединяемых одним видовым названием *Homo sapiens*. Но можно говорить о популяциях людей в пределах более ограниченной территории - какой-либо страны или области (Грант, 1991).

Учитывая важность генетического критерия, популяцию нередко определяют, как совокупность особей вида, населяющих определенную территорию, внутри которой реализуется та или иная степень панмиксии и отсутствуют явные изоляционные барьеры, которыми она отделена от соседних таких же совокупностей особей. Предполагается, что в панмиктической популяции все входящий в ее состав особи могут свободно, с равной вероятностью спариваться друг с другом и производить жизнеспособное потомство.

Зоологический вид в пределах ареала существует как подвижная совокупность локальных популяций, связанных между собой миграционными потоками, обеспечивающими циркуляцию генетического материала (Levins, 1966; Lewontin, 1969). Когда популяция подразделена, то межпопуляционные генетические связи зависят, в первую очередь, от величины эффективного потока генов между субпопуляциями. Когда интенсивность генных потоков между группами высока, генетическая изменчивость в популяции гомогенизируется. Когда генный поток слаб, генетический дрейф, отбор и даже мутации в отдельных

субпопуляциях могут привести к существенной генетической дифференциации (Endler, 1977). Таким образом, подразделенность популяций предполагает, что существуют межпопуляционные различия; с другой стороны, отдельные субпопуляции могут угаснуть, а потом восстановиться за счет реколонизации (заселения) особями из других субпопуляций. Например, водоемы в зоне прилива могут обеспечивать подходящие местообитание для конкретных видов рыб, но из-за их вымирания рыбы тут не будет до тех пор, пока не произойдет реколонизация из соседних водоемов. Когда популяции в подходящих местах обитания периодически вымирают, а затем восстанавливаются благодаря реколонизации особей других субпопуляций, то такой тип популяции называют метапопуляцией (Hanski, 1998). По динамике вымирания и реколонизации метапопуляции могут не очень сильно отличаться от традиционной подразделенной популяции, и иногда любую подразделенную популяцию называют метапопуляцией: «any assemblage of discrete local populations with migration among them» (Hanski, Gilpin, 1997), что контрастирует с классическим определением метапопуляции (Levins, 1966; Boorman, Levitt, 1972). В настоящее время предложено немало определений метапопуляций, отражающих разнообразные природные ситуации (Levins 1970; Gilpin, Hanski, 1991; Hanski, Gilpin, 1997; Harrison, Taylor, 1997; Hanski, 1998) (рис. 1.1).

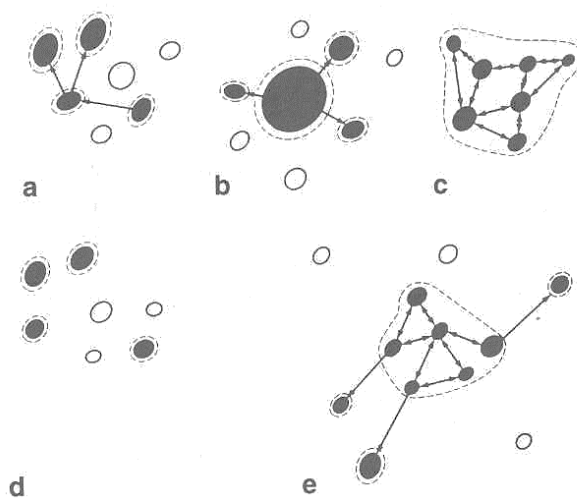


Рис. 1.1 Различные типы метапопуляций. Затемнённые кружки символизируют заселенные участки местообитаний; пустые кружки - свободные участки местообитаний; пунктирные линии - границы локальных популяций; стрелки - пути расселения. (а) Классическая схема (Levins, 1970); (б) островная схема; (с) фрагментированная популяция; (д) неравновесная метапопуляция; (е) промежуточный случай, объединяющий варианты (а), (б), (с) и (д) (цит. по: Harrison, Taylor, 1997).

Для проверки на соответствие популяционной структуры вида параметрам, свойственным метапопуляции, используются разные методы (Harrison, Taylor, 1997), в т.ч. 1) вычисление миграционной активности и расселения особей методами «mark release - recapture», 2) проведение прямых наблюдений в природе за динамикой колонизации пригодных для вида местообитаний во времени и пространстве, 3) оценка уровня генетической сегрегации с использованием тех или иных генетических маркеров (Lewis et. al., 1997).

Число публикаций, в которых рассмотрены те или иные вопросы, касающиеся исследований метапопуляций, стремительно растет (Moilanen, Hanski, 1995; Amarasekare, 1998; Moilanen, Hanski, 1998; Hanski, 1999; Hanski et. al., 2000; Saccheri et. al., 1998; Brachet et. al., 1999; Thomas, Kunin, 1999; Chesson, 2000; Ellner, Fussmann, 2003; Chaulk, et. al., 2006; Chetkiewicz et. al., 2006; Hancock, Britton, 2006; Maes, Bonte, 2006; Colizza, Vespignani, 2008; Orsini et. al., 2008; Hodgson et. al., 2009; Fronhofer et. al., 2012; Thrall et. al., 2012; Liu Su-Yu et. al., 2013). Это направление популяционных исследований нашло особенно широкое применение в работах, направленных на решение природоохранных проблем (Harrison, 1994; Harrison, Taylor, 1997, см. также множество работ в самых разных журналах, включая такие как, *Biological Conservation*, *Conservation Biology*, *Animal Conservation*, и т.д.). Что же касается исследований, посвященных моделированию динамики численности вредных для сельского хозяйства объектов в рамках концепции метапопуляции, то их было проведено существенно меньше, несмотря на очевидность тезиса о том, что выбор оптимальной стратегии управления вредителями в значительной мере определяется особенностями их популяционной структуры (Sherratt, Jepson, 1993; Shea et. al., 2002; Russell et. al., 2009).

1.1 История изучения лугового мотылька и его биологические особенности

В России и СССР история изучения лугового мотылька насчитывает более чем двухсотлетний период. Начало ему положила заметка П.С. Палласа (Pallas, 1773) о наблюдавшемся им в 1769 г. массовом появлении бабочек вредителя. Далее

о луговом мотыльке обнаруживаются упоминания в работах целого ряда известных авторов (Линдеман, Кеннен), относящихся к периоду 1864-1869 гг., где указывается на массовый лёт бабочек и сильный вред, нанесенный гусеницами, во многих губерниях. Аналогичные сведения можно найти в сельскохозяйственных обзорах, публикуемых вплоть до конца XIX века (Россигов, 1903).

В последующие годы интенсивность изучения лугового мотылька нарастала. К сожалению эти исследования не носили долговременного, систематического характера. Велись они в основном в периоды массовых размножений вредителя, практически прекращаясь в годы депрессий его численности (Кнорр, 2011).

Наиболее результативные работы по изучению вредителя начались лишь при советской власти, в т.ч. в 1920-1930-е годы. Основной причиной повышенного интереса к луговому мотыльку в эти годы стала масштабная вспышка размножения вредителя, охватившая земледельческие районы от Молдавии на западе до Забайкалья на востоке. Только в 1929 г. вредителем было уничтожено до 60% посевов сахарной свеклы и в денежном выражении убытки оценивались 200 млн. руб. (Знаменский, 1932а). Поэтому, вполне естественно, что столь мощная вспышка, поистине принявшая характер стихийного бедствия, не могла не привлечь внимания директивных органов страны, в плановом порядке поставивших перед специалистами по защите растений задачу разобраться в причинах массового размножения лугового мотылька и разработать эффективные пути борьбы с ним.

Соответственно, в те годы весьма активно изучались физиология и экология лугового мотылька, его поведение, фенология, миграции и другие аспекты биологии. Особо следует отметить работы А.Н. Мельниченко (1934, 1936), Г.К. Пятницкого (1934, 1936), Д.В. Знойко (1934), А.В. Знаменского (1932, 1933), А.С. Мончадского (1934), И.Д. Стрельникова (1935, 1936), Кожанчикова (1935-1941), В.П. Поспелова (1932, 1934), внесших неоценимый вклад в разработку проблемы лугового мотылька.

Во второй половине XX века в связи с очередным массовым размножением лугового мотылька в 1970-1980 гг. вредитель вновь привлек внимание ученых.

Возникла необходимость оценить влияние факторов среды на динамику численности вредителя и разработать методы и подходы к прогнозу распространения лугового мотылька с учётом произошедших преобразований экологической обстановки в результате интенсификации сельскохозяйственного производства. В эти годы были достигнуты большие успехи в разработке стратегии и тактики борьбы с вредителем, в том числе в рамках реализации комплексной Программы научных исследований, объединивших усилия учёных ВИЗР, ВНИИЗР, УкрНИИЗР, ВНИС, Биологического института ЛГУ, БИН СО РАН и ряда зональных НИИСХ.

В результате были разработаны модели прогноза с использованием агроклиматических показателей оценки состояния популяции (Поляков и др., 1978; Поляков и др., 1980). Был реализован алгоритм прогноза начала очередного цикла подъема численности, основанный на явлении фазности динамики популяций вредителя в виде информационно-советующей программы для ЭВМ (Саулич, 1995), были разработаны методы краткосрочного и долгосрочного прогноза, которые были уточнены работами, проведенными в 80-х и 90-х годах прошлого века (Алехин, Кузнецова, 2003).

Особого внимания заслуживает история изучения лугового мотылька в Сибири. Одним из первых, кто обстоятельно изучал вредителя в данном регионе, был Р.П. Бережков (1936). В те же годы в Сибири вели широкие планомерные исследования лугового мотылька, результаты которые были опубликованы в 1937 г. в специальном сборнике, в т.ч. включающие материалы по Забайкалью (Федоров, Качаева 1937). Особо следует отметить многолетние разработки И.Б. Кнорра, посвятившего не одно десятилетие своей жизни изучению лугового мотылька в Западной Сибири (Кнорр, 1980; 1982; 1986; 1990; 1993; 1995; 2003). Следует отметить весьма важный вывод, к которому пришел этот выдающийся ученый, что вспышки массового размножения лугового мотылька в лесостепи Тюменской, Курганской, Омской, Новосибирской, Кемеровской областей и Алтайского края начинаются после иммиграции имаго из сухостепного Казахстана. А затем, во

втором поколении, бабочки мигрируют на юго-запад в более сухие и теплые районы Казахстана.

Учитывая, что ареал лугового мотылька в основном ограничен центрально-азиатскими и восточно-европейскими степями, большая часть публикаций в мировой литературе по луговому мотыльку принадлежит перу отечественных специалистов.

В последние годы луговой мотылек активно изучается в Китае, где с 1949 г. было зарегистрировано три сильнейшие вспышки массового размножения насекомого (1953-1959, 1978-1984 и 1996-наши дни). Значительная часть исследований посвящена миграциям насекомого (Chen et. al., 1999; Feng et. al., 2004; Chen Xiao et. al., 2008). Для мониторинга миграций широко используют радары, а видовой состав мигрирующих насекомых уточняют по результатам их отловов ловушками, в т.ч. световыми ультрафиолетовыми наземного базирования (стандартными и с вертикальным направлением потоков света), а также аэростатами.

Биология и экология лугового мотылька

Согласно наиболее распространенному в настоящее время таксономическому делению луговой мотылек *Loxostege sticticalis* L. относится к отряду чешуекрылых *Lepidoptera*, подотряду высших равнокрылых *Frenata*, надсемейству огневкообразные *Pyraloidea*, семейству огневок-травянок *Crambidae*, подсемейству *Pyraustinae* и его синонимами являются *Phalaena pyralis* L., *Pyralis fuscalis* Hbn., *Pyralis lupulina* Clerck, *Botys lupulinalis* Gn., *Phalaena miana* O.F.Müller, *Pyralis tetragonalis* Haworth, *Pyralis sylvata* Panzer, *Pyrausta stritcalis* L., *Margaritia stritcalis* L (Осмоловский, Бондаренко, 1980; Кнопп, 1995; Горностаев, 1998, Алексеев и др., 2005).

Длина тела имаго лугового мотылька обычно не превышает 10 мм при размахе крыльев 18-26 мм (самец - 18-20 мм, самка - 20-26 мм) (Осмоловский, Бондаренко, 1980; Алёхин, 2002) (рис.1.1.1). Репродуктивный потенциал лугового

мотылька достаточно велик. Потенциальная плодовитость имаго в среднем для перезимовавшего поколения составляет 300, максимально — 600 яиц на самку, плодовитость бабочек первого и второго поколений обычно ниже, чем перезимовавшего, и в среднем не превышает 150-200 яиц на самку (Хомякова и др., 1980). Широко варьирующая плодовитость самок при прочих равных условиях определяется количеством резервных веществ, накопленных в период питания гусениц.

Показано, что гусеницы лугового мотылька (рис.1.1.2) могут питаться почти 200 видами растений из 35 семейств, но всё же отдают предпочтение лишь 5-6 видам, питание которыми обеспечивает реализацию репродуктивного потенциала. К ним относятся, полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L.), марь белая (*Chenopodium album* L.), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), а среди культурных растений - сахарная свекла (*Beta vulgaris* L.), люцерна (*Medicago* spp.) (Сахаров, 1938; Хомякова и др., 1980; Дормидонтова, Триль, 1980).



Рисунок 1.1.1 Имаго
Loxostege sticticalis L.

Для созревания и нормального функционирования половых гонад имаго мотылька крайне важны два фактора: оптимальная температура окружающей среды и обильная влага (Кожанчиков, 1941; Макарова, Доронина, 1980; Саулич, 1999, Штейнберг, 1932, 1934; Ларченко, 1936, 1940; Кнорр, 1982). Помимо благоприятных абиотических условий, для успешного созревания яйцепродукции и размножения бабочкам необходимо дополнительное питание. Оптимальным кормом для них является цветочный нектар.

Вредоносность гусениц лугового мотылька меняется в зависимости от экологической обстановки и состояния посева. На повреждаемых растениях



Рисунок 1.1.2 Гусеница *Loxostege sticticalis* L

гусеницы объедают листья, цветки, завязи, плоды. Сильное повреждение зачастую вызывает гибель растений и, как минимум, значительный недобор урожая. Экономический порог вредоносности лугового мотылька варьирует от 5 до 20 гусениц на растение в зависимости от культуры, фазы развития, поколения вредителя и погодных

условий. Наиболее вредоносны гусеницы первой генерации, особенно в годы с ранней и засушливой весной, когда всходы угнетены, обладают минимальной выносливостью к повреждениям, а гусеницы относительно многочисленны и отличаются высокой прожорливостью. В годы с относительно прохладной и дождливой весной посева обладают более высокой выносливостью к повреждениям, а гусеницы развиваются медленнее и, соответственно, менее прожорливы (Поляков, 1980).

Гусеницы в онтогенезе проходят пять возрастов. Продолжительность их развития в первую очередь зависит от температуры окружающей среды. В лабораторных условиях при 24°C до ухода на окукливание гусеницам требуется до двенадцати суток. Линька гусениц на второй возраст обычно отмечается через двое суток после выхода из яиц (Кнорр, 1982). Питание гусениц проходит круглосуточно, прерываясь лишь на период линьки. По мере роста гусениц их вредоносность резко увеличивается. Закончив питание гусеницы уходят на кокониование в почву, нередко прямо под теми растениями, которыми питались. Развитие куколки (рис. 1.1.3) обычно продолжается от 1,5 до 3-4 недель.



Рисунок 1.1.3 Куколки лугового мотылька

За фенологией лугового мотылька наблюдали в разных частях ареала вредителя. Показано, что в зависимости от условий местности число поколений насекомого варьирует от одного (в Нечерноземной зоне) до четырех (Украина, Сев. Кавказ). Число поколений может колебаться в одной и той же местности и по годам в зависимости от условий сезона. Растянутый период лёта имаго и откладки яиц приводит к тому, что границы между поколениями к концу сезона становятся нечеткими и порой существенно перекрываются во времени. В результате на полях одновременно можно встретить особей самых разных стадий развития, что существенно усложняет проведение защитных мероприятий (Саулич, 2009).

Как уже отмечалось, луговому мотыльку свойственны периодические вспышки массового размножения (рис.1.1.4), разделённые более или менее длительными периодами депрессий численности. Так, из литературы известны вспышки 1853-1857, 1864-1869, 1880, 1889-1893, 1900-1903, 1912-1913, 1915-1921, 1929-1932, 1935-1936, 1949, 1956-1958, 1972-1977, 1987-1989, 1999-2002 и с 2008 гг. по настоящее время (Фролов и др., 2000; Алехин, 2002). Именно во время вспышек массовых размножений луговой мотылёк и наносит экономически значимый ущерб сельскохозяйственным культурам. В последние несколько лет хозяйственное значение лугового мотылька в России значительно выросло (рис.1.1.5) (см. обзор «Россельхозцентра» фит. состояние посевов с-х культур в РФ в 2009 - 2013 гг.)

Очередной резкий подъем численности насекомого был отмечен в 2008 г. в Забайкальском крае (было заселено около 80% площадей при плотности гусениц, превышающей экономический порог вредоносности), а затем и в Приморье, где было уничтожено 6.9 тыс. га посевов (Буханистая, Поздышева, 2008).

В 2009 г. заселенная вредителем территория продолжала нарастать. В одной лишь Амурской области она превысила 400 тыс. га, где чрезвычайная ситуация (ЧС) была объявлена в 15 районах, а в Еврейской автономной области ЧС по луговому мотыльку была объявлена в 3 районах (расположенных в центральной и южной частях области). Луговой мотылек в больших количествах был выявлен также в Бурятии, Красноярском и Алтайском краях, Иркутской, Новосибирской, Кемеровской, Омской и Томской областях, Хакасии, отмечено его появление и на Сахалине. Несмотря на то, что в 2010 г. численность насекомого в большинстве областей Сибири несколько снизилась (лишь в Красноярском и Алтайском краях был нанесен серьезный ущерб сельскохозяйственным посевам), луговой мотылек начал обнаруживаться в ощутимых количествах на Урале, в Поволжье, на Северном Кавказе и в Черноземной зоне РФ.

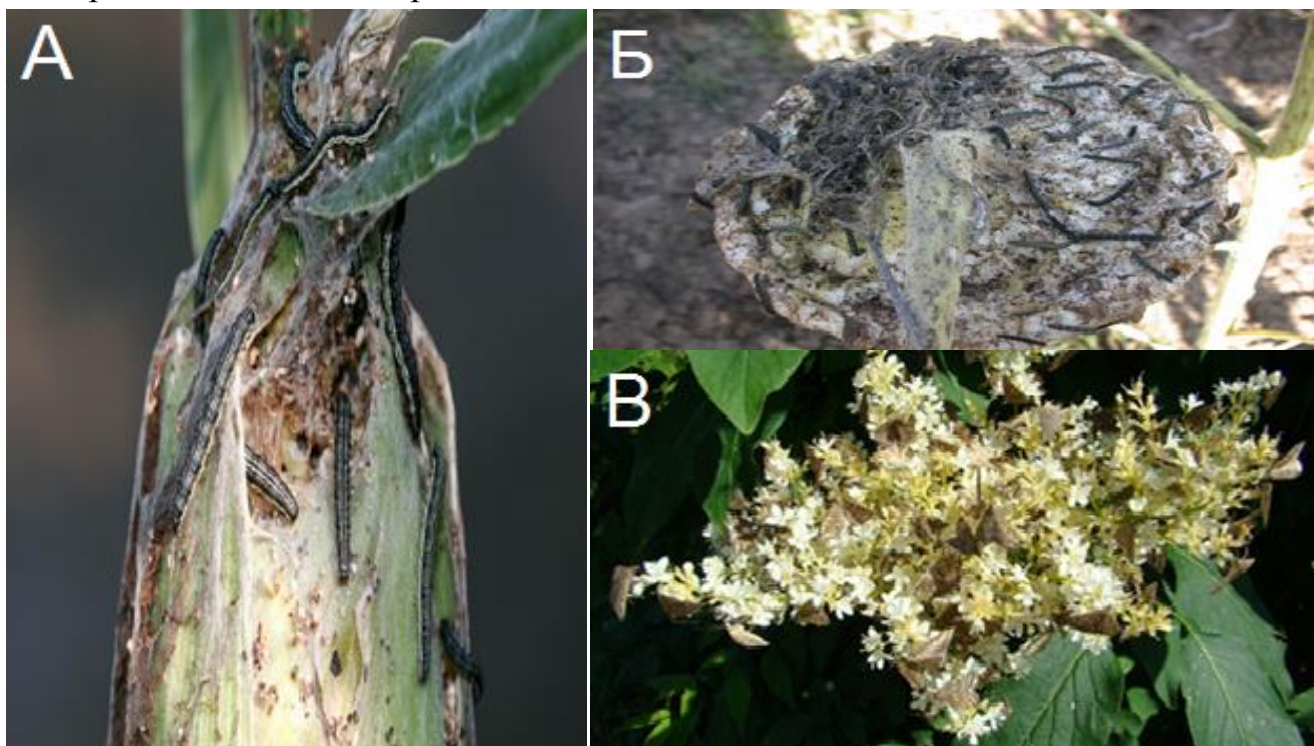


Рисунок 1.1.4 Луговой мотылек в период массового размножения. Высокая плотность гусениц (а) на кукурузе, (б) - на подсолнечнике; (в) - высокая плотность имаго вредителя

Смещение области массового размножения вредителя из регионов Дальнего Востока в область Сибирского и Приволжского федеральных округов, отмечавшееся в 2010 г., продолжилось в 2011 г. А в 2012 г. область массового размножения лугового мотылька достигла Центрального федерального округа.

В 2011 г. наиболее ощутимый вред от насекомого отмечали в Ростовской области и в Ставропольском крае, кроме того немалый ущерб вредитель нанес хозяйствам Волгоградской области, Краснодарского края и Республики Кабардино-Балкария. В целом по Южному федеральному округу луговым мотыльком было заселено 431,9 тыс. га, а в Северо-Кавказском - 106,8 тыс. га.

Так, в 2011 г. после многолетнего нахождения лугового мотылька в фазе депрессии в Республике Адыгея были обнаружены очаги вредителя. В третьей декаде июля сила лёта бабочек составила 5-10 экз. на 50 шагов. В начале августа произошел залет бабочек лугового мотылька второго поколения в Астраханскую область (предположительно с территории Казахстана). Заселение было отмечено на площади 192,7 тыс. га при плотности имаго, достигающей 100 особей/м².

В 2012 г. заселенная луговым мотыльком территория на Европейской части РФ продолжала расти: массовые размножения вредителя были отмечены в Приволжском и Центральном федеральных округах, значительные площади мотылек заселял в Южном, Северо-Кавказском федеральных округах. И хотя в Приволжском федеральном округе в 2012 г. сократились заселенные вредителем площади на 55,3 тыс. га в сравнении с 2011 г. (577,2 тыс. га в 2012 г. против 632,5 тыс. га в 2011 г.), в Саратовской, Пензенской и Оренбургской областях, в Республиках Татарстан и Башкортостан пришлось вводить режим чрезвычайной ситуации. В Центральном федеральном округе нарастание численности вредителя в 2012 г. продолжилось. Наибольшее распространение луговой мотылек получил в Орловской, Воронежской, Курской, Белгородской, Липецкой, областях, а в целом по округу заселенная площадь составила 480,8 тыс. га, (в 2011 г - 317,3 тыс. га).

В 2013 г. массовое размножение вредителя в Центральном и Южном федеральных округах продолжилось, причем наибольший объем защитных мероприятий был проведен в Южном федеральном округе на площади 548 тыс. га.

В целом по Российской Федерации химические обработки против вредителя за 6 лет (2008-2013 гг.) были проведены на площади 4330,8 тыс. га. Наибольший объем химических мероприятий был осуществлен в Центральном, Сибирском, Приволжском и Южном федеральных округах (рис. 1.1.6).

Информация о распространении лугового мотылька в 2008-2013 гг. по РФ, полученная от специалистов ФБГУ «Россельхозцентр», специалистов опытных станций института, а также взятая из сообщений СМИ в Интернете, была проанализирована средствами ГИС (рис. 1.1.7) (Малыш и др., 2013). Полученный результат свидетельствует о постепенном перемещении в 2009-2013 гг. зон массового размножения лугового мотылька из Восточно-Сибирского и Дальневосточного регионов в Уральский, Поволжский и Центральный ФО РФ.

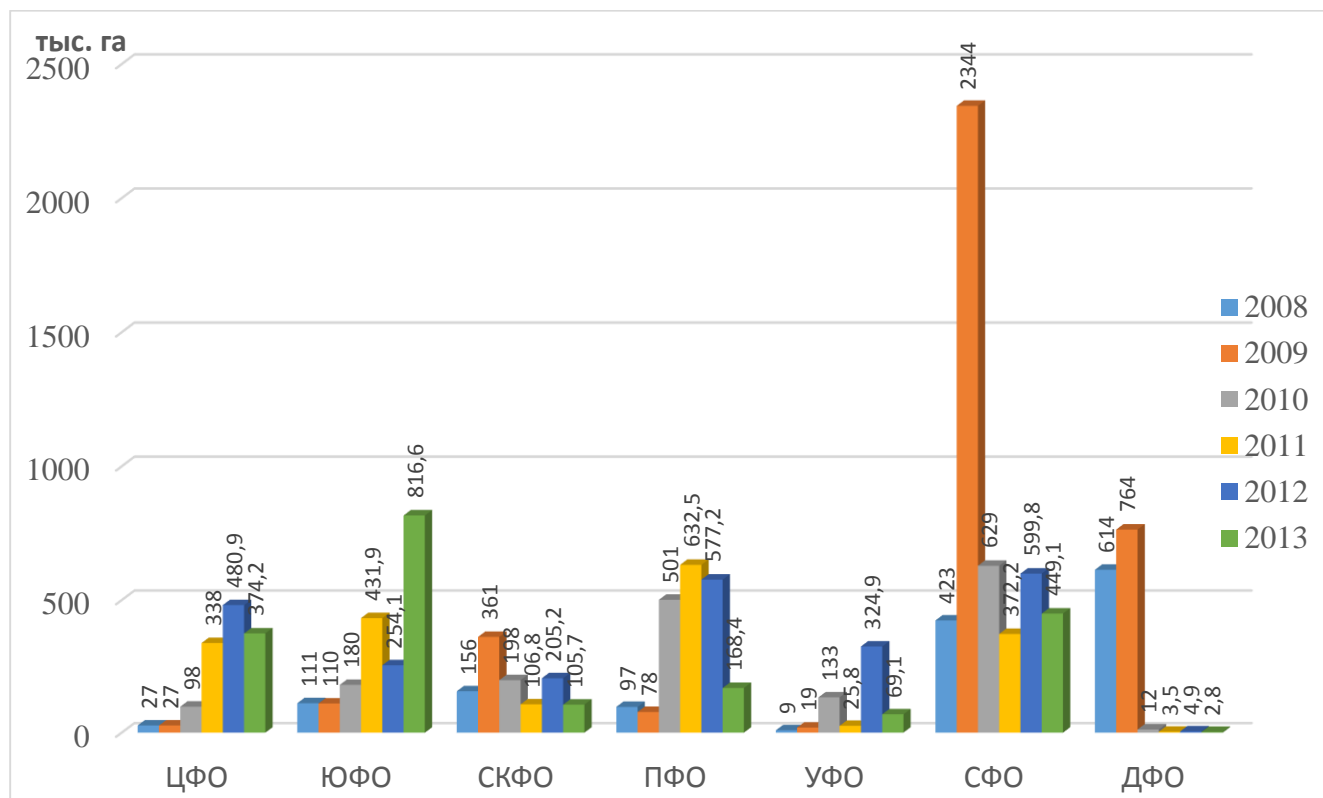


Рисунок 1.1.5 Площадь заселения луговым мотыльком Российской Федерации в 2008 - 2013 годах (Говоров и др., 2013)

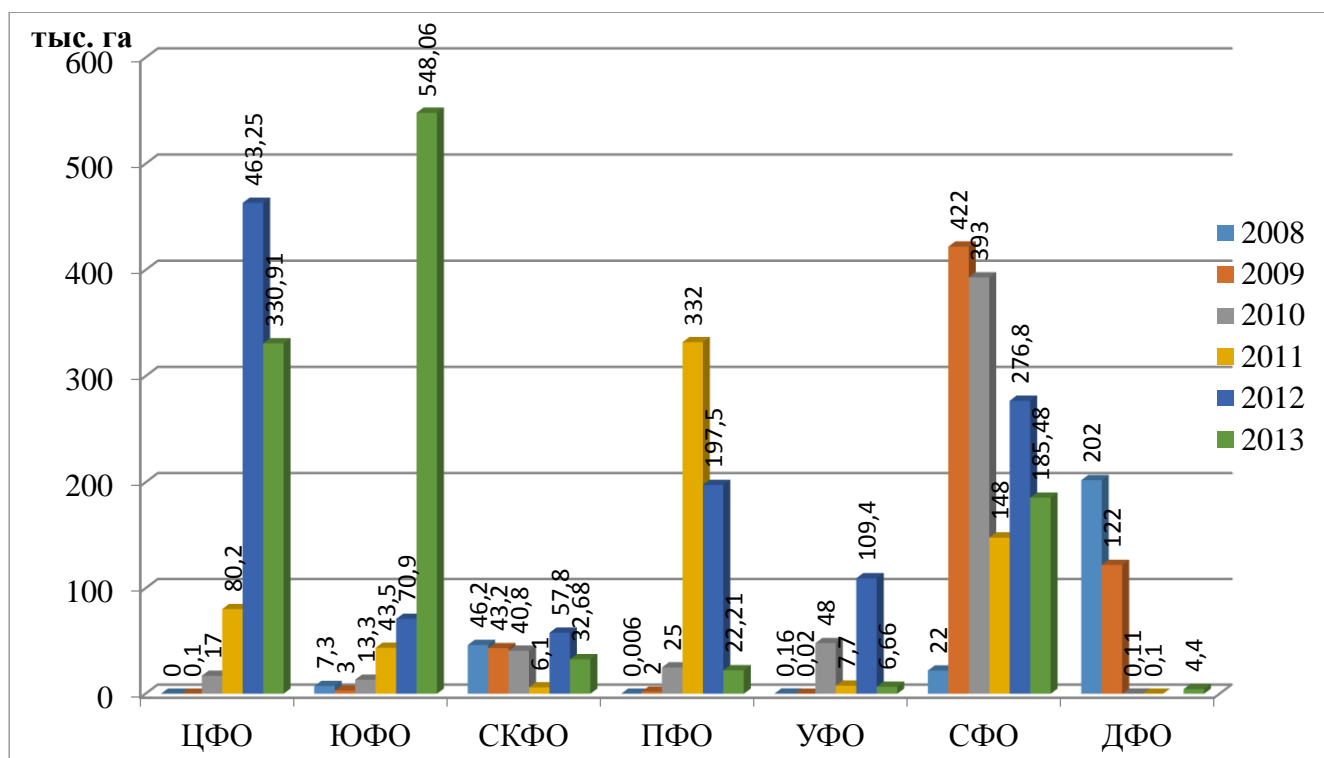


Рисунок 1.1.6 Объем защитных мероприятий против лугового мотылька в федеральных округах Российской Федерации в 2008-2013 годах (Говоров и др., 2013)

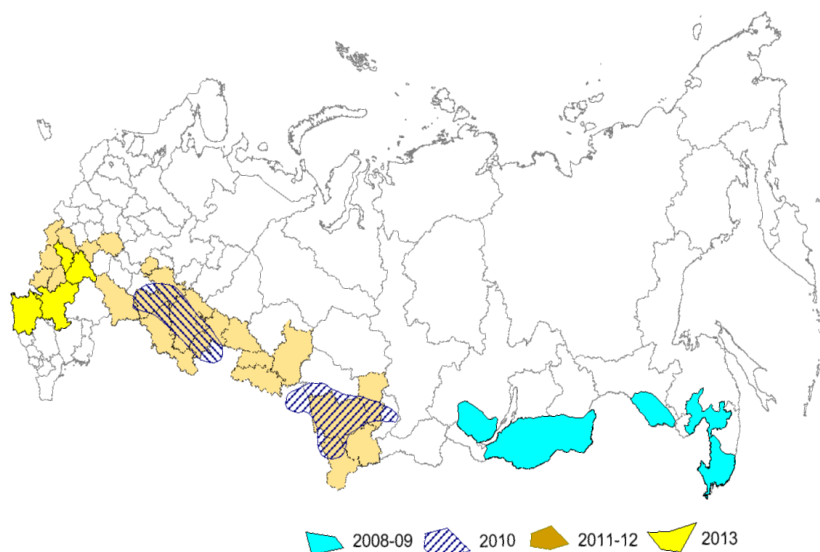


Рисунок 1.1.7 Очаги распределения областей высокой численности лугового мотылька на территории России в 2008-2013 гг. Карта составлена по материалам ФБГУ «Россельхозцентр», сообщениям специалистов опытных станций ВИЗР и публикациям СМИ в Интернете (Мальш и др., 2013).

1.2 Прогноз массовых размножений лугового мотылька

Прогноз в защите растений служит основой для организации и проведения как профилактических, так и плановых истребительных защитных мероприятий. Только при своевременном предвидении опасности, грозящей культурным растениям или запасам растительной продукции, можно эффективно организовать проведение необходимых мероприятий и осуществить их прежде, чем будут нанесены экономически значимые повреждения.

Для того, чтобы своевременно предвидеть ожидаемые изменения в распространении и экономической значимости тех или иных вредных объектов (в том числе лугового мотылька) используют три вида прогнозов: многолетние, долгосрочные, краткосрочные. В совокупности они обеспечивают заблаговременность и профилактическую направленность планирования и организации работ по защите растений в стране и в каждом регионе.

Многолетние прогнозы делаются на срок не менее пяти лет. Вспышкам массового размножения лугового мотылька свойственна отчетливая периодичность во времени (Фролов, 2010), которую пытались объяснить самыми разными причинами: резким повышением плодовитости бабочек (Мельниченко, 1934); массовыми миграциями имаго (Знаменский, 1932; Стрельников, 1935); благоприятными изменениями гидротермических условий среды, способствующих усиленному размножению вредителя (Макарова, Доронина, 1980, 1994); изменениями в структуре земледелия и интенсивности его ведения (Алехин, 2002). Пока, к сожалению, лугового мотылька все еще нельзя отнести к хорошо изученным видам и вопрос о причинах его массовых размножений и феномене многолетней цикличности колебаний численности остается дискуссионным.

Колебания численности, как особенность популяционных систем могут обуславливаться как изменениями ресурсов среды (температуры, осадков, доступности и качества пищи), так и воздействиями элементов ценоза, вышестоящих в пищевой экологической пирамиде — паразитов, хищников,

возбудителей заболеваний (Strong, 1992; Power, 1992; Matson, Hunter, 1992). При этом важно отметить, что на луговом мотыльке выявлен широкий круг паразитов, хищников и патогенных микроорганизмов, насчитывающий порядка 200 видов (Мейер, 1930; Вронских и др., 1976; Дядечко и др., 1976).

Несмотря на долгий период изучения, природа колебаний численности во многом загадочна (Викторов, 1967, 1973; Одум, 1986; Liebhold, Tobin 2008). В ряде случаев обнаруживается, что изменения численности из года в год хорошо коррелируют с вариациями одного или нескольких внешних лимитирующих факторов. В частности, цикличность неоднократно пытались связать с экзогенными по отношению к биоценозам факторами, например, периодичностью интенсивной солнечной активности (Белецкий, 1986; Столяров, 2005). Анализ частоты совпадений массовых размножений вредителя и циклов «спокойного» Солнца свидетельствует, что оправдываемость такого метода прогноза оценивается 60-70% (Алехин, 2002). И хотя многими ученых мнение о связи активности Солнца с колебаниями численности насекомых подвергается критике (Викторов, 1967; Klimetzek, 1976), солнечная активность как предиктор заслуживает внимания и дальнейшего изучения метеорологами и биологами в плане выяснения эффектов магнитных полей и солнечной энергии на климат Земли и развитие живых организмов, в том числе и лугового мотылька.

Долгосрочные прогнозы характеризуют ожидаемую в следующем году фазу динамики численности популяций вредителя, распространение, вредоносность. При этом фактическое расселение и плотность популяции предлагается оценивать по 5-бальной шкале, а среднюю массу тела куколок и пораженность паразитами и патогенами - по 3-бальной. По сумме полученных баллов определяется фаза динамики численности вредителя. Сравнивая суммы баллов в текущем и предыдущем годах устанавливают тенденцию развития вредителя и вычисляют предполагаемый объем необходимых обработок (Алехин, Кузнецова, 2003).

Краткосрочные прогнозы составляют на срок от нескольких дней до одного месяца. Среди разработанных и предложенных к практическому использованию методов краткосрочного прогнозирования лугового мотылька следует отметить: 1)

метод краткосрочного прогноза развития первого поколения, основанный на учёте выживаемости перезимовавших прони́мф и куколок (Омелюта, 1987); 2) метод краткосрочного прогнозирования по температурно-фенологическим номограммам (Алехин, 1987); в) краткосрочное прогнозирование численности, основанное на состоянии развития половой системы самок (Омелюта, 1987; Кнор, Горбунов, 1995). В настоящее время планомерный мониторинг за луговым мотыльком на территории РФ и составление прогнозов его размножения осуществляется специалистами филиалов ФБГУ «Россельхозцентр».

Важно иметь в виду, что эти методы пригодны лишь для прогнозирования местных популяций вредителя, и поэтому в случае массового размножения, возникшего в результате залета бабочек из других районов, не исключается вероятность уничтожения сельскохозяйственной продукции.

При составлении прогноза, прежде всего необходимо определить фазу динамики численности популяций вредителя в текущем году, которая устанавливается по уровню численности, физиологическому состоянию вредителя, фенологии и интенсивности размножения особей перезимовавшей генерации, условиям, в которых развиваются гусеницы первого поколения. Состояние перезимовавшей популяции определяется, прежде всего, условиями, сложившимися в конце лета и осенью прошедшего года, когда проходило размножение последней генерации и развитие зимующих гусениц. Далее следует учитывать условия перезимовки и весеннего периода, когда завершилось развитие перезимовавших гусениц и куколок, проходил вылет бабочек и их размножение. Что касается оценки численности последующих генераций, то в качестве предиктора учитывают условия, в которых развиваются гусеницы и бабочки первой генерации (Поляков и др., 1980).

Уровень численности лугового мотылька в текущем году зависит от условий его развития в предшествующем году, которые определяют исходную численность и состояние зимующей генерации. При средней температуре июня ниже многолетней нормы на $0,5^{\circ}\text{C}$ и более увеличивается процент особей первого поколения, уходящих в диапаузу, а также сдвигаются сроки развития последующих

поколений. В такие годы массовый лёт имаго, дающих зимующее поколение гусениц, начинается во второй половине августа, при температуре этого месяца ниже нормы - лишь в третьей декаде. В результате гусеницы старших возрастов, чувствительные к продолжительности светового дня, появляются в сентябре, в то время как в условиях Северного Кавказа критическое значение фотопериодическая реакция (ФПР) 14 часов 30 мин наступает уже в третьей декаде августа (Данилевский, 1935; Данилевский 1961; Горышин, 1980; Горышин и др., 1980). Подобные условия вызывают массовый уход гусениц в диапаузу. Всё это способствует увеличению численности зимующих гусениц лугового мотылька. Годы с пониженной температурой июня обычно более влажные, что создаёт благоприятные условия для питания вредителя и уплотнения очагов его резервации (Поляков и др., 1978).

Численность вредящих сельскохозяйственным культурам гусениц в значительной степени определяется плодовитостью бабочек и особенно особей последнего в году полного поколения, из яиц которых формируется зимующий запас проницеф. Плодовитость зависит от соотношения температуры и осадков в декаду массового лёта бабочек (Пятницкий, 1936, 1937). Наиболее благоприятные условия для созревания бабочек создаются при сумме осадков за декаду 20-40 мм. При выпадении 10-20 мм осадков плодовитость бабочек резко снижается, а при осадках менее 10 мм они становятся бесплодными. В обобщённом виде критерий Пятницкого формулируется так: количество осадков за декаду массового лёта должно быть не ниже уровня средней температуры этого периода. Это значит, что оптимальные условия для лугового мотылька создаются при значении гидротермического коэффициента (ГТК) 0,9 и выше, неблагоприятные — при ГТК менее 0,4-0,5. Учитывая растянутость лёта лугового мотылька, обычно критерий Пятницкого рассчитывают не за одну декаду, а за две (Поляков и др., 1978).

Гусеницы пятого возраста, образовавшие кокон, уходят в зимовку при сумме температур не менее 210-220°C и достаточной влажности среды. При сумме температур менее 190°C вредитель не развивается до зимующей стадии. При сумме

температур более 390-400°C начинается вылет бабочек, что снижает численность зимующих гусениц (Знойко, 1934).

В дальнейшем на численность лугового мотылька влияют погодные условия во время массового лёта бабочек перезимовавшего поколения. Благоприятные условия для развития вредителя создаются ранней тёплой и дружной весной при переходе среднесуточной температуре воздуха через 17°C раньше многолетних сроков на 14-15 дней и более, а в период массового лёта устанавливаются температуры 19,5-20,0 °C и выше. При холодной затяжной весне происходит замедленное развитие бабочек и дегенерация яиц, что приводит к бесплодию самок и резкому сокращению численности лугового мотылька. Значение осадков для перезимовавшего поколения в условиях Северного Кавказа ограничено и сказывается через состояние кормовой базы.

При агроклиматической оценке предложено использовать критерий Пятницкого за период массового лёта бабочек первого поколения, от плодовитости которого зависит в большей степени общий уровень численности вредителя в текущем году. При ретроспективном анализе погодных условий учитываются три показателя предшествующего года: средняя температура июня в отклонениях от многолетней нормы; ГТК периода массового лёта бабочек последней генерации; сумма эффективных температур (СЭТ) за период от начала массового лёта бабочек последнего поколения до устойчивого перехода температуры воздуха через 15°C в сторону её понижения с учётом сроков наступления критического фотопериода. В текущем году принимаются во внимание: время устойчивого перехода температуры воздуха через 17°C в сторону её повышения в отклонениях от многолетней нормы; средняя температура периода массового лёта бабочек перезимовавшего поколения; ГТК периода массового лёта бабочек перезимовавшего поколения (Поляков и др., 1978).

Степень оптимальности погодных условий оценивается по трёхбалльной шкале: 3 балла - оптимальные условия; 2 балла - сравнительно благоприятные; 1 балл - неудовлетворительные, экстремальные. Для получения общей количественной характеристики года суммируют балловые оценки,

характеризующие условия развития вредителя в предшествующем году, и оценки состояния среды весной и летом текущего года. Это позволяет дать интегрированную количественную характеристику благоприятности года для развития лугового мотылька. Годы массового размножения вредителя оцениваются в 14-15 баллов и более, а годы ограниченного расселения и низкой численности - в 10 баллов и менее.

Для выхода вредителя из депрессии и нарастания его численности необходимо как минимум два года подряд с оптимальным состоянием среды (Макарова, Доронина, 1978).

Благоприятные агроклиматические условия для развития лугового мотылька чаще складываются в предшествующем году, когда формируется зимующая популяция, и реже — для созревания бабочек перезимовавшего поколения и развития первого поколения. Учитывая, что реализация потенциальных возможностей популяции, определяемых осенним обследованием, зависит от погодных условий весны, становится понятным, насколько трудно разработать достоверный прогноз распространения гусениц лугового мотылька с годичной и даже сезонной заблаговременностью (Поляков и др., 1978).

В начале XXI столетия была предпринята попытка обобщения накопленного материала по прогнозам численности лугового мотылька (табл. 1.2.1) (Алехин, Кузнецова, 2003).

В условиях массовых размножений лугового мотылька несомненную прогностическую ценность представляют метод расчета площадей, подлежащих обработкам против лугового мотылька, и синоптический метод прогноза дальних миграций (Поляков, 1980; Хомякова, Быкова, 1980; Хомякова и др., 1980; Макарова, Доронина, 1981; Поляков и др., 1985; Макарова, Доронина, 1994).

Все вышеперечисленные методы разработаны исключительно для прогноза численности лугового мотылька, развивающегося в агроценозах. Возможность их применения для прогнозирования численности мотылька в условиях резерваций остается неясной.

В настоящее время мониторинг численности и состояния лугового мотылька осуществляется государственными службами в области защиты растений (в том числе ВИЗР) на территории Российской Федерации и является одной из основных государственных услуг в области защиты растений ФБГУ «Россельхозцентр». На основе оперативной информации специалисты ФБГУ «Россельхозцентр» составляют фитосанитарный обзор, целью которого является информирование юридических и физических лиц, ведущих хозяйственную деятельность в области растениеводства о фитосанитарной ситуации на сельскохозяйственных угодьях. В обзоре отражена тенденция развития экономически значимых вредных объектов и прогнозируемый объем защитных мероприятий на следующий год.

Обзор доступен для скачивания на сайте ФБГУ «Россельхозцентр» <http://rosselhocenter.ru/>. Следует иметь в виду, что мониторинг за состоянием и динамикой численности лугового мотылька проводится лишь на сельскохозяйственных угодьях, когда как основные очаги размножения вредителя локализованы зачастую за их пределами.

В целях повышения точности прогноза развития лугового мотылька необходимо точнее локализовать очаги размножения лугового мотылька, отслеживать и прогнозировать миграции имаго вредителя, что может быть достигнуто при помощи геоинформационных систем мониторинга.

Таблица 1.2.1 Температурно-влажностные показатели развития лугового мотылька в критические периоды (Алёхин, Кузнецова, 2003)

| Показатели | Количественная характеристика | Баллы |
|--|--|-------|
| Средняя температура за период развития гусениц, °С | +20,1 - +21°С | +4 |
| | +19,1 - +20°С и +21,1 - +22°С | +2 |
| | +18,1 - +19°С и более +22°С | 0 |
| | 17,1 - +18°С | -2 |
| | менее +17°С | -4 |
| ГТК за период развития куколок | 0,9 - 1 | +2 |
| | 0,6 - 0,8 и более 2 | -2 |
| | 0,5 и менее | -4 |
| Средняя температура за период лёта бабочек, °С | Более +20°С | +8 |
| | +19,1 - +20°С | +4 |
| | +18,1 - +19°С | +2 |
| | +17,1 - +18°С | -4 |
| | +17°С и менее | -8 |
| ГТК за период массового лёта бабочек | 0,9 - 1,1 | +2 |
| | 1,2 - 1,7 | +4 |
| | 1,8 - 2 | 0 |
| | 0,7 - 0,8 и 2,1 - 2,5 | -2 |
| | 0,5 - 0,6 и более 2,5 | -4 |
| | Менее 0,5 | -6 |
| СЭТ за период от начала массового лёта бабочек поколения, предшествующего зимующему, до установления среднесуточной температуры ниже +12°С | 241 - 380 | +4 |
| | 221 - 240 | +2 |
| | 191 - 220 и 381 - 420 | 0 |
| | 150 - 190 и 421 - 450 | -2 |
| | Менее 150 и более 450 | -4 |
| Сумма баллов по показателям | Изменение состояния популяции | |
| +4 | Без изменений | |
| Более +4 | Увеличение численности вредителя, переход популяции на более высокую фазу развития | |
| Менее +4 | Снижение численности, переход популяции к предыдущей фазе развития | |

1.3 Миграции лугового мотылька

Изучение массовых миграций насекомых чрезвычайно сложно, прежде всего, в техническом отношении, что, несомненно, сдерживает проведение таких работ.

Несмотря на разнообразие, миграции представляют собой адаптацию, направленную на использование ресурсов среды, обилие и доступность которых варьируют в пространстве и времени либо закономерно в течение сезона, либо неким случайным образом (Dingle, Drake, 2007).

Прогноз распространения и развития лугового мотылька в значительной мере осложняется из-за возможности перелетов бабочек на большие расстояния. Такие перелеты наблюдаются довольно часто, и многие исследователи связывают внезапные вспышки размножения именно с миграцией бабочек. Высокая миграционная активность взрослой фазы мотылька является, пожалуй, главной экологической особенностью данного вида, с которой связаны многие специфические черты его поведения.

Исследователи выделяют два типа миграций (Мельниченко, 1934а, б, 1936). Первый тип - это местные миграции, которые совершают бабочки на небольшие расстояния. Такие миграции предпринимаются в поисках стадий с цветущими растениями в целях осуществления обязательного дополнительного питания, а несколько позже - для обнаружения участков с подходящими растениями для откладки яиц. Второй тип миграций также связан с поиском дополнительного питания и условий реализации репродуктивного потенциала особей. Однако если в первом случае говорится о «диффузном» распределении имаго по местности, то во втором мы имеем дело с явно выраженным однонаправленным перемещением большой массы бабочек за пределы региона обитания. Дальние миграции совершаются полуактивно в системе циклонных ветров и поэтапно. Чаще всего наблюдаются перелеты суточной продолжительности. При этом отмечаются следующие три фазы: подъем бабочек в верхние слои атмосферы, перемещение воздушными течениями и оседание на новой территории (Поляков, Макарова, 1976; Макарова, Доронина, 1988, 1994). Подъем имаго происходит в условиях антициклонального типа погоды и стимулируется поиском оптимальных термических условий при ночных инверсиях. Вторая фаза связана с фронтальными процессами в атмосфере и определяется скоростью и направлением ветра. Завершающая фаза перелета (оседание) осуществляется в условиях циклонического типа погоды. Суммарная дальность перелета может достигать тысячу и более километров (Кнорр, 2011). Важно подчеркнуть, что приведенная выше схема далеко не полностью раскрывает сложный и недостаточно изученный механизм дальних миграций у лугового мотылька, которые, по всей видимости,

случаются не только во время вспышек размножения, но и в периоды депрессий, что подтверждается расчетом таблиц выживаемости (Малыш, 2006).

Еще в 30-е годы прошлого века была обнаружена тесная связь миграций лугового мотылька с циклоническими депрессиями (Пятницкий, 1936), и А.В. Знаменский (1932), по-видимому, был первым, кто обратил внимание на то, что способность имаго перемещаться с воздушными потоками к центрам циклонических депрессий, где обилие влаги стимулирует созревание яйцепродукции у самок и обеспечивает гусениц необходимым кормом, могла сформироваться у лугового мотылька именно «в условиях засушливых степей, аборигенным обитателем которых он, очевидно, и является». Синоптическая модель дальних миграций лугового мотылька в современном виде окончательно сформировалась в 70-х годах прошлого века (Макарова, Доронина, 1994), так что сейчас траектории перелетов, высоту, скорость, дальность, а также переносимую воздушными потоками биомассу насекомых можно оценивать методами радиолокации или дистанционного мониторинга со спутников. Но на практике эти разработки ВИЗР в той или иной мере удалось реализовать не в России, а в Китайской Народной Республике, где с 1949 г. зарегистрировано три сильнейших вспышки массового размножения лугового мотылька (1953-1959, 1978-1984 и 1996-наши дни). И если в нашей стране миграции лугового мотылька отмечают, как и 70 лет назад (Стрельников, 1935; Мельниченко, 1936) «на глазок», то в Китае за перелетами вредителя следят радары, видовой состав мигрантов уточняется специальными световыми ловушками и аэростатами, и для трассировки миграционных потоков в реальном времени используется информация, поступающая от сети метеостанций (Feng et. al., 2004; Zhang Yun-Hui et. al., 2007). Используя результаты мониторинга миграционной активности лугового мотылька, китайские специалисты объясняют вспышки размножения, зарегистрированные на севере Китая, отчасти залетами вредителя с территории России (Chen Xiao et. al., 2008; Luo Lizhi et. al., 2009). К сожалению, опыт, накопленный в КНР по отслеживанию миграций лугового мотылька, не может быть с легкостью перенесен

в Россию, в том числе из-за неразвитости отечественной сети метеостанций (Фролов, 2011а).

Вследствие высокой миграционной активности бабочек, мотыльку не свойственна приуроченность действующих очагов к постоянным станциям и сельскохозяйственным культурам, так что непрерывные перемещения в пространстве очагов с высокой плотностью гусениц существенно сдерживают проявление численной реакции энтомофагов. Миграции позволяют мотыльку постоянно уходить от своих паразитов и хищников, как бы очищаясь от них. Миграции служат также способом снизить чрезмерно высокую плотность, часто наблюдаемую в очагах массового размножения (Пятницкий, 1934). Вероятно, миграции следует рассматривать как адаптивный признак вида, позволяющий луговому мотыльку переживать ряд критических периодов жизненного цикла. С феноменом дальних миграций связана главная трудность прогнозирования уровня угрозы посевам от вредителя, поскольку готовые к откладке бабочки лугового мотылька могут совершенно неожиданно появиться в районах, где местного запаса и очагов размножения еще не было.

1.4 Распространение лугового мотылька в России и сопредельных странах

Современный ареал лугового мотылька весьма обширен. Массовые размножения вредителя, кроме России, периодически отмечались в США, Канаде, северных районах Монголии и Китая, Казахстане, Иране, Турции, Украине, Молдавии, Польше, Чехии, Словакии, Австрии, Румынии, Болгарии, Венгрии, на территории бывшей Югославии.

Впервые границы ареала, области высокой численности и зоны массовых размножений вредителя на территории СССР были описаны И.В.Кожанчиковым (1941) по результатам наблюдения за вспышками размножений в первой половине XX в. (рис.1.4.1). В последнее время появились карты распространения, зон высокой вредоносности и очагов массового размножения насекомого,

составленные с учетом особенностей проявления вспышек размножения во второй половине XX–начале XXI в. (рис. 1.4.2).

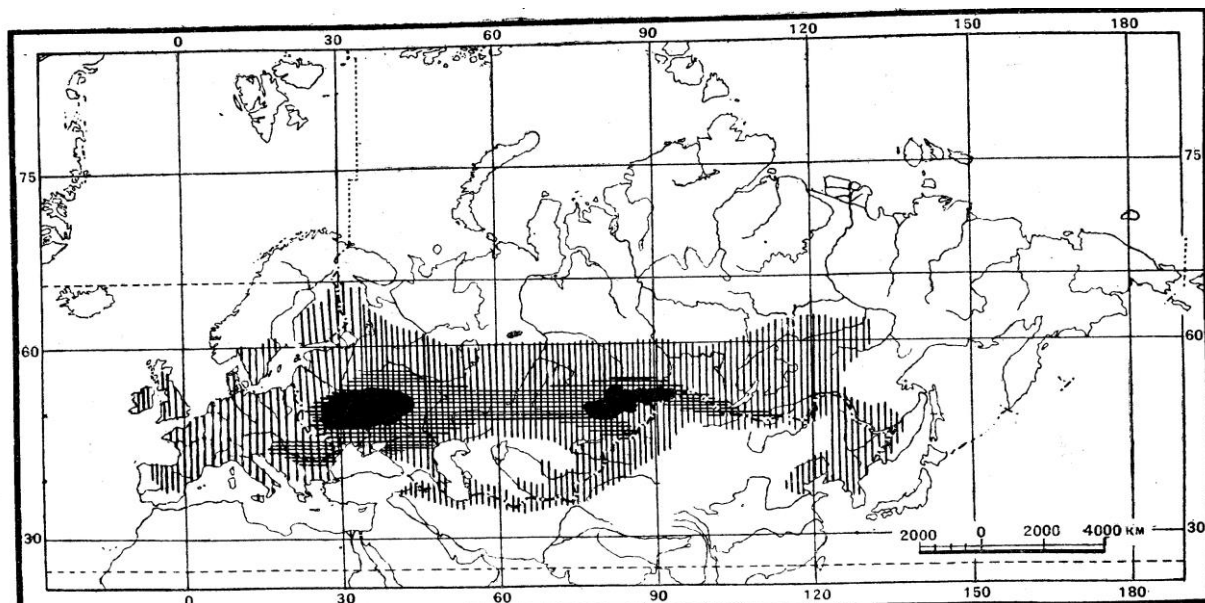


Рисунок 1.4.1 Область распространения лугового мотылька: сеткой отмечены области высокой численности; зачернены территории массовых размножений (Кожанчиков, 1941)

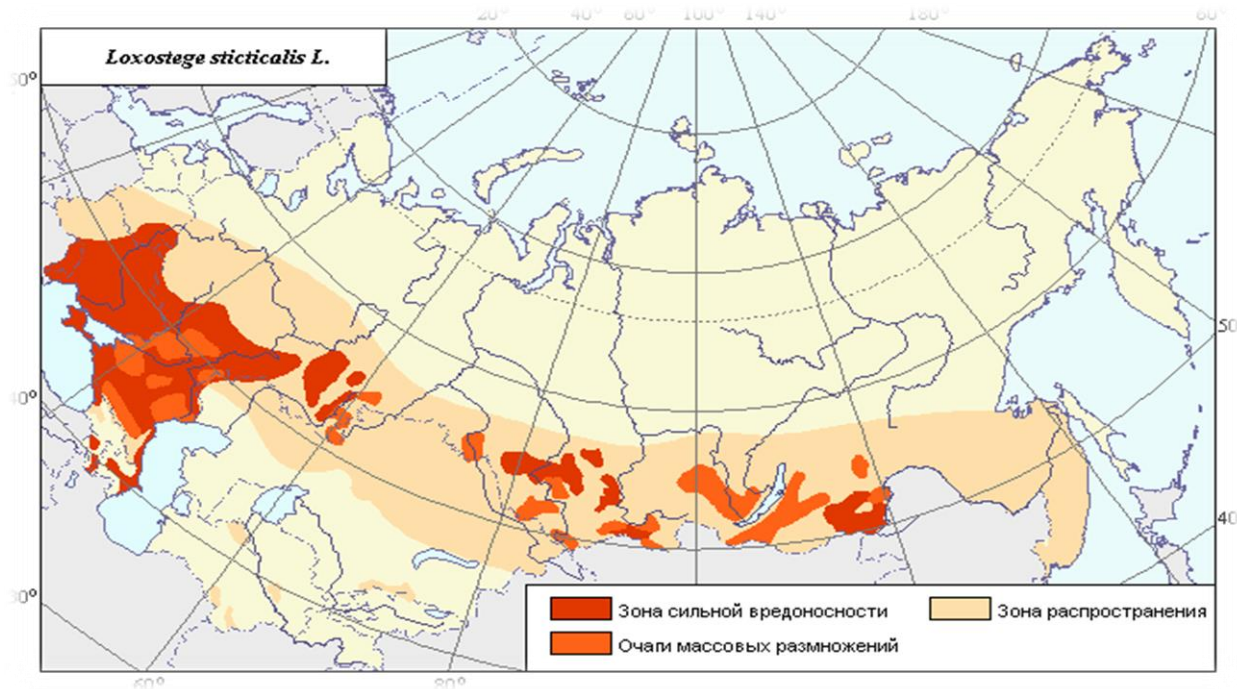


Рисунок 1.4.2 Конфигурация ареала и зон вредности лугового мотылька на территории бывшего СССР (http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Loxostege_sticticalis/map/), опубликованная на сайте «Агроэкологического атласа России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения» (Кузнецова, Чумаков, 2004)

В Сибири в годы, благоприятствующие его массовому размножению, бабочки вредителя проникают далеко на север в несвойственную им лесную зону

до Центральной Якутии включительно, а гусеничные очаги в это время имеют почти повсеместное распространение. Напротив, в фазу депрессии мотыльк смещается к югу, практически не выходя за пределы степной зоны (Кнорр, 1995).

Важно отметить, что в пределах ареала вредителя существование постоянных очагов размножения на территории России, самый западный из которых Калмыцко-Астраханский, удален не менее чем на 5000 км от зоны массового размножения в Забайкальском крае. Хотя во время вспышек массового размножения ареал лугового мотылька становится сплошным, в периоды депрессий он сильно фрагментируется. Если предположить, что отдельные очаги размножения способны перманентно сохраняться изолированно друг от друга, то весьма вероятно их генетическая сегрегация в результате отбора или дрейфа генов, и во время очередной вспышки, когда ареал опять становится сплошным, генофонд вредителя будет обогащаться за счет объединения генных пулов ранее изолированных популяций насекомого.

Ареал лугового мотылька принято подразделять на зоны постоянного, временного и эпизодического размножения. Это деление, принятое для Европейской территории бывшего СССР (Кожанчиков, 1941) с небольшими изменениями было распространено и на Западную Сибирь (Кнорр, Горбунов, 1995). Однако, ясности по поводу того, какими факторами обуславливается такое структурирование ареала, до сих пор нет. Еще в 1934 г. А.Н. Мельниченко писал, что «никто так и не смог указать строго локализованных очагов размножения мотылька, какие, например, известны для азиатской саранчи. Наоборот, обследования запасов зимующих гусениц, произведенные в 1929, 1930, 1931 и 1932 гг., определенно показывают, что у лугового мотылька таких строго локализованных очагов размножения не имеется, а что эти очаги каждый год передвигаются в обширной зоне». Г.К. Пятницкий (1936), подводя итог масштабным исследованиям многолетней вспышки массового размножения лугового мотылька в 30-х годах 20 века, писал, что «как зона „случайных залетов”, так и зона „постоянных очаговых резерваций” являются по их пригодности для развития мотылька вполне равноценными. Однако в южных степных районах, в

зоне „постоянных очаговых резерваций” развитие мотылька приобретает характер внезапной вспышечности».

1.5 Изучение генетики лугового мотылька

В конце 60-х годов база популяционно-генетических исследований существенно расширилась благодаря появлению методов визуализации наследственной изменчивости в форме изоферментов и аминокислотных последовательностей (Lewontin, 1969). А в середине 80-х годов новый импульс популяционным исследованиям был дан благодаря появлению новых методов молекулярно-биологического анализа, которые с каждым годом становятся все более доступными, изощренными и эффективными. По сути возникло новое направление популяционной экологии - молекулярная экология (Freeland, 2005), которая рассматривается как новая отрасль знания на стыке молекулярной биологии и экологии, изучающая влияние экологических факторов на молекулярные структуры (в частности, ДНК, РНК) живого организма (Дедю, 1989).

Сейчас при разработке самых разных вопросов энтомологии, например, для уточнения систематики и филогении (эволюционного родства), выявления пищевых цепей и анализа популяционных структур, решения самых разных прикладных вопросов - от охраны природы до борьбы с переносчиками опасных заболеваний и сельскохозяйственными вредителями, широко используются технологии, основанные на молекулярных маркерах (Bossart, Pashley Prowell, 1998; Hoy, 2000; Hawthorn, 2001; Salvato et. al., 2002; Van Der Wurff et. al., 2003; Wimp et. al., 2004; Schmid-Hempel, 2004; Sheppard, Harwood, 2005; Torres et. al., 2006; Clark et. al., 2007).

Эти маркеры, в частности, служат незаменимым средством при изучении широкого круга вопросов, связанных с анализом популяционных структур у мигрирующих видов, путей миграций и собственно процесса расселения (Liebherr, 1988; Loxdale, Lusha, 2001; Osborne et. al., 2002; Ryne, Bensch, 2008), который, как

известно, представляет собой один из наиболее трудно регистрируемых факторов динамики численности насекомых (Викторов, 1968).

Методология молекулярных маркеров использует в основном такие свойства молекулы ДНК как способность к гибридизации по принципу комплементарности и возможность избирательного гидролиза ДНК ферментами рестрикции. Многообразные типы ДНК-маркеров можно разделить на 2 основные группы: полученные на основе гибридизации со специфичными пробами и полученные при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР). Число различных типов амплификационных маркеров все время возрастает, что связано с доступностью методов ПЦР.

Технологии создания ДНК-маркеров направлены на выявление полиморфизма последовательностей ДНК.

Идеальным объектом для изучения генетических особенностей, родственных связей является митохондриальная ДНК (мтДНК). Митохондриальная ДНК — ДНК, находящаяся (в отличие от ядерной ДНК) в митохондриях, органоидах эукариотических клеток. Так как мтДНК не является высоко консервативной и имеет высокую скорость мутирования, она является хорошим объектом для изучения филогении живых организмов.

Генетическое исследование мтДНК представляет собой выявление индивидуальных точковых нуклеотидных изменений в ДНК митохондрий, их отождествление или дифференцировку. В мтДНК гены очень плотно "упакованы". Несмотря на то, что в мтДНК очень мало tandemных повторов, она буквально "напичкана" точковыми мутациями, что делает ее весьма вариабельной. Именно эти мутации детектируют и анализируют с помощью секвенаторов при исследовании мтДНК.

Кроме того, мтДНК обладает рядом особенностей, которые отличают ее от ядерной ДНК: она не подвержена рекомбинации, поэтому вся молекула изменяется только путем мутирования; мтДНК передается потомству вместе с цитоплазмой, т.е. является гаплоидной и наследуется только по материнской линии. И в-третьих, мтДНК можно выделить из любого биологического материала, благодаря

большому количеству копий мтДНК, что может быть единственным источником ДНК - например, при сильно деградированной ядерной ДНК или недостаточности биологического материала.

Можно также отметить, что следы изоляции популяций в прошлом сохраняются в мтДНК на протяжении более длительного периода по сравнению с ядерной ДНК. Кроме того, если самцы, какого-то вида мигрируют чаще, чем самки, то дивергенция популяций может не проявляться по аллозимам, но будет фиксироваться по мтДНК, наследуемой по материнской линии. При равных миграционных способностях у обоих полов для препятствия дивергенции по мтДНК необходим вчетверо более интенсивный обмен мигрантами, чем для достижения аналогичного эффекта по ядерным генам (Bilington, Hebert, 1991).

Молекулярно-генетические подходы демонстрируют высокую эффективность выявления популяционных структур у насекомых: хорошим примером могут служить исследования, проведенные на перелетной саранче *Locusta migratoria* L.) (Chapuis et. al., 2008, 2009). Так, показано, что размножение этого вида в ареале осуществляется в соответствии с концепцией метапопуляции; при этом была обнаружена частичная генетическая обособленность между популяционными группировками, склонными часто давать вспышки массового размножения, и теми, у которых численность долгое время поддерживается в стабильном состоянии (Chapuis et. al., 2009). Методом AFLP среди европейских популяций адмирала *Vanessa atalanta* (L.) выявлены кластеры, не только отличающиеся путями миграций, но и в той или иной степени генетически изолированные друг от друга. Хлопковая совка *Helicoverpa armigera* Hübner - широко распространенный многоядный вид, склонный к миграциям разной степени дальности (Zalucki et. al. 1986, 1994; Gregg et. al., 2001; Feng et. al., 2004). Благодаря оценке генетической изменчивости по 5 микросателлитным локусам установлено, что уровень миграционной активности насекомого в Австралии сильно колеблется в зависимости от сезона и местообитания насекомого (Scott et. al., 2007). Хлопковый долгоносик *Anthonomus grandis* Boheman проник на юго-восток США из Мексики около 110 лет тому назад. В результате оценки

генетической дифференциации популяций насекомого по 11 микросателлитным локусам был охарактеризован уровень миграционной активности насекомых, не превышающий, как правило, 300 км, а созданная база данных микросателлитов позволяет определить наиболее вероятный источник реинтродукции насекомого в те области, где долгоносик был уничтожен с помощью генетических методов борьбы (Kim, Sappington, 2006). Популяционный полиморфизм рисовой галлицы *Orseolia oryzae* Wood Mason, оцененный методом AFLP, позволил надежно диагностировать не только биотипы насекомого, но и их распространенность по регионам Китая, Индии, Непала, Шри-Ланки (Katiyar et. al., 2000). В отличие от мобильных видов, у энтомологических объектов, склонных к оседлому образу жизни, таких как комары *Aedes aegypti* L., пространственная сегрегация популяций может наблюдаться уже на расстояниях порядка полутора десятков километров (Herrera et. al., 2006; Urdaneta-Bracco et. al., 2007; Marquez et. al., 2008; Scarpassa et. al., 2008).

К сожалению, молекулярные маркеры к изучению популяционной структуры лугового мотылька не применялись вплоть до самого последнего времени. Лишь в 2010 г. вышла первая публикация, посвященная генотипированию насекомых, отловленных в 5 провинциях Китая (точки сбора насекомых были удалены друг от друга на максимальное расстояние 1400 км) (Jiang Xingfu et. al., 2010). Охваченная исследованием китайских специалистов территория представляет собой относительно небольшой фрагмент ареала насекомого. В рамках данной работы появляется возможность охватить ареал практически целиком, когда наиболее далеко удаленные друг от друга выборки насекомых были взяты на расстоянии порядка 6000 км.

1.6 Сезонно-циклические адаптации и их значение для размножения лугового мотылька

Типичной и наиболее изученной формой сезонно-циклической адаптации у насекомых является диапауза. Она обнаружена у представителей всех отрядов насекомых. В разных группах растительного и животного мира такое состояние может существенно отличаться, но решает одну и ту же экологическую задачу - обеспечить приспособление организма к ритму климата, к чередованию неблагоприятных и благоприятных для развития времен года.

Согласно современным представлениям, диапауза насекомых - это гормонально обусловленное состояние организма, характеризующееся комплексом морфологических, физиологических и поведенческих особенностей (Ушатинская, 1990). В большинстве случаев при диапаузе прекращается питание, а возможность выживания в течение длительного времени обеспечивается благодаря низкому уровню метаболизма, который позволяет экономно расходовать накопленные резервы. В целом диапауза имеет универсальный характер, так как способна решать различные экологические задачи. Она может обеспечивать и переживание зимнего периода, и периодический недостаток корма летом, и переживание засух, причем возникает синхронно с регулярным наступлением неблагоприятных условий и контролируется особыми экологическими и физиологическими механизмами. Еще одна важная функция диапаузы - синхронизирующая. Именно диапауза позволяет синхронизировать развитие особей внутри популяции после завершения зимовки или эстивации (летний покой), что создает благоприятную ситуацию для встречи полов. Также диапауза синхронизирует сезонное развитие фитофагов с определенными фенофазами их кормовых растений, а хищников и паразитов - с сезонными циклами их жертв и хозяев.

Сезонное развитие насекомых умеренной зоны регулируется закономерно меняющейся в течение лета длиной светового дня. Эволюционно это оформилось как фотопериодическая реакция (ФПР) (Данилевский, 1961).

При этом ФПР каждой географической популяции чаще всего характеризуется своей наследственно закрепленной изменчивостью параметров в зависимости от широты, долготы и высоты местообитания. Именно благодаря этому осуществляется относительно полное соответствие сезонного цикла местной популяции локальным условиям климата в пространстве видového ареала. В подавляющем большинстве случаев такая строгая синхронизация, несомненно, адаптивна. Она позволяет максимально использовать ресурсы и своевременно формировать зимовочное состояние, обеспечивая, таким образом, постоянное существование локальной популяции в конкретной местности. Одновременно она препятствует дальним перемещениям насекомых даже в пределах видového ареала, которые приводят к нарушению гармонии сроков формирования диапаузы и параметров ФПР локальной популяции (Данилевский, Кузнецова, 1968).

Основной экологической характеристикой ФПР является ее фотопериодический порог (или критический фотопериод) – длина дня, при которой возникает диапауза у 50% особей в популяции. Проще говоря, ФПР делит весь вегетационный сезон на два альтернативных периода: до критической длины дня идет активное развитие популяции, позже - начинается формирование диапаузы. Широко распространены два типа ФПР: длиннодневная и короткодневная; в первом случае развитие осуществляется при длинном световом дне, а при коротком – возникает диапауза. Длиннодневная ФПР – обычна для поливольтинных видов умеренных широт, имеющих факультативную диапаузу. Короткодневная ФПР бывает необходима насекомому для ухода на летний покой (эстивацию); в этом случае начало диапаузы стимулирует длинный фотопериод.

Развитие лугового мотылька характеризуется гетеродинамностью и полициклическостью и регулируется длиннодневной ФПР. Гусеницы всех возрастов чувствительны к влиянию длины дня, а прониимфы диапаузируют внутри кокона в почве (Данилевский, 1961; Горышин и др., 1980; Волкович, Горышин, 1982; Саулич и др., 1983).

Так, в работах А.Х. Саулич (2009) критический фотопериод для взаимно перемещенных насекомых из Белгорода (50° северной широты), Хабаровска (48°

с.ш.), Славянска-на-Кубани (45° с.ш.) и Нальчика (43° с.ш.) оказался практически одинаковым (около 14 час 45 мин) и мало менялся в диапазоне температур от 17° до 25°. Похожие результаты были получены и китайскими специалистами (Huang Shao-Hong et. al., 2009). Географическая изменчивость ФПР у исследованных популяций проявилась слабо. В то же время ФПР, четкая в лабораторных экспериментах, в природных условиях не обнаруживала лидирующей роли в отношении контроля сезонного развития насекомого при относительно невысоких температурах; при 17-18° диапауза формировалась уже в первом поколении вне связи с критической длиной дня (Горышин и др., 1980). Однако на фоне высоких температур ФПР лугового мотылька надежно обеспечивала контроль сезонного развития насекомого (Саулич, 1986). На основании проведенных экспериментов и фенологических наблюдений было высказано предположение, что параметры ФПР лугового мотылька в наибольшей степени соответствуют фото-термическим условиям степей юга Украины и Северного Кавказа, где имеет место оптимальная синхронизация сезонного развития вида с ритмом климата. Севернее (в лесостепной зоне) эта синхронизация нарушается, и экологический компромисс достигается формированием ранней диапаузы (Саулич и др., 1983; Горышин и др., 1986). Это выражается в приостановке развития части прониимф летних генераций, т.е. неполном окрылении летних поколений этого вредителя. На эту особенность развития лугового мотылька впервые обратили внимание в Европе, о чем упоминается еще в работах немецких авторов (Heinemann, 1865). Позже об этом сообщали и российские исследователи (Steinberg, Kamensky, 1936). Высказывалось даже мнение, что длительная диапауза предкуколки в течение нескольких лет подряд может способствовать накоплению запаса вредителя в почве и быть причиной внезапного массового появления бабочек в благоприятный для их размножения год. Таких суждений, в частности, придерживался А.В. Знаменский (1933), считавший, что факультативная диапауза гусениц летних генераций является адаптивным признаком лугового мотылька, направленным на переживание частых летних засух. Сведения о диапаузе порой значительной части

особей летних генераций встречаются и в работах 70-80 гг. прошлого века (Гейспиз и др., 1978; Горышин и др., 1980; Поляков и др., 1978; Саулич и др., 1983).

Известно, что продолжительность диапаузы сильно варьирует среди насекомых в связи с особенностями их жизненных циклов. Постепенные изменения, происходящие в ходе диапаузы и, в конце концов, приводящие к ее изживанию, обозначаются терминами «диапаузное развитие» или «реактивация» (Саулич, Волкович, 2004). Независимо от прочности диапаузы для ее прекращения и возобновления активного развития, необходимо воздействие особых условий, вызывающих реактивацию диапаузирующих особей. Прекращение диапаузы возможно под воздействием низкой температуры (холодовая реактивация) или длины дня (фотопериодическая реактивация) (Саулич, Волкович, 2004). Реактивирующее действие низкой температуры и фотопериода различается по механизму, но приводит к одному эффекту - восстановлению активности мозга и запуску гормональных процессов, приводящих к метаморфозу. Для понимания удельной роли холодовой реактивации большое значение имеет выявление температурных границ. Степень благоприятности условий реактивации может быть оценена по выживаемости прониимф, динамике их окукливания, темпам вылета бабочек.

Лабораторные исследования показали, что при полной темноте диапауза возникает у всех особей лугового мотылька независимо от средней температуры и амплитуды терморитма, что доказывает наличие у лугового мотылька термопериодической реакции (ТПР). Вполне вероятно, что ТПР может иметь экологическое значение и при формировании диапаузы в летних поколениях, однако против этого свидетельствует относительная термостабильность ФПР вредителя, доказанная в лабораторных условиях (Саулич, 2009). С другой стороны, наблюдения в природе свидетельствуют, что ФПР лугового мотылька надежно «работает» лишь на фоне относительно высоких температур, но не обеспечивает полного контроля сезонного развития в холодные годы, в результате чего даже при длинном дне уход в диапаузу может достигать 80% (Саулич, 1999).

В известной мере ранняя диапауза, наступающая у лугового мотылька в середине лета и переходящая в зимнюю диапаузу, может рассматриваться в качестве альтернативного миграциям способа ухода насекомых от неблагоприятных условий среды. Диапауза такого типа была впервые обнаружена при изучении сезонного развития лугового мотылька в природных условиях Белгородской обл. (Саулич и др, 1983; Саулич, 1999). В лабораторных опытах диапауза у этого вида обычно отмечалась у подавляющего большинства прониимф только в короткодневных условиях и рассматривалась как типичная зимняя диапауза, в длиннодневных условиях диапаузу формировали лишь единичные особи (Данилевский, 1961; Горышин и др., 1980; Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004; Huang et. al., 2009; Аханаев и др., 2013).

Возникновение ранней диапаузы у насекомых в природных условиях - явление, возможно, не редкое, поскольку каждая природная популяция характеризуется той или иной степенью гетерогенности по тем или иным признакам, в том числе и по вольтинизму. Среди внешних индукторов ранней диапаузы, могут выступать самые разные факторы: температура, влажность, пища и т.д. Вопрос заключается в том, как прониимфы лугового мотылька, имеющие непрочную диапаузу, переживают летние неблагоприятные для покоящихся насекомых условия, длительно подвергаясь действию высоких летних температур, насколько негативным может оказаться несоответствие условий внешней среды требованиям диапаузирующих стадий? Когда начинается реактивация в случае преждевременной диапаузы и необходимо ли для нее действие низких (околонулевых) положительных температур, обычно обязательных для терминации зимней диапаузы у насекомых?

Ответы на эти вопросы важны как для анализа и моделирования динамики популяций лугового мотылька, так и для понимания факторов, детерминирующих южные границы его ареала (Афонин и др., 2013).

1.7 Факторы, влияющие на динамику численности лугового мотылька

К факторам, влияющим на динамику численности лугового мотылька, относятся, прежде всего, абиотические факторы, а также биотические и антропогенные.

Среди абиотических факторов следует в первую очередь упомянуть радиационный режим местности, атмосферную циркуляцию, метеорологические элементы погоды (температуру, осадки, атмосферное давление), которые, как правило, воздействуют на особей популяции с примерно равной интенсивностью в широком диапазоне плотностей.

Антропогенные факторы проявляются в виде широкого спектра многогранных воздействий хозяйственной деятельности человека на природу. Эта деятельность оказывает весьма существенное воздействие на жизнь и развитие организмов многих видов животных, растений и насекомых, в том числе изменяя интенсивность и соотношение эффектов тех или иных природных факторов (Добровольский, 1969). Выступая в качестве преобразующего природу фактора, деятельность человека коренным образом изменяет сложившиеся тысячелетиями природные взаимоотношения организмов со средой (Бей-Биенко, 1966).

Сельскохозяйственное освоение больших территорий привело к широкому распространению нового типа ценозов - агробиоценозов, в которых отношения между живыми организмами значительно отличаются от таковых в естественных условиях.

Насекомые адаптируются к изменяющимся условиям среды в агроценозах, что приводит к возникновению генетических изменений, например, формированию резистентности к пестицидам в популяциях вредных объектов (Новожилов и др., 1988). Результатом глобального потепления климата за прошедшие десятилетия стало изменение ареалов живых организмов, для которых температура является критическим фактором развития. Например, согласно данным Всемирного Фонда Дикой Природы и Российского Регионального

Экологического Центра, в настоящее время ареалы кровососущих членистоногих расширяются в северно-восточном направлении (Ревич и др., 2004).

Биотические факторы - это факторы живой среды, влияющие на жизнедеятельность организмов. Важнейшую роль в жизни насекомых играют их взаимоотношения с различными живыми организмами - животными и растениями. Все эти живые силы природы выступают в качестве биотических факторов среды, воздействующих на каждый отдельный организм и его совокупность - популяцию и вид.

Численность массовых видов насекомых активно регулируется как внутривидовыми (внутрипопуляционными), так и межвидовыми механизмами. Основной фактор внутривидовых взаимодействий - плотность популяции, во многих случаях являющийся критическим показателем и вызывающий разнообразные перестройки структуры популяции на эпигенетическом уровне. Межвидовые взаимодействия - это, прежде всего, влияние паразитов, хищников и патогенных микроорганизмов на насекомых.

Паразиты и хищники

Хищные и паразитические организмы, питающиеся насекомыми, именуется энтомофагами. Среди энтомофагов прежде всего выделяются насекомоядные членистоногие, паразитические (прежде всего перепончатокрылые и двукрылые насекомые) и хищные (такие как клещи, пауки, полужесткокрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые и т.д.). На луговом мотыльке отмечен довольно широкий круг естественных врагов, насчитывающий от 35-48 (Демокидов, 1904; Мейер, 1930; Дроботько, 1938; Вронских и др., 1976) до 200 (Дядечко и др., 1976) видов. Кроме того, к энтомофагам относят и позвоночных — насекомоядных птиц и млекопитающих, для которых насекомые составляют основную часть рациона, а также всеядных, питающихся насекомыми регулярно или случайно при их высокой численности, как и любым другим подходящим кормом (Суитмен, 1964).

Большинство энтомофагов лугового мотылька — потребители неимагинальных стадий развития — яиц, гусениц, куколок. Яйца и куколки неподвижны, гусеницы менее подвижны и менее склеротизированы, чем имаго; кроме того, яйца и гусеницы гораздо более многочисленны, чем взрослые особи насекомых. Энтомофаги растительноядных насекомых — консументы второго порядка; их существование в био- и агробиоценозах определяется наличием консументов первого порядка — фитофагов. На фоне различных требований естественных врагов и их жертв к окружающей среде и способности к воспроизводству популяций в процессе эволюции вырабатывались механизмы равновесия соотношений фито- и энтомофагов, основанные на том, что полное истребление первых ведет к элиминации последних (Гусев, 1991; Vinson, 1990, Hoch et. al., 2000). В связи с этим эффективность энтомофагов в полевых условиях при естественном расселении обычно не превышает 85-90 % (Викторов, 1967; Гусев, 1991). Особенности регуляции отношений между фито- и энтомофагами во многом определяются степенью специализации последних.

Специализированные виды энтомофагов приспособлены к существованию за счёт насекомых определённой таксономической группы. При широком диапазоне специализации проявляется приуроченность к питанию насекомыми — представителями одного семейства. При узкой специализации энтомофаги питаются насекомыми одного вида или нескольких близкородственных видов (Гусев, 1991). Для узкоспециализированных видов энтомофагов свойственно нарастание численности с ростом популяции хозяина, что обеспечивает их высокую эффективность при самых разных уровнях плотности популяций вредителя (Викторов, 1967). Однако узкоспециализированным видам энтомофагов свойственен и более узкий диапазон требований к абиотическим факторам среды, что приводит к неспособности ими контролировать численность вредителя на всей территории его ареала. Особенно большое значение энтомофаги с узкой специализацией имеют как регуляторы численности вредителей со специфическими особенностями морфологии и экологии; наиболее широко известно удачное использование специализированных естественных врагов для

борьбы с завезенными с других территорий адвентивными видами вредителей — кровяной тлей, мучнистыми червецами, щитовками и т.п. (Суитмен, 1964; Гусев, 1991).

Многоядные виды начали привлекать основное внимание исследователей в 60-80 гг. благодаря успешному применению трихограммы (Лебедянская и др., 1936) и разработке принципов направленного использования златоглазок, кокцинеллид, хищных клопов, клещей и некоторых жуужелиц. Многоядные энтомофаги за счет широкого диапазона кормовой базы обладают большей экологической пластичностью, чем узкоспециализированные. Это позволяет им быстро переключаться на питание насекомыми тех видов, которые доминируют в биоценозе в данный период времени (Гусев, 1991).

Среди паразитов лугового мотылька наиболее часто отмечаются: наездники (*p. Apanteles*, *p. Zele*, *Cardiochiles saltator* F., *Orgilus obscurator* Ness., *Cryptus viduatorius* F., *Eulimneria rufifemur* Tromg., *E. xanthostema* Grav., *Phytodietus segmentator* Grav., *Ph. polyzonais* Forst., *Trichogramma evanescens* Weshw. и *Tr. pintoii* Gir.) и тахины (*Eutadeina crucarum* Rond., *Titichaeta poleniella* Rond., *Tachina cinerans*, *T. arucarum auctorum* Rond., *Exorista civilis* Rond). В настоящее время известно 46 видов ихневмонид, 24 вида браконид и 17 видов мух, паразитирующих на гусеницах лугового мотылька (Алехин, 2002). В Сибири И.Б. Кнорр отметил 29 видов паразитов и хищников, в том числе 18 видов перепончатокрылых и 8 видов двукрылых (Кнорр и др., 1997). Из хищных насекомых известны *Melanopus brunvipes* Graw., *Calosoma investigator* Ш., *C. auro-punctatum* Hbst., *C. denticolle* Gebl. и *Chrysopa perla* L. Яйцекладки и гусениц младших возрастов могут уничтожать также осы, кокцинеллиды и муравьи (Алехин, Кузнецова, 2003). Муравьи уничтожают также и коконы лугового мотылька (Малыш, 2006).

Среди насекомоядных позвоночных в первую очередь отмечены птицы — грачи, воробьи, ласточки, скворцы, жаворонки, вороны, галки. Их роль резко возрастает в период осенних и весенних миграций, когда огромные стаи птиц отыскивают резервации вредителя и уничтожают до 25-40 и более процентов коконов с проницедами лугового мотылька (Пидопличка, 1932; Алехин, Кузнецова,

2003). Полезная деятельность птиц и жуужелиц также возрастает, когда из-за водной или ветровой эрозии оголяется верхняя часть коконов, или они оказываются на поверхности почвы вследствие проведённого дискования, боронования или любого другого агротехнического приёма.

Что касается уровня смертности лугового мотылька, то особо пристальное внимание уделяется гибели диапаузирующих гусениц, например, от беспозвоночных хищников - жуужелиц, и от позвоночных - птиц, что объясняется необходимостью оценки степени угрозы лугового мотылька первого поколения посевам сельскохозяйственных культур (Алехин, 2002). Другой существенный фактор смертности прони́мф и куколок - энтомопатогенные нематоды, весьма обычные в почве (Спиридонов, 2001), среди которых наиболее известны представители сем. *Steinernematidae*, способные уничтожать насекомых, либо используя засадную, либо круизную стратегии поиска хозяина (Campbell, Gaugler, 1997; Campbell, Кауа, 2002). При благоприятных условиях для развития нематоды могут вызывать гибель до 60-80% особей жертвы и более (Веремчук, Акрамова, 1986; Данилов и др., 2003; Турицын, 2010). Случай высокой (более 50%) смертности прони́мф лугового мотылька от нематод сем. *Heterorhabditidae* описан в Восточной Сибири (Веремчук, Дружелюбова, 1983). Однако, больше всего свидетельств, касающихся гибели почвообитающих насекомых, приходится на долю энтомопатогенных гифомицетов (Евлахова, 1974; Огарков, Огаркова, 2000).

Патогенные микроорганизмы

К микроорганизмам, способным вызвать болезни насекомых, относятся вирусы, бактерии, микроспори́дии, грибы и нематоды. Помимо того, известны также паразитические протисты - амёбы, грегарины, инфузории, кокци́дии, жгутиконосцы и т.п., однако они встречаются гораздо реже микроспори́дий и лишь в редких случаях способны проявлять высокий уровень патогенности и регулировать численность насекомых-хозяев (Соколова, Исси, 2001; Weiser, 1961).

Вирусы и микроспоридии представляют группу облигатных внутриклеточных паразитов. К облигатным паразитам также относятся все без исключения энтомофторовые грибы. Подавляющее большинство видов энтомопатогенных бактерий, грибы-гифомицеты и нематоды - факультативные паразиты. Основная особенность облигатного паразитизма - полная зависимость паразита от хозяина. По этой причине механизмы адаптации к хозяину наиболее разнообразны и глубоки, а уровень видоспецифичности облигатных паразитов более высок, чем у факультативных. Облигатный паразит стремится к максимально полному использованию ресурсов хозяина, однако для сохранения популяции самого паразита выживание хозяина необходимо хотя бы на минимальном уровне. Факультативные паразиты - бактерии, гифомицеты, нематоды - постоянно присутствуют в почве, где питаются сапротрофным способом, однако при контакте с насекомыми переключаются на паразитирование; вирулентность этих микроорганизмов обычно повышается при частом пассировании через организм насекомого (Борисов и др., 2001).

Микроспоридии - облигатные внутриклеточные паразиты животных, древнейшие паразитические протисты, филогенетически родственные грибам. Они паразитируют в представителях всех крупных таксонов животного царства, от простейших до высших позвоночных и человека. Многие виды микроспоридий высокопатогенны для членистоногих и существенно влияют на численность их популяций (Гробов, 1983). Открытие микроспоридий и начало работы с ними связано с эпизоотией микроспоридиоза у шелкопряда *Bombyx mori*, нанесшей значительный ущерб шелководческой промышленности Европы в начале XIX века (Исси, 1986). Роль заражения микроспоридиями в регуляции численности некоторых массовых видов членистоногих хорошо изучена на ряде чешуекрылых (Исси, 1986; Исси, Нилова, 1967; Siegel et. al., 1988; Vecnel, Andreadis, 1999).

Анализ динамики численности природных популяций лугового мотылька и их зараженности микроспоридиями в Краснодарском крае позволил выявить тесную негативную связь между этими зараженностью имаго микроспоридиями и численностью дочернего поколения в период перехода численности вредителя в

состояние депрессии (Малыш и др., 2006). В этой связи уровень зараженности микроспоридиями наряду с другими показателями состояния популяции лугового мотылька был рекомендован для использования при краткосрочном прогнозе численности этого вредителя. Так, на фоне очищения популяции вредителя от микроспоридиоза следует ожидать нарастания его численности в дальнейшем при прочих благоприятных условиях среды (Токарев и др., 2007). К сожалению, пока еще остается неясным, насколько значительна роль микроспоридий как фактора смертности лугового мотылька в период нарастания численности вредителя и достижения ею максимума.

Что касается гифомицетов, то в период вспышек размножения мотылька гибель пронимф может достигать 50% и более (см. обзор: Алехин, 2002). Так, в среднем за три года наблюдений в Воронежской области гибель пронимф и куколок от грибов *Beauveria bassiana* составила 48%, *Sorospora uvella* - 18%, *Metarrhizium anisopliae* - 4%. Реже (в 14% коконов с погибшими гусеницами) отмечали нематод из рода *Steinernema* (Алехин, Кузнецова, 2003). Энтомопатогенные грибы обладают способностью заражать вредных насекомых и клещей, вызывая их массовую гибель. Кроме того, грибы способны расти на искусственных питательных средах, что позволяет создавать на их основе биологические препараты (Humber, 1997; Огарков, 2000). Воздействие грибного препарата на насекомое начинается уже с проникновения споры в полость его тела через кожные покровы. В теле насекомого спора прорастает в гифу, а затем в мицелий, от которого отчленяются спороносы (конидии). Через 2–8 суток после заражения обычно наступает гибель насекомого вследствие нарушений циркуляции гемолимфы и токсических веществ, от выделения грибом (Крюков, 2007).

Патогенные для насекомых виды грибов сосредоточены в отделе Ascomycota, порядок Нуростреалес. Из числа наиболее известных энтомопатогенов упомянем представителей анаморфных родов *Beauveria*, *Metarrhizium*, *Isaria*, *Hirsutella*, и *Lecanicillium* (Евлахова, 1974; Огарков, 1990; Wood, Thomas, 1996, Леднев и др., 2003), среди которых пальма первенства по распространенности принадлежит *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin. Этот таксон - типичный космополит и

зарегистрирован почти во всех природно-климатических зонах мира, поражая насекомых практически всех отрядов (Огаркова и др., 1973; Евлахова, 1974; Борисов и др., 2001; Леднев и др., 2003, Meyling, Eilenberg, 2007). С позиций современной таксономии энтомопатогенные гифомицеты, традиционно относимые к таксону *Beauveria bassiana* sensu lato, представляют собой комплекс близкородственных видов, трудноразличимых по морфологическим критериям. Молекулярно-генетический анализ позволяет выделить несколько филогенетических группировок, обособленных по признаку географического происхождения (Rehner, Buckley, 2005; Rehner et. al., 2006). Однако и в пределах одного географического пункта изоляты *B. bassiana* демонстрируют значительный уровень генетического и фенетического (в том числе по признаку вирулентности) разнообразия, даже если они выделены из одной популяции насекомых или из одного почвенного образца (Крюков и др., 2007; Леднев и др., 2009). В связи с этим, для понимания взаимоотношений энтомопатогенов данной группы с насекомыми-хозяевами, необходим анализ вирулентных свойств и подбор маркеров для прецизионной идентификации штаммов микроорганизмов, доминирующих в той или иной экосистеме.

1.8 Понятие о фитосанитарном районировании

Районирование территорий, как самостоятельное направление в географии, начало быстро развиваться с XIX века в работах К.И. Арсеньева (1789-1865), заложившего методологические основы районирования и предложившего подходы к экономическому районированию России. Принципиальным моментом стало обоснование принципа объективной реальности районирования, а не представление о нем как о субъективной мысленной конструкции (Hartshorne, 1939).

Точки зрения, согласно которой районы представляют собой реальные целостности, поддающиеся объективному вычленению и описанию, придерживалось большинство ученых, начиная с Н. П. Огарева (1813-1876),

рассматривавшего районы не как нечто застывшее во времени, а как динамически развивающиеся системы. Особо следует отметить заслуги П. П. Семенова-Тян-Шанского (1827-1914), создавшего два варианта районирования Европейской России (1871 и 1880 гг.), а также выдающегося ученого Д. И. Менделеева (1834-1907), более известного своими трудами по химии, нежели географии.

В современной литературе имеется несколько взглядов на районирование. В отечественной географии доминирует взгляд на районирование, как выделение целостных систем, обладающих свойством пространственной нерасчлененности, а иногда и наличием ядра районообразования и районообразующих связей. Физико-географическое районирование принято подразделять на комплексное и частное (отраслевое). Примерами частного районирования могут служить геоморфологическое, климатическое, ботаническое, зоогеографическое и т. д. Частное районирование может рассматриваться как синтез знаний в тех или иных отраслях науки, отражая состояние исследований на данный момент времени (Михайлов, 1985).

Фитосанитарное районирование - одна из наиболее важных задач защиты растений, реализация которой требует глубокого знания факторов (в том числе погодно-климатических), определяющих развитие и распространение вредных объектов (Павлюшин, 2011).

Численность большинства вредных насекомых значительно колеблется во времени и пространстве. Эти изменения, а также неравномерность территориального распределения зависят от действия самых разных факторов, которые либо сдерживают, либо способствуют развитию и размножению вредителей. В зависимости от характера местообитания меняется качественный состав флоры и фауны, состав и характер биоценозов. Даже в годы массового размножения вредного объекта его плотность распространения далеко не одинакова на разных участках. Каждый вид чаще и интенсивнее всего размножается там, где условия обитания оказываются более благоприятными для его развития (Щеголев, 1935).

Неравномерность пространственно-временной структуры оказывает определяющее воздействие на характер вредной деятельности насекомых, питающихся культурными растениями. Соответственно, весьма актуальной является задача районировать области распространения вредителей по степени наносимого ими вреда (Добровольский, 1959). Особенно важно выделить места, где вредоносность тех или иных вредителей достигает максимальных значений. При проведении работ, направленных на изучение особенностей распространения и экономического значения вредных насекомых, обнаруживаются серьезные трудности, обусловленные разнообразием и обилием вредных видов, подвижностью насекомых, резкими колебаниями численности (как по годам, так и по зонам) и, наконец, изменчивостью уровня вредоносности.

Выделение внутри ареала зон и очагов повышенной вредоносности нацелено на привлечение внимания работников службы к тем районам, где чаще возникает необходимость проведения оперативных мероприятий по защите растений (Добровольский, 1959). Задача графического отображения зон различной вредоносности наиболее опасных вредителей и их комплексов приобрела актуальность в СССР с конца 20-х гг. прошлого века. В план работ Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР) с 1935 г. была включена специальная тема, имевшая своей конечной задачей энтомо-фитопатологическое районирование территории СССР по комплексу видов важнейших вредителей и болезней (Щеголев 1935, 1936), благодаря которой появились такие сводки карт, как «Распространение вредных насекомых» Б. В. Добровольского (1959), «Методика территориального многолетнего прогноза болезней растений» под ред. А. Е. Чумакова (1969, 1971).

Позднее стали публиковаться новые карты ареалов и зон вредоносности, выполненные в различных офисных и специальных программах, в том числе карты вредоносности по некоторым комплексам видов вредителей, возбудителей болезней и сорных растений (Захаренко, 2003).

К наиболее заметным проектам отечественной науки надо отнести интерактивный «Агроэкологический атлас России и сопредельных стран:

экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения» (<http://www.agroatlas.ru>), работы над которым были завершены в 2008 в рамках выполнения совместного проекта Санкт-Петербургским государственным университетом (рук. А.Н. Афонин), Всероссийским НИИ защиты растений (рук. А.Н. Фролов) и Всероссийским НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (рук. Н.И. Дзюбенко) при содействии Департамента сельского хозяйства США (офис Международных Исследовательских Программ Научно-исследовательской Сельскохозяйственной Службы, рук. С. Грин).

Что касается лугового мотылька, то составление карт, характеризующих фитосанитарную ситуацию по вредителю, нуждается в серьезной методологической доработке, уточнении предикторов, оценивающих эффекты лимитирующих развитие вредителя факторов, таких как суммы эффективных температур, критическая длина фотопериода и пр.; помимо упомянутых требуется учитывать эффекты температур на выживаемость диапаузирующих гусениц, их реактивацию, а также дальнейшее развитие и плодовитость имаго.

ГЛАВА 2 МЕТОДОЛОГИЯ

2.1 Условия, материал и методы исследований

Для планирования поездок в места, где было выявлено массовое размножение или обнаружен существенный зимующий запас вредителя с целью сбора имаго и гусениц вредителя использовали отчетные материалы и оперативную информацию, поступающую из филиалов ФГБУ «Россельхозцентр» и опытных станций ВИЗР. Кроме того, выбор таких мест был не случайным и подбирался таким образом, чтобы сбор имаго локальных популяций производился из географически удаленных территорий. Был произведен выезд в Ростовскую область (Сальский р-н), где вместе с научными сотрудниками опытной станции ВИЗР осуществлялся сбор имаго вредителя. Помимо того, сотрудники ВИЗР проводили сбор в Славянском районе Краснодарского края. Собранные имаго в живом состоянии переправляли в ВИЗР для разведения в лабораторных условиях.

Специалистами из Института защиты растений, г. Пекин, был собран живой материал (коконы) в провинции Hebei, округ Kangbao, и затем почтой был выслан в С.-Петербург. Таким же образом были получены коконы из Забайкальского края (Селенгинский район), собранные специалистами филиала ФГБУ «Россельхозцентр» по Республике Бурятия. Фиксированный материал (в спирте) был предоставлен нам из Воронежской, Новосибирской, Саратовской областей и Краснодарского края (Гулькевичский р-н) сотрудниками ВИЗР и Воронежского госуниверситета; кроме того, в работе использовали материал, собранный за 2009-2010 годы (таб. 2.1.1).

Диапаузирующих прониимф в коконах помещали в термостатируемые условия для реактивации. Имаго содержали при температуре 26 °С и фотопериоде 16 час. Материал для опытов (яйца) получали от бабочек, вылетевших в лабораторных условиях. Полученные кладки яиц помещали в чашки Петри по 10 - 15 яиц. Гусениц выращивали в контейнерах емкостью 0,8 л по 30 особей в каждом.

В качестве корма использовали листья мари белой (*Chenopodium album L.*) и полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris L.*).

Таблица 2.1.1 Материал использованный в настоящей работе

| Место сбора (назв. региона, район, город, страна) | Условное обозначение | Дата сбора | Стадия развития | Координаты, с.ш., в.д. |
|--|----------------------|-----------------------|-----------------|------------------------|
| Китай, Провинция Хебей | Хебей | Июль 2009 Май 2012 | Коконь | 41°80', 114° |
| Внутренняя Монголия, Провинция Хайлар | Хайлар | Июнь 2009 | Имаго | 49°17', 119°50' |
| Республика Бурятия, Селенгинский р-н, пос. Селенга | Бурятия | Май 2012 | Коконь | 51°59', 106°50' |
| Новосибирская обл. Карасукский р-н | Новосибирск | Июнь 2010 | Имаго | 53°45', 78°10' |
| Саратовская обл., Саратовский р-н | Саратов | Июль 2012 | Имаго | 51°24', 46°10' |
| Воронежская обл., г. Воронеж | Воронеж | Июль 2012 | Имаго | 51°26', 39°29' |
| Ростовская обл., пос. Гигант | Гигант | Август 2011 | Имаго | 46°16', 41°1' |
| Краснодарский край, пос. Ботаника | Ботаника | Июнь 2011 | Имаго/Гусеницы | 45°12', 40°47' |
| Краснодарский край, пос. Слободка | Слободка | Июнь 2012 | Гусеницы | 45°4' 37°8' |

Для предотвращения конкуренции за пищу корм предоставлялся в избытке и менялся ежедневно. Перед коконированием гусениц старших возрастов пересаживали в контейнеры (объем 1 л), заполненные древесными опилками.

В дальнейшем материал использовался при проведении генотипирования, и ряда других экспериментов, запланированных в работе. Поддержание культуры, хранение и уход за насекомыми осуществлялся в ВИЗР в лаборатории

фитосанитарной диагностики и прогнозов при участии коллег Берим М.Н., Малыш Ю.М., Токарева Ю.С., которым выражаю искреннюю признательность. За сборы живого и фиксированного материала (имаго, гусениц или коконов лугового мотылька) сердечно благодарю А.Н. Фролова, А.И. Силаева, В.А. Соболева, И.Н. Багинову, Ю.С. Токарева, А.А. Зверева, В.Б. Голуба, Jiang Xingfu, Huang Shaozhe, Chen Xiao, Zhang Jiumei.

2.2 Молекулярно-биологические исследования

Пробоподготовка и выделение ДНК

Образцы членистоногих, собранные в полевых условиях, фиксировали 90%-ным этанолом. Образцы тканей насекомых, содержащихся в лабораторных условиях или доставленных в лабораторию в живом виде, замораживали при -20°C или -80°C . Заспиртованные образцы перед экстракцией ДНК помещали в открытые пробирки и выдерживали при комнатной температуре в течение 10-15 мин для испарения этанола.

ДНК выделяли как из гусениц, так и из имаго лугового мотылька, предварительно удалив конечности и крылья. ДНК выделяли с помощью СТАВ буфера по нижеописанной схеме. В начале к образцам добавляли 2 мкл протеазы К (20 нг/мкл) и 350 мкл СТАВ буфера, и инкубировали 3 часа в водяной бане при температуре 65°C . Затем при добавлении хлороформа путём центрифугирования разделяли на фазы нуклеиновых кислот, белков и других высокомолекулярных соединений. Нуклеиновые кислоты переносили в новую пробирку и очищали изопропанолом. После очистки и высушивания, ДНК растворяли в дистиллированной автоклавированной воде и в таком состоянии хранили при -20°C (Sambrook et. al., 1989).

Аmplификация и секвенирование ДНК

Для чешуекрылых в настоящее время доступно большое число маркеров ДНК, позволяющих выделять молекулярные гаплотипы (табл. 2.2.1).

Таблица 2.2.1 Праймеры, используемые для секвенирования молекулярных гаплотипов, наиболее популярных в качестве маркеров для генотипирования чешуекрылых

| Праймеры | Последовательность* | Аmplифицируемый ген | Ссылка |
|----------|--------------------------------------|---|------------------------|
| LYQ5 | ATRGGACATCAATGATATTGA | Ген митохондриальной цитохромооксидазы, субъединица II (cox2) | Simon et. al., 1994 |
| LYQ6 | GTAAGAGACCAGTACTRG | cox2 | |
| LepF1 | ATTCAACCAATCATAAAGATATTGG | Ген митохондриальной цитохромооксидазы, субъединица I (cox1) | Hajibabaei et al 2006 |
| LepR1 | ТАААСТТСТGGATGTCCААААААТC A | cox1 | |
| E600rc | СТССТТАСГСТСААСАТТС | Ген фактора элонгации Efla | Reed, Sperling 1999 |
| E234F | GTCACCATCATYGACGC | Efla | |
| LepWG1 | GARTGYAARTGYCAYGGYATGTCTG G | Ген wingless семейства белков сигнального пути Wnt | Browe, deSalle, 1998 |
| LepWG3 | ACTICGCARCACCATGGAATGTRCA | | |
| rc18H | GCTGAAACTTAAAGGAATTGACGGA AGGGCAC | локус рибосомальной ДНК (18S) | Wiegmann et. al., 1999 |
| 18LC | CACCTACGGAAACCTTGTACGACT T | 18S | |

*Расшифровка для полиморфных позиций: Y=T или C; R=A или G

Аmplификацию фрагментов осуществляли методом ПЦР. Исходные образцы ДНК разводили в 10, 100 и 1000 раз для поиска оптимальной концентрации для каждой серии или отдельных образцов. Состав реакционной смеси включал однократный буферный раствор с добавлением MgCl₂ (2.5 мкМ), прямой и обратный праймеры (500 нМ), смесь дезоксинуклеотидтрифосфатов (125 нМ каждого), Taq-полимеразу (0,1 ед/мкл). Объем смеси составлял от 10 до 50 мкл. ПЦР проводили в амплификаторах Терцик (ДНК-Технология). Программа ПЦР включала этапы: а) первичной денатурации при 94-97°C (3-5 мин), б) от 30 до 45 циклов денатурации при 95°C (30 сек), отжига праймеров при 52-65°C (30 сек) и элонгации при 72°C (от 30 сек до 2 мин), в) финальной элонгации при 72°C (5 мин). Температура отжига (Ta) праймеров определялась для каждой пары используемых праймеров, исходя из их температуры плавления (Tm) по формуле Ta=Tm-5°C или подбиралась эмпирически.

Результаты ПЦР проверяли на 1% агарозном геле. Участки агарозного геля, содержащие ПЦР-продукты, вырезали стерильным скальпелем, помещали в пластиковые пробирки и расплавляли при 55°C в растворе: а) 6 М NaI или б) 3 М ГИТЦ. Молекулы ДНК сорбировали на частицах SiO₂, промывали этанолом и элюировали в 13-15 мкл сверхочищенной воды. Очищенные продукты использовали для прямого секвенирования. Секвенирование проводили с помощью автоматического секвенатора *Abi Prism*.

Биоинформационный анализ

Один из самых распространённых подходов молекулярной биологии - это определение и сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей генов, который находит широкое применение в современных биологических исследованиях (Freeland, 2005).

Полученные нуклеотидные последовательности были отредактированы в приложении *Bioedit* (Hall, 1999), сравнены с имеющимися в Генбанке с помощью встроенного BLAST-приложения на сервере NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). Выравнивание последовательностей проводили с помощью алгоритма *Clustal W* (Thompson et. al., 1994), дальнейший анализ их генетического полиморфизма осуществляли после импортирования в приложение *DnaSP 5.1* (Librado, Rozas, 2009). В выровненных последовательностях (элайнментах) были удалены области, содержащие сайты инсерций/делеций (*indel sites*, или *gaps*).

Для количественной оценки степени генетической дифференциации между популяциями использовали показатели *NST* (Lynch, Crease, 1990) и *FST* (Hudson et. al., 1992). Для подсчета и анализа генетической дифференциации популяций от расстояния и от времени использовали усредненные данные, которые рассчитывали по формуле $(1-FST)/2 * FST$ (Nathan et. al., 2003; Kim et. al., 2013).

Филогенетические построения методами максимального подобия (МП) и байесовского заключения (БЗ) осуществляли с использованием пакетов приложений *PAUP** (Swofford, 2003) и *MrBayes* (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

Оптимальные параметры модели филогенетического построения для каждого набора молекулярных гаплотипов были подобраны с помощью соответствующих критериев (AIC для МП и BIC для БЗ) в приложении jModelTest (Posada, 2008).

2.3 Лабораторные эксперименты

Изучение фотопериодической реакции

Исследования проводились в лабораториях эволюционной и физиологической экологии насекомых СПбГУ и экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода Зоологического института РАН (рис.2.3.1).



Рисунок 2.3.1 Климатизированные камеры с регуляцией длины дня и температуры в лабораториях экспериментальной энтомологии ЗИН РАН и эволюционной и физиологической экологии насекомых СПбГУ

Гусениц лугового мотылька из Ростовской области содержали в фотопериодических режимах от 12 до 18 ч света в сутки и постоянных температурах 25°C и 20°C. Насекомых из Бурятии тестировали при тех же фотопериодах, но температурах 25°C и 19°C. С особями из Краснодарского края и Китая опыты проводились только при одной постоянной температуре 25°C с использованием того же диапазона фотопериодов. В каждом варианте прослеживалась индивидуальная судьба каждой гусеницы вплоть до вылета имаго в случае активного развития или остановки его на стадии прониимфы в случае диапаузы. Критерием наступления диапаузы у лугового мотылька служило отсутствие вылета имаго в течение месяца после формирования прониимфы (Саулич и др., 1983). По истечении этого срока коконы вскрывали и учитывали только живых особей. Количество диапаузирующих прониимф (%) подсчитывали от общего количества живых насекомых (вылетевших имаго и диапаузирующих прониимф). Данная методика была ранее апробирована не только на луговом мотыльке (Саулич, 1983; Саулич, 1986), но и использовалась для изучения ФПР иных видов членистокрылых (капустной белянки, капустный совки, щавелевой совки), показав свою перспективность для углубленного анализа закономерностей сезонного развития насекомых (Данилевский, Кузнецова, 1968; Горышин и др., 1981).

Оценка воздействия температур на выживаемость прониимф лугового мотылька

Гусениц выращивали в контейнерах емкостью 0,8 л, заполненных опилками, при условиях, способствующих индукции диапаузы: температуре 20–22 °C, длине дня 12 час света в сутки (Данилевский, 1961; Горышин и др., 1980; Саулич и др., 1983; Саулич, 1999). После завершения питания гусениц контейнеры с диапаузирующими прониимфами (всего 30 контейнеров, от 10 до 25 особей в каждом) были случайным образом распределены по 5 вариантам опыта, проведенного в термостатированных камерах Лаборатории экспериментальной энтомологии ЗИН РАН.

В соответствии с целью работы различия между 5 режимами заключались в температуре во время первых 30 дней экспозиции диапаузирующих прониимф: 5, 10, 15, 20 или 25 °С, при этом длина дня (12 ч света в сутки) была одинакова во всех вариантах на протяжении всего опыта. Затем была проведена первая «проба на реактивацию», для этого все контейнеры 30 дней хранили при 20 °С, после чего был проведен первый учет вылетевших имаго (рис. 2.3.2). После этого наступил этап «зимовки» (весь материал на 30 дней был перенесен в условия 5 °С), после чего провели вторую «пробу на реактивацию» (еще 30 дней экспозиции при 20 °С), по завершении которой был проведен второй (окончательный) учет, когда подсчитали не только число вылетевших имаго, но и находящихся в грунте живых и мертвых куколок и прониимф.

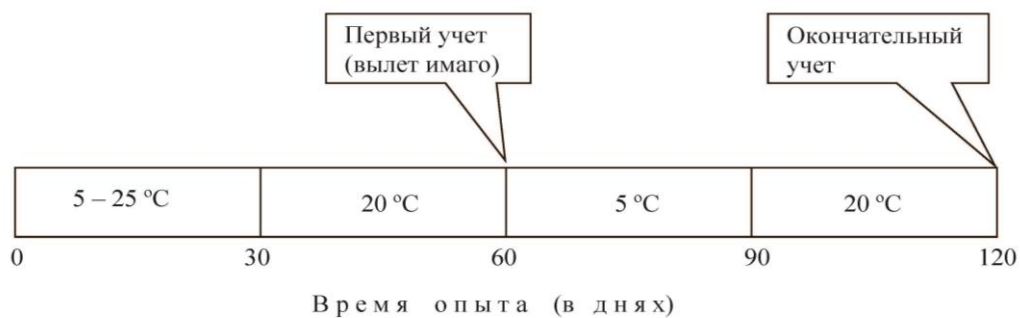


Рисунок 2.3.2 Схема проведения опыта по изучению влияния температуры на выживаемость диапаузирующих гусениц, их реактивацию и дальнейшее развитие

Во избежание эффекта псевдорепликаций, единицей обработки данных служил контейнер ($n = 6$ для всех вариантов опыта). Для каждого контейнера определяли процентную долю имаго, вылетевших к моменту первого и второго учета, а также долю живых и погибших куколок и прониимф, отмеченных во время второго учета (живые куколки считались активно развивающимися особями, а живые прониимфы - диапаузирующими). Для статистической обработки (дисперсионный анализ и тест Тьюки) данные были трансформированы (арксинус квадратного корня).

Светлопольная микроскопия микроспоридий

Анализ зараженности выборок лугового мотылька микроспоридиями, собранных в предыдущие годы (2008 - 2009 гг.), осуществлялся при помощи метода световой микроскопии, адаптированного к данной группе паразитов (Воронин, Исси, 1974; Токарев и др., 2004, 2009, 2012б). Сухие трупы имаго лугового мотылька измельчали в капле дистиллированной воды скальпелем на предметном стекле или пинцетом в лунках иммунологического планшета, после чего наносили каплю полученной суспензии на предметное стекло. Препараты покрывали покровным стеклом и просматривали в световой микроскоп Imager M1 (Carl Zeiss) с объективами $\times 20$, $\times 40$, $\times 90$ (масляная иммерсия, МИ) или $\times 100$ (МИ). При обнаружении в поле зрения объектов, имеющих размеры и форму спор микроспоридий изображения фотографировали, затем мазки фиксировали метанолом для дальнейшего окрашивания. Фиксированные метанолом мазки окрашивали по Романовскому-Гимза в модификации (Воронин, Исси, 1974), предполагающей инкубацию препаратов в течении 24-48 часов в слабом растворе азур-эозина (разведение концентрированного красителя в 50-100 раз) с последующей отмывкой дистиллированной водой.

Вирулентность энтомопатогенных гифомицетов

Работа с энтомопатогенными гифомицетами проводилась в лаборатории микробиологической защиты растений (выражается искренняя благодарность Г.Р. Ледневу и М.В. Левченко за неоценимую помощь).

Использованные в настоящей работе штаммы энтомопатогенных грибов выделены коллегами в предыдущие годы из чешуекрылых (таб. 2.3.1).

Культивирование грибов для получения конидий производилось в поверхностной культуре на твердой искусственной питательной среде Сабуро и на среде Чапека в чашках Петри при температуре 25-30 °С. Спустя 7-14 дней наступало массовое конидиальное спороношение и конидии аккуратно

соскребались стерильным шпателем со среды. Затем споры гриба подсушивались в термостате при 25-30°C, и подсчет титра спор проводили в камере Горяева по стандартной методике (Бойкова, Новикова, 2001). Хранили полученный биоматериал в холодильной камере при температуре +3-5 °С.

Роль гифомицетов как фактора смертности лугового мотылька во время диапаузы оценивали в двух географических точках. Эксперименты с прикопкой коконов лугового мотылька были заложены осенью 2012 г. в Краснодарском крае (х. Слободка Славянского р-на) Ю.Б. Токаревым и в Бурятии (с. Унэгэтэй Заиграевского р-на) В. А. Соболевым (рис.2.3.3).

В качестве вариантов для обработки использовали штамм GusB1 и эталонный штамм ББК-1 из коллекции ВИЗР. На площадки размером 10*10 кв. см и глубиной 5 см помещали коконы, по 20-30 шт. на повторность (рис. 2.3.4), которые затем засыпали землей. После этого площадки обрабатывали водной суспензией конидий грибов, выращенных в поверхностной культуре на агаризованной среде Сабуро, из расчета 10¹³ конидий/га. Контрольные делянки обрабатывали таким же объемом воды. Собранные в мае коконы помещали в термостат на реактивацию.

Таблица 2.3.1 Штаммы энтомопатогенных грибов, использованные в настоящей работе

| Обозначение штамма | Географическое происхождение | Хозяин |
|--------------------|---|------------------------------|
| GUSB1 | Заиграевский р-н, Республика Бурятия | <i>Loxostege sticticalis</i> |
| GUSB2 | - | - |
| GUSB3 | - | - |
| GUSB4 | - | - |
| Вкук | п. Ботаника, Краснодарский край | <i>Ostrinia nubilalis</i> |
| KTX | г. Темрюк, Краснодарский край | <i>Ostrinia scapulalis</i> |
| KTX3 | - | - |
| SX | х. Слободка, Краснодарский край | - |
| Zcm/w | Забайкалье, Черновские копи | <i>Ostrinia sp.</i> |



Рисунок 2.3.3 Площадки с коконами лугового мотылька. Колышками обозначены края площадок. Вверху – площадки, заложенные в Краснодарском крае, внизу – в Республике Бурятия

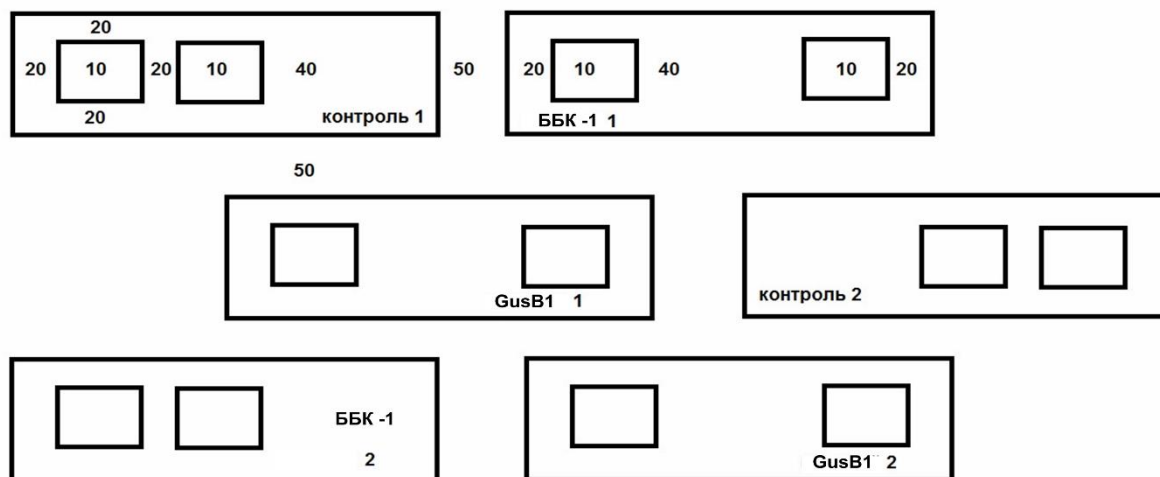


Рисунок 2.3.4 Схема расположения делянок

Вирулентность изолятов оценивали на гусеницах лугового мотылька со 2-го возраста. Чтобы осуществить заражение, насекомых однократно окунали в водные суспензии конидий гриба (титр 1×10^7 /мл). Гусениц помещали в пластиковые контейнеры объемом 700 мл и накрывали сверху сеткой. Все эксперименты проводили как минимум в 3-х повторностях по 10 особей в каждой. Расход рабочей суспензии составлял 2 мл на садок. Смену корма и учет погибших насекомых проводили ежедневно. Подсчет мертвых особей проводили в течение 12 дней, затем посчитывали процент смертности по отношению к контролю.

Геоинформационный анализ

Для ГИС анализа и картографирования использовали программные пакеты Idrisi Kilimanjaro и MapInfo 9.0, статистические расчеты проводили в программе Statistica 6. Фотопериод рассчитывали, как длину дня от восхода до заката с учетом половины гражданских сумерек (Саулич, 1996). Для расчета СЭТ > 12 °С использовали карты среднемесячных температур из Агроатласа (Афонин и др., 2008) с актуализацией их по периоду метеонаблюдений до 2000 г. Пересчет среднемесячных температур в СЭТ проводили по стандартной процедуре (Кельчевская, 1971). Аридность территории учитывали по карте гидротермического коэффициента Селянинова за вегетационный период (Афонин и др., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

ГЛАВА 3 ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА В АРЕАЛЕ

С помощью тех или иных известных праймеров нам удалось на луговом мотыльке амплифицировать локус 18S рибосомальной ДНК (рРНК) (эффективность 100%, праймеры rc18H:18LC) (Wiegmann et. al., 1999) и локусы митохондриальной ДНК *cox1* (первая субъединица цитохром оксидазы) с праймерами LepF1:LepR1 (Hajibabei et. al., 2006). Как и ожидалось, отсековенный фрагмент гена 18S рРНК не обнаружил внутривидовой изменчивости. Сравнение его нуклеотидных последовательностей, полученных в настоящей работе для лугового мотылька, с доступными в Генбанке материалами, показало сходство сиквенса *L.sticticalis* на 99.6% с сиквенсами *Purausta despicata* и *P. sanguinalis*, которые, в свою очередь, показали 100% сходство друг с другом на данном участке элайнмента. *Ostrinia furnacalis* и *Chilo suppressalis* проявили сходство сиквенсов на 99.1-99.3% и базальное положение на филогенетическом дереве по отношению к трем исследованным видам. Таким образом, у близкородственных видов огневок отсековенный фрагмент гена 18S рРНК характеризуется высоким уровнем консервативности, что не позволяет его использовать для того, чтобы дифференцировать эти таксоны.

Что касается гена митохондриальной ДНК *cox1* (рис.3.1), то всего нами было проанализировано 169 особей (имаго) лугового мотылька, собранных в 9 точках ареала (5 из европейской и 4 - азиатской частей) (таб.3.1).

Таблица №3.1 Материал, использованный для генотипирования лугового мотылька по сох1мт ДНК

| Место сбора (назв. региона, район, город, страна) | Условное обозначение | Дата сбора | Стадия развития | Количество особей в выборке |
|--|----------------------|-------------|-----------------|-----------------------------|
| Китай, Провинция Хебей | Хебей | Июль 2009 | Имаго | 27 |
| Внутренняя Монголия, Провинция Хайлар | Хайлар | Июнь 2009 | Имаго | 19 |
| Республика Бурятия, Селенгинский р-н, пос. Селенга | Бурятия | Май 2012 | Гусеница/Имаго | 19 |
| Новосибирская обл. Карасукский р-н | Новосибирск | Июнь 2010 | Имаго | 24 |
| Саратовская обл., Саратовский р-н | Саратов | Июль 2012 | Имаго | 9 |
| Воронежская обл., г. Воронеж | Воронеж | Июль 2012 | Имаго | 21 |
| Ростовская обл., пос. Гигант | Гигант | Август 2011 | Имаго | 19 |
| Краснодарский край, пос. Ботаника | Ботаника | Июнь 2011 | Имаго | 16 |
| Краснодарский край, пос. Слободка | Слободка | Июнь 2012 | Имаго | 15 |

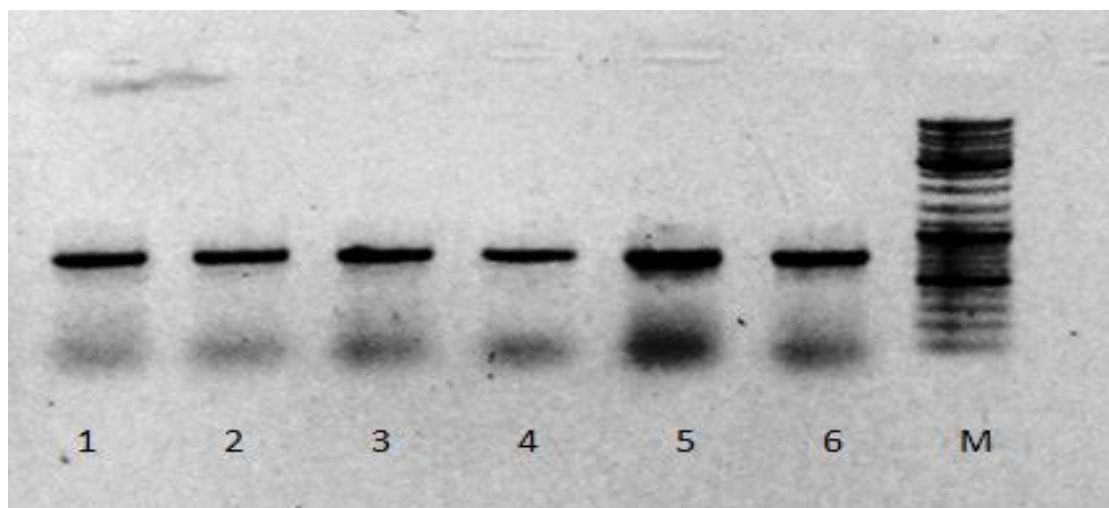


Рисунок 3.1 Электрофореграмма продуктов амплификации образцов ДНК лугового мотылька (1-6) с праймерами, LepF1+LepR1, M - маркер молекулярного веса

В результате выявлено 27 уникальных гаплотипов, различия между которыми заключались в транзициях, от одной до трех SNP - сайтов (single

nucleotide positions) (табл. 3.2), пределах элайнмента протяженностью 480 нуклеотидных оснований (н. о.) (рис.3.2).

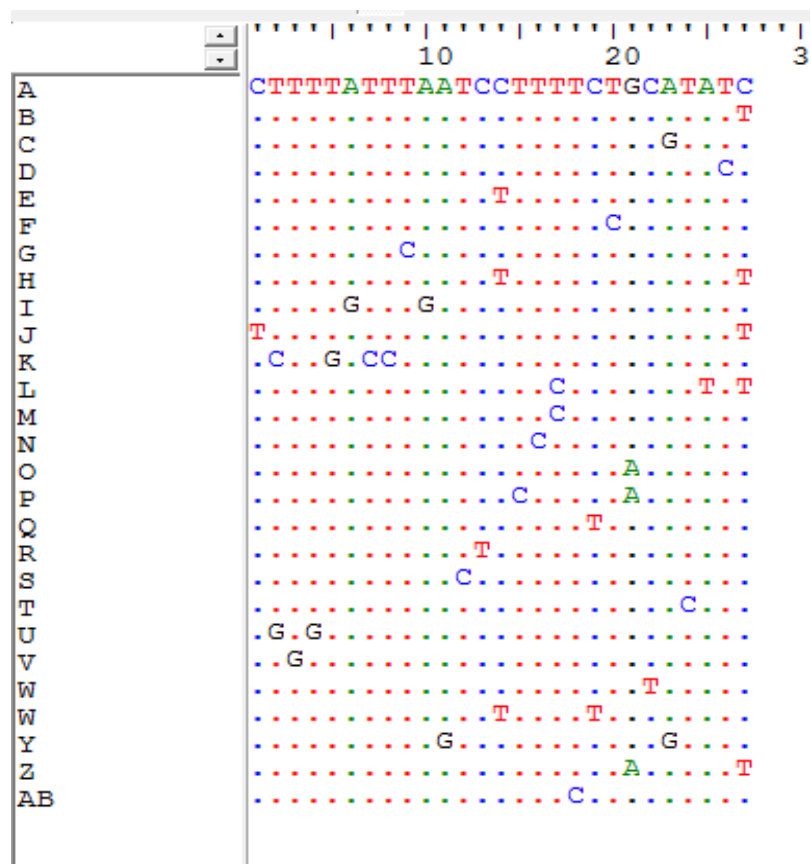


Рисунок 3.2 Элайнмент SNP-сайтов для нуклеотидных последовательностей гена *sox1* (консервативные сайты удалены) для особей *Loxostege sticticalis*. Приложение BioEdit (Hall, 1999)

Только 6 из 27 молекулярных гаплотипов в общей выборке из 169 особей лугового мотылька встречались неоднократно, а 21 гаплотип был представлен исключительно единичными особями. При этом наиболее распространенный гаплотип А имел встречаемость на уровне 51%, его доля среди образцов, представляющих отдельные географические выборки, колебалась от 33 до 74%. Второй и третий по частоте встречаемости гаплотипы В и С составляли 18% и 12% от общей выборки, соответственно. Эти три гаплотипа были выявлены в каждой из проанализированных географических точек. Еще три гаплотипа (В-Е) имели частоту встречаемости 2-3%. Каждый из них обнаружен только в 3-4 из девяти пунктов, причем гаплотип D обнаруживался только на Юго-Западе России (Гигант, Ботаника, Слободка). Общая доля уникальных гаплотипов составила 12%, причем в разных популяциях их присутствие варьировало от 4 (Хебей) до 24% (Воронеж) (рис.3.3).

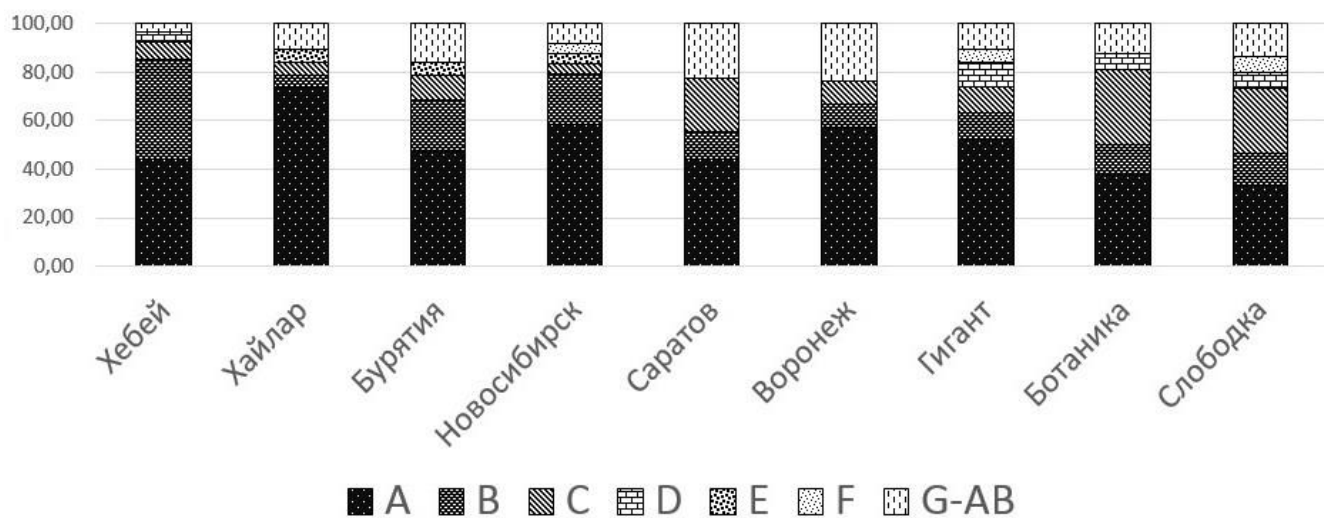


Рисунок 3.3 Распределение молекулярных гаплотипов мтДНК лугового мотылька из девяти географических пунктов. Отдельные гаплотипы обозначены латинскими буквами, группа G-AB включает уникальные гаплотипы, каждый из которых встречался во всей выборке (N=169) не более одного раза

Наименьший уровень генетического полиморфизма был обнаружен в популяции Хайлар (табл. 3.3), хотя в соседних регионах (Хебей, Бурятия) этот показатель оказался выше. Любопытно, что максимальный уровень полиморфизма был выявлен в популяциях из Краснодарского края (Ботаника, Слободка). Также следует отметить высокое его значение для популяции из Саратовской обл. В целом

для лугового мотылька, как вида, генетический полиморфизм оценивается величиной $0,696 \pm 0,033$, т.е. ему оказалось свойственно весьма высокое внутрипопуляционное генетическое разнообразие (Малыш и др., 2012).

Таблица №3.3 Оценки генетического полиморфизма в географических популяциях лугового мотылька по локусу мтДНК *cox1*

| Популяция | Кол-во сиквенсов в выборке | Число полиморфных сайтов | Кол-во уникальных гаплотипов | Генетический полиморфизм \pm станд. откл. |
|-------------|----------------------------|--------------------------|------------------------------|---|
| Хебей | 27 | 4 | 5 | $0,652 \pm 0,056$ |
| Хайлар | 19 | 5 | 6 | $0,467 \pm 0,140$ |
| Бурятия | 19 | 10 | 7 | $0,748 \pm 0,088$ |
| Новосибирск | 24 | 6 | 7 | $0,634 \pm 0,097$ |
| Саратов | 9 | 4 | 5 | $0,805 \pm 0,120$ |
| Воронеж | 21 | 8 | 8 | $0,676 \pm 0,111$ |
| Гигант | 19 | 6 | 7 | $0,719 \pm 0,104$ |
| Ботаника | 16 | 6 | 6 | $0,783 \pm 0,072$ |
| Слободка | 15 | 6 | 7 | $0,838 \pm 0,068$ |
| Итого: | 169 | | | $0,696 \pm 0,033$ |

Несмотря на высокое внутрипопуляционное разнообразие молекулярных гаплотипов по локусу *cox1*, их распределение по популяциям оказалось статистически довольно равномерным. Уровень генетической дифференциации (NST и FST) между наиболее удаленными друг от друга точками сбора, например, Хайлар и Гигант, Бурятия и Слободка достоверно не отличался от нуля. Среднее значение численных показателей дифференциации (NST и FST) между популяциями оказалось крайне низким (0,02).

Помимо регрессионного анализа зависимости генетической дифференциации в пространстве, оценивали таковую также и во времени (усредняли данные по годам 2009-2013 гг. для всех популяций соответственно, за исключением выборки из Бурятии 2012 г.). Таким образом, сравнивали изменения генетической структуры популяций лугового мотылька со сдвигом на 1 и 2-3 года с момента проникновения вредителя в Россию из Китая в 2009 г. Результаты сравнительного анализа генетической структуры как в пространстве, так и во времени (особенно во времени) в целом пока могут рассматриваться лишь как предварительные в виду довольно короткого ряда выборок во времени (при этом

данные по Бурятии 2012 г. не были включены в регрессионный анализ от сдвига по времени потому, что эти насекомые по всей очевидности являли собой потомство имаго, проникших в Россию не в 2009 г., а три года спустя).

Регрессионный анализ показал слабую, но высоко достоверную ($p=0,02$) связь между F_{ST} и расстоянием между географическими точками выборок насекомых (рис. 3.4). А сравнение усредненных значений F_{ST} для временных сдвигов 1 и 2-3 года соответственно выявило явную тенденцию к сдвигу генетической структуры популяций лугового мотылька в процессе распространения по России по сравнению с таковой, отмеченной на севере Китая (рис. 3.5).

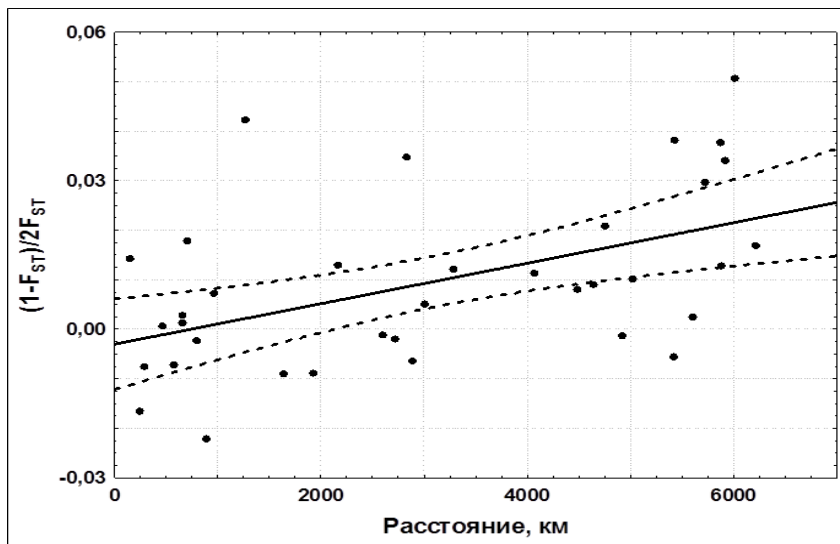
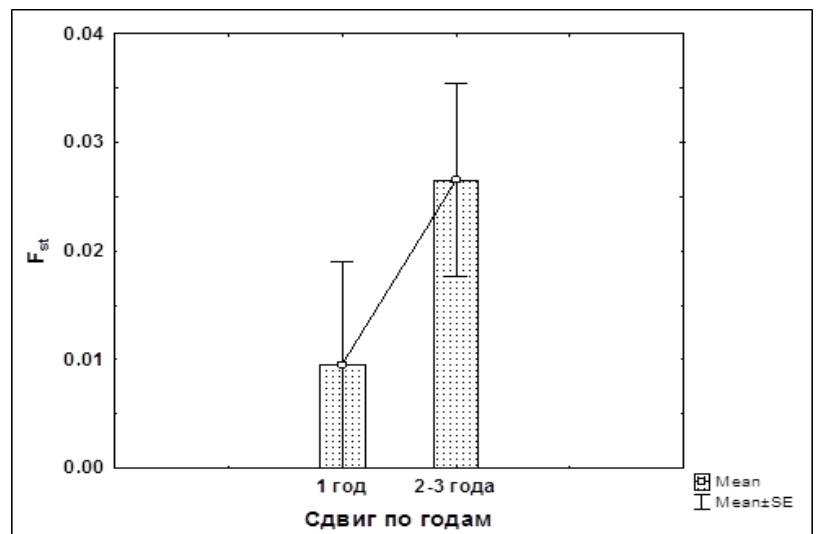


Рисунок 3.4 Регрессионная связь F_{ST} от расстояния между выборками насекомых

Рисунок 3.5 Попарное сравнение F_{ST} в зависимости от года сбора насекомых



Таким образом, хотя полученные результаты свидетельствуют о высоком генетическом внутривидовом разнообразии лугового мотылька, пространственное распределение гаплотипов в выборках представляется весьма однородным, что свидетельствует о принципиальном единстве генетической структуры насекомого в ареале и отсутствии серьезной генетической сегрегации между выборками насекомых, удаленными друг от друга на расстояние до 6000 км. Тем не менее, определенная связь изменений генетической структуры насекомых как от расстояния, так и во времени, скорее всего свидетельствует о том, что в процессе миграционных перемещений лугового мотылька из Китая через Забайкалье, Западную Сибирь, Поволжье и Урал в Европейскую часть (см. главу 6) в популяциях вредителя происходят определенные генетические изменения, оценка адаптивности должна явиться задачей дальнейших исследований.

ГЛАВА 4 АДАПТАЦИИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА К СЕЗОННО-ЦИКЛИЧЕСКИМ ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА

4.1 Лабораторные эксперименты по изучению фотопериодической реакции лугового мотылька

По процентам диапаузирующих пронимф были построены кривые ФПР для четырех популяций лугового мотылька (рис. 4.1.1). Результаты, свидетельствуют о том, что температура (в охваченных экспериментами пределах) не оказывала существенного влияния на ход кривых ФПР. Небольшое увеличение тенденции к диапаузе при повышении температуры от 19 до 25°C обнаружено у насекомых из Бурятии, тогда как у особей из Ростовской обл. значение критического фотопериода при температурах 20°C и 25°C оставалось практически неизменным.

Полученные данные для популяций из Ростовской области, Краснодарского края, Бурятии и Китая подтверждают отсутствие какой-либо существенной изменчивости ФПР в зависимости от широты и долготы местности на широком пространстве ареала - критическое значение находится между 14 и 15 часами. Эти материалы полностью согласуются с ранее полученными данными для популяций лугового мотылька (Саулич и др., 1983; Саулич, 1986, 2009), а также данными китайских коллег (Huang Shao-Hong et. al., 2009), согласно которым критическая длина дня для лугового мотылька оценивается 14-13 часами в диапазоне 18-30°C, свидетельствуя об отсутствии существенной географической вариации ФПР насекомых, как в России, так и в Китае. С одной стороны, это создает предпосылки для свободных перемещений насекомых в пределах ареала, но с другой стороны сокращает территорию, в пределах которой фенология развития оптимально синхронизирована с изменениями климата (Горышин и др., 1980; Саулич, 1986, 1994).

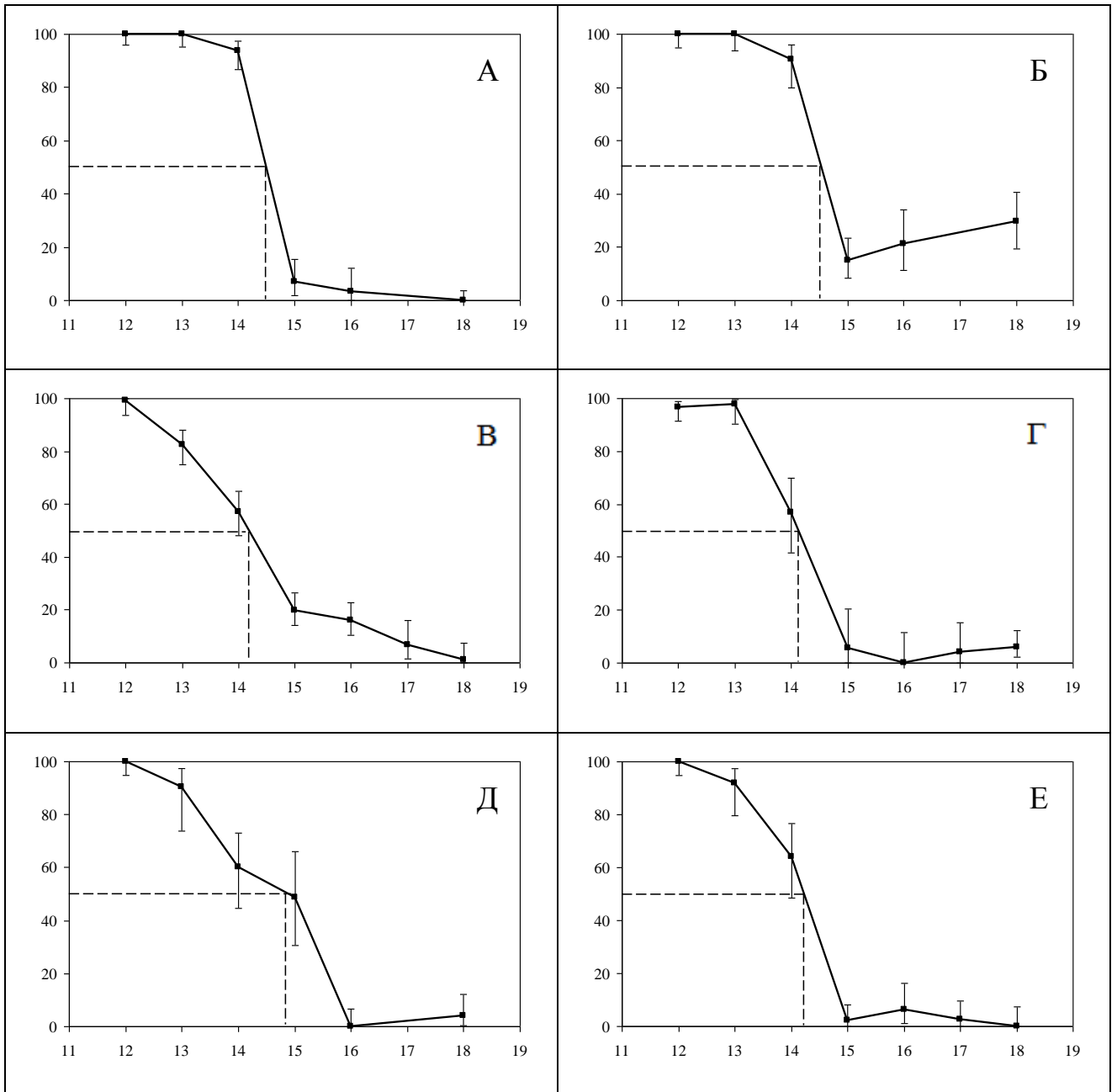


Рисунок 4.1.1 Фотопериодическая реакция разных географических популяций лугового мотылька. По оси абсцисс: длина дня, часы; по оси ординат: диапаузирующие прониимфы, % и 95% доверительные интервалы. Варианты опытов: А - насекомые из Ростовской обл., 25°C; Б - оттуда же, 20°C; В - из Бурятии, 25°C; Г - оттуда же, 19°C; Д - из Краснодарского края при 25°C; Е - из Китая при 25°C. Пунктир: длина дня, при которой отмечена диапауза 50% особей в выборке

Более того, полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы о единстве очагов лугового мотылька, откуда идет экспансия вредителя в периоды подъемов численности, недвусмысленным свидетельством адаптации к обитанию в которых является критическое значение фотопериода - 14-15 часов. Поэтому на большей части ареала (севернее степей) луговой мотылек, вероятно, может быть

представлен лишь временными популяциями, не способными постоянно поддерживать свою численность без притока мигрантов из южных степных районов (особенно в периоды депрессий). Оценка вероятности адаптивности насекомых в таких зонах ареала, принадлежит к числу показателей существенных для прогнозирования.

4.2 Оценка воздействия температур на выживаемость лугового мотылька во время и после завершения диапаузы

Дисперсионный анализ показал, что совокупная доля живых и активно развивающихся особей (куколок и имаго) не зависела от варианта опыта ($df = 4$, $F = 1,5$, $n = 30$, $p = 0,229$). Однако размеры фракций имаго, вылетевших к моменту первого учета и между первым и вторым учетами, не сильно, но статистически достоверно зависели от температурного режима ($df = 4$, $F = 2,8$, $n = 30$, $p = 0,048$ и $df = 4$, $F = 3,2$, $n = 30$, $p = 0,032$ для первого и второго учетов, соответственно).

Как видно на рис. 4.2.1, оба показателя были выше у особей, на протяжении первого месяца опыта хранившихся при 5 °С. Хотя попарные сравнения этого варианта с другими (тест Тьюки) не всегда выявляли достоверные различия, доля вылетевших имаго в варианте с 5 °С была достоверно больше, чем в сумме вариантов с температурами 10 - 25 °С, как ко времени первого учета ($df = 1$, $F = 5,8$, $n = 30$, $p = 0,023$), так и между первым и вторым учетами ($df = 1$, $F = 5,5$, $n = 30$, $p = 0,027$) и по общей процентной доле вылетевших имаго ($df = 1$, $F = 14,4$, $n = 30$, $p = 0,001$). Доля живых куколок, обнаруженных во время второго учета, после экспозиции при 5 °С, напротив, была меньше, чем в совокупности остальных вариантов ($df = 1$, $F = 26,2$, $n = 30$, $p < 0,001$). При этом различие в общей доле живых активно развивающихся особей между вариантом с 5 °С и совокупностью остальных вариантов не дифференцировалось при 5% уровне значимости ($df = 1$, $F = 1,2$, $n = 30$, $p = 0,290$).

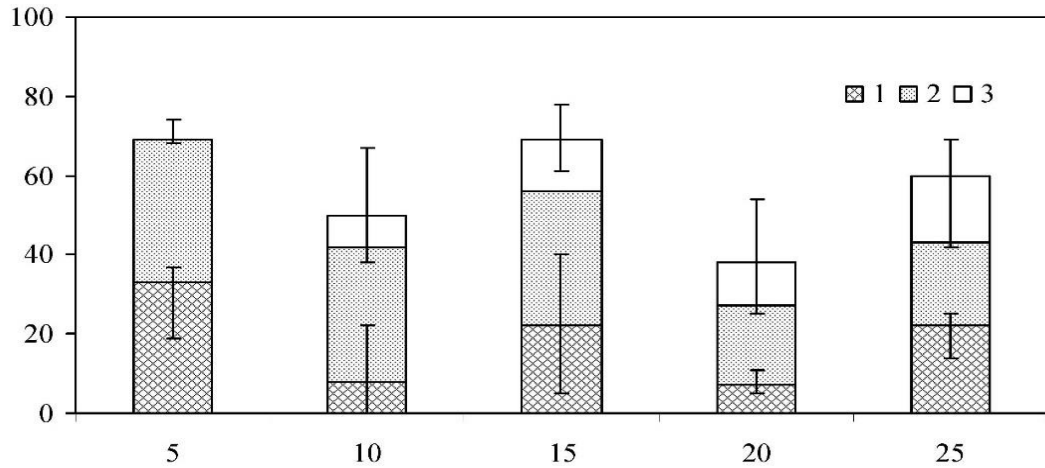


Рисунок 4.2.1 Влияние температурного режима на окукливание и вылет имаго лугового мотылька.

По оси абсцисс - температура во время первой экспозиции, °С. По оси ординат: 1 - доля имаго, вылетевших к моменту первого учета, %, медианы и квартили, 2 - доля имаго, вылетевших за период между первым и вторым учетами, %, медианы, 3 - доля особей, окуклившихся, но не вылетевших к моменту второго учета, %, медианы и квартили

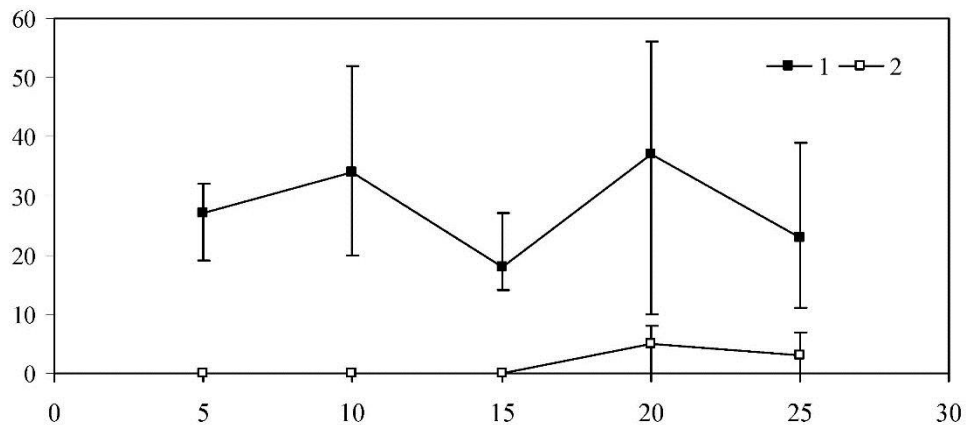


Рисунок 4.2.2 Влияние температурного режима на смертность и долю диапаузирующих прониимф.

По оси абсцисс - температура во время первой экспозиции, °С. По оси ординат: 1 - доля погибших особей, 2 - доля диапаузирующих особей, %, медианы и квартили по данным второго учета.

Как видно из рис. 4.2.2, не зависела от температурного режима и доля особей, погибших на стадии прониимфы или куколки ($df = 4$, $F = 1,0$, $n = 30$, $p = 0,430$). Что же касается доли живых прониимф, не вышедших из состояния диапаузы к моменту второго учета, то по результатам дисперсионного анализа зависимость этого показателя от варианта опыта также статистически достоверно доказать не удалось ($df = 4$, $F = 1,5$, $n = 30$, $p = 0,226$). Впрочем, в совокупности «низкотемпературных»

вариантов 5, 10 и 15 °С доля диапаузирующих особей была достоверно ($df = 1$, $F = 6,4$, $n = 30$, $p = 0,017$) ниже, чем в совокупности «высокотемпературных» вариантов 20 и 25 °С (рис. 4.2.2).

Анализируя полученные результаты, во-первых, следует отметить, что наши опыты показали чрезвычайно высокую термотолерантность диапаузирующих прони́мф лугового мотылька, хотя, как и следовало ожидать (Саулич, 1999; Jiang et. al., 2010), наиболее дружная реактивация была отмечена при 5 °С. Даже очень значительные отклонения от этой температуры не снижали долю особей, выходящих из диапаузы к концу опыта и не приводили к достоверному росту смертности. Впрочем, и по данным недавнего исследования (Jiang et. al., 2010) температуры +20...+25° не блокируют, а лишь несколько растягивают и замедляют реактивацию.

Во-вторых, наши результаты хорошо согласуются и с данными наблюдений в природе, где нередко наблюдается ранняя (уже в первом поколении), но обеспечивающая нормальную зимовку диапауза (Поляков и др., 1978; Саулич и др, 1983; Саулич, 1999). Как уже отмечалось выше, эта диапауза наступает раньше сроков, прогнозируемых на основании лабораторных опытов и, следовательно, индуцируется не только фото-термическими реакциями, но и какими-то иными эндо- или экзогенными факторами. Следует заметить, что невысокая достоверность большинства выявленных различий, помимо относительно небольших объемов выборок, объясняется и чрезвычайно высокой изменчивостью всех показателей, наблюдавшейся и в пределах одного варианта опыта: разброс квартилей в большинстве случаев примерно равен или даже превышает 20% (рис. 4.2.1 и 4.2.2).

Таким образом, можно заключить, что полученные нами материалы свидетельствуют о том, что южная граница ареала лугового мотылька детерминируется, скорее всего, не высокими зимними температурами, а иными факторами, возможно - высокими летними температурами (Luo, Li, 1993).

ГЛАВА 5 ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА

5.1 Облигатные паразиты - микроспоридии

Текущая вспышка массового размножения лугового мотылька в России началась в 2008 г. в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Буханистая, Поздышева, 2009; Домчук, Положиева, 2009). В 2009 г. заселенная насекомым площадь продолжала нарастать, помимо Дальнего Востока и Восточной и Восточной Сибири вредитель в больших количествах обнаруживался и в Западной Сибири (Красноярском и Алтайском краях, Новосибирской, Кемеровской, Омской и Томской областях, Хакасии) (Фролов, 2011). В 2010 г. вредитель отмечался в Уральском, Поволжском и Центральном ФО РФ, и лишь к концу 2010 г. область его массового размножения достигла юга Европейской части РФ.

Сбор имаго и коконов в местах массового размножения в Сибири и на Дальнем Востоке проводился А.Н. Фроловым, Ю.С. Токаревым и В.А. Соболевым. Результаты анализа содержимого коконов (табл. 5.1.1) свидетельствуют, что естественные механизмы регуляции в первый год вспышки массового размножения могут и не оказывать существенного влияния на численность насекомого (как в Иркутской обл., 2009 г.), но уже на втором году они весьма значительно снижают потенциал его размножения (Амурская обл., Забайкальский край, 2009 г.).

Из 276 просмотренных особей (сборы 2008-2009 гг.), зараженными микроспоридиями оказались лишь 2 имаго (рис. 5.1.1, табл. 5.1.2). Такой низкий уровень зараженности очевидно был связан с тем, что в это время популяция вредителя находилась в фазе массового размножения.

Таблица 5.1.1 Результаты анализа содержания коконов лугового мотылька из сборов 2009 г.
(Дальний Восток, Восточная Сибирь России)

| Район сбора | Время сбора | Мертвые гусеницы, % | Паразиты гусениц, % | Мертвые куколки, % | Экзувии, % |
|--------------------------------------|---------------------------|---------------------|---------------------|--------------------|------------|
| Амурский край, Благовещенск | 2009, сразу после зимовки | 52,0 | 8,0 | 10,0 | 30,0 |
| Забайкальский край, Читинский р-н | июнь 2009 | 36,0 | 22,0 | 0 | 42,0 |
| Республика Бурятия, Заиграевский р-н | июнь 2009 | 8,0 | 12,0 | 18,0 | 62,0 |
| Иркутская область, Иркутский р-н | май 2009 | 0 | 8,0 | 4,0 | 88,0 |

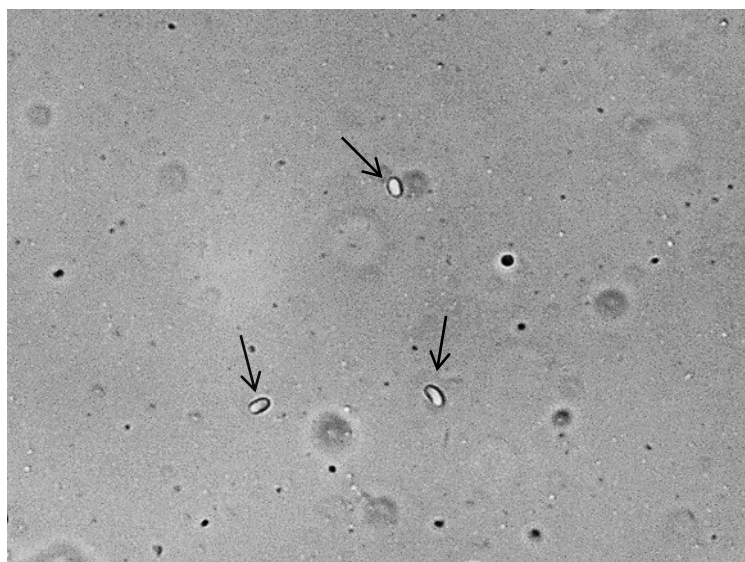


Рисунок 5.1.1 Световая микроскопия спор микроспоридии

Таблица 5.1.2 Результаты анализа зараженности выборок имаго лугового мотылька микроспоридиями

| Страна / Область | Район | Время | Просмотрено | Заражено |
|-------------------------------------|--------------|-------|-------------|----------|
| Бурятия | Заиграевский | 2008 | 48 | 0 |
| | | 2009 | 48 | 0 |
| Северный Китай, Внутренняя Монголия | Balinzuoqi | 2009 | 36 | 1 |
| Северо-Восточный Китай, Хейлундзян | Fuyu | 2009 | 48 | 1 |
| | Shangzhi | 2009 | 48 | 0 |
| Восточный Китай, Хэбэй | Kangbao | 2009 | 48 | 0 |

На основании результатов исследований Ю.М. Малыш (2006) уровень зараженности микроспоридиями был рекомендован для использования в системе прогноза численности лугового мотылька, наравне с погодными условиями и физиологическими характеристиками насекомых - плодовитости имаго, отрождаемости яиц, выживаемости гусениц в лабораторных условиях (Фролов и др., 2010). Данный подход в полной мере согласуется с многочисленными данными, полученными при изучении микроспоридиозов широкого круга энтомологических объектов (Токарев и др., 2007).

Наблюдения за динамикой численности лугового мотылька, проведенные за десятилетний период в Краснодарском крае и в Ростовской области сотрудниками ВИЗР (Ю.М.Малыш, Ю.С.Токарев) при нашем участии, свидетельствуют о тесной отрицательной связи между зараженностью лугового мотылька микроспоридиями и изменениями численности вредителя в следующем поколении, наблюдавшейся в во время спада численности насекомого (2003-2008 гг.) (табл. 5.1.3). С другой стороны, в период подъема численности и начала массового размножения (2010-2012 гг.) зараженность микроспоридиями в регионе равна 0.

Таблица 5.1.3 Основные показатели состояния популяции лугового мотылька на Юго-Западе России (Краснодарский край, Ростовская область) за 10 лет наблюдений

| Год | ГТК * | Динамика численности лугового мотылька | Основные показатели состояния популяций насекомых | | | |
|------|----------|--|---|----------------------|--|---------------------------------|
| | | | Средняя плодовитость, яиц/самку | Отрождаемость яиц, % | Выживаемость гусениц до IV возраста, % | Зараженность микроспоридиями, % |
| 2003 | НД* * | Низкая | 19 | 42 | 2 | 20 |
| 2004 | 0,88 | Низкая | 130 | 77 | 6 | 40 |
| 2005 | 1,09 | Средняя | 108 | 63 | 24 | 6 |
| 2006 | 0,83 | Средняя | 84 | 85 | 51 | 2 |
| 2007 | 0,22 | Низкая | 55 | 87 | 10 | 4 |
| 2008 | 0,31 | Сверхнизкая | - | - | - | - |
| 2009 | 0,50 | Сверхнизкая | - | - | - | - |
| 2010 | 0,81 | От низкой до средней | 96 | 94 | НО** | 0 |
| 2011 | 0,84 | От низкой до высокой | 150 | 97 | НО** | 0 |
| 2012 | НД* * | Высокая | 261 | 100 | 100 | 0 |

* Гидротермический коэффициент за май-август в Ростовской области по данным Донской опытной станции им. Л. А. Жданова ВНИИМК (Устенко, 2012)

** НД - нет данных, НО - не определяли

Таким образом, полученные нами материалы свидетельствуют, что значение таких патогенных микроорганизмов, как микроспоридии, в динамике численности лугового мотылька меняется в зависимости от стадии градационного цикла: в отличие от фазы снижения численности в период массового размножения вредителя микроспоридии практически не влияют на динамику его численности.

5.2 Факультативные паразиты - энтомопатогенные гифомицеты

Молекулярная филогения штаммов рода Beauveria

Как ранее сообщалось, гибель пронимф лугового мотылька от гифомицетов может достигать 50% и более (Алехин, 2002), при этом максимальным распространением отличаются грибы рода *Beauveria* (Половинко и др., 2010). В настоящее время энтомопатогенные гифомицеты, ранее отнесенные к *Beauveria bassiana* s. l., ныне рассматриваются как комплекс близкородственных видов, трудноразличимых по морфологическим критериям (Rehner et. al., 2006). Для понимания взаимоотношений энтомопатогенов данной группы с насекомыми-хозяевами, необходим анализ вирулентных свойств и подбор маркеров для прецизионной идентификации штаммов микроорганизмов, доминирующих в той или иной экосистеме. Для грибов рода *Beauveria* характерна высокая степень гетерогенности по признаку вирулентности к насекомым-хозяевам (Крюков и др., 2007). Так, для азиатской саранчи только 40% от штаммов от числе испытанных проявили высокую биологическую активность в отношении личинок вредителя (90-100% на 13-е сутки после инокуляции) (Успанов, 2013). К сожалению, несмотря на очевидную теоретическую и практическую значимость (Крюков и др., 2007), современные работы, нацеленные на изучение вирулентности гифомицетов в отношении лугового мотылька практически отсутствуют, поскольку практически все они датируются 30-ми и 70-ми гг. прошлого века (Волков, 1938; Митрофанов, 1980).

С целью однозначной идентификации грибных штаммов, а также для оценки их генотипического разнообразия проведено сравнение морфо-культуральных

признаков и нуклеотидных последовательностей гена *tef* (translation elongation factor) всех имеющихся в Коллекции ВИЗР штаммов *Beauveria* из чешуекрылых и эталонного штамма ББК-1 *Beauveria* spp., показавший высокую эффективность в лабораторных и полевых условиях против листогрызущих насекомых.

Большинство штаммов оказались однотипными по макроморфологии; для всех выделенных из лугового мотылька (штаммы GUSB1, GUSB2, GUSB3, GUSB4), а также из близкородственных видов огневок, а именно, стеблевых мотыльков *Ostrinia nubilalis* (штамм Bkuk), *O. scapulalis* (штаммы SX, KTX3), *Ostrinia* sp. из Забайкальского края (штамм ZCm/w) характерно образование мучнистых и войлочных колоний (рис. 5.2.1), вначале белых, по мере созревания конидий, становящихся кремовыми, с обильным спороношением, не окрашивающих ИПС.

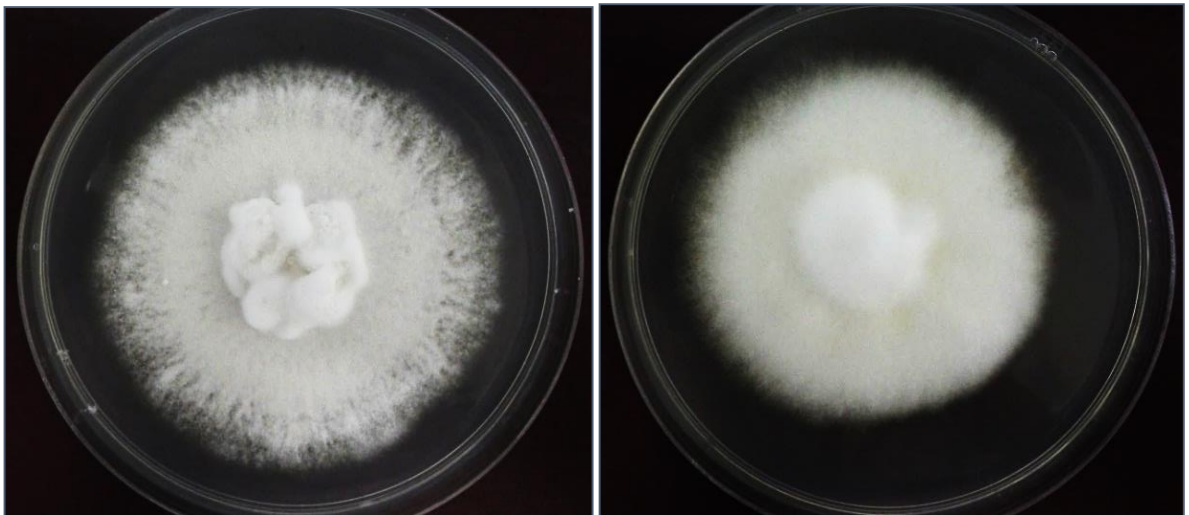


Рисунок 5.2.1 Внешний вид мучнистых (слева) и войлочных колоний (справа), образуемых грибами рода *Beauveria* из чешуекрылых насекомых при росте в поверхностной культуре на агаризованной среде Чапека

Штаммы, выделенные из *O. scapulalis* из Краснодарского края, образовывали войлочный или ватообразный мицелий, сначала белый, а по мере созревания приобретающий желтоватый оттенок, с низким титром конидий, с окрашиванием ИПС. Хотя по морфо-культуральным признакам между группами штаммов выявлялись существенные отличия, дифференцировать их по хозяину или географическому происхождению не представляется возможным.

Следующим этапом работ стал молекулярно-генетический анализ штаммов. Уже первые результаты показали более высокий уровень дифференциации штаммов в сравнении с макроморфологией колоний, и в то же время несоответствие между морфологическими и генотипическими признаками. В частности, штаммы GUSB1, GUSB2, GUSB4, SX, KTX, KTX3 характеризовались молекулярным гаплотипом гена *tef*, идентичным таковому эталонного штамма ARSEF 1040, являющегося типовым штаммом *Beauveria bassiana* sensu Rehner et. al. 2011. Соответственно, на филогенетическом дереве они образовывали единый кластер с данным штаммом (рис. 5.2.2). Штаммы GUSB3 и ZCm/w демонстрировали максимальное сходство со штаммом ARSEF 751 и тоже формировали отдельный кластер в рамках филогенетической линии, соответствующей *B. bassiana* sensu Rehner et. al. 2011. Наконец, штамм Bkuk оказывается наиболее далеким от других штаммов из чешуекрылых, изученных в настоящей работе, и идентифицируется как *B. pseudobassiana* (рис. 5.2.3). Несмотря на то, что дифференцировать все изученные штаммы по локусу *tef* не удастся, полученные результаты показывают их принадлежность к разным подвидам *B. bassiana* и видам *Beauveria* и свидетельствуют о необходимости анализа более переменных локусов. Что же касается штамма ББК-1, то установлена его принадлежность к другой подгруппе штаммов *B. bassiana*, что позволяет дифференцировать штаммы, и использовать их в полевых и лабораторных экспериментах.

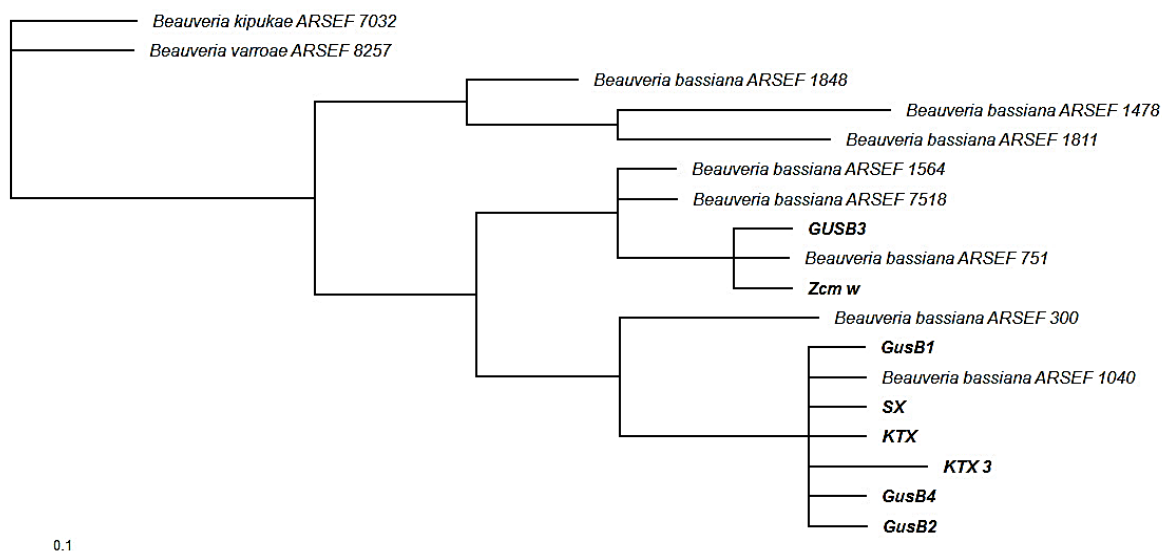


Рисунок 5.2.2 Филограмма, полученная методом байесовского заключения на основании нуклеотидных последовательностей гена *tef* штаммов *Beauveria bassiana*, а также доступных в Генбанке. Масштабная черта - 0,1 ожидаемой замены на сайт.

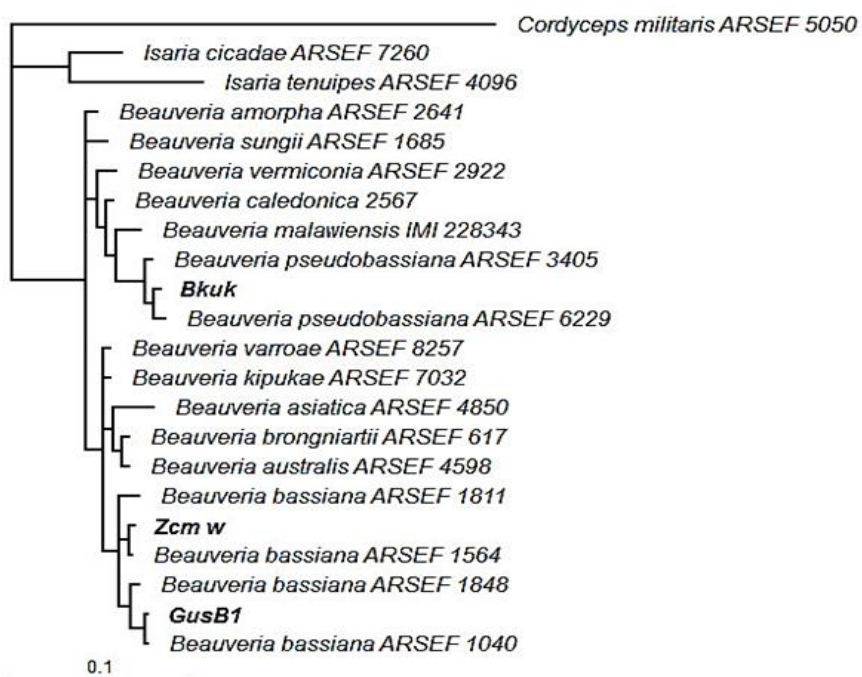


Рисунок 5.2.3 Филограмма, демонстрирующая положение штаммов, обладающих тремя разными гаплотипами по локусу *tef* (выделены полужирным шрифтом), в отношении видов рода *Beauveria*

Модельные эксперименты по оценке роли гифомицетов в гибели диапаузирующих прониимф

Для оценки роли гифомицетов в смертности лугового мотылька во время диапаузы, начато изучение взаимоотношений насекомых с представителями рода *Beauveria*. В эксперименте были использованы: 1) штамм GusB1 из лугового мотылька и 2) эталонный штамм ББК-1 из коллекции ВИЗР.

Собранные после зимовки (сборы проводились в мае) коконы были помещены в термостат на реактивацию. При визуальном рассмотрении отдельные коконы были заражены гифомицетами (рис.5.2.5).



Рисунок 5.2.5 Мицелии анаморфных аскомицетов на поверхности коконов

Анализ материала из Бурятии показал, что в данной местности проявлений микоза не было. В Краснодарском же крае уровень развития грибной инфекции на обработанных участках был относительно высоким и вне зависимости от штамма превышал 20% (табл. 5.2.2). При этом в контроле развития микоза не наблюдалось.

Таблица 5.2.2 Пораженность грибом *Beauveria bassiana* s.l. прониимф лугового мотылька из Краснодарского края в опыте с обработкой почвы суспензией конидий

| Вариант | Суммарное кол-во особей | Развитие микоза | |
|----------|-------------------------|---------------------|------|
| | | Кол-во особей, экз. | % |
| GUSB1 | 35 | 7 | 20 |
| ББК-1 | 55 | 12 | 21,9 |
| Контроль | 39 | 0 | 0 |

Существенные различия в проявлении грибной инфекции в Краснодарском крае (20-22%) и Бурятии, по всей видимости, обусловлены эффектом погодных условий, в первую очередь влиянием температуры: в Бурятии она очень быстро пересекла отметку +10 °С и продолжала снижаться, тогда как в Краснодарском крае теплая погода (среднесуточная температура выше 15 °С) держалась еще более месяца (рис. 5.2.6).

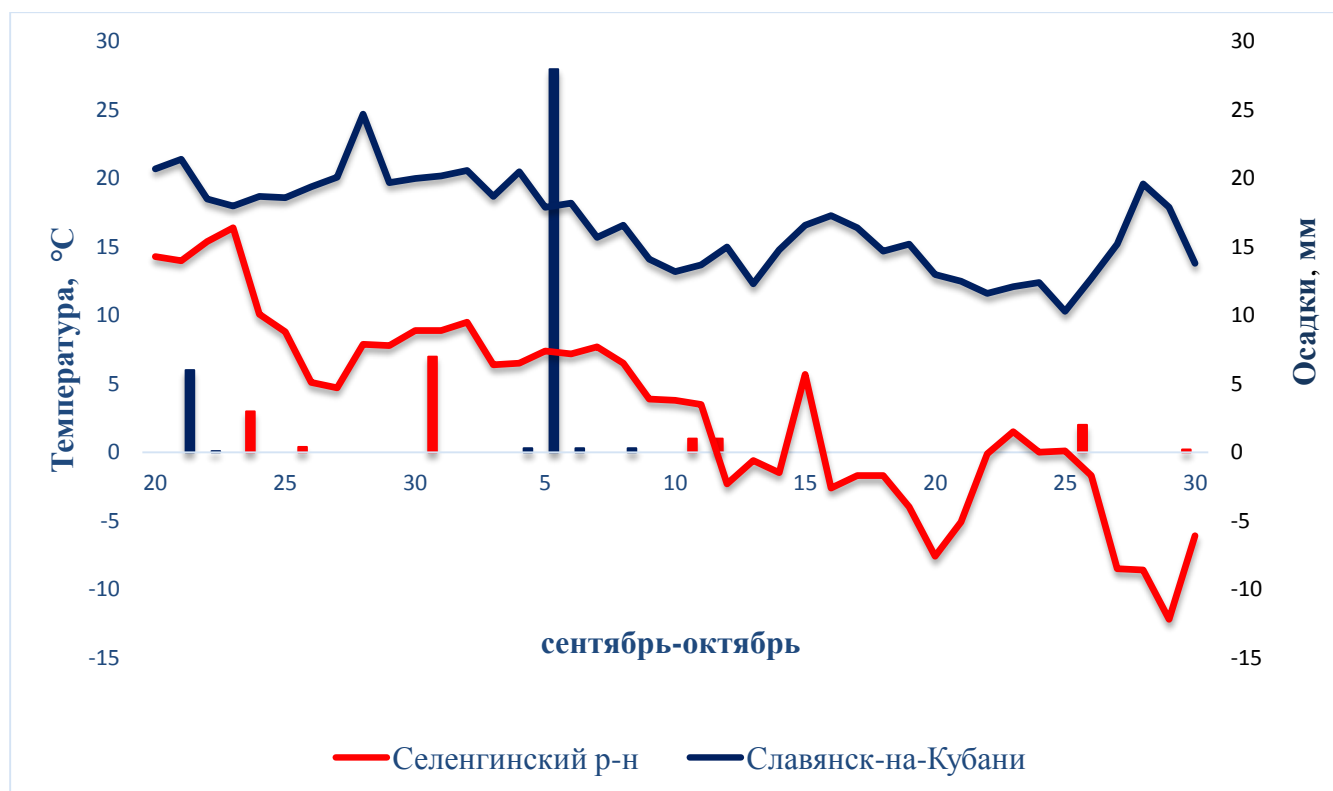


Рисунок 5.2.6 График понижения температуры и количество выпавших осадков после закладки опытов со 2-рой декады сентября и октября 2012 г

Таким образом, ранний уход пронимф в диапаузу и, соответственно, их длительное нахождение в почве при благоприятных для развития почвенных энтомопатогенных грибов условиях (температуре в пределах 20-28 °С и влажности 80-90%) может способствовать росту смертности вредителя от микозов.

Лабораторные эксперименты по оценке вирулентности штаммов энтомопатогенных гифомицетов на гусеницах лугового мотылька

В целях оценки потенциала воздействия энтомопатогенных грибов на лугового мотылька провели испытание набора штаммов грибов на вирулентность по отношению к гусеницам вредителя.

Показано, что все использованные в опыте изоляты в той или иной степени проявляли патогенность в отношении гусениц лугового мотылька (табл. 5.2.3). Уровень смертности гусениц к 12 суткам варьировал в зависимости от штамма между 40 и 80%, при смертности в контроле на уровне 20%. Наибольшую эффективность показали штаммы GUSB2 и ББК-1, вызвав более 50% гибели гусениц на 6–е сутки. На 12-е сутки штамм ББК-1 вызывал 80% гибель вредителя.

Таблицы 5.2.3 Биологическая эффективность энтомопатогенных грибов в отношении гусениц лугового мотылька *Loxostege sticticalis L*

| Штамм | Смертность %, сутки | | | | | |
|----------|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 |
| GUSB1 | 13,4±7,8 | 17,0±6,4 | 24,1±3,4 | 30,4±7,4 | 37,5±5,4 | 48,2±3,4 |
| GUSB2 | 0,0±0,0 | 7,7±4,5 | 60,1±16,6 | 67,3±18,6 | 70,8±15,3 | 70,8±15,3 |
| GUSB3 | 21,4±9,2 | 26,4±6,2 | 41,4±14,1 | 52,1±13,7 | 59,3±14,0 | 64,3±17,0 |
| GUSB4 | 0,0±0,0 | 7,1±7,1 | 21,4±9,2 | 32,1±15,8 | 42,9±10,1 | 46,4±9,0 |
| КТХ | 19,6±12,2 | 24,6±10,4 | 28,2±11,4 | 35,4±6,8 | 38,9±6,5 | 38,9±6,5 |
| ББК-1 | 29,0±5,6 | 46,0±10,3 | 56,0±5,7 | 66,0±5,1 | 75,1±6,0 | 80,1±8,8 |
| Контроль | 0,0±0,0 | 3,6±3,6 | 7,1±4,1 | 9,9±3,4 | 19,8±3,5 | 19,8±3,5 |
| НСР | 18,94 | 20,35 | 28,89 | 33,04 | 27,32 | 29,07 |

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о весьма существенной гетерогенности изолятов гриба по вирулентности в отношении лугового мотылька.

ГЛАВА 6 РАЙОНИРОВАНИЕ АРЕАЛА ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА СРЕДСТВАМИ ГИС

6.1 Ареал лугового мотылька на территории бывшего СССР и его районирование по числу поколений в сезоне

В отличие от Китая для территории бывшего СССР пока не создано карт с выделением зон, в которых возможно развитие того или иного числа последовательных поколений вредителя (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993) (рис.6.1.1). Такие карты, безусловно, необходимы, как первый этап фитосанитарного районирования территории России в отношении массовых размножений лугового мотылька, картирования зон наиболее вероятного формирования очагов массового размножения вредителя.

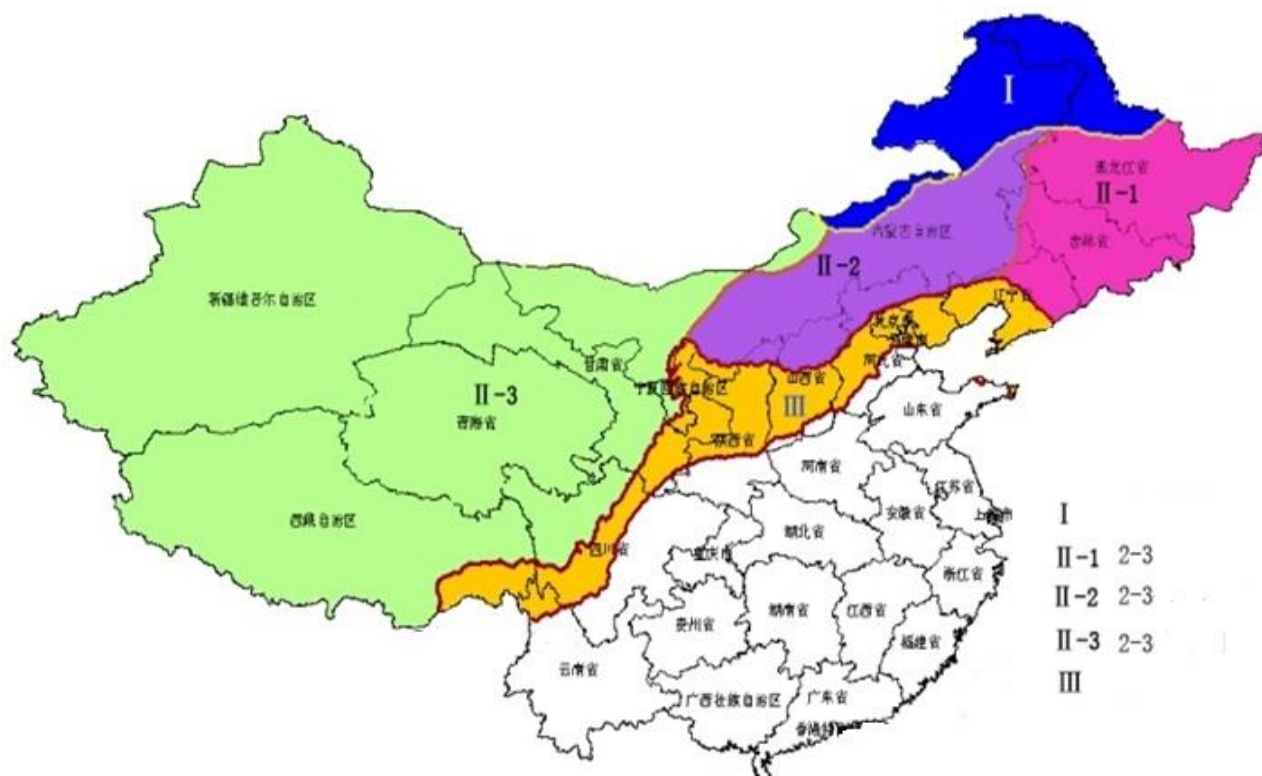


Рисунок 6.1.1 Области устойчивого развития 1-3 последовательных поколений лугового мотылька в сезоне на территории Китая. Римскими цифрами обозначены зоны развития одного (I), двух (II) и трех (III) поколений. Внутри зоны с развитием двух поколений выделены три подзоны, различающиеся степенью вреда, наносимого луговым мотыльком посевам сельскохозяйственных культур (II-1- слабый, II-2 - умеренный, II-3 - сильный вред) (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993)

Время, необходимое для прохождения полного цикла развития у лугового мотылька, в первую очередь зависит от суммы эффективных температур (СЭТ) (Кожанчиков, 1941; Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993). Хотя порог развития не является постоянной величиной на протяжении онтогенеза насекомого (Кожанчиков, 1941), среднее его значение близко к 12 °С. При этом оценки СЭТ при пороге 12 °С, полученные при пересчете данных, опубликованных Кожанчиковым (1941) и китайскими авторами (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993), мало отличались друг от друга (табл. 6.1.1).

Таблица 6.1.1 Сумма эффективных температур при пороге 12 °С

| Стадия онтогенеза | Значения СЭТ при пороге 12°С | | |
|-------------------|--------------------------------|---------------------------------------|---|
| | данные И.В. Кожанчикова (1941) | данные Luo Li-zhi, Li Guang-bo (1993) | оценки, использованные нами при картографировании |
| куколка | 145,8 | 152,8 | 150 |
| имаго | 80,0 | 82,9 | 80 |
| яйцо | 35,5 | 35,4 | 35 |
| гусеница | 166,6 | 201,2 | 200 |
| пронимфа | 30,5 | 60 | 65 |

Расчеты свидетельствуют, что для развития одного поколения в году необходимо 465 °С эффективных температур (в том числе 80 °С для реализации жизненных функций имаго, 35 °С для развития яйца, 200 °С - гусеницы, 150 °С - куколки), а для зимующего поколения - 530 °С (еще 65 °С для развития пронимфы).

Для расчета возможного числа поколений (Чп) лугового мотылька использовали формулу:

$$\text{Чп} = ((\text{СЭТ} > 12 \text{ °С}) - 530 \text{ °С}) / 465 \text{ °С} + 1$$

Территорию с ГТК менее 0,3 считали непригодной для развития генераций лугового мотылька по показателю аридности (Кожанчиков, 1941). Северная граница распространения лугового мотылька проведена по изолинии СЭТ > 12 °С, составляющей 530 °С.

По результатам проведенного ГИС-анализа на территории бывшего СССР выделено несколько зон, в которых обеспечивается устойчивое развитие одного,

двух, трех или четырех последовательных поколений лугового мотылька в сезоне (рис. 6.1.2).

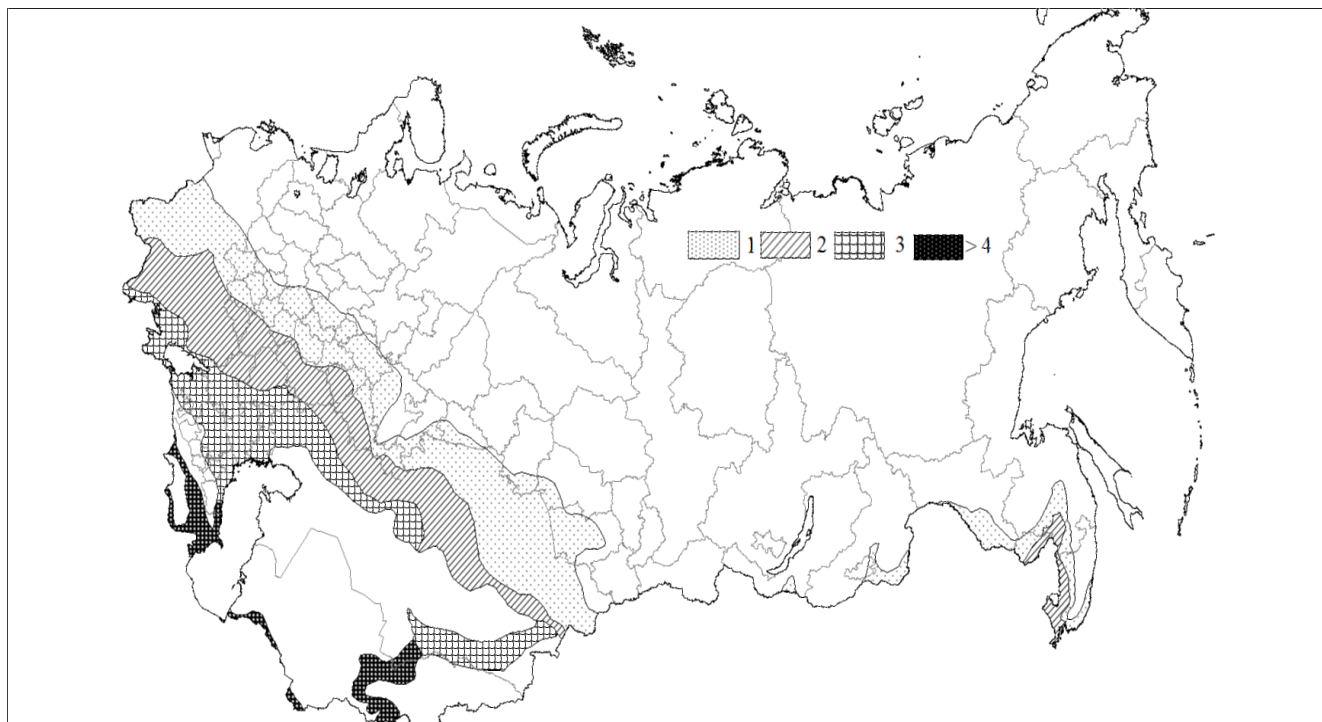


Рисунок 6.1.2 Области устойчивого развития того или иного числа последовательных поколений лугового мотылька в сезоне на территории б. СССР, выделенные средствами ГИС-технологий (масштаб 1:20 000 000, проекция Равновеликая Альберса на СССР, 9, 1001, 7, 100, 0, 44, 68, 0, 0). Цифрами обозначены области развития (выделено разной штриховкой): одного (1), двух (2), трех (3), четырех и более (4) поколений

Безусловно, в годы вспышек массового размножения луговой мотылек будет обнаруживаться за пределами обозначенных нами границ устойчивого развития, нанося там существенный вред [см. карты в публикациях Кузнецовой и Чумакова (2008) и Саулич (2009)]. Однако эти поселения будут временными, поскольку климатические условия в этих районах не обеспечивают устойчивого развития насекомого. Для целей своевременного прогнозирования начала вспышек размножения мониторинг за состоянием вредителя следует проводить лишь на территориях, где климатические условия способствуют устойчивому развитию вредителя в течение длительного времени (Фролов, 2011).

С другой стороны, по литературным данным на территории РФ, в условиях степных и лесостепных зон Восточной Сибири и Дальнего Востока, многие авторы указывают, что луговой мотылек способен давать одну - две генерации в сезоне

(Будажаров, 1989; Шодотова, 2009; Алехин, 1985; Кнорр, 1989,1991). Как предполагается в этих областях должны находиться резервации с коконами. Однако нужно учесть, что статьи посвящены периоду вспышек массовых размножений вредителя с 1982 - 1989 гг. и с 1999 - 2002 гг. (Поляков, Ченкин, 1983), тогда как исследований в период депрессий практически нет. Также стоит обратить внимание, что китайские специалисты выделяют на границе (Амурская обл., Забайкальский край) развитие только одного поколения в сезон (рис. 6.1.1).

В заключение отметим, что составленная нами карта потенциального числа генераций лугового мотылька в сезоне валидирована путем ее сопоставления с аналогичной картой числа генераций, составленной для Китая (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993); границы зон развития вредителя в одном и двух поколениях на территориях наших двух стран очень точно совпали (рис. 6.1.3), что свидетельствует в пользу корректности обеих карт.

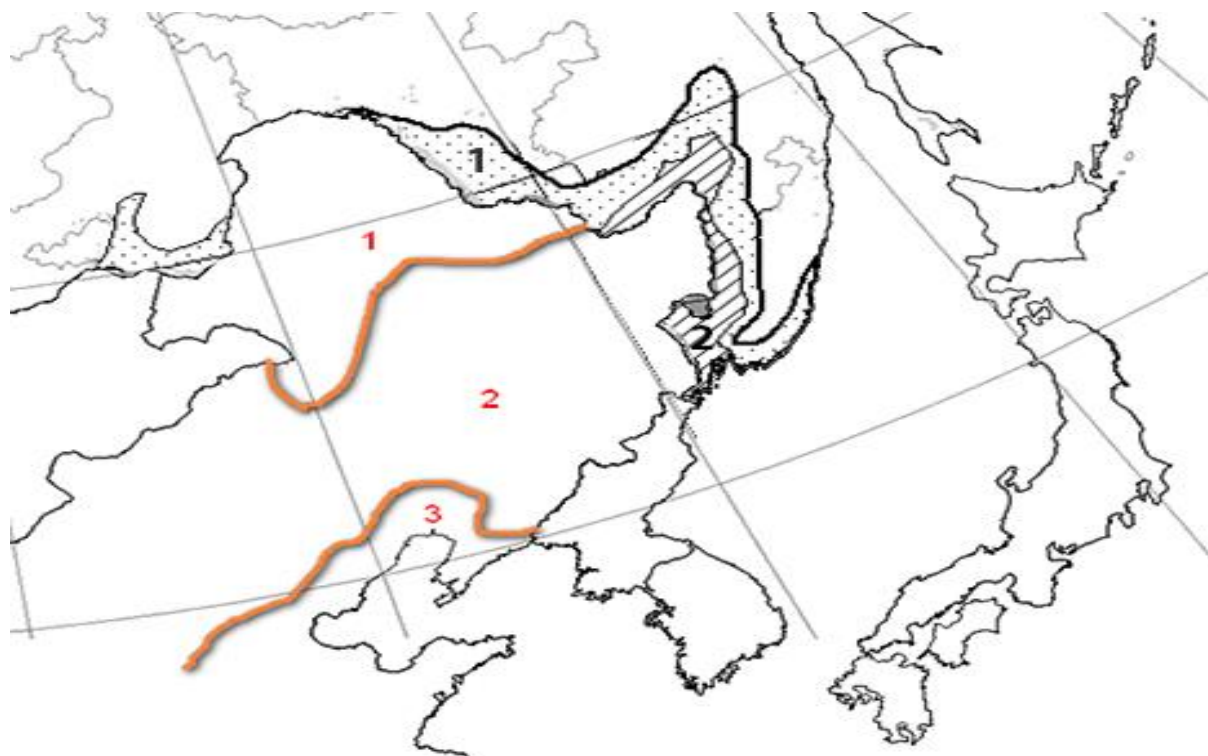


Рисунок 6.1.3 Стыковка границ областей развития одного и двух поколений лугового мотылька на территориях Китая (Luo Li-zhi, Li Guang-bo, 1993) и РФ (наша оригинальная карта). Цифрами обозначены области развития соответствующего числа поколений в сезоне

6.2 Фитосанитарное районирование ареала лугового мотылька

Следующим этапом явилось создание карты фитосанитарного районирования ареала лугового мотылька с использованием агроклиматических предикторов. Сложность решения этой задачи состоит в трудности увязки климатических условий с требованиями биологических объектов. Основные принципы и подходы к агроклиматическому районированию были сформулированы в середине прошлого века в фундаментальных трудах Г.Т. Селянинова, П.И. Колоскова, С.А. Сапожниковой, Ф.Ф. Давитая, Ю.И. Чиркова, Д.И. Шашко.

Хотя лугового мотылька нельзя назвать досконально изученным объектом, итогом многолетних работ стал вывод о том, что решающее значение в динамике его численности принадлежит погодно-климатическим факторам, действующим прежде всего в период лёта имаго (Знаменский, 1932; Знойко, 1934; Владимирская, 1935; Добровольский, 1935; Пятницкий, 1936, 1936а; Кожанчиков, 1941; Макарова, Доронина, 1981; Красюкова, 1985, Кнор, 1993). В целом, оптимальные условия для развития бабочек лугового мотылька складываются при ГТК, равном 0,9 и выше, и при температурах в диапазоне 20-25 °С (Макарова, Доронина, 1981; Алехин, 2002). Влияние погодно-климатических факторов на выживаемость в период развития остальных стадий имеет хотя и важное, но подчиненное значение, в т.ч. (1) температуры в период питания гусениц (оптимум в пределах 19-22 °С, температуры ниже 17 и выше 28°С оказывают заметное негативное воздействие на выживаемость) (Макарова, Доронина, 1981); (2) негативный эффект высокой влажности почвы на прониmf во время зимовки (Быкова, 1981); (3) состав растительных ассоциаций в период питания гусениц (Федорова, Качаева, 1937), (4) температурные условия зимовки диапаузирующих прониmf и их реактивации (Лозина-Лозинский, 1937; Дружелюбова, 1980; Аханаев и др., 2014).

Для создания карты фитосанитарного районирования ареала лугового мотылька на территории б. СССР ранее представленная карта (рис. 6.1.2) была

переделана для СЭТ > 12 °С, составляющей не 530, а 465 °С для завершающего поколения в сезоне (т.к. вред гусеницами может быть нанесен и в том случае, если для перезимовки не хватило тепла для коконирования и перезимовки). Промежуточный результат расчетов представлен без учета эффекта ГТК (рис. 6.2.1).

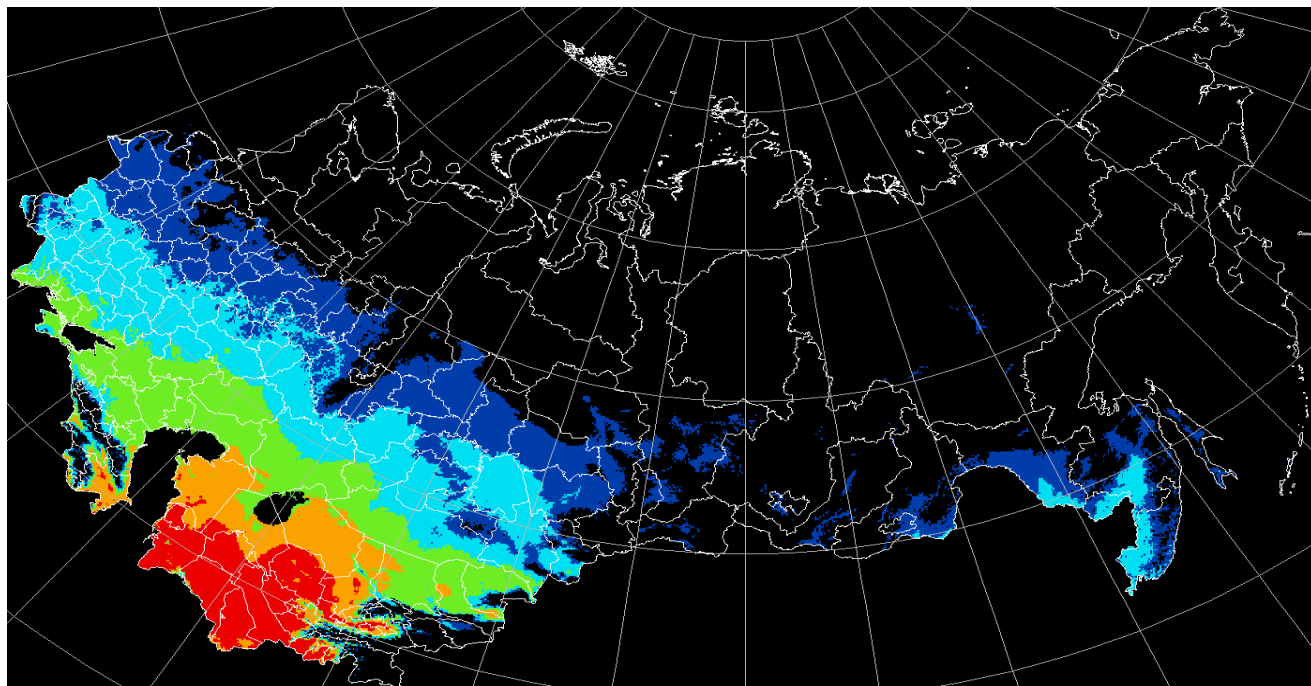


Рисунок 6.2.1 Выделение зон с развитием одного-пяти последовательных поколений лугового мотылька в сезоне на территории б. СССР, выделенные средствами ГИС-технологий, при условии 50% обеспеченности СЭТ = 465 °С

Следующим этапом работ стало выделение в каждой из зон областей, различающихся диапазонами значений ГТК по Г.Т. Селянинову, наблюдаемых с 50% вероятностью. Однако, прежде области с ГТК менее 0,5 были исключены из рассмотрения, как не обеспечивающие успешного развития насекомого. Области, неблагоприятные для лугового мотылька по увлажненности (первая подзона), выделяли по значениям ГТК, попадающим в интервалы 0,5-0,7 и >2; промежуточно-оптимальные по уровню увлажненности области (вторая подзона) выделяли по ГТК в пределах 0,7-0,9 и 1,3-2,0; области, весьма благоприятные для насекомого по увлажненности (третья подзона), характеризовали ГТК в пределах 0,9-1,3 (рис. 6.2.2).

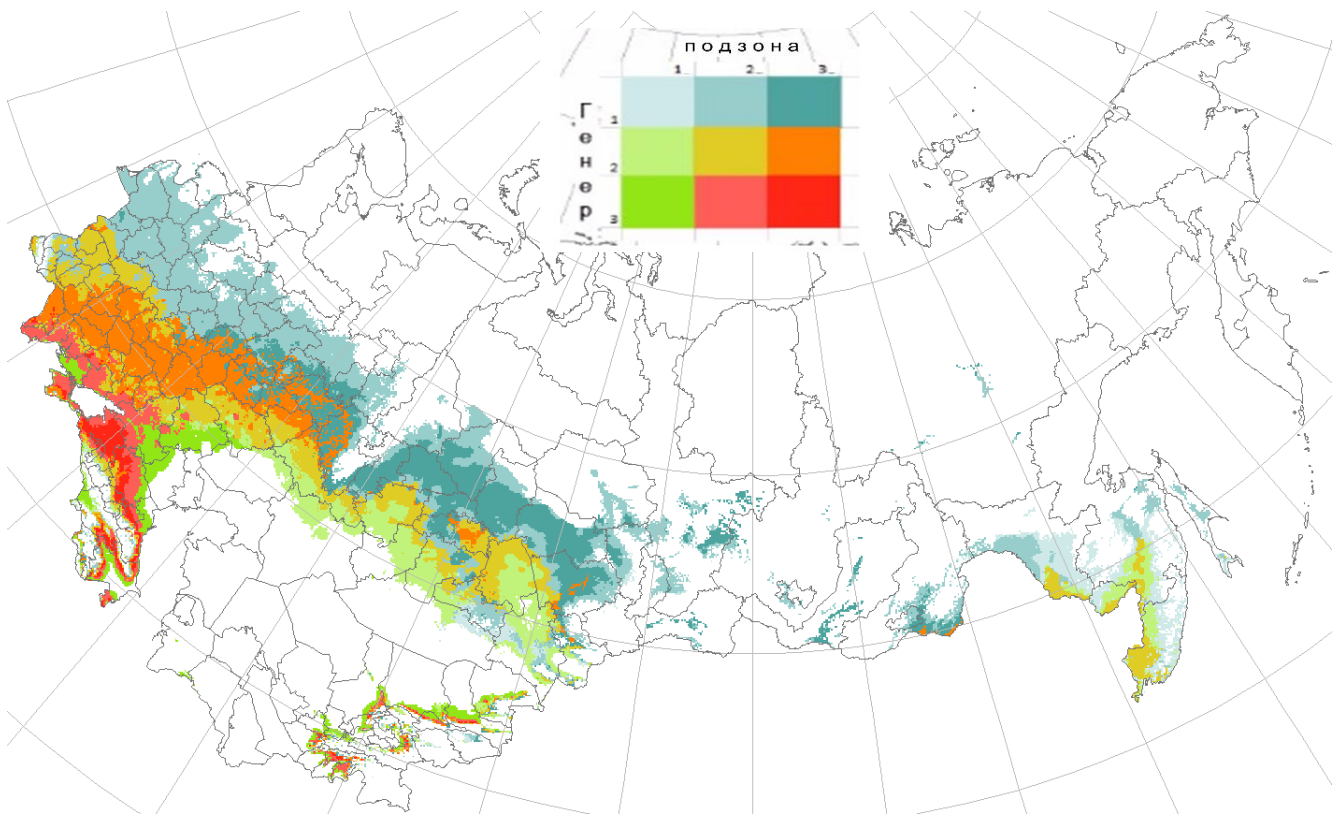


Рисунок 6.2.2 Агроклиматическая карта фитосанитарного районирования территории б. СССР, характеризующая три уровня благоприятности для развития лугового мотылька по увлажненности (подзоны 1-3 уровни увлажнения, выделены разными цветами по горизонтали, слева направо степень благоприятности повышается) для областей с последовательным развитием 1-3 поколений насекомого в сезоне (цвета меняются по вертикали, сверху вниз число поколений растет от 1 до 3), созданная средствами ГИС-технологий

Таким образом, по факту северная граница области фитосанитарного районирования проходила по линии 50% вероятности накопления СЭТ $> 12^{\circ}\text{C} = 465^{\circ}\text{C}$ в сезоне, а южная - по ГТК за вегетационный период $> 0,5$.

Для предварительной верификации созданной агроклиматической карты ее сравнивали с опубликованными картами, характеризующими фактическое распространение насекомого в многолетнем аспекте. Одна из таких карт хозяйственного районирования Западной Сибири и Северного Казахстана была предложена И.Б. Кнором (1993) (рис. 6.2.3).

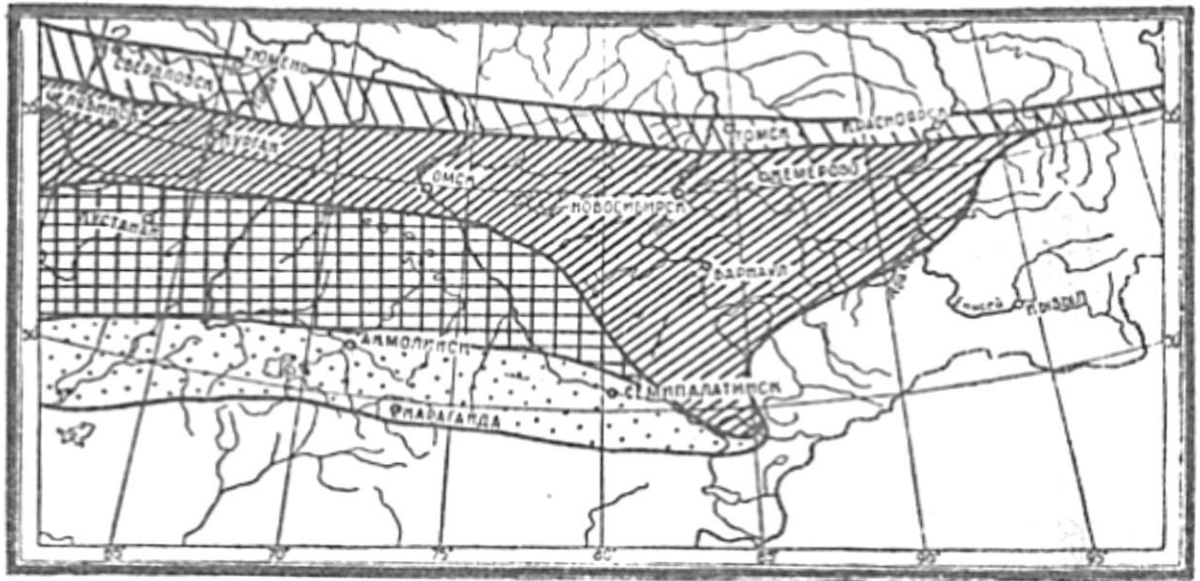






Рисунок 6.2.3 Районирование территории Западной Сибири и Северного Казахстана в зависимости от хозяйственного значения лугового мотылька.

Условные обозначения:

 - зона эпизодических размножений 1-го поколения,
  - зона постоянных размножений 2-го поколения,
  - зона преимущественного размножения 2-го поколения и традиционного формирования зимующего запаса,
  - зона эпизодического размножения 2-го поколения (Кнор, 1993)

В целом созданная нами агроклиматическая карта фитосанитарного районирования неплохо согласуется со схемой И.Б. Кнора (1993) за исключением, правда, юго-восточной границы региона (рис. 6.2.4). Впрочем, несовпадение на юго-востоке может быть обусловлено тем, что карта И.Б. Кнора (1993) слишком генерализирована, видно, что часть границ проведена просто по широтам.

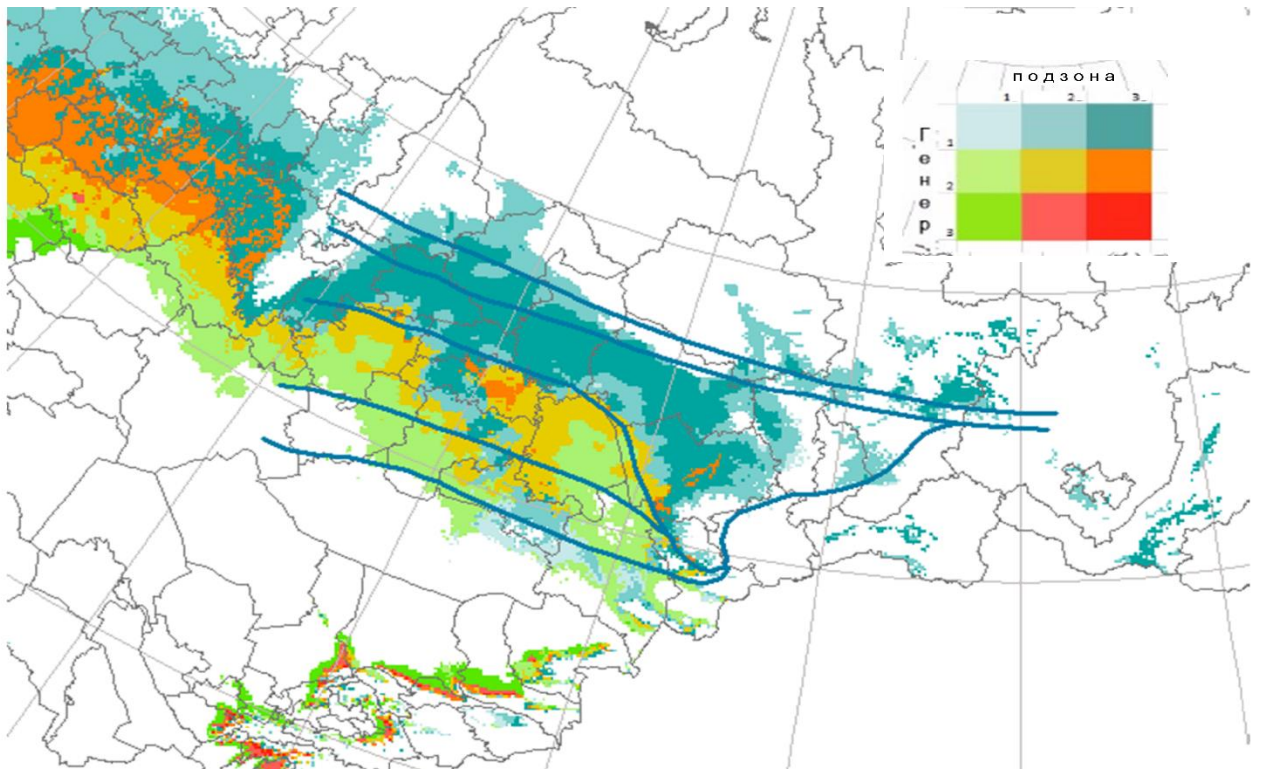


Рисунок 6.2.4 Валидация агроклиматической карты фитосанитарного районирования для Западной Сибири и Северного Казахстана: сравнение со схемой районирования данной территории, предложенной И.Б. Кнором (1993) по данным его многолетних наблюдений за динамикой численности вредителя.

6.3 Перспективы использования карт распространения лугового мотылька, построенных с использованием агроклиматических предикторов

Большая часть ареала лугового мотылька приходится на территории России и сопредельных стран (Монголии, Китая, Казахстана и Украины). При этом начало, по крайней мере, трех последних вспышек массового размножения насекомого в России (1982-1988, 2000-2002 и 2008-2013) было зарегистрировано в Восточной Сибири и/или на Дальнем Востоке (прежде всего в Амурской обл.), а в Европейскую часть б. СССР вредитель проникал намного позднее, лишь на третий-четвертый год. Отечественные специалисты не раз высказывали предположения, что начало вспышкам размножения дают бабочки, иммигрировавшие из-за рубежа, предположительно из очагов, расположенных в Китае или Монголии (Говоров, Живых, 2009; Мащенко, 2009; Таюрская, Дашевский, 2009; Фролов и др., 2010). Любопытно, что китайские специалисты по защите растений в свою очередь

полагают, что источником размножения вредителя на севере и северо-востоке Китая служат не только насекомые, мигрировавшие из постоянных очагов, расположенных в северном Китае, и новых очагов, выявленных на востоке Внутренней Монголии и равнине Суннэнь, но и из сопредельных территорий Монголии и России (Chen Xiao et. al., 2008; Luo et. al., 2009; Zhang et. al., 2009).

Для того, чтобы разобраться в сложном и дискуссионном вопросе о преобладающем направлении миграций лугового мотылька на границе Китая и России необходимо прежде всего в одной проекции представить результаты фитосанитарного районирования сопредельных территорий обеих стран в ареале вредителя (рис. 6.3.1). Как оказалось, площади, пригодные для формирования очагов массового размножения лугового мотылька в Китае в несоизмеримо превосходят таковые в России. А если учесть еще очевидно немалые площади, пригодные для размножения мотылька в Монголии, то доля российских территорий в зоне высокой численности вредителя региона и вовсе представляется ничтожной. Далее, места зимовки насекомого (т.е. области, где в массе формируются диапаузирующие в коконах прониимфы лугового мотылька), как известно, приурочены к областям с развитием двух поколений (Luo et. al., 2009), а в Забайкальском крае и Бурятии климатические условия благоприятствуют развитию лишь одного полного поколения (Быкова, 1985; Джолова, 1965) [хотя в условиях теплого лета здесь может формироваться вторая генерация (Шодотова, 2009)].

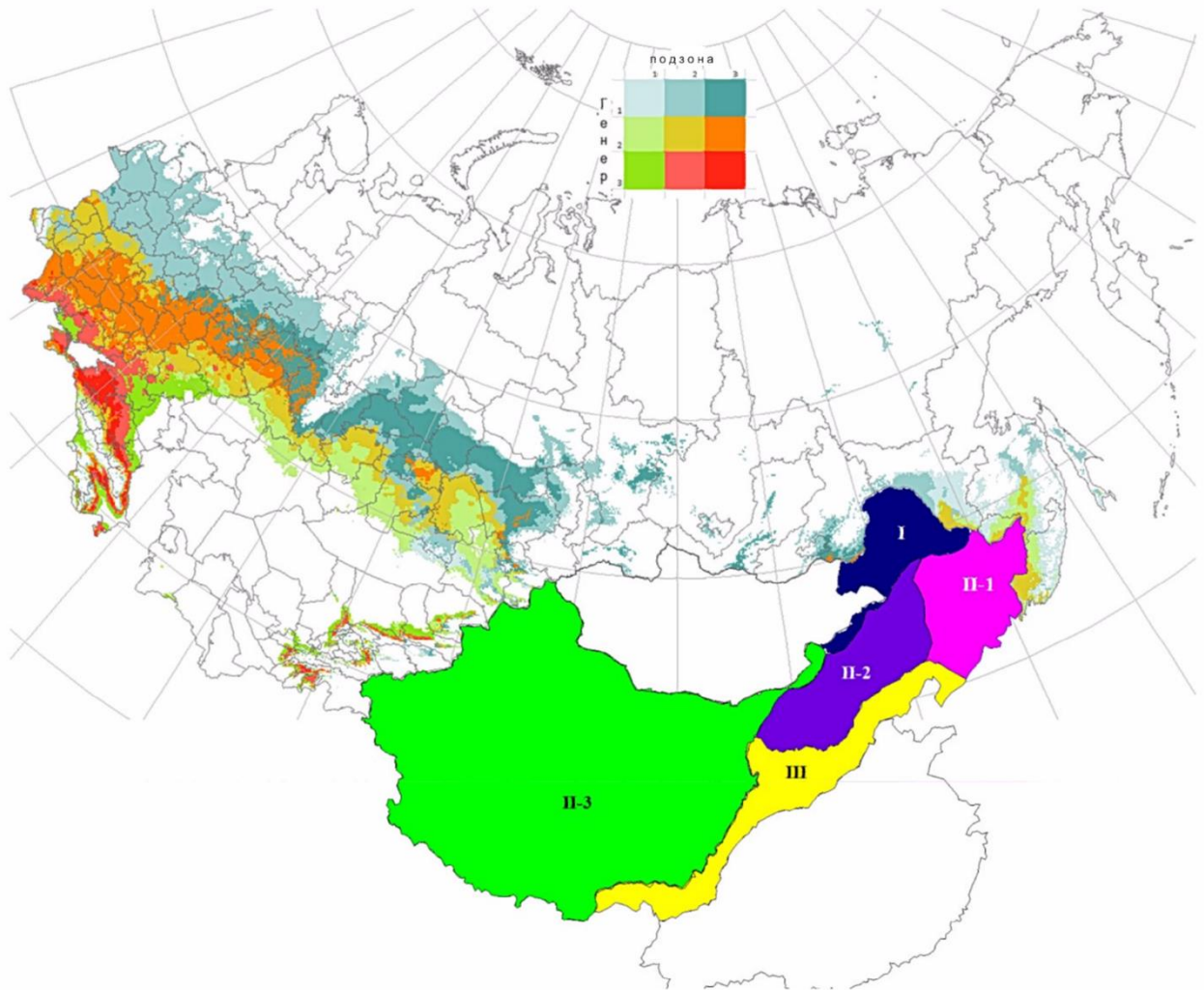
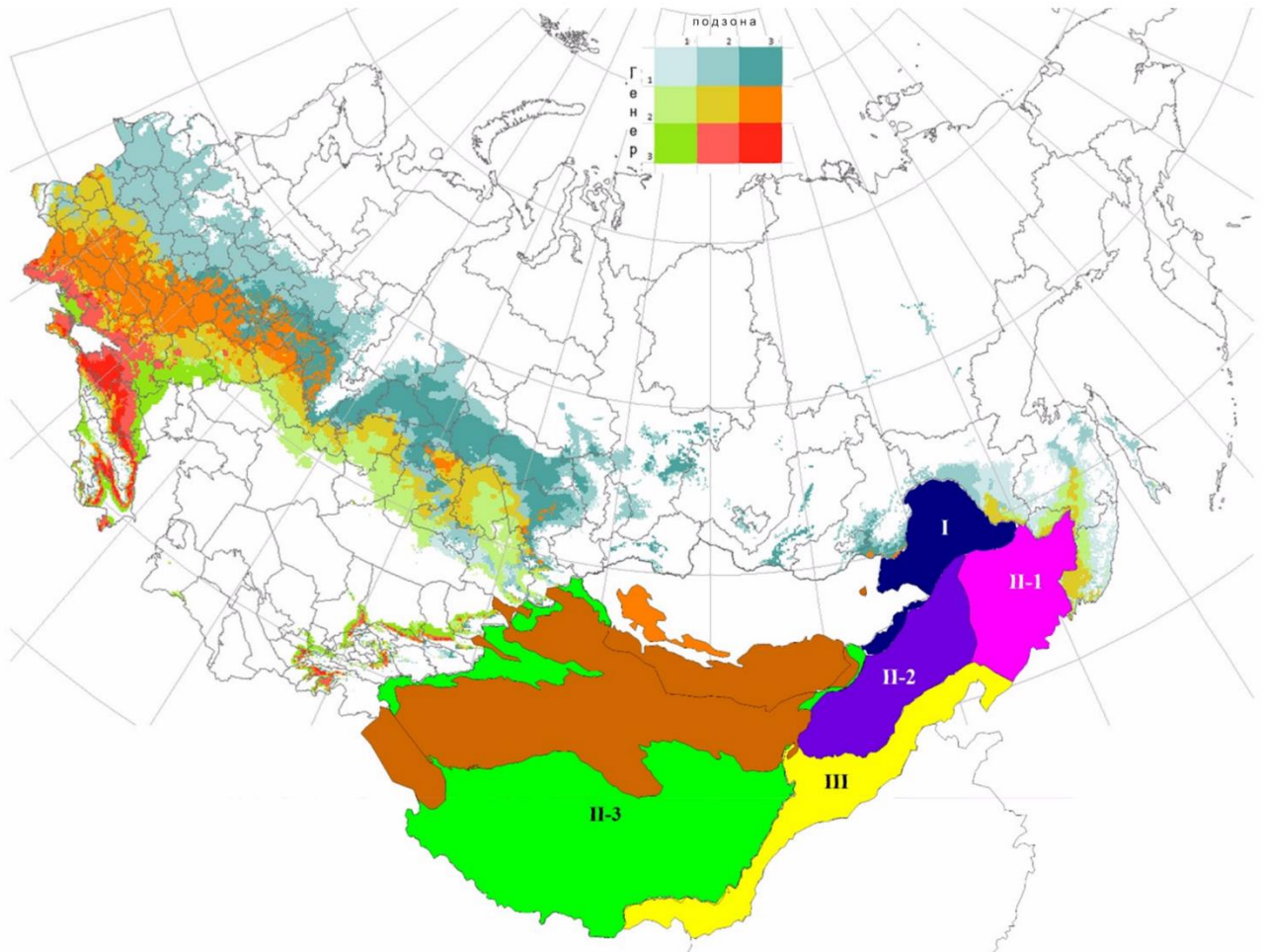


Рисунок 6.3.1 Фитосанитарное районирование ареала лугового мотылька на территории Российской Федерации и ближнего зарубежья (б. СССР) и Китая, выполненное методами ГИС-технологий. Условные обозначения см. рис. 6.1.1 (для территории Китая) и рис. 6.2.2 (для территории б. СССР)

Поскольку вспышки размножения лугового мотылька в Восточной Сибири тесно увязаны по времени с масштабными размножениями вредителя в Китае (Chen Xiao et. al., 2008; Luo et. al., 2009; Говоров, Живых, 2009; Фролов и др., 2010; Кнор, 2011), то несмотря на важность мониторинга местной популяции лугового мотылька в Восточной Сибири (Быкова, 1985), представляется весьма актуальной задача наладить тесную координацию (в идеале организовать единую систему российско-китайского мониторинга) служб защиты растений России и Китая, т.к. вероятнее всего массовым размножениям мотылька в Восточной Сибири должны предшествовать вспышки размножения насекомого в северном Китае.

Задача эта тем более важна для российского сельского хозяйства, что иные пути для проникновения лугового мотылька из Китая и Монголии в Россию, кроме как через Забайкальский край и Бурятию, отсутствуют, поскольку перекрыты горными системами (Тянь-Шань, Памир, Алтай, Саяны) и пустынями (рис. 6.3.2).



Риунок 6.3.2 Фитосанитарное районирование ареала лугового мотылька на территории Российской Федерации и ближнего зарубежья (б. СССР) и Китая, выполненное методами ГИС-технологий. Условные обозначения: см. рис. 6.1.1 (для территории Китая), рис. 6.2.2 (для территории б. СССР), коричневым цветом выделены пустыни (Hijmans et. al., 2005)

Таким образом, настоящая работу мы завершаем созданием первого варианта агроклиматической карты фитосанитарного районирования территории б. СССР по луговому мотыльку, пригодной для разработки единой карты зон вредоносности насекомого на территориях б. СССР и Китая, а в перспективе также и Монголии.

ВЫВОДЫ

- 1) По результатам молекулярно-биологического анализа имаго лугового мотылька, собранных в 9 географических пунктах европейской и азиатской частей ареала, идентифицированы 27 уникальных гаплотипов гена *cox1* мтДНК, из которых 6 встречались неоднократно. Доля уникальных гаплотипов в выборках варьировала от 4 (Хебей) до 24% (Воронеж) при среднем значении 12%. В целом уровень генетического полиморфизма у лугового мотылька оказывается весьма высоким и оценивается величиной $0,696 \pm 0,033$.
- 2) Генетическая структура популяций лугового мотылька в ареале, описываемая частотами гаплотипов *cox1* мтДНК, характеризуется однородностью (средние значения F_{ST} и $N_{ST} = 0,02$), что предполагает высокую интенсивность потоков генов в ареале.
- 3) Изучение ФПР лугового мотылька в выборках насекомых, собранных на западе (Краснодарский край, Ростовская область) и востоке (Бурятия, Китай) ареала, свидетельствует об отсутствии статистически значимой межпопуляционной изменчивости ее параметров с пороговым значением фотопериода, находящимся в пределах между 14 и 15 часами.
- 4) Лабораторными опытами выявлены весьма широкие пределы выносливости диапаузирующих прониимф лугового мотылька к температуре перезимовки, хотя наиболее дружная реактивация была отмечена при $+5$ °С. Установлено, что температуры зимовки $+20...+25$ °С лишь растягивают и замедляют реактивацию насекомых, но не вызывают существенно более высокой смертности насекомых. Таким образом, полученные материалы предполагают, что южная граница ареала лугового мотылька детерминируется не высокими зимними температурами, а иными факторами, например, низким уровнем увлажнения и/или высокими летними температурами.
- 5) Результаты наблюдений свидетельствует, что роль микроспоридий в динамике численности фитофага в период пика его массового размножения не существенна;

негативное воздействие этих облигатных паразитов на численность вредителя резко возрастает в период затухания вспышки его размножения.

6) Модельными экспериментами установлено, что энтомопатогенные гифомицеты способны вызывать существенную гибель пронимф лугового мотылька уже на второй год после начала вспышки массового размножения при благоприятных для развития гриба условиях: температуре 22-25 °С и относительной влажности воздуха 80-90%; лабораторные наблюдения подтвердили факт гетерогенности изолятов грибов по их вирулентности в отношении насекомого.

7) На базе агроклиматических предикторов (СЭТ, ГТК, фотопериод) территория бывшего СССР была районирована средствами ГИС на зоны, в пределах которых устойчиво развивается от одной до четырех генераций лугового мотылька в течение сезона.

8) В пределах выделенных зон с устойчивым развитием от одного до трех поколений лугового мотылька в сезоне посредством ГИС-анализа проведено фитосанитарное районирование территории России и сопредельных стран, основанное на грациях среднеголетних значений ГТК.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

- 1) При проведении работ по прогнозу и мониторингу лугового мотылька необходимо учитывать особенности эколого-генетической структуры популяций вредителя, приспособленной к обитанию насекомого в диапазоне погодноклиматических факторов, свойственном зоне степей, а также специфику воздействия облигатных и факультативных патогенных микроорганизмов на выживаемость вредителя;
- 2) При организации мониторинга рекомендуется использовать составленные нами карты фитосанитарного районирования территории России и сопредельных стран в целях повышения точности краткосрочных прогнозов. При этом рекомендуется особое внимание уделять областям с устойчивым развитием двух и трех поколений лугового мотылька, как зонам наиболее вероятного нахождения очагов размножения вредителя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Алексеев, А. А. Действие высокой плотности популяции на активность ацетилхолинэстеразы гусениц лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae) / А. А. Алексеев, В. И. Елинова, И. А. Слепнева // Фитосанитарное оздоровление экосистем. Материалы второго всеросс. съезда по защ. раст. - СПб, 2005. - Т. 2. - С. 239-240.
- 2) Алехин, В.Т. Зональное районирование территории Центрально-Черноземного района по степени распространения и вредоносности лугового мотылька / В.Т. Алехин, Ю.Б. Шуровенков // Защита растений в условиях интенсификации с.-х. производства. - Воронеж, 1985. - С. -11-17.
- 3) Алехин, В.Т. Луговой мотылек / В.Т. Алехин // Защита и карантин растений. - 2002. - № 6. - С.71.
- 4) Алехин, В.Т. Луговой мотылек и меры борьбы с ним (Рекомендации) / В.Т. Алехин, Т.Л. Кузнецова // М.: ФГНУ "Росинформагротех". - 2003. - 76 с.
- 5) Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов –учеб. пособие. – 3-е изд., перераб. и доп., отв. ред. Л.А. Животовский. - М.:ЦИК «Академкнига» - 2003. – 431 с.
- 6) Арнольди, К.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме / К.В. Арнольди, Л.В. Арнольди // Зоол. журн. 1963. - Т. 42. - № 2. - С. 161-183.
- 7) Афонин, А.Н. Агроэкологический Атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения / [Электронный ресурс] А.Н. Афонин, С.Л. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролов // (Интернет-версия 2.0). - 2008. - Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>.
- 8) Афонин, А.Н. Ареал лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) на территории бывшего СССР и его районирование по числу генераций в сезоне / А.Н. Афонин, Ю.Б. Аханаев, А.Н. Фролов // Энтومол. обозр. 2013. - Т. 92, вып. 4. - С. 693-716.
- 9) Аханаев, Ю.Б. О термотолерантности диапаузирующих прониимф лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) / Ю.Б. Аханаев, М.Н. Берим, С.Я. Резник, А.Х. Саулич, А.Н. Фролов // Энтومол. обозр., 2014. - Т. 93, вып. 2. - С.249-255.
- 10) Аханаев, Ю.Б. О фотопериодической реакции лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Pyraloidea, Crambidae) / Ю.Б. Аханаев, А.Х. Саулич, С.Я. Резник, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев, М.Н. Берим, А.Н. Фролов // XIV съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. Материалы съезда. Санкт-Петербург, 2012. - С. 35.

- 11) Аханаев, Ю.Б. Фотопериодическая реакция популяций лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraloidea: Crambidae) из восточных и западных частей ареала / Ю.Б. Аханаев, М.Н. Берим, Д.А. Кучеров, Ю.М. Малыш, С.Я. Резник, А.Х. Саулич, В.А. Соболев, Ю.С. Токарев, А.Н. Фролов, Луо Личжи, Дзян Синьфу, Чжан Лей // Энтотомол. обозр. - 2013. - Т. 92, вып. 2. - С. 234–240.
- 12) Батурич, В.В. Луговой мотылек в Иркутской области и меры борьбы с ним. / В.В. Батурич, Л.И. Батурина // Иркутск: Иркутский ун-т. - 1983. - С.72.
- 13) Белановский, И.Д. О тахине лугового мотылька *Tachina arucarum auctorum* pes. Ronclani. // И.Д. Белановский Луговой мотылек в 1929-1930 гг.: под ред. Е.В. Зверозомб-Зубовского. - кн. 1. - Киев: У. Н. И. С. Союзасахара, 1931. - С. 157-160.
- 14) Белецкий, Е.Н. Популяционные циклы насекомых / Е.Н. Белецкий, Хасан Самер, Худжерн Хусейн // Изв. Харьков. энтотомол. о-ва. - 1998. - Т. 4. - вып. 2. - С.150-153.
- 15) Белецкий, Е.Н. Популяционные циклы насекомых / Е.Н. Белецкий, Хасан Самер, Худжерн Хусейн // Изв. Харьков. энтотомол. о-ва. - 1998. - Т. 4. - вып. 2. - С.150-153.
- 16) Белецкий, Е.Н. Теория цикличности динамики популяций / Е.Н. Белецкий // Изв. Харьков. энтотомол. о-ва. - 1993. - Т. 1. - вып. 1. - С. 5-16.
- 17) Белецкий, Е.Н. Теория цикличности динамики популяций / Е.Н. Белецкий // Изв. Харьков. энтотомол. о-ва. - 1993. - Т. 1. - вып. 1. - С. 5-16.
- 18) Белецкий, Е.Н. Цикличность динамики популяций - теоретическая основа прогноза массовых появлений насекомых / Е.Н. Белецкий // Защита растений в условиях интенсификации сельского хозяйства Украинской ССР. - К., 1989. - С. 29-33.
- 19) Белецкий, Е.Н. Цикличность динамики популяций - теоретическая основа прогноза массовых появлений насекомых / Е.Н. Белецкий // Защита растений в условиях интенсификации сельского хозяйства Украинской ССР. - К., 1989. - С. 29-33.
- 20) Бережков, Р.П. Луговой мотылек в лесной зоне восточной части Западной Сибири / Р.П. Бережков // Тр.Биол.НИИ при ТГУ. - Томск, 1936. - Т. 2. - С. 98-130.
- 21) Бойкова, И.В. Выделение энтомопатогенных дейтеромицетов / И.В. Бойкова, И.И. Новикова // В Кн. Патогены насекомых: структурные и функц. аспекты: под ред. Глупова В.В. - М.- 2001. - С.698-708.
- 22) Бондарцева, М.А. Определитель грибов России / М.А. Бондарцева - М., Наука, 1998. - 286 с.
- 23) Борисов, Б.А. Энтомопатогенные аскомицеты и дейтеромицеты / Б.А. Борисов, В.В. Серебров, И.И. Новикова, И.В. Бойкова // В Кн. Патогены

- насекомых: структурные и функц. аспекты: под ред. Глупова В.В. - М.- 2001. - С. 352-427.
- 24) Бугаевский, Л.М. Геоинформационные системы / Л.М. Бугаевский - Уч. Пос. для вузов. - М.:2000. - 222 с.
- 25) Будажапов, В.Ц. Биология развития лугового мотылька (*Purausta sticticalis* L.) в условиях южной лесостепной зоны Бурятской АССР / В.Ц. Будажапов // Насекомые и паукообразные в Сибири: сб. науч. тр. - 1989. - С.115.
- 26) Буре, В.М. Методология и программно-математический инструментарий информационного обеспечения точного земледелия: автореф. докт. дисс.../ Буре Владимир Мансурович. - СПб, АФИ, 2009. - 17 с.
- 27) Буханистая, Г.Ф. Чрезвычайная ситуация выявила проблемы в законодательстве / Г.Ф. Буханистая, О.Г. Поздышева // Проблемы фитосанитарии. - 2008. - С.14-15.
- 28) Быкова, Е.П. Влияние влажности почвы в период кокониования на физиологическое состояние лугового мотылька / Е.П. Быкова // В кн.: Проблемы почвенной зоологии. - Киев. - 1981. - С. 43-44.
- 29) Быкова, Е.П. Влияние корма и фотопериодических условий на развитие лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pupalidae) / Е.П. Быкова, В.О. Хомякова, В.С. Узихина // Энт. обозр. - 1986. - Т.65. - №2. - С. 255-261.
- 30) Быкова, Е.П. Луговой мотылек в Восточной Сибири / Е.П. Быкова // Пути автоматизации фитосан. диагностики: сб. науч. тр. - Л. - 1985. - С. 89-98.
- 31) Варли, К. Экология популяций насекомых / К. Варли, Дж.Р., Градуэлл, М.П. Хассел - Пер. с англ. Н.Г. Мирошниченко - М.: Колос, 1978. - 222 с.
- 32) Веремчук, Г.В. Зависимость миграционной активности энтомопатогенных нематод от биотических факторов / Г. В. Веремчук, М. А. Акрамова // Бюл. ВИЗР. - 1987. - № 66. - С. 25-28.
- 33) Веремчук, Г.В. Энтомопатогенные нематоды семейства *Heterorhabditidae* - паразиты лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: *Purausta*) / Г.В. Веремчук, Т.С. Дружелюбова // Пути дальнейшего совершенствования защиты раст. в респ. Прибалтики Белоруссии. - Рига, 1983. - ч.1. - С.105 - 106.
- 34) Викторов, Г.А. Проблемы динамики численности насекомых. - М., Наука, 1967. 271 с.
- 35) Волков, В.Ф. Испытание белой мюскардины в борьбе с луговым мотыльком / В.Ф. Волков // В кн.: Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. - 1938. - Ч. 3. - С. 67-69.
- 36) Воронин, В.Н. / О методиках работы с микроспоридиями // В.Н. Воронин И.В. Исси // Паразитология. 1974. - Т. 8, - № 3. - С. 272-273.
- 37) Воронцова, Я.Л. Микроспоридиоз пчелиной огневки *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pupalidae), вызываемый *Vairimorpha ephestiae* (Microsporidia:

- Burenellidae) / Я.Л. Воронцова, Ю.С. Токарев, Ю.Я. Соколова, В.В. Глупов // Паразитология. - 2004. - Т. 38. - С. 239-250.
- 38) Вронских, М.Д. / Временные рекомендации по борьбе с луговым мотыльком // М.М. Ларионенко, Г.Д. Вронских. - Кишинев: ГКП «Молдгипрозем», - 1976. - С.6.
- 39) Второв, П.П. Биogeография. / П.П. Второв, Н.Н. Дроздов. - М.: Владос-Пресс, 2001. - 304 с.
- 40) Гиляров, А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие / А.М. Гиляров - М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- 41) Говоров, Д.Н. Достоверный прогноз - основа эффективной защиты растений / Д.Н. Говоров, А.В. Живых // Защита и карантин растений. - 2009. - №8. - С.7-9.
- 42) Горностаев, Г. Н. Насекомые. Энциклопедия природы России / Г.Н. Горностаев - М. АБФ, 1998.
- 43) Городков, К.Б. Динамика ареала: общий подход / К.Б. Городков // I Там же. - 1990. - Т. 69, вып. 2. С. 287-306.
- 44) Городков, К.Б. Динамика ареала: общий подход / К.Б. Городков // II Там же. - 1990. - Т. 69, вып. 4. - С. 791-809.
- 45) Городков, К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / К.Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. - Л.: Наука, 1984. - Вып. 5 (Карты 179-221). С. 3-21.
- 46) Городков, К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства / К.Б. Городков // I Энтومол. обзор. - 1985. - Т. 64, вып. 2. - С. 295-310.
- 47) Городков, К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства / К.Б. Городков // II Там же. - 1986. - Т. 65, вып. 1. С. 81-95.
- 48) Горышин, Н.И. Некоторые актуальные вопросы фенологического прогнозирования в энтомологии / Н.И. Горышин, К.Ф. Гейспец // Зоол. журн. 1975. - Т.54.- №6. - С. 895-912.
- 49) Горышин, Н.И. Роль температуры и фотопериода в регуляции развития и диапаузы лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) / Н.И. Горышин, А.Х. Саулич, Т.А. Волкович, М.А. Абдель-Хамид // Зоол. журн. - 1980.- Т. 59, вып. 4. - С. 533-545.
- 50) Грант В. Эволюционный процесс. / В. Грант. - М.: Мир, 1991. - 488 с.
- 51) Гусев, Г.В. Энтомофаги колорадского жука / Г.В. Гусев // ВАСХНИЛ, ВНИИ защиты растений. - М.: агропромиздат, 1991. - С.171.
- 52) Данилевский, А.С. Внутривидовые адаптации насекомых к климатической зональности / А.С. Данилевский, И.А. Кузнецова // В кн.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л., изд-во ЛГУ. 1968. - С. 5-51.

- 53) Данилевский, А.С. Роль питающих растений в биологии лугового мотылька / А.С. Данилевский // Энтотол. обозр. 1935. - Т.26. - С. 91-110.
- 54) Данилевский, А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. / А.С. Данилевский - Л.: изд-во СПб. ун-та, 1961. 243 с.
- 55) Данилов, Л. Г. Биологические основы применения энтомопатогенных нематод (Rhabditida: Steinernematidae, Heterorhabditidae) в защите растений: автореф. дисс. на соискание уч. степ. доктора с.-х. наук: / Данилов Леонид Гаврилович. - СПб.: ВИЗР. - 2007. - 46 с.
- 56) Данилов, Л.Г. Методические подходы к процессам изучения особенностей биологии энтомопатогенных нематод (Rhabditidae: Steinernematidae, Heterorhabditidae) и технологические решения эффективного их использования в качестве средств биологической защ. раст. /Л.Г. Данилов // РАСХН, ВИЗР. - 2003. - С. 29-31.
- 57) Дедю, И.И. Экологический энциклопедический словарь / И.И. Дедю - Кишинев: 1989. - Гл. ред. Молд. Сов. Энци. с.
- 58) Демочкидов, К.Э. Новый паразит яиц лугового мотылька из подотряда Hymenoptera, Chalcidoidea / К.Э. Демочкидов // Русское энтомологическое обозрение. - СПб - Ярославль. - 1904. - Т. 4, № 5. - С. 207-209.
- 59) Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша. / П. Джиллер - М.: Мир. - 1988. - 184 с.
- 60) Джолова, Н.Г. Насекомые - вредители овощных культур Прибайкалья. / Н.Г. Джолова - М. - 1965. - 111 с.
- 61) Добровольский, Б.В. К вопросу о закономерностях размножения и вымирания лугового мотылька / Б.В. Добровольский // Защита растений. 1935. - № 5. - С. 67-74.
- 62) Добровольский, Б.В. Первоочередные задачи энтомологического районирования в связи с семилетним планом развития народного хозяйства СССР / Б.В. Добровольский // М.: Моск. гос. унив. им. М.В. Ломоносова. - 1959.- С. 81-82.
- 63) Добровольский, Б.В. Распространение вредных насекомых. Очаги и зоны наибольшей вредности. - М.: Сов. наука. - 1959. - 215 с.
- 64) Домчук, Н.П. Нужно быть готовыми к отражению новой вспышки размножения вредителя / Н.П. Домчук, Ю.В. Положиева // Защита растений. - 2009. - № 1. - С.
- 65) Дормидонтова, Г.Н. Вредоносность лугового мотылька на растениях сахарной свеклы в Краснодарском крае / Г.Н. Дормидонтова, О.Р. Триль // Эколого-физиологические предпосылки современной системы борьбы с луговым мотыльком (Тр. ВИЗР). Л.: ВИЗР, 1980. - С. 83-90.

- 66) Драховская, М. Прогноз в защите растений / М. Драховская // под ред. М.П. Умнова. - М.: сельхозиздат, 1962. - С.
- 67) Дроботько, В.Г. Методы борьбы с гусеницами микробиологическими препаратами / В.Г. Дроботько // Микробиологический журнал. - Киев. - Т. 5. - 1938. - С.
- 68) Дьяконов, К.Н. Современные методы географических исследований / К.Н. Дьяконов, Н.С. Касимов, В.С. Тикунов - М.: «Просвещение», 1996. 207 с.
- 69) Дядечко, Биологические агенты, снижающие численность лугового мотылька / Н.П. Дядечко, Г.Н. Цыбульская, Р.И. Чижик, В.М. Венгер // Защита растений. - 1976, - № 7. - С. 43-44.
- 70) Евлахова, А. А. Энтомопатогенные грибы. Систематика, биология, практическое значение / А. А. Евлахова - Л.: «Наука», 1974. - 260 с.
- 71) Евлахова, А.А. Энтомопатогенные несовершенные грибы / А.А. Евлахова // Жизнь растений: под ред. М.В. Горленко. М., Просвещение, 1976. - Т. 2. - С. - 439-440.
- 72) Емельянов, А.Ф. О так называемых историческом и экологическом подходах к биогеографическому районированию / А.Ф. Емельянов // 4-ая Международная конференция "Биологическое разнообразие Кавказа", посвященная 60-летию со дня рождения профессора Г.М. Абдурахманова.- Махачкала, 2002. - С. 120-123.
- 73) Ермакова, Н.И. Возрастная чувствительность гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L) к энтомопатогенам / Н.И. Ермакова // Сб. тр. Интегрированная защита растений от вредителей. Новос. - 1987. - С. 65-70.
- 74) Ермакова, Н.И. Значение облигатных паразитов в регуляции численности лугового мотылька / Н.И. Ермакова // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1986. - № 1. - С. 93-96.
- 75) Ермакова, Н.И. Разведение лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в лабораторных условиях / Н.И. Ермакова, Г.Г. Сычужникова // Сб. Интегрированная защита растений от вредителей. Новосибирск, 1987. - С. 65-70.
- 76) Ермакова, Н.И. Циклические изменения состояния лабораторной популяции лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) / Н.И. Ермакова, В.М. Ефимов // Журн. общ. биол. 1995. - Т. 56, - №3. - С. 380-389.
- 77) Захаренко, В. А. Карты распространения вредных организмов, патотипов, генов вирулентности возбудителей болезней, фитофагов, энтомопатогенов на территории Российской Федерации / В.А. Захаренко, А.В. Овсянкина, С.С. Санин, Т. З. Ибрагимов, О. М. Рулева, Е.Д. Коваленко, Ф.А. Карлик и др. // М.: Россельхозакадемия. - 2003. - 64 с.
- 78) Захаренко, В. А. Тенденции изменения комплексов, видового разнообразия, внутривидовых структур и динамики вредных организмов. - М.: Россельхозакадемия. - 2003. - 77 с.

- 79) Зверозомб-Зубовский, Е.В. Цикличность вредоносности лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. / Е.В. Зверозомб-Зубовский // Луговой мотылек в 1929-1930 гг. под ред. Е.В. Зверозомб-Зубовского. Кн.1. Киев: У. Н. И. С. Союзсахара, 1931. - С. 3-8.
- 80) Знаменский, А.В. Как бороться с луговым мотыльком / А.В. Знаменский // Сб. ВИЗР. 1933. - №6. - С. 12-23.
- 81) Знаменский, А.В. Погода и луговой мотылек / А.В. Знаменский // Сб. ВИЗР. 1932. - №2. - С.30-33.
- 82) Иорданский, Н.Н. Эволюция жизни. / Н.Н. Иорданский - М.: Академия, 2001. - 432 с.
- 83) Исси, И.В. Влияние микроспоридий на гормональный баланс насекомых / И.В. Исси, Ю.С. Токарев // Паразитология. 2002. - Т. 36. - С. 405-421.
- 84) Исси, И.В. Микроспоридии как тип паразитических простейших / И.В. Исси // В кн.: Микроспоридии. Сер. "Протозоология", 10, Ленинград, "Наука". - 1986. - 135 с.
- 85) Исси, И.В., Микроспоридии, паразитирующие на озимой и хлопковой совках в условиях Таджикистана / И.В. Исси, Г.Н. Нилова // Изв. Акад. Наук Тадж. ССР. - 1967. - Т. 26. - С. 65-70.
- 86) Кашкаров, Д.Н. Среда и сообщество (Основы синэкологии). / Д.Н. Кашкаров - М.: Медиздат. - 1933. - 244 с.
- 87) Кельчевская, Л. С. Методы обработки наблюдений в агроклиматологии - Л.: Гидрометиздат. - 1971. - 215 с.
- 88) Кнор, И. Б. Популяционная динамика лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в Сибири. / И.Б. Кнор // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. Тезисы докладов. СПб. - 1995. - С. 55.
- 89) Кнор, И.Б. Влияние плотности популяции на динамику численности лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae) / И.Б. Кнор, А.Н. Башеев, А.А. Алексеев, Е.И. Киров // Энтومол. обозрение. 1993. - Т. 72, вып. 2. - С. 268-274.
- 90) Кнор, И.Б. Луговой мотылек - загадочный и непредсказуемый // Защита и карантин растений / И.Б. Кнор // М.: Колос, 1998. - №12 - С. 12.
- 91) Кнор, И.Б. Популяционная динамика лугового мотылька и проблемы её прогнозирования / И.Б. Кнор, С.А. Бахвалов, Е.В. Наумова // Регуляция численности беспозвоночных и фитопатогенов: сб. научн. тр. - Новосиб. гос. аграр. ун-т., ИСиЭЖ СО РАН – Новосибирск. - 1997. - С. 7-18.
- 92) Кнорр, И.Б. Биоэкологические основы методов выявления, учета, прогноза и мер борьбы с луговым мотыльком в Сибири (Рекомендации) / И.Б. Кнорр, Н.Н. Горбунов // М.: Центр научно-технической информации, пропаганды и рекламы. - 1995. - 38 с.

- 93) Кнопп, И.Б. Луговой мотылек (*Loxostege sticticalis*) в Сибири / И.Б. Кнопп - Новос. - 2011. - 198 с.
- 94) Коваль, Э.З. Определитель энтомопатогенных грибов СССР / Э.З. Коваль // Киев: Наукова думка. - 1974. - 260 с.
- 95) Кожанчиков, И.В. Распространение и годовые изменения численности озимой совки и лугового мотылька в связи с условиями тепла и влажности / И.В. Кожанчиков // Зоол. журн. 1941. - Т.20, - №1. - С.30-45.
- 96) Кожанчиков, И.В. Экспериментальные исследования по влиянию температуры на развитие лугового мотылька / И.В. Кожанчиков // Защита раст. 1935. - №7. - С. 44-63.
- 97) Конончук, А.Г. Морфо-культуральные и молекулярно-генетические признаки в диагностике изолятов *Beauveria bassiana* s.l. из чешуекрылых насекомых / А.Г. Конончук, Г.Р. Леднёв, А.Н. Фролов, И.А. Казарцев, Ю.Б. Аханаев, Ю.М. Малыш // В кн: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. III Всероссийский съезд по защите растений (Санкт-Петербург, 16-20 декабря 2013 г.). СПб: 2013. - ВИЗР. - Т. 2. - С. 352-354.
- 98) Косенков, И.И. О принципах обеспечения репрезентативности фитосанитарной информации для определённых регионов / И.И. Косенков А.Н. Фридман // Труды ВИЗР. - Л. 1980. - С. 99-112.
- 99) Крюков, В. Ю. Перспективы применения энтомопатогенных гифомицетов (*Deuteromycota*, *Hyphomycetes*) для регуляции численности насекомых / В.А. Крюков // Евраз. энтомол. журн. 2007. - Т. 6. - №. 2. - С. 195-204.
- 100) Крюков, В.Ю. Перспективы использования энтомопатогенных гифомицетов (*Deuteromycota*, *Hyphomycetes*) против колорадского жука в условиях Юго-Восточного Казахстана / В.Ю. Крюков, В.В. Серебров, А.А. Малярчук, Б.К. Копжасаров, Н.С. Мухамедиев, А.К. Орынбаева, В.П. Ходырев // Евраз. энтомол. журн. 2007. - Т. 6, - №2. - С. 195-204.
- 101) Крюков, В.Ю. Перспективы использования энтомопатогенных гифомицетов (*Deutromycota* *Hyphomycetes*) против колорадского жука в условиях Юго-Восточного Казахстана / В.Ю. Крюков, В.В. Серебров, А.А. Малярчук // Сиб. вестник с.-х. науки. - 2007. - №4. - С. 52-60.
- 102) Крюков, В.Ю. Перспективы применения энтомопатогенных гифомицетов (*Deuteromycota*, *Hyphomycetes*) для регуляции численности насекомых / В.Ю. Крюков, Г.Р. Леднев, А.О. Сагитов, И.М. Дубовский, В.В. Серебров, М.В. Левченко, В. П. Ходырев, В.В. Глупов // Евразийский энтом. жур. - 2007. - Т. 6. - № 2. - С. 195-204.
- 103) Кузнецова, Т. Л. *Loxostege sticticalis* L. – Луговой мотылек / М. А. Чумаков, Т.Л. Кузнецова // под ред.: Афонин А. Н., Грин С. Л., Дзюбенко Н. И., Фролов А. Н. - Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически

- значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. 2008, http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Loxostege_sticticalis/.
- 104) Кузнецова, Т.Л. Методы мониторинга лугового мотылька / Т.Л. Кузнецова М.П. Смирнова // Методы мониторинга и прогноза развития вредных организмов. - М.-СПб. - 2002. - С. 18-27.
- 105) Лебедянская, М.Г. Луговой мотылек в 1929 году по наблюдениям на Рамонской сортоводной и опытной станции / М.Г. Лебедянская // Луговой мотылек в 1929-1930 гг. под ред. Е.В. Зверозомб-Зубовского. Киев: У.Н.И.С. - Кн.1. - Союзсахара. - 1931. - С. 43-60.
- 106) Лебедянская, М.Г. Яйцеед - *Trichogramma evanescens* Westw. и возможности его эксплуатации в борьбе с вредными насекомыми / М.Г. Лебедянская, В.И. Медведева, С.М. Чернопаневкина // Защита растений. - 1936. - № 9. - С. 111-123.
- 107) Левонтин, Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин - М.: Мир, пер. с англ., - 1978. - 352 с.
- 108) Леднев, Г.Р. Возбудители микозов насекомых: Пособие по диагностике / Г.Р. Леднев, Б.А. Борисов, Г.В. Митина // РАСХН, ВИЗР. - СПб. - 2003. - С. 75-78.
- 109) Леднев, Г.Р. Перспективы использования гифомицетов для контроля численности саранчовых / Г.Р. Леднев, М.В. Левченко, В.Ю. Крюков // Проблемы защ. раст. в условиях соврем. с.-х. произв.: мат. науч. конф.: РАСХН, ВИЗР. - СПб. - 2009. - С. 87-90.
- 110) Леднев, Г.Р. Фенотипическая изменчивость природных изолятов энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* / Г.Р. Леднев, В.Ю. Крюков, О.Н. Ярославцев, М.В. Левченко // Микология и фитопатол. - 2009. - Т.43. - №6. - С. 514-521.
- 111) Макарова, Л.А. Синоптический метод прогноза дальних миграций вредных насекомых / Л.А. Макарова Г.М. Доронина // СПб: Гидрометеоздат, 1994. - 199 с.
- 112) Макарова, Л.А. Феноклиматические закономерности развития лугового мотылька / Л.А. Макарова, Г.М. Доронина // Защита растений. 1981. - № 8. - С. 40-41.
- 113) Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы / Э. М. Макфедьен: Мир, 1965. 375 с.
- 114) Малыш, Ю.М. Динамика численности лугового мотылька *Pyrausta (Loxostege) sticticalis* L. (Pyraloidea, Crambidae) на юге европейской части России в 2003-2012 гг. / Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев, А.А. Зверев, М.И. Саулич, Ю.А. Захарова, Ю.Б. Аханаев, Фролов А.Н. // Вестник защиты растений. - 2013. - № 3. - С. 18-25.

- 115) Малыш, Ю.М. Особенности биологии лугового мотылька в период его низкой численности на Западном Кавказе: дисс... канд. био. наук: 03.00.09 / Малыш Юлия Михайловна. - СПб.: ВИЗР, 2006. - 174 с.
- 116) Малыш, Ю.М. Полиморфизм нуклеотидной последовательности митохондриального гена *cox1* в природных популяциях лугового мотылька / Ю.М. Малыш, Ю.Б. Аханаев, Ю.С. Токарев, А. Н. Игнатъева, А.Н. Фролов // Научное обоснование развития АПК в условиях реформирования. Сб. научн. тр. СПбГАУ, 2013. - Ч. 1. - С. 78-80.
- 117) Мащенко, Н.В. Вредоносность лугового мотылька на посевах сои / Н.В. Мащенко // Защ. кар. раст. - 2009. - №1. - С. 34-36.
- 118) Мейер, Н.Ф. Паразитические перепончатокрылые, выведенные из лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* Z.) в СССР летом 1929 г. / Н.Ф. Мейер // Известия по прикладной энтомологии. Л., 1930. - Т. 4, - № 2. - С. 499-501.
- 119) Мельниченко, А.Н. Закономерности массовых перелетов лугового мотылька, и проблема построения прогноза его залетов / А.Н. Мельниченко // Л.:ВИЗР, 1936. - вып.17 - С.55.
- 120) Мельниченко, А.Н. Распространение лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в Западной области и местные очаги его размножения / А.Н. Мельниченко // Труды по защите растений. 1 серия: Энтомология, вып. 8, Лен. - 1934. - С. 1-72.
- 121) Миркин, Б. М. Оптимизация структуры агроэкосистем: содержание, проблемы, подход к реализации / Б. М. Миркин, Р. М. Хазиахметов, А. И Соломеш // Журн. общ. биологии. 1992. - Т. 53. - №. 1. - С. 18-30.
- 122) Митрофанов, В.Б. Роль микроорганизмов в динамике численности лугового мотылька и применение микробиологических препаратов для борьбы с ним / В.Б. Митрофанов // Эколого-физиологические предпосылки современной системы борьбы с луговым мотыльком. - Л.: Тр. ВИЗР. - 1980. - С. 94-99.
- 123) Михайлов, Н.И. Физико-географическое районирование / Н.И. Михайлов - М.: Изд-во Моск. госун-та, 1985, 184 с.
- 124) Мончадский, А.С. Резервации лугового мотылька в Калмыкской области / А.С. Мончадский // Сб. ВИЗР. 1934. - №8 - С. 135-142.
- 125) Наумов, Н. П. Экология животных / Н.П. Наумов. - М.: Высшая школа, 1963. - 619 с.
- 126) Новожилов, К.В. Проблемы микроэволюции насекомых в агроценозах в связи с научно-техническим прогрессом / К.В. Новожилов, Н.А Вилкова, И.Д. Шапиро, А.Н. Фролов // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. - Сб.науч. трудов, Л. - 1988. - С.13-23.
- 127) Обзор фит. состояние посевов с-х культур в РФ в 2009 г и прогноз на 2010 г.: отчет ФБГУ «Россельхозцентра» / Говоров Д.Н., Живых А.В. - М. - 2010а. - 46 с.

- 128) Обзор фит. состояние посевов с-х культур в РФ в 2011 г и прогноз на 2012 г.: отчет ФБГУ «Россельхозцентра» / Говоров Д.Н., Живых А.В. - М. - 2011. - 386 с.
- 129) Обзор фит. состояние посевов с-х культур в РФ в 2012 г и прогноз на 2013 г.: отчет ФБГУ «Россельхозцентра» / Говоров Д.Н., Живых А.В. - М. - 2012. - 501 с.
- 130) Обзор фит. состояние посевов с-х культур в РФ в 2013 г и прогноз на 2014 г.: отчет ФБГУ «Россельхозцентра» / Говоров Д.Н., Живых А.В. - М. - 2013. - 656 с.
- 131) Огарков, Б.Н. Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири / Б.Н. Огарков // Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та. - 2000. - С. 134.
- 132) Огарков, Б.Н., Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири / Б.Н. Огарков, Г.Р. Огаркова // Ирк.: Изд-во Иркутского ун-та. - 2000. - 134 с.
- 133) Одум, Ю. Экология: в 2-х томах / Ю. Одум Т. 1-2. Пер. с англ. - М.: Мир. - 1986. - 376 с.
- 134) Омелюта, В.П. Луговой мотылек / В.П. Омелюта // Защита растений. 1987. - № 3. - С. 50-53.
- 135) Омелюта, В.П. Особенности развития и размножения лугового мотылька (*Pyrausta sticticalis* L.) при различной плотности популяции / В.П. Омелюта, В.О. Шланак, Н.П. Секун, Р.Н. Скибинская // Экология. 1983. - № 6. - С. 76-77.
- 136) Осмоловский, Г.Е., Энтомология / Г.Е. Осмоловский, Н.В. Бондаренко // Л.: Колос, - 1980. - С.
- 137) Павлюшин, В.А. Карты распространения и вредоносности сорных растений, вредителей и болезней культурных растений как важнейшая часть компьютерного сельскохозяйственного атласа России и сопредельных стран / В.А. Павлюшин, А.Н. Фролов, М.И. Саулич // Фитосанит. оздоровл. экосистем: мат. 2-го Всерос. съезда по защ. раст.: МСХ, РАСХН, ВИЗР. - СПб. - 2005. - Т.1. - С.70-73.
- 138) Половинко, Г. П. Доминирующие виды энтомофильных анаморфных аскомицтов Западной Сибири, Приморья и Киргизии / Г. П. Половинко, О. Н Ярославцева, З. А. Тешебаева, В. Ю. Крюков // Сиб. экол. жур. - 2010. - № 5. - С. 709-716.
- 139) Половинко, Г.П. Энтомопатогенные свойства *Tolyrocladium inflatum* (Gams) - возбудителя микоза лугового мотылька *Loxostege sticticalis* (L) (Lepidoptera, Pyralidae) / Г.П. Половинко, Е.В. Наумова Е.А. Нестеренко // Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества (23-26 сентября 1997 г., СПб.). - СПб. Зоологический институт РАН. 1998. - Т. 2. - С. 78.
- 140) Поляков, И.Я. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур / И.Я. Поляков. М., Колос, - 1964. - 326 с.
- 141) Поляков, И.Я. Эколого-физиологические предпосылки современной системы борьбы с луговым мотыльком / И.Я. Поляков // Эколого-физиологические

предпосылки современной системы борьбы с луговым мотыльком (Тр. ВИЗР). - Л.: ВИЗР, 1980. - С. 3-11.

142) Поляков, И.Я., Прогноз развития вредителей и болезней сельскохозяйственных культур (с практикумом) / И.Я. Поляков, М.П. Персов, В.А. Смирнов // Л.: Колос, - учебники и учебное пособие для высш. с.-х. учеб. заведений. 1984. - С.

143) Пятницкий, Г.К. К вопросам экологии и теории массовых размножений лугового мотылька. / Г.К. Пятницкий. Л.: ЦУЕМГС, - 1936а. - 111 с.

144) Пятницкий, Г.К. К вопросу массовых размножений насекомых / Г.К. Пятницкий // Вторая экологическая конференция по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы». - Тез. докл. Ч.3. Киев, 1951. - С. 201-215.

145) Пятницкий, Г.К. Погодные условия и прогноз развития лугового мотылька / Г.К. Пятницкий // Труды по защите растений. - Сер.1. Энтомология. - вып. 15. - 1936б. - С. 68.

146) Разумовский, С.М. Закономерности динамики биоценозов. / С.М. Разумовский. - М.: Наука, 1981. 232 с.

147) Ревич, Б. А. Изменение климата и угроза здоровью населения России. - Россия в окружающем мире. - 2004. - С. 62-80.

148) Реймерс, Н. Ф. Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). / Н. Ф. Реймерс - М.: «Россия молодая». - 1994. - 367 с.

149) Риклефс, Р. Основы общей экологии. / Р. Рикфелс - М.: Мир. - 1979. - 424 с.

150) Саулич, А.Х. Особенности развития некоторых чешуекрылых при межзональных перемещениях / А.Х. Саулич // Тр. ВЭО, «Общая энтомология» Л.: Наука, Лен. отделение, 1986. - Т. 68. - С. 102 - 106.

151) Саулич, А.Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. / А.Х. Саулич - СПбГУ. - 1999. - 248 с.

152) Саулич, А.Х. Фотопериодический контроль развития лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) в природных условиях / А.Х. Саулич, Т.А. Волкович, Н.И. Горышин // Зоол. журн. - 1983. - Т. 62, - Вып. 11. - С. 1663-1675.

153) Саулич, А.Х., Экология фотопериодизма насекомых / А.Х. Саулич, Т.А. Волкович // СПб: Изд-во СПбГУ. - 2004. - С. 276.

154) Селянинов, Г.Т. К методике сельскохозяйственной картографии / Г.Т. Селянинов // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. - 1930. - вып.22. - С.45-91.

155) Сидоренко А.П., Генетическая структура популяций колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) / А.П. Сидоренко, О.П. Березовская // Генетика. - 2002. - Т. 38. - № 11. - С. 1485–1491.

- 156) Соколова, Ю.Я. Морфофункциональный анализ гемоцитов сверчка *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae) в норме и при остром микроспориidioзе, вызываемом *Nosema grylli* / Ю.Я. Соколова, Ю.С. Токарев, Я.Л. Лозинская, В.В. Глупов // Паразитология. - 2000. - Т. 32. - С. 408-419.
- 157) Соколова, Ю.Я. Энтомопатогенные простейшие и особенности патогенеза протозойных заболеваний насекомых / Ю.Я. Соколова, И.В. Исси // под ред. Глупова В.В.: Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты: М.: Круглый год. - 2001. - С.523.
- 158) Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция. / О. Солбриг, Д. Солбриг // М.: Мир, 1982. - 488 с.
- 159) Спиридонов, С.Э. Энтомопатогенные и энтомопаразитические нематоды / С.Э. Спиридонов, В кн.: Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты; под ред. В.В. Глупова. - М.: «Круглый год», 2001. - С.428-474.
- 160) Старовойтов, А.В. На полях Кузбасса / А.В. Старовойтов // Защита и карантин растений. - 2010. - №2. - С. 16-19.
- 161) Столяров, М. В. Некоторые особенности прогнозирования динамики численности стадных саранчовых / М. В. Столяров // Защита и карантин растений. - 2005. - №. 1.- С. - 38-41.
- 162) Столяров, М. В. Проблемы массовых размножений стадных саранчовых на юге России на рубеже столетий / М. В. Столяров // Актуальные вопросы биологизации защиты растений. - Пущино. 2000. - С. 94-100.
- 163) Столяров, М.В. Некоторые особенности прогнозирования динамики численности стадных саранчовых. Надолго ли затихает их размножение? / М.В. Столяров // Защита и карантин растений. - 2005. - № 1. - С. 38-41.
- 164) Столяров, М.В. Проблемы массовых размножений стадных саранчовых на юге России на рубеже столетий / М.В. Столяров // Акт. вопросы биологизации защ. раст. - Пущино, 2000. - С. 94–100.
- 165) Стрельников, И.Д. Питание гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в природных условиях / И.Д. Стрельников // Сб. ВИЗР №2. - Лен.-1935. - С. 107-110.
- 166) Суитмен, Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями / Х. Суитмен // М.: Наука. - 1964. - С. 45-137.
- 167) Таюрская, И.Я. Хабаровский край: дело не только за мониторингом / И.Я. Таюрская, С.В. Дашевский // Защита и карантин растений. - 2009. - №1. - С. 16-17.
- 168) Тимофеев-Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов // М.: Наука, 1973. с
- 169) Тобиас, А.А. Морфология и размножение грибов / А.А. Тобиас - М., Академия, 2006. - 346 с.

- 170) Токарев, Ю.С. Значение микроспоридий в борьбе с вредными членистоногими / Ю.С. Токарев, Ю.М. Малыш, Е.В. Дубинина, А.Н. Алексеев, А.Н. Фролов, И.В. Исси // Проблемы фитосанитарии. - 2007. - С.14-16.
- 171) Токарев, Ю.С. Метод диагностики вируса полиэдроза кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. на основе ПЦР / Ю.С. Токарев, А.Г. Дубровина, Ю.М. Малыш, В.Б. Митрофанов, А.Н. Фролов // Высокопроизв. и высокот. техн. и методы фитос. мониторинга. - СПб, ВИЗР. - 2009. - С. 24-27.
- 172) Токарев, Ю.С. Применение флюоресцентной микроскопии для диагностики энтомопатогенных протистов / Ю.С. Токарев, К.В. Владимиров, Р.И. Аль-Шехадат // РЭТ-Инфо. - 2004. - № 49. - С. 54.
- 173) Трибель, С.А. Луговой мотылек / С.А. Трибель - М.: Агропромиздат, 1989. - 64 с.
- 174) Турицын, В.С. Экологические особенности реализации биологической активности энтомопатогенных нематод (Nematoda: Steinernematidae) для контроля численности вредных насекомых: автореф. дисс. на соискание ученой степ. канд. биол. наук: / Турицын В.С. - СПб:ВИЗР. - 2010. - 19 с.
- 175) Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер - М.: Прогресс, 1980. 326 с.
- 176) Успанов, А. М. Биологическое обоснование отбора штаммов гриба *Beauveria bassiana* s.l. для снижения численности саранчовых в Казахстане / Успанов Алибек Маратович // Автор. диссер. на соискание ученой степени канд. био. наук, 06.01.07 – защита растений, Санкт-Петербург – Пушкин, 2013. - 19 с.
- 177) Ушатинская, Р.С. Летний покой (эстивация) у насекомых / Р.С. Ушатинская // Вопросы экол. физ. насекомых. - М. - 1987. - С. 140-173.
- 178) Ушатинская, Р.С. Скрытая жизнь и анабиоз. / Р.С. Ушатинская - М. - 1990. - 182 с.
- 179) Федорова, Л.В. Луговой мотылек в Восточно-Сибирском крае / Л.В. Федорова, З.Ф. Качаева // Тр. Сиб. Край СТАЗР. - Новос. - 1937. - Вып. 3. - С.59-86.
- 180) Федорова, Л.В. Луговой мотылек в Восточно-Сибирском крае. / Л.В. Федорова, З.Ф. Качаева // Тр. Западно-Сиб. краевой станции защ. раст. № 3 (11). - вып. по луговому мотыльку. - Новос: Западно-Сибирское краевое издательство, 1937. - С. 60-86.
- 181) Филипченко, Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. / Ю.А. Филипченко. - М.-П.: Гиз, 1923. - 240 с.
- 182) Фролов, А. Н. Современные направления совершенствования прогнозов и мониторинга / А.Н. Фролов // Защита и карантин растений. 2011. - № 4. - С. 15–20.
- 183) Фролов, А.Н. Особенности биологии и прогнозирования динамики численности лугового мотылька *Purausta sticticalis* L. (Lepidoptera, Puraustidae) в

- период низкой его численности в Краснодарском крае / А.Н. Фролов, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев // Энт. Обозрение. - 2008. - Т.87. - №2. - С.291-302.
- 184) Фролов, А.Н. Современные тенденции развития фитосанитарного мониторинга и прогноза / А.Н. Фролов // Вестник защиты растений. - 2010. - №2. - С. 3-14.
- 185) Фролов, А.Н. Цикличность динамики численности эруптивного типа: луговой мотылек как пример / А.Н. Фролов, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев, А.А. Зверев, Ю.Б. Аханаев // В кн.: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. III Всероссийский съезд по защите растений (Санкт-Петербург, 16-20 декабря 2013 г.). СПб: 2013, ВИЗР. - Т. 1. - С. 93-97.
- 186) Фролов, А.Н., Луговой мотылек: цикличность многолетней динамики численности // А.Н. Фролов, М.И. Саулич, Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев // Защита и карантин раст. - 2010. - С. 49 - 53.
- 187) Хомякова, В.О. Влияние корма и фотопериодических условий на развитие лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (*Lepidoptera, Pyralidae*) / В.О. Хомякова, Е.П. Быкова, В.С. Узухина // Энт. мол. обозр. 1986. - Т. 65. - № 2. - С. 255- 261.
- 188) Хомякова, В.О. Физиологическая изменчивость лугового мотылька, стадии его расселения и резерваций / В.О. Хомякова, И.Л. Сафарова, О.Р. Триль // Эколого-физиологические предпосылки современной системы борьбы с луговым мотыльком (Тр. ВИЗР). - Л.: ВИЗР. - 1980. - С. 28-41.
- 189) Цветков, В.Я. Поддержка принятых решений в геоинформационных системах / В.Я. Цветков, О.С. Жукова. // Машиностроитель. - №1. - 2000. - С. 28 - 30.
- 190) Чернышев, В. Б. Экология насекомых. / В.Б Чернышев - М.: Изд-во Моск. унта, 1996. 304 с.
- 191) Шварц, С.С. Эволюция и биосфера / С.С. Шварц // Проблемы биогеоценологии. - М.: Наука. - 1973. - С.213-228.
- 192) Шилова, С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих / С. А. Шилова - Наука. - 1993. - 201 с.
- 193) Шодотова, А.А. Луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.) – один из основных вредителей культурных растений в Забайкалье / А.А. Шодотова // Улан-Удэ: изд. БНЦ СО РАН. - 2009. - С. 97-104.
- 194) Штерншис, М.В. Возможности подавления численности лугового мотылька энтомопатогенами / М.В. Штерншис, Н.И. Ермакова, В.П. Цветкова // Интродукция м/о в окр. среду. - М. - 1994. - С. 116-117.
- 195) Штерншис, М.В. Методические рекомендации / М.В. Штерншис, Н.И. Ермакова, Э.Р. Зурабова, Ф.С. Исангагин. - М. - 1990. -14 с.
- 196) Шуровенков, Ю.Б. Луговой мотылек в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке / Ю.Б. Шуровенков, В.Т. Алехин // Защита раст. - № 2. - М.: Колос, 1984. - С. 40-41.

- 197) Щеголев, В.А. Направление и методика работ по районированию территории СССР в отношении сельскохозяйственных вредителей и болезней / В.А. Щеголев // Л.: защ. раст. - 1935. - №3. - С. 9-22.
- 198) Щеголев, В.Н. Луговой мотылёк / В.Н. Щеголев // Сельскохоз. энтомология. - М. - 1960. - С. 73-88.
- 199) Щеголев, В.Н. Луговой мотылёк / В.Н. Щеголев, А.В. Знаменский, Г.Я. Бей-Биенко // В кн.: Насекомые, вредящие полевым культурам. - 2-е изд. пер. и доп. - М. - 1937. - С. 190-205.
- 200) Яблоков, А.В. Популяционная биология. / А.В. Яблоков. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.
- 201) Amarasekare, P. Allee effects in metapopulation dynamics / P. Amarasekare // The American Naturalist. - 1998. - Vol. 152. - N 2. - P. 298-302.
- 202) Becnel, J.J. Microsporidia in insects / J.J. Becnel, T.G. Andreadis // The microsporidia and microsporidiosis. - D.C. Washington. - 1999. - P. 447-501.
- 203) Berryman, A. A. Limiting factors and population regulation / A.A. Berryman // Oikos. - 2004. - v.105. - P. 667-670.
- 204) Berryman, A. A. On principles, laws and theories in population ecology / A.A. Berryman // Oikos. - 2003. - Vol. 103. - P.695-701.
- 205) Bilington, N. Mitochondrial DNA diversity of fishes and its implications for introductions / N. Bilington, P.D.N. Hebert, J. Can // Fish. Aquat. Sci. - 1991. - Vol. 48. - Suppl.1. - P. 80-94.
- 206) Boorman, S.A. Group selection on the boundary of a stable population / S.A. Boorman, P.R. Levitt // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 1972. V. 69. - N 9. - P. 711-2713.
- 207) Bossart, J.L. Trends Ecol. / J.L. Bossart, D.P. Prowell. // Evol. 13. - 1998. - P. 202-206
- 208) Brachet, S. Dispersal and metapopulation viability in a heterogeneous landscape / S. Brachet, I. Olivieri, B. Godelle, E. Klein, N. Frascaria-Lacoste, P. H. Gouyon // J. Theor. Biol. - 1999. - Vol. 198. - N 4. - P. 479-495.
- 209) Brower, A.V.Z. Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence divergence among nymphalid butterflies: the utility of wingless as a source of characters for phylogenetic inference / A.V.Z. Brower, R. DeSalle // Insect Mol. Bio. - 1998. - V.1. - N. 1.- P. 73-82.
- 210) Campbell, J. F. Evolution of host search strategies in entomopathogenic nematodes / J. F. Campbell, E. E. Lewis, S. P Stock, S. Nadler, H. K. Kaya // J.Nematol. - 2003. - Vol. 35. - N2. - P. 142-145.
- 211) Campbell, J.F. Inter-specific variation in entomopathogenic nematode foraging strategy: dichotomy or variation along a continuum? / J.F. Campbell, R.R. Gaugler // Fundam. appl. Nematol. - 1997. - Vol. 20 - N 4. - P. 393-398.

- 212) Chapuis, M. Outbreaks, gene flow and effective population size in the migratory locust, *Locusta migratoria*: a regional-scale comparative survey. / M. Chapuis, A. Loiseau, Y. Michalakis, M. Lecoq, A. Franc // *Molec. Ecol.* - Vol. 18. - 2009. - P. 792-800.
- 213) Chaulk, K.G. Extinction, colonization, and distribution patterns of common eider populations nesting in a naturally fragmented landscape / K.G. Chaulk, G.J. Robertson, W.A. Montevecchi // *Can. J. Zool.* - 2006. - Vol. 84. - N 10. - P. 1402-1408.
- 214) Chesson, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments / P. Chesson // *Theor. Population Biol.* - 2000. - Vol. 58. - N 3. - P. 211-237.
- 215) Chetkiewicz, C.L.B. Corridors for conservation: integrating pattern and process / C.L.B. Chetkiewicz, C.C. St. Clair, M.S. Boyce // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* - 2006. - Vol. 37. - P. 317-342.
- 216) Clarke C.L.A. The influence of caption features on click through patterns in web search. / C.L.A. Clarke, E. Agichtein, S. Dumais R.W. White // In *Proceedings of the 30th Annual International ACM SIGIR Conference on Research and development in information retrieval (SIGIR'07)*, ACM Press New York. - NY, USA. - 2007. - P. 135-142.
- 217) Colizza, V. Epidemic modeling in metapopulation systems with heterogeneous coupling pattern: Theory and simulations / V. Colizza, A. Vespignani // *J Theor. Biol.* 2008. - Vol. 251. - N 3. - P. 450-467.
- 218) da Silva N. M. Investigation of mutations associated with pyrethroid resistance in populations of the New World Screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) / N. da Silva, A. M. de Azeredo-Espin // *Genet. Mol. Res.* 2009. - Vol. 8. - N 3. - P. 1067-1078.
- 219) De By, R.A. Principles of geographic information systems. / R.A. De By - An introductory textbook. Enschede, Netherlands:ITC. - 2001. - 490 p.
- 220) Dopman, E. B. Genetic mapping of sexual isolation between E and Z pheromone strains of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) / E. B. Dopman, S. M. Bogdanowicz, R. G. Harrison // *Genetics.* - 2004. - Vol. 167. - P. 301-309.
- 221) Ellner, S.P. Effects of successional dynamics on metapopulation persistence / S.P. Ellner, G. Fussmann // *Ecology.* - 2003. - Vol. 84 - N 4. - P. 882-889.
- 222) Fronhofer, E.A. Why are metapopulations so rare? / E.A. Fronhofer, A. Kubisch, F.M. Hilker, T. Hovestadt, H.J. Poethke // *Ecology.* - 2012. - Vol. 93. - N 8. - P. 1967-1978.
- 223) Fuentes-Contreras, E. Population genetic structure of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) from apple orchards in central Chile / E. Fuentes-Contreras, J.L. Espinoza, B. Lavandero, C.C. Ramírez // *J. Econ. Entomol.* 2008. - Vol. 101, N 1. - P. 190-198.
- 224) Freeland, J.R. *Molecular Ecology.* - Wiley and Sons. - 2005. - Chichester. - UK.

- 225) Gao, Y. Frequency of Bt resistance alleles in *H. armigera* during 2006-2008 in northern China / Y. Gao, K. Wu, F. Gould // *Environ. Entomol.* - 2009. - Vol. 38. - N 4. P. - 1336-1342.
- 226) Hajibabaei, M. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera / M. Hajibabaei, D.H. Janzen, J.M. Burns, W. Hallwachs, P.D. Hebert // *Proceeding of the National Acad. of Sciences of the USA.* - 2006. - N.103. - P.968-971.
- 227) Hall, T.A. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // *Oxford University Press.* - 1999. - *Nucleic Acids Symp.* N.41. - P.95-98.
- 228) Hancock, P.J.F. Adaptive responses to spatial aggregation and habitat destruction in heterogeneous landscapes / P.J.F Hancock, N.F. Britton // *Evol. Ecol. Res.* - 2006. - Vol. 8. - N8. - P. 1349-1376.
- 229) Hanski, I. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations / I. Hanski, J. Alho, A. Moilanen // *Ecology.* - 2000. - Vol. 81. - N 1. - P. 239-251.
- 230) Hanski, I. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes / I. Hanski // *Oikos.* - 1999. - Vol. 87. - N 2. - P. 209-219.
- 231) Hanski, I. Metapopulation biology / I. Hanski, M.E. Gilpin // *Academy San Diego.* - 1997. - P.67-92.
- 232) Hanski, I. Metapopulation dynamics / I. Hanski // *Nature, Macmillan Publishers Ltd.* - 1998. - Vol. 396. - P.41 - 49.
- 233) Harrison, S. Empirical evidence for metapopulation dynamics / S. Harrison, A. D. Taylor // In: "Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution". Academic Press. - San Diego. - California. - USA. - 1997. - P. 27-42.
- 234) Harrison, S. Empirical evidence for metapopulation dynamics / S. Harrison, A.D. Taylor // In: "Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution". Hanski, I.A., Gilpin M.E., eds. Academic Press. San Diego. - 1997. - P. 27-42.
- 235) Harrison, S. Metapopulations and conservation / S. Harrison, P. J. Edwards, N. R. Webb, R. M. May // In: "Large-scale Ecology and Conservation Biology" eds. Blackwell Scientific Publishers. - Oxford. - 1994. - P. 111-128.
- 236) Hartshorne, R. The nature of geography: A critical survey of current thought in the light of the past / R. Hartshorne - Washington, DC: Association of American Geographers. - 1939. - 482 p.
- 237) Hedrick P.W. Genetics of population / P.W. Hedrick // Jones and Barlett Publishers, Inc. - 1999. - 592 p.
- 238) Heinemann, H. Die Schmetterling Deutschlands und der Schweiz / H. Heinemann // *Zweite Abt. Kleinschmetterlinge.* - Band 1. - Heft 2. - Die Zunsler. - Braunschweig. - 1865. - 214 s.

- 239) Herrera, C.M. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb / C.M. Herrera, R. Pérez, C. Alonso // *American Journal of Botany*. - 2006. - P.93
- 240) Hijmans, R.J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R.J. Hijmans, S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis // *International Journal of Climatology*. - 2005. - 25: 1965-1978.
- 241) Hoch, G. Interactions between an entomopathogenic microsporidium and the endoparasitoid *Glyptapanteles lyparidis* with their host, the Gypsy moth larva / G. Hoch, A. Schopf, J.V. Maddox // *Pathol.* - 2000. - 75 - P.59-68.
- 242) Hodgson, J.A. Metapopulation responses to patch connectivity and quality are masked by successional habitat dynamics / J.A. Hodgson, A. Moilanen, C.D. Thomas // *Ecology*. - 2009. - Vol. 90. - N6. - P. 1608-1619.
- 243) Huang, Shao-Hong Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae) / Sh. Huang, J. Xing-Fu, Luo Li-Zhi // *Acta Entomol. - Sin.* - 2009. - Vol. 52. - N3. - P. 274–280.
- 244) Hudson, R.R. Estimation of levels of Gene Flow from DNA Sequence Data / R.R. Hudson, M. Slatkin, W.P. Maddison // *Genetics*. - 1992. - Vol. 132, N.2. - P. 583-589.
- 245) Humber, R.A. Fungi: Identification / R.A. Humber // Lacey L.A. (ed.): *Manual of techniques in insect pathology*. Academic Press. - 1997. - P. 153-185.
- 246) Hunter, M.D. Playing chutes and ladders: bottom-up and top-down forces in natural communities / M.D. Hunter, P.W. Price // *Ecology*. 1992. - Vol. 73. - P. 724-732.
- 247) Hutchinson, G.E. The concept of pattern in ecology / G.E. Hutchinson // *Proc. Acad. Nat. Sci. (Phila)*. - 1953. - V.105. - P. 1-12.
- 248) Ives, A. R. Metapopulation dynamics and pest control in agricultural systems / A. R. Ives, W. H. Settle // *American Naturalist*. - 1997. - Vol. 149. - N2. - P. 220-246.
- 249) Katiyar, S.K. Biodiversity of Asian rice gall midge (*Orsolia oryzae* Wood Mason) from five countries examined by AFLP analysis / S.K. Katiyar, G. Chandel // *NRC Canada, Genome*. - 2000. - Vol. 43 - P. 322-332.
- 250) Kim, K.S. Molecular genetic variation of boll weevil populations in North America estimated with microsatellites: implications for patterns of dispersal / K.S. Kim, T.W. Sappington // *Genetica*. - 2006. - Vol. 127. - P. 143-161.
- 251) Kim, K.S. Population genetics strategies to characterize long-distance dispersal of insect / K.S. Kim, T.W. Sappington // *Journal of Asia-Pacific Ent.* - 2013. - p. 87-97.
- 252) Klimetzek, D. Insectenvermehrungen und Sonnenflecken / D. Klimetzek // *Forstwiss. CBL*. 1976. - Bd. 95. - N.4. - S. 226-238.
- 253) Lange, C.L. Sugarcane moth borers (Lepidoptera: Noctuidae and Pyraloidae): phylogenetics constructed using COI I and 16S mitochondrial partial gene sequences / C.L. Lange, K.D. Scott, G.C. Graham, M.N. Sallam, P.G. Allsopp // *Bulletin of Entomological research*. - 2004. - P.457-464.

- 254) Levins, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control / R. Levins // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* - 1969. - Vol. 1. - P. 237–240.
- 255) Lewis E. E. Behavioral ecology of entomopathogenic nematodes / E. E. Lewis, J. Campbell, C. Griffin, H. Kaya, A. Peters // *Biol. Control.* - 2006. - Vol. 38. - N1. - P. 66-79.
- 256) Lewis, O.T. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus* / O.T. Lewis, Ch.D. Thomas, J.K. Hill, M.I. Brookes, T.P.R Crane, Y.A. Graneau, J.L.B. Mallet, O.C. Rose // *Ecological Entomol.* - 1997. - Vol. 22. - P. 283-293.
- 257) Lewontin, R.C. The apportionment of human diversity / R.C. Lewontin // *Evol. Biol.* 6. - 1972.
- 258) Librado, P. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics.* - 2009. - Vol. 25. - N.11. - P.1451-1452.
- 259) Liebherr, J. K. General patterns in West Indian insects and graphical biogeographic analysis of some circum-Caribbean *Platynus* beetles (Carabidae) / J. K. Liebherr // *Systematic Biology.* - 1988. - Vol. 37. - N.4. - P.385-409.
- 260) Liebhold, A.M. Population ecology of insect invasions and their management / A.M. Liebhold, P.C. Tobin // *Annu. Rev. Entomol.* - 2008. - Vol. 53. - P.387–408.
- 261) Lima, L.H.C. Genetic diversity of *Bemisia tabaci* (Genn.) populations in Brazil revealed by RAPD markers / L.H.C. Lima, L. Campos, M.C. Moretzsohn, D. Návia, M.R.V. de Oliveira // *Genetics and Molecular Biology.* - 2002. - Vol. 25 - N2. - P. 217-223.
- 262) Liu, Su-Yu. Contagion dynamics in time-varying metapopulation networks / Su-Yu Liu, A. Baronchelli, N. Perra // *Physical Review E. Lett.* - 2013. - Vol. 87. - N.3. - P. 032805.
- 263) Loxdale, H.D. Use of genetic diversity in movement studies of flying insect. In: *Insect Movement: Mechanisms and Consequences* / H.D. Loxdale, G. Lushai // CAB international, Wallingford, UK. - 2001. - P. 361-386.
- 264) Luo, L. Characteristics and causes for the outbreaks of beet webworm, *Loxostege sticticalis* in northern China during 2008 / L. Luo, Sh. Huang, J. Xingfu, Zhang Lei // *Plant Protection.* 2009. - Vol. 35. - N.1. - P. 27-33.
- 265) Luo, Li-zhi. The threshold temperature, thermal constant and division of generation regions of meadow moth (*Loxostege sticticalis* L.) in China / Luo Li-zhi, Li Guang-bo // *Acta Entomol. Sinica.* - 1993. - Vol. 36, N 3. - P. 332–339.
- 266) Lynch, M. The analysis of populations survey data on DNA sequence variation / M. Lynch, T.J. Crease // *Mol. biol. ecol.* - 1990. - V.7. - P.377-394.

- 267) Maes, D. Using distribution patterns of five threatened invertebrates in a highly fragmented dune landscape to develop a multispecies conservation approach / D. Maes, D. Bonte // *Biol. Cons.* - 2006. - Vol. 133. - N 4. - P. 490-499.
- 268) Marimuthu, M. Genetic similarity of eggplant shoot and fruit borer, *Leucinodes orbonalis*, populations / M. Marimuthu, Y. Perumal, A. Salim P., G. Sharma // *DNA and Cell Biol.* 2009. - Vol. 28. - N 12. - P. 599-603.
- 269) Matson, P.A. Special feature: the relative contributions to top-down and bottom-up forces in population and community ecology / P.A. Matson, M.D. Hunter // *Ecology*, 1992. - Vol. 73. - N.3. - P. 723.
- 270) McDermott, J.M. Gene flow in plant pathosystems / J.M. McDermott, B.A. McDonald // *Annu Rev Phytopathol.* - 1993. - Vol. 31. - P. 353 - 373.
- 271) Moilanen A. Habitat destruction and coexistence of competitors in a spatially realistic metapopulation model / A. Moilanen, I. Hanski // *J. Animal Ecol.* - 1995. - Vol. 64. - N1. - P. 141-144.
- 272) Moilanen, A. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure / A. Moilanen, I. Hanski // *Ecology*. - 1998. - Vol. 79. - N7. - P. 2503-2515.
- 273) Nathan, R. Methods for estimating long-distance dispersal / R. Nathan, G. Perry, J.T. Gronin, A.E. Strand, M.L. Cain // *Oikos*. - 2003. - p. 261-273.
- 274) Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. / M. Nei // *Genetics*. - 1978. - 89. - P.583-590.
- 275) Nei, M. *Molecular Evolutionary Genetics*. / M. Nei - 1987. - Columbia University Press, New York. - NY, USA.
- 276) Nicol, D. Genetic variation in an introduced aphid pest (*Metopolophium dirhodum*) in New Zealand and relation to individuals from Europe / D. Nicol, K.F. Armstrong, S.D. Wratten, C.M. Cameron, C. Frampton, B. Fenton // *Molecular Ecol.* 1997. - Vol. 6, N3. -P. 255-265.
- 277) Orsini, L. Genetic spatial structure in a butterfly metapopulation correlates better with past than present demographic structure. / L. Orsini, J. Corander, A. Alasentie, I. Hanski // *Molecular Ecol.* - 2008. - Vol. 17. - N11. - P. 2629-2642.
- 278) Pallas P. Reisen durch verchiedene Provinzen des Russischen Reiches in den Jahren 1768 - 1774 / P. Pallas // *St. - Peterburg*, 1773-1744 s.
- 279) Peakall, R. Population genetic software for teaching and research. / R. Peakall, Smouse P. // *Mol. Ecol. Notes*. - 2006.
- 280) Pepper, J.H. The effect of certain climatic factors on the distribution on the beet webworm (*Loxostege sticticalis* L.) in North America / J.H. Pepper // *Ecology*. - 1938. - Vol. 19. - P.565-571.
- 281) Posada, D. jModeltest: Phylogenetic Model Averaging / D. Posada // *Mol. Biol. Evol.* - 2008. - Vol. 25. - P. 1253-1256.

- 282) Powell, J.R. Population structure, speciation, and introgression in the *Anopheles gambiae* complex / J.R. Powell, V. Petrarca, Della Torre A., A. Caccone, M. Coluzzi // *Parassitologia*. - 1999. - Vol. 41. - N1-3. - P. 101–113.
- 283) Power, M.E. Top down and bottom up forces in food webs: do plants have primacy? / M.E. Power // *Ecology* 1992. - Vol. 73. - P. 733-746.
- 284) Reed, R.D. Interaction of process partitions in phylogenetic analysis: an example from the swallowtail butterfly genus *Papilio*. / R.D. Reed, F.A. Sperling // *Mol. Bio. and Evol.* - 1999. - 16. P.286-297.
- 285) Rehner, A.S. Phylogeny and systematic of the anamorphic, entomopathogenic genus *Beauveria* / A.S. Rehner, A.M. Minnis, Sung Gi-Ho, L. Devotto // *Mycologia*, 2011. - P. 1055 -1073.
- 286) Rehner, S. A. *Beauveria* phylogeny inferred from ITS and EF1- α sequences: evidence for cryptic diversification and links to *Cordyceps* teleomorphs / S.A. Rehner, E.P. Buckley // *Mycologia*. - 2005. - V. 97. - P. 84-98.
- 287) Ronquist, F. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J.P. Huelsenbeck // *Bioinformatics*. - 2003. - Vol. 19. - P. 1572-1574.
- 288) Russell, J. C. Insular pest control within a metapopulation context / J. C. Russell, J.W.B. Mackay, J Abdelkrim // *Biol. Conservation*. - 2009. - Vol. 142. - N 7. - P. 1404-1410.
- 289) Ryne, C. Do anthropogenic transports facilitate stored-product pest moth dispersal? A molecular approach /C. Ryne, S. Bensch // *Naturwissenschaften*. - 2008. - Vol. 95. - N2. - P.155-159.
- 290) Saccheri, I. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation / I. Saccheri, M. Kuussaari, M. Kankare, P. Vikman, W. Fortelius, I. Hanski // *Nature*. - 1998. - Vol. 392. - N 6675. - P. 491-494.
- 291) Salvato, P. Genetic differentiation in the winter pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Ñ *wilkinsoni* complex), inferred by AFLP and mitochondrial DNA markers. / P. Salvato, A. Battisti, S. Concato, L. Masutti, T. Patarnello, L. Zane // 2002.
- 292) Sambrook, J. Molecular cloning: a laboratory manual / J. Sambrook, E. Fritsch, T. Maniatis // Cold Spring Harbor Laboratory. - New York. - 1989. - 545 p.
- 293) Scott, K.D. Gene-flow between populations of cotton (Lepidoptera: Noctuidae) is highly variable between years. / K.D. Scott, K.S. Wilkinson, N. Lawrence, C.L. Lange, L.J. Scott, M.A. Merritt, A.J. Lowe, G.C. Graham // 2007.
- 294) Sharov A. Quantitative population ecology [Электронный ресурс] / A. Sharov // On-Line Lectures. Dept. of Entomol. - 1996. - Virginia Tech, Blacksburg, VA, USA. - Режим доступа: <http://home.comcast.net/~sharov/PopEcol/>.

- 295) Shea, K. Active adaptive management in insect pest and weed control: intervention with a plan for learning / K. Shea, H.P. Possingham, W.W. Murdoch, R. Roush // *Ecol. Applicat.* - 2002. - Vol. 12. - N3. - P. 927-936.
- 296) Sheppard S.K. Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator-prey food webs / Sheppard S.K., J.D. Harwood // *Funct. Ecol.* 2005. - Vol. 19. - P. 751-762.
- 297) Sherratt, T.N. A metapopulation approach to modelling the long-term impact of pesticides on invertebrates / T.N. Sherratt, P.C Jepson // *J. Appl. Ecol.* - 1993. - Vol. 30. - N4. - P. 696-705.
- 298) Siegel, J.P. Seasonal Progress of *Nosema pyrausta* in the European Corn Borer, *Ostrinia nubilalis* / J.P. Siegel, J.V. Maddox, W.G. Ruesink // *J. Invertebr. Pathol.* - 1988. - № 52. - P. 130-136.
- 299) Simon, C. Evolution, Weighting, and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers / C. Simon, F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, L. Hong, P. Flook // [Entom. Soc. of America](#). - V.87. - N.6. - P. 651-701.
- 300) Steinberg, L.G. Les premisses oecologiques de la diapause de *Loxostege sticticalis* L. (Lipidoptera, Pyralidae) / L.G. Steinberg, S.A. Kamensky // *Bull. bio. Paris.* - 1936. - V.70 - N.2. - P.145-183.
- 301) Strong, D.R. Are trophic cascades all wet? The redundant differentiation in trophic architecture of high diversity ecosystems / D.R. Strong // *Ecology.* - 1992. - Vol. 73. - P. 747-754.
- 302) Swofford, D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods) / D.L. Swofford. - Version 4. - Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2003.
- 303) Tauber, M.J. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and post-diapause development / M.J. Tauber C.A. Tauber // *Annual Review of Entomology* 21 - 1976. - P.81–107.
- 304) Tauber, M.J. Seasonal adaptations of insects / M.J. Tauber, C.A. Tauber, S. Masaki // Oxford Univ. Press. - 1986. - 411 p.
- 305) Taylor, F. Timing in the life histories of insects / F. Taylor // *Theoretical Population Biology* 18. - 1980. - P. 112–124.
- 306) Thomas, C.D. The spatial structure of populations / C.D. Thomas, W.E. Kunin // *J. Animal Ecol.* - 1999. - Vol. 68. - N4. - P. 647-657.
- 307) Thompson, J. D. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice / J. D. Thompson, D. G. Higgins, T. J. Gibson // *Nucleic acids research.* - 1994. - Vol. 22. - N22. - P.4673-4680.

- 308) Thrall, P.H. Rapid genetic change underpins antagonistic coevolution in a natural host-pathogen metapopulation / P.H. Thrall, A.L. Laine, M. Ravensdale, A. Nemri, P.N. Dodds, L.G. Barrett, J.J. Burdon // *Ecology Letters*. - 2012. - Vol. 15. - N 5. - P. 425-435.
- 309) Van Bortel W. Eco-ethological heterogeneity of members of *Anopheles minimus* complex (Diptera: Culicidae) in Southeast Asia and its consequences for vector control / W. Van Bortel, H. D. Trung, T. Sochantha, K. Keokenchan, P. Roelants, T. Backeljau, M. Coosemans // *J. Medical Entomol.* - 2004. - Vol. 41. - N 3. - P. 366–374.
- 310) Verbula, D.L. Practical GIS analysis. / D.L. Verbula // L.N.Y.: Taylor & Francis. - 2002. - 294 p.
- 311) Vinson, S.B. How parasitoids deal with the immune system of their host: an overview / S.B. Vinson // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* - 1990.- P. 3-27.
- 312) Weiser, J. Immunity of insects to protozoa. *In: Immunity to parasitic animals* / J. Weiser, G.J. Jackson // New-York, Appleton-Century-Crofts. - 1969. -P. 129-147.
- 313) Wiegmann, B.M. Nuclear genes resolve Mesozoic aged divergences in the insect order Lepidoptera / B.M. Wiegmann, C. Mitter, J.C. Regier, T.P. Friendlander, D.M. Wagner, E.S. Nielsen // *Mol. Phylogenetics and Evolution*. -1999. - N.15. - P. 242-259.
- 314) Wimp, G. M. Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities / G.M. Wimp, P. Y. William, A. S. Woolbright, D. G. Martinsen, P. Keim, G. Whitham // *Ecology Letters*. - 2004. - Vol. 7. - N9. - P.776-780.
- 315) Xing-fu, JI. Beet Webworm (Lepidoptera: Pyralidae) Migration in China: Evidence From Genetic Markers / JI. Xing-fu, C. Wei-ju, Z. Lei, L. Li-zhi. // *Mol. Ecol.* - 2010. - Vol. 39. - N.1. - P. 237-242.
- 316) Yan G. Dynamics of molecular markers linked to the resistance loci in a mosquito-Plasmodium system / G.Yan, D. W. Severson // *Genetics*. - 2003. - Vol. 164. - N. 2. - P. 511-519.
- 317) Yeh, F.C. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits / F.C. Yeh, T.J. Boyle // *B.* 1997. - Belg. J. Bot. 129 p.
- 318) Zalucki, M. P. The Biology and Ecology of *Heliothis-Armigera* (Hubner) and *Heliothis-Punctigera* Wallengren (Lepidoptera, Noctuidae) in Australia-What Do We Know / P.M. Zalucki, G. Daghish, S. Firempong, P. Twine // *Australian Journal of Zoology*. - 1986. - Vol. 34. - N6. - P.779-814.
- 319) Zhang, Yun-H. The migratory Behaviour and population source of the first generation of the meadow moth, *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae) in 2007 / Yun-H Zhang, Chen Lin, Cheng Deng-Fa, Jiang Yu-Ying, Lu Ying. // *Acta Entomol. Sin.* - 2008. - Vol. 51. - N 7. - P. 720-727.