

УДК 574.24

doi: 10.17223/19988591/35/7

В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

**Зависимость морфофизиологических показателей
постэмбриональных стадий непарного шелкопряда
Lymantria dispar (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae)
от температурных условий в период эмбрионального развития**

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы
УрО РАН на 2015–2017 гг. № 15-12-4-19.

Исследовано влияние суммы летне-осенних эффективных температур (СЭТ), получаемых на эмбриональной стадии развития, на морфофизиологические показатели особей непарного шелкопряда из двух популяций разного широтного происхождения в постэмбриональный период. Актуальность обусловлена необходимостью уточнения адаптационных механизмов выживания насекомых на северной границе ареала в связи с глобальным изменением климата. В лабораторных условиях установлено значительное влияние минимальной летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбрионов, на длительность развития гусениц из популяции северного происхождения (зауральской), в отличие от гусениц из популяции южного происхождения (нижеволжской). При уменьшении длительности развития гусениц отмечено увеличение массы куколок. Сделано предположение, что выраженная реакция гусениц популяции из северной части ареала на снижение летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, может быть адаптивным признаком, связанным с периодическим риском недополучения потомством летне-осенней СЭТ, необходимой для завершения формирования эмбриона до наступления холодов в этой части ареала. Изменение сроков лёта самцов северной популяции, отмеченное по результатам феромонного мониторинга, может быть обусловлено не только условиями развития личиночной стадии, но и температурными условиями раннеэмбрионального развития.

Ключевые слова: *сумма эффективных температур; длительность развития; масса куколок, феромонный мониторинг; диапауза.*

Введение

Непарный шелкопряд является одним из наиболее хозяйственно значимых вредителей лесных насаждений, дающим грандиозные вспышки массового размножения. Уточнение адаптационных механизмов выживания этого вида на северных границах ареала позволит значительно увеличить точность прогноза вспышек массового размножения и изменения ареала вида при глобальном изменении климата.

Lymantria dispar относят к весенне-летней фенологической группе насекомых-филлофагов [1]. Особи этого вида переживают зиму в стадии эмбриона, сформировавшегося внутри яйцевой оболочки. Вид моновольтинный, эмбриональная диапауза облигатная. В литературе имеются сведения о возможности предотвращения диапаузы обработкой эмбрионов производным имидазола (КК-42), ингибирующим синтез экистероидов [2]. Влияние фотопериода на прохождение диапаузы незначительно [3]. Классически считается [4, 5], что весенне-летнее развитие особей непарного шелкопряда до имаго (включая весеннее доразвитие эмбрионов) требует 930–990 градусо-дней, а летне-осеннее развитие яиц – около 300 градусо-дней суммы эффективных температур (СЭТ) при пороге с 7°C. Для разных популяций и в пределах одной популяции эти суммы и пороги развития могут значительно отличаться. В частности, согласно анализу литературы, проведенному В.Л. Мешковой [6], СЭТ, необходимые для осеннего развития эмбрионов, по данным разных авторов, составляют от 260 до 500 градусо-дней. При этом отмечают значительную вариабельность в пределах одной популяции.

Ареал непарного шелкопряда в широтном градиенте простирается от 20 до 60° северной широты [7]. Возможность получения СЭТ, необходимой для формирования эмбриона, является одним из основных факторов, определяющих северные границы ареала этого вида. СЭТ, необходимая для формирования эмбриона и развития постэмбриональных стадий, является также одним из основных предикторов в прогнозных моделях изменения ареала этого вида при глобальном изменении климата и инвазиях на другие континенты [8, 9]. В более южных частях ареала, где лёт имаго этого вида проходит в июне–июле [6], летне-осенняя СЭТ может значительно превышать минимальную, необходимую для формирования эмбриона. Наиболее объективным методом определения срока лёта имаго, особенно при низкой плотности популяции, а соответственно и расчета СЭТ, получаемой эмбрионами, является феромонный мониторинг. Ранее нами показано, что, несмотря на генетическую детерминацию диапаузы у популяций разного происхождения [10], СЭТ, получаемая эмбрионом в летне-осенний период до наступления холодов, влияет на длительность диапаузы, длительность весеннего доразвития эмбриона и дружность выхода гусениц из яиц [11]. Данные о влиянии этого фактора на показатели развития постэмбриональных стадий *L. dispar* отсутствуют как в отечественной, так и зарубежной литературе.

Величина летне-осенней СЭТ может значительно различаться в разные годы, в зависимости от скорости развития гусениц и соответственно сроков лёта имаго и откладки яиц – здесь различия в сроках лёта могут достигать 25–30 дней [12]; а также – температурных условий летне-осеннего периода. При этом на северной границе ареала, при прохладных летних сезонах, активный лёт имаго может проходить очень поздно [12]. В отдельные годы он может проходить в середине и даже конце августа. Такой поздний лёт связан с риском недобора эмбрионами СЭТ, необходимой для формирования эм-

бриона и впадения его в диапаузу, что в свою очередь, может привести при периодически повторяющихся прохладных летних сезонах к сокращению ареала непарного шелкопряда на его северных границах.

Цель представленной работы – выяснение возможности воздействия величины летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами непарного шелкопряда, на показатели развития постэмбриональных стадий и анализ возможных причин такого воздействия в случае обнаружения.

Материалы и методики исследования

В работе использовали кладки из двух популяций непарного шелкопряда: нижеволжской и зауральской. Кладки зауральской популяции собраны в Свердловской области в березовых насаждениях Покровского мастерского участка Свердловского лесничества (56°28'16" N, 61°36'39" E) в конце июля 2011 г. (заключительный год эруптивной фазы, плотность – 10–15 кладок на дерево) и в середине июля 2012 г. (фаза кризиса, плотность – 0,1–0,2 кладки на дерево), в период активной откладки яиц самками. Кладки нижеволжской популяции собраны в Волгоградской области в тополевых насаждениях Волго-Ахтубинской поймы близ с. Репино (48°33'22" N, 44°47'43" E) в 2012 г. в начале августа и в 2013 г. в начале июля. Оба года популяция находилась в эруптивной фазе вспышки (10–20 кладок на дерево).

Собранные кладки разделяли на два варианта для набора разных сумм летне-осенних эффективных температур, после чего помещали в холодильник при 0...+2°C для прохождения холодовой реактивации диапаузы. Даты лёта имаго, сбора кладок, прохождения холодовой части диапаузы и начала выращивания гусениц указаны в табл. 1.

Кладки зауральской популяции 2011 г. для набора летне-осенних СЭТ содержали при комнатной температуре 38 и 60 дней. При средней комнатной температуре +22...+24°C полученные СЭТ приблизительно составили 620 и 980 градусо-дней соответственно (тут и далее с учетом пороговой величины +7°C).

Кладки нижеволжской популяции, собранные в 2012 г., с учетом средних температур за период между окончанием активного лёта имаго самцов (конец июня), определенного по результатам феромонного мониторинга и сбора кладок, могли получить более 700 градусо-дней летне-осенних СЭТ. После сбора кладки закладывали в климатическую камеру Sanyo MLR-352 (Panasonic, Япония) при температуре +24°C и влажности 60% на 46 и 70 дней. С учетом ранее набранных температур для одного варианта общая СЭТ составила примерно 1 500 градусо-дней, а для второго варианта – 1 900 градусо-дней.

Кладки зауральской популяции, собранные в 2012 г., и нижеволжской популяции, собранные в 2013 г., в период активного лета для завершения формирования эмбриона содержали в климатической камере 26 суток при 24°C и влажности 60% для набора 430 градусо-дней СЭТ. Для набора боль-

шей летне-осенней СЭТ – 1 230 градусо-дней – часть кладок дополнительно содержали в климаткамере 52 дня. Во все годы фотопериод в климатической камере составлял 16 ч – день, 8 ч – ночь.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Хронологическая схема вариантов эксперимента
[The chronological scheme of the experiment options]

Год [Year]	Лет самцов (число, месяц) [Male flight (day, month)]	Сбор кладок (число, месяц) [Harvesting egg mass (day, month)]	СЭТ, полученные эмбрионами (градусо-дни) [Sum of effective temperatures (SET), derived by embryos (grade-days)]	Помещение кладок в холо- дильник [Putting eggs in the fridge]	Начало выращивания гусениц [Starting caterpillar cultivation]
Зауральская популяция [Ural population]					
2011	19.07–10.08	29.07	620	05.09	30.01 2012
			980	27.09	02.02 2012
2012	03.07–20.07	13.07	430	08.08	08.02 2013
			1 230	29.09	10.02 2013
Нижневолжская популяция [Volga population]					
2012	04.06–27.06	01.08	1 500	16.09	23.03 2013
			1 900	09.10	31.03 2013
2013	14.06–22.07	08.07	430	03.08	26.01 2013
			1 230	24.09	31.01 2013

Время завершения диапаузы и начала дружного отрождения гусениц оценивали по результатам регулярного (через каждые две недели) выставления части кладок на отрождение в климатическую камеру при температуре +24°C и влажности 60% после 1,5 месяца холодовой реактивации каждого из вариантов.

Выращивание гусениц из кладок начинали в период дружного отрождения (доля отродившихся гусениц за 2 дня не менее 2/3 от общего количества яиц, выставленных на отхождение (не менее 300 шт.), когда длительность весеннего доразвития эмбриона варьировала незначительно. Гусениц обеих популяций выращивали как в групповом, так и в одиночном режиме содержания на искусственной питательной среде (ИПС) [13] в двух вариантах: 1) стандартном и 2) с добавлением кристаллогидрата сульфата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) из расчета 150 мг на 500 г среды, в климатической камере при температуре +24°C и влажности 60%, фотопериод: 16 ч – день, 8 ч – ночь. Вариант ИПС с добавлением $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ введен в связи с тем, что ранее нами отмечено снижение выживаемости на стандартном корме гусениц зауральской популяции и увеличение потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов [14], что, по всей видимости, вызвано холодowymi стрессами в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. В эти годы в период развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры до двух недель не поднимались выше +10...11°C.

Добавление сульфата железа – сильного катализатора окислительных процессов – в искусственную питательную среду снимало данный синдром: отмечалось сокращение времени развития, увеличение массы куколки, снижение смертности. Использование как одиночного, так и группового режимов выращивания обусловлено значительными различиями в проявлении эффекта группы в зависимости от адаптационных характеристик популяции, которые могли повлиять на результаты при групповом режиме выращивания [15].

Выращивание гусениц в групповом режиме проводили до окукливания, в одиночном режиме – до 3-го возраста, после чего их ликвидировали, кроме гусениц нижеволжской популяции сбора 2013 г., которых выращивали до окукливания. Групповое выращивание проводили по следующей схеме: в чашках Петри объемом 100 мл содержали 20 гусениц 1-го возраста, 10 гусениц 2-го возраста, 5 гусениц 3-го возраста, 3 гусеницы 4-го возраста, по 2 гусеницы 5-го и последующих возрастов. При одиночном выращивании до 3-го возраста включительно гусениц выращивали в чашках Петри объемом 10 мл, в дальнейшем, до окукливания, – в чашках Петри объемом 100 мл. В течение эксперимента проводили учет возрастов гусениц, время перехода на следующий возраст, гибель особей, определяли пол куколок и замеряли их массу.

Учет СЭТ, полученной при весенне-летнем развитии особей непарного шелкопряда до имаго и полученной эмбрионами, проводили на основании учета сроков лёта самцов (точка отсчета – медиана лета – около половины особей популяции завершили развитие) с использованием посуточных погодных данных метеостанций г. Екатеринбурга и г. Волгограда [16]. Отчет полученных СЭТ вели до даты перехода среднесуточных температур через + 7°C.

Учет сроков лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала (г. Екатеринбург и его окрестности) проводили с 2010 по 2015 г. с помощью закрытых феромонно-инсектицидных ловушек типа «молочный пакет», с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+)-диспарлюра (производство США). Ловушки устанавливали непосредственно в городе (Юго-Западный район г. Екатеринбурга, далее – «городская микропопуляция») и на втором километре Чусовского тракта (коллективный сад «Запад», далее «пригородная микропопуляция»). Ловушки проверяли один раз в день (утром).

Для анализа возможного влияния теплового загрязнения урбанизированной среды на показатели развития постэмбриональных стадий непарного шелкопряда [17, 18] в 2010 г. осенью собраны яйцекладки непарного шелкопряда в лесонасаждениях близ оз. Глухое (20 км в юго-западном направлении от г. Екатеринбурга – «лесная микропопуляция») и в Парке им. 50-летия ВЛКСМ («городская микропопуляция»). Лесные насаждения близ оз. Глухого представлены сосново-березовыми насаждениями с долей кормовых пород березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в составе древостоя около 30%. Парк представлен смешанными насаждениями, кормовая порода – береза повислая – составляет 20% древостоя (около 200 деревьев). Гусениц из собранных кладок выращивали

в групповом режиме на двух вариантах среды, аналогично вышеприведенной методике.

Для статистической обработки материала использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, дисперсионного анализа в стандартном пакете программ StatSoft STATISTICA 6.0. for Windows. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой.

Результаты исследования и обсуждение

Выявление возможного влияния летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами непарного шелкопряда, на показатели развития постэмбриональных стадий тесно связано с уточнением адаптационных механизмов в зависимости от широтного происхождения популяции, что, в свою очередь, приводит к необходимости коррекции прогнозов влияния изменения климата на инвазийные процессы.

Проведенные нами исследования показали наличие статистически значимого влияния летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, на показатели развития гусениц на следующий сезон. В то же время анализ полученных результатов показал, что проявление влияния летне-осенних СЭТ на показатели роста и развития постэмбриональных стадий непарного шелкопряда различается в зависимости от родительской популяции, года сбора и величины летне-осенней СЭТ.

В зауральской популяции наиболее значимые различия в длительности развития гусениц до окукливания и массе куколок при групповом выращивании отмечены при значительной разнице в летне-осенней СЭТ (кладки 2012 г.) на обоих вариантах ИПС (см. табл. 2). Самые устойчивые различия – в длительности развития, вне зависимости от варианта питательной среды. При этом основной вклад в различия вносит длительность развития в младших возрастах.

Отмеченные различия в массе куколок между вариантами, получившими различную летне-осеннюю СЭТ, по-видимому, являются опосредованным эффектом зависимости массы куколок от длительности развития гусениц. Так, ранее нами для зауральской популяции показана отрицательная, но невысокая ($-0,53$) корреляция между средней длительностью развития гусениц и средней массой куколок на ИПС в разные годы выращивания в период депрессии численности *L. dispar* (с 1994 по 2003 г.) [11]. На опосредованную связь массы куколок с СЭТ указывает и отсутствие различий при выращивании гусениц на ИПС в варианте с добавлением сульфата железа (кладки 2012 г.), где в целом скорость развития более высока, по сравнению с вариантом на стандартной ИПС.

Результаты выращивания гусениц из тех же вариантов в одиночном режиме (табл. 3) показали, что и в этом случае при значительной разнице в

летне-осенней СЭТ, полученной в эмбриональном периоде, отмечены различия в длительности развития гусениц младших (I–II) возрастов. То есть различия, зафиксированные при групповом выращивании, сохраняются и при одиночном.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Показатели развития гусениц и масса куколок особей непарного шелкопряда, выращенных в групповом режиме из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
[Larva development indices and pupa weight of gypsy moth individuals reared in groups from egg masses collected in the Trans-Ural population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet, AD]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Н исходное, шт. [N primary]	100	75	100	75	100	80	100	80
Длительность развития до 3-го возраста, дни [Development duration until the 3 rd instar, days]	20,3 ±0,5 a	22,3 ±0,6 b	12,2 ±0,3 a	13,3 ±0,4 b	20,2 ±0,6 a	25,6 ±0,8 b	15,3 ±0,5 a	21,8 ±0,7 b
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar, %]	62	57	96	99	73	60	78	75
Развитие до окукливания ♀, дни [Development until pupation ♀, days]	55,5 ±1,5	52,8 ±2,4	36,5 ±0,7 a	38,4 ±0,6 b	48,3 ±1,2 a	54,4 ±1,2 b	41,6 ±1,0 a	49,1 ±1,0 b
Развитие до окукливания ♂, дни [Development until pupation ♂, days]	50,5 ±2,0	55,4 ±2,9	31,7 ±0,5	31,9 ±0,6	44,1 ±0,8 a	53,7 ±3,5 b	39,5 ±1,0 a	46,1 ±1,3 b
Масса куколки ♀, мг [Pupa weight ♀, mg]	1061 ±77	981 ±51	1310 ±43	1334 ±59	1016 ±49 a	830 ±70 b	806 ±47	837 ±47
Масса куколки ♂, мг [Pupa weight ♂, mg]	391 ±83	327 ±21	526 ±16 a	479 ±15 b	432 ±14 a	342 ±25 b	376 ±15	386 ±33
Выживаемость до окукливания, % [Survival rate until pupation, %]	34	31	89	97	65	47	77	70
Половой индекс [Sexual index] ♀/(♀±♂)	0,59	0,39	0,55	0,60	0,57	0,46	0,55	0,66

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet, AD]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Кол-во возрастов у гусениц, ♀ [Number of instars in caterpillars, ♀]	6,8 ±0,1	6,6 ±0,2	5,7 ±0,1	5,8 ±0,1	6,1 ±0,1	6,2 ±0,1	5,9 ±0,1	6,1 ±0,1
Кол-во возрастов у гусениц, ♂ [Number of instars in caterpillars, ♂]	5,9 ±0,2 a	6,5 ±0,1 b	5,1 ±0,1	5,0 ±0,1	5,8 ±0,1 a	6,2 ±0,1 b	5,4 ±0,1 a	5,9 ±0,1 b

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости и половому индексу не установлено.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Statistically significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters; no statistically significant differences in the survival rate and sexual index are observed].

В то же время обращает на себя внимание тот факт, что при небольшом различии в летне-осенней СЭТ (кладки 2011 г.) в одиночном режиме выращивания на обоих вариантах ИПС различия отсутствуют, а в групповом режиме (см. табл. 2) отмечены статистически значимые различия длительности развития гусениц до 3-го возраста в 1–2 дня. При значительном различии в летне-осенней СЭТ в одиночном режиме эти различия составляют 3,5–4 дня, а в групповом – 5–6 дней. То есть при групповом выращивании происходит дополнительное замедление развития в младших возрастах гусениц, эмбрионы которых получили более высокую летне-осеннюю СЭТ. Механизм этого явления в настоящий момент не ясен.

В целом по результатам анализа проведенных выращиваний можно заключить, что гусеницы зауральской популяции при значительном увеличении летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, демонстрируют замедленное развитие. Факт замедления развития не зависит ни от состава корма, ни от режима выращивания и связан, в первую очередь, с замедлением развития в младших возрастах.

Выращивание гусениц нижеволжской популяции с разной летне-осенней СЭТ дало менее однозначные, по сравнению с данными, полученными при выращивании гусениц зауральской популяции, результаты (табл. 4). В случае получения эмбрионами в обоих вариантах большой летне-осенней СЭТ и незначительной ее разницы между вариантами различий в морфофизиологических показателях постэмбриональных стадий не отмечено вне зависимости от состава ИПС (кладки 2012 г.).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Длительность развития и выживаемость гусениц непарного шелкопряда, выращенных индивидуально до 3-го возраста из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
[Development duration and survival rate of gypsy moth larvae reared individually until the 3rd instar from egg masses collected in the Trans-Ural population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Н исходное, шт. [N primary]	40	40	40	40	50	40	50	40
Длительность развития до 3-го возраста, дни [Duration until the 3 rd instar, days]	20,4 ±0,5	20,2 ±0,6	11,7 ±0,3	11,4 ±0,3	16,6 ±0,6 a	20,8 ±0,7 b	12,9 ±0,4 a	16,4 ±0,8 b
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar]	93	100	100	100	82	90	92	88

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости не отмечено.

[*Note.* The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Statistically significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters. No statistically significant differences in the survival rate are observed].

Не отмечено и различий по длительности развития гусениц в младших возрастах при одиночном выращивании (табл. 4, 5). При значительной разнице летне-осенней СЭТ между вариантами (кладки 2013 г.) отмечено достоверное увеличение длительности развития самок из варианта с большей летне-осенней СЭТ как при групповом, так и при одиночном выращивании. У самцов также отмечено увеличение длительности развития, но недостоверное. При этом увеличение длительности развития особей происходит не за счет увеличения длительности развития гусениц в младших возрастах, как у зауральской популяции, а за счет увеличения длительности развития старших возрастов. Отмечено также снижение массы куколок при большей летне-осенней СЭТ, но также статистически не значимое. То есть у гусениц нижевожской популяции эффект влияния дополнительных летне-осенних СЭТ выражен значительно слабее, чем у гусениц зауральской популяции.

Каковы же возможные причины этих межпопуляционных отличий?

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Показатели развития гусениц и масса куколок непарного шелкопряда, выращенных в одиночном и групповом режиме из кладок, собранных в ареале нижеволжской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
[Larva development indices and pupa weight of gypsy moth individuals reared individually and in groups from egg masses collected in the Lower-Volga population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]				Кладки 2013 г. [Egg mass, 2013]			
	Групповое выращивание [Group cultivation]				Групповое выращивание [Group cultivation]		Одиночное выращивание [Single cultivation]	
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС [AD]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
Н исходное, шт. [N primary]	100	80	100	80	100	100	50	50
Развитие до 3-го возраста [Duration until the 3 rd instar, days]	21,2 ±0,8	19,5 ±0,8	21,0 ±0,7	20,4 ±0,1	20,2 ±0,9	19,7 ±0,5	16,7 ±0,6	17,7 ±0,7
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar]	54	74	53	66	82	85	92	94
Развитие до оку- кливания, дни, ♀ [Development until pupation ♀, days]	62,8 ±4,0	65,3 ±3,7	50,6 ±1,5	47,1 ±1,3	62,3 ±1,4 a	69,1 ±1,7 b	61,8 ±1,7 a	67,9 ±2,3 b
Развитие до оку- кливания, дни ♂ [Development until pupation ♂, days]	54,0 ±2,3	49,0 ±3,6	47,1 ±1,4	45,1 ±1,4	58,0 ±1,5	60,1 ±1,0	57,4 ±2,4	63,4 ±2,5
Масса куколки ♀, мг [Pupa weight ♀, mg]	598 ±77	626 ±99	1109 ±80	1262 ±79	992 ±64	844 ±60	1418 ±109	1237 ±122
Масса куколки ♂, мг [Pupa weight ♂, mg]	254±11	343±49	435±25	421±23	377±22	335±18	432±29	398±30
Выживаемость до окукливания, % [Survival rate until pupation]	9	20	47	52	64	69	82	82
Половой индекс [Sexual index] ♀/(♀±♂)	0,57	0,63	0,43	0,49	0,55	0,49	0,49	0,49
Кол-во возрастов у гусениц, ♀ [Number of instars in caterpillars, ♀]	7,3±0,5	7,0±0,3	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,0±0,1

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Показатели [Parameters]	Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]				Кладки 2013 г. [Egg mass, 2013]			
	Групповое выращивание [Group cultivation]				Групповое выращивание [Group cultivation]		Одиночное выращивание [Single cultivation]	
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС [AD]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
Кол-во возрастов у гусениц, ♂ [Number of instars in caterpillars, ♂]	6,0±0,0	6,2±0,3	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,5±0,1

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по количеству возрастов у гусениц, выживаемости и половому индексу не отмечено.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters; no significant differences in the number of instars in caterpillars, survival rate and sexual index are observed].

Во-первых, популяции находились в разных фазах динамики численности: в зауральской популяции 2011 г. – последний год эруптивной фазы, 2012 г. – первый год кризиса. В нижеволжской популяции – оба года (2012 и 2013 гг.) – эруптивная фаза. Мог ли этот факт повлиять на результаты? Вполне вероятно. Но в 2011 г. зауральская популяция еще находилась в эруптивной фазе, и тем не менее при выращивании гусениц в групповом режиме по отдельным показателям эффект влияния дополнительной летне-осенней СЭТ на показатели развития гусениц отмечен, в то время как у гусениц нижеволжской популяции (кладки 2012 г.) такой эффект полностью отсутствовал.

При этом летне-осенняя СЭТ в 2011 г. у эмбрионов зауральской популяции и в 2012 г. – нижеволжской популяции существенно превышала минимально необходимую для эмбрионального развития и ухода эмбриона в диапазирующее состояние. То есть фактор влияния фазы динамики численности требует дополнительного изучения. Во-вторых, широтное расположение популяций. Район, в котором отобраны кладки зауральской популяции, находится на северной границе зоны вспышек массового размножения. В более северных районах за 50 лет наблюдений вспышек никогда не фиксировали. Северная граница распространения вида располагается в 150 км севернее, на широте г. Нижнего Тагила, где в феромонную ловушку попались единичные самцы. Как мы отмечали выше, получение летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбриона, является одним из основных факторов, определяющих северные границы ареала этого вида. При прохладных летних сезонах лёт имаго может начинаться очень поздно [11]. В отдельные годы мы отмечали массовую откладку яиц самками в середине–

конце августа. То есть при сохранении прохладных летних сезонов в течение нескольких лет и при отсутствии реакции популяции на температурные режимы при формировании эмбрионов велика опасность исчезновения вида в этой части ареала. В таком случае ускорение развития гусениц при получении эмбрионами малой летне-осенней СЭТ может быть реакцией на этот фактор. Адаптивное значение этой реакции – минимизация рисков нехватки летне-осенней СЭТ для формирования эмбрионов. То есть корректнее говорить не о замедлении развитии гусениц при увеличении летне-осенних СЭТ, а об ускорении развития при их снижении до критических величин.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Длительность развития и выживаемость гусениц непарного шелкопряда, выращенных индивидуально до 3-го возраста из кладок, собранных в ареале нижеволжской популяции в 2012 г. и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
 [Growth duration and survival rates of gypsy moth larvae reared individually until the 3rd instar from egg masses collected in the Lower-Volga population area in 2012 with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Питательная среда [Artificial diet]			
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]			
	1500	1900	1500	1900
Н исходное, шт. [N primary]	50	50	50	50
Длительность развития, дни [Development duration until the 3 rd instar, days]	15,0±0,6	15,1±0,5	13,3±0,3	13,0±0,4
Выживаемость, % [Survival rate until the 3 rd instar]	96	92	98	90

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error].

Для южных популяций такой сценарий практически невероятен, и реакция этих особей на снижение летне-осенней СЭТ может либо отсутствовать, либо быть крайне незначительной. Согласно данным феромонного мониторинга, проведенного в дубовых насаждениях Волго-Ахтубинской поймы в течение четырех лет (с 2010 по 2013 г.), пик лёта самцов в ловушки приходился в разные годы на период с середины июня до середины июля. Анализ погодных условий после лёта имаго показал, что эмбрионы получили от 1 000 до 1 750 градусо-дней летне-осенней СЭТ.

Проверить эти предположения в естественных условиях крайне сложно по многим причинам: изменение нормы реакции популяции филлофага, изменение фенологии кормового растения и связанное с ней изменение биохимии листы, слабая прогнозируемость длительности развития гусениц как по СЭТ, так и по фенологическим датам [6]. Кроме того, для возможности

выявления влияния летне-осенней СЭТ на показатели развития гусениц в естественных условиях необходимо наличие самого явления снижения летне-осенних СЭТ до критического значения, что возможно только на северной границе ареала. При этом плотность популяции должна быть достаточной, чтобы получить возможность проконтролировать лёт имаго с помощью феромонных ловушек и собрать кладки для контроля длительности развития гусениц в лабораторных условиях. В настоящий момент мы располагаем данными, в достаточной степени соответствующими этим требованиям, полученными в ходе мониторинга непарного шелкопряда в насаждениях г. Екатеринбурга и его окрестностей в 2010–2015 гг.

Феромонный мониторинг лёта самцов непарного шелкопряда в течение шести лет дал следующие результаты уловов (табл. 6).

За исключением 2012 и 2013 гг., зафиксирована разница между пиками лёта в городе и пригороде. В 2010 г. она составляла (по медиане лета) 7 дней, в 2011 г. – 12 дней, в 2014 г. – 9 дней, при этом в этот год уловистость в городе незначительна – 8 самцов (см. табл. 6). По данным 2015 г. проводить какой-либо анализ различий в лёте сложно, так как уловистость и в городе, и в пригороде крайне незначительна (3 и 5 самцов соответственно).

Влияние урбанизации на температурный режим достаточно хорошо известно. Функционирование городских конгломератов влечет за собой тепловое загрязнение, формируя специфический температурный режим в урбанизированных природных сообществах (лесопарки, пригородные лесные массивы). Результатом изменения теплового баланса является образование «тепловой шапки» – слоя теплого воздуха высотой до 200 м, что обуславливает более высокую температуру в городе по сравнению с пригородной зоной (выше на 0,5–5,0°C) [16, 17]. Фенологический сдвиг в крупном городе в условиях южной тайги составляет у березы повислой, по сравнению с загородными насаждениями, около 4–5 дней [19]. Эти сведения подтверждаются и нашими наблюдениями за фенологией распускания листвы березы повислой в г. Екатеринбурге и его окрестностях.

Нам представляется, что не беря в расчет популяционные показатели филофага, объяснить сдвиг в лёте самцов в пригороде по сравнению с городом фенологическими различиями кормового растения можно только для данных 2010 и 2014 гг. (7 и 9 дней). Почти двухнедельный сдвиг в 2011 г. и отсутствие различий в 2012 г. и особенно в 2013 г. с этой позиции не объяснимы.

Зимой 2011 г. для выявления возможных морфофизиологических различий городской и лесной микропопуляций произведено выращивание гусениц непарного шелкопряда до стадии имаго из кладок городской и лесной микропопуляций.

Как уже отмечено в методике, ранее нами установлено снижение выживаемости на стандартном корме гусениц зауральской популяции и увеличение потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов

[14], что, по всей видимости, вызвано холодowymi стрессами в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. В эти годы в период развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры до двух недель не поднимались выше +10...+11°C. Добавление сульфата железа – сильно-го катализатора окислительных процессов – в искусственную питательную среду снимало отмеченный синдром: отмечалось сокращение времени развития, увеличение массы куколки, снижение смертности.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в городе и пригороде г. Екатеринбурга в 2010–2015 гг.
[Temporal distribution of male catches into pheromone baited traps in urban and rural stands of Yekaterinburg in 2010-2015]

Даты учета [Dates]	Годы учета [Year]											
	2010		2011		2012		2013		2014		2015	
	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]
	Улов самцов за сезон, шт. [Male catch per season, pieces]											
	207	267	38	168	16	46	664	801	8	38	3	5
Распределение улова самцов по датам учета, % [Distribution of males catches according to accounting dates,%]												
04.07	7	3	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0
08.07	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.07	7	0	3	0	35	2	0	0	0	0	0	0
16.07	9	0	0	0	41	41	0	0	0	0	33	0
20.07	14	2	5	0	12	44	0	0	0	0	0	0
24.07	30	15	8	1	0	9	0	0	0	0	67	0
28.07	16	14	40	10	0	2	38	31	0	0	0	20
01.08	12	38	29	20	0	2	47	41	20	0	0	0
05.08	5	21	0	6	0	0	15	25	20	0	0	40
09.08	1	4	0	16	0	0	0	2	40	24	0	0
13.08	0	1	13	39	0	0	0	1	0	8	0	20
17.08	0	0	0	9	0	0	0	1	20	11	0	0
21.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	20
25.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0
29.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
02.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0

Результаты выращивания (табл. 7) показали большую выживаемость особей городской микропопуляции как на стандартной ИПС, так и на ИПС с добавлением сульфата железа по сравнению с особями лесной микропопуляции. Таким образом, можно с уверенностью говорить об отсутствии острой потребности в экзогенных активаторах свободнорадикальных процессов у особей из городской микропопуляции, тогда как особи лесной микропопуляции сохранили необходимость в подобных компонентах корма. В то же время для нас важно (в соответствии с целью данного исследования), что

на обоих вариантах сред гусеницы лесной микропопуляции развивались на 3–5 дней дольше, чем гусеницы городской микропопуляции. То есть двухнедельная разница в пиках лёта в 2011 г. непротиворечиво объясняется суммарным эффектом сдвига фенологии кормовых пород и более длительным развитием лесной микропопуляции.

Расчет приблизительной летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами в разные годы, и СЭТ весенне-летнего развития особей до стадии имаго производили при пороге +7°C, начало отсчета – медиана лёта самцов (табл. 8). В приведенных данных обращает на себя внимание тот факт, что СЭТ весенне-летнего развития в большинстве случаев значительно меньше классической [4, 5] – 930–990 градусо-дней. Возможно, этот факт связан с адаптационными характеристиками популяции на северной границе ареала вида.

Т а б л и ц а 7 [Table 7]

Различия в морфофизиологических показателях особей непарного шелкопряда разного пола, выращенных в групповом режиме на двух вариантах ИПС из кладок, собранных в городских и пригородных насаждениях г. Екатеринбурга, кладки 2010 г.
[Differences in morphophysiological indices of individuals of different sex reared in groups on two types of artificial diet from egg masses collected in urban and rural stands of Yekaterinburg in 2010]

Показатели [Parameters]	Городская микропопуляция [City micropopulations]				Лесная микропопуляция [Forest micropopulations]			
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]
Масса куколки, мг [Pupa weight, mg]	441 ±15 a	1257 ±81 ab	477 ±16 a	1334 ±99 b	522 ±67 ab	1087 ±63 a	548 ±15 b	1794 ±72 c
Развитие гусениц, дни [Caterpillar development until pupation, days]	36± 0,9 a	40,7 ±1,3 a	30,9 ±0,8 b	33,7 ±1,4 b	42,1 ±0,8 c	45,9 ±0,9 c	33,9 ±0,8 a	36,5±0,9 b
Выживаемость, % [Survival rate until pupation]	94		97		78		85	

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; буквами показаны статистически значимые ($p < 0,01$) различия значений в пределах одного показателя для каждого пола (самцы и самки заглавными и прописными соответственно).

[Note. Different letters show significant ($p < 0.01$) differences of values within one parameter for each individual (males and females by capital letters, correspondingly). The data are presented as the arithmetic mean with the standard error].

Значительное уменьшение СЭТ развития происходило после годов, в которые летне-осенние СЭТ формирования эмбриона достигали минимума [20], необходимого для развития эмбриона и перехода в диапаузу (2011 г. – пригород; 2014 – город и пригород). Более существенные колебания СЭТ весенне-летнего развития отмечены в пригороде (1 031–879 градусо-дней), здесь же отмечены более существенные колебания СЭТ при формировании эмбриона (633–188 градусо-дней). Корреляционный анализ летне-осенних СЭТ раннеэмбрионального развития и СЭТ, накопленных за период развития на следующий сезон, показал значимую положительную связь ($r = 0,82$, $p < 0,05$), т.е. чем меньше летне-осенняя СЭТ, тем быстрее развитие следующего поколения. Это может быть обусловлено как влиянием отбора особей по длительности развития, так и прямым воздействием накопленных летне-осенних СЭТ на длительность развития следующих стадий особей.

Т а б л и ц а 8 [Table 8]

Медиана дат лёта самцов непарного шелкопряда, суммы эффективных температур, набранные особями в течение весенне-летнего развития до имагинальной стадии, и плотность кладок в городских и пригородных насаждениях г. Екатеринбурга
[Median of flight dates of gypsy moth males, sums of effective temperatures (SET), received during spring-summer period of development to imago and egg mass density in urban and rural stands of Yekaterinburg]

Год учета [Year]	Медиана дат лёта самцов непарного шелкопряда [Median of flight dates of the male gypsy moth]		СЭТ, накопленные за сезон при развитии до имагинальной стадии, градусо-дни [SET development to adult, grade-days]		Летне-осенние СЭТ, накопленные эмбрионами, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]		Плотность кладок, шт./дерево [The density of egg mass, number / tree]	
	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]
2010	23.07	30.07	874	1031	642	533	0,04	0,01
2011	28.07	09.08	838	943	465	360	<0,008	0,01
2012	14.07	17.07	850	906	689	633	<0,008	0,005
2013	29.07	29.07	882	882	488	488	0,03	0,01
2014	09.08	18.08	855	951	284	188	0,008	0,005
2015	23.07	02.08	772	879	410	304	<0,008	<0,005

Наиболее вероятен отбор по длительности развития у поколения 2014 г. В этот год в городе лёт завершился во второй декаде августа, а в пригороде – в начале сентября. Возможно, эмбрионы большей части кладок не пережили зимовку. В 2015 г. в ловушки и в городе, и в пригороде попадали единичные самцы. Кладок при осеннем учете обнаружить не удалось. Корреляция между летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, и плотностью кладок на следующий год также очень высока (для пригородной микропопуляции $r = 0,93$, $p < 0,05$).

Заключение

Температурные условия в период диапаузы влияют не только на прохождение «зимовки» эмбрионами непарного шелкопряда, но и на дальнейшие этапы онтогенеза особей этого вида. При снижении летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, установлено снижение длительности развития гусениц двух географических популяций: нижневолжской (центральная часть ареала) и зауральской (северная граница ареала). При схожих тенденциях в различии показателей роста и развития гусениц, в зависимости от полученных эмбрионами летне-осенних СЭТ, выраженность этих различий значительно выше в зауральской популяции. Эти различия в реакции особей популяций на температурные условия после откладки яиц самками могут определяться широтным происхождением. Более значительная реакция гусениц зауральской популяции на снижение летне-осенней СЭТ может быть обусловлена тем, что на северной границе ареала непарного шелкопряда высока вероятность получения эмбрионами летне-осенней СЭТ, недостаточной для их полного формирования, что приводит к риску сокращения ареала. Результаты шестилетнего мониторинга сроков лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала (зауральская популяция, городская и пригородная микропопуляции г. Екатеринбург) могут быть непротиворечиво объяснены с этих позиций.

Литература

1. Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. М. : Высшая школа, 1960. 342 с.
2. Lee K.-Y., Horodyski F.M., Valaitis A.P., Denlinger D.L. Molecular characterization of the insect immune protein hemolin and its high induction during embryonic diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar* // Insect Biochemistry and Molecular Biology. 2002. № 32. P. 1457–1467.
3. Tauber M.J., Tauber C.A., Ruberson J.H., Tauber A.J., Abrahamson L.P. Dormancy in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae): analysis of photoperiodic and thermal responses // Annals of the Entomological Society of America. 1990. № 83(3). P. 494–503.
4. Кожанчиков И.В. Фауна СССР. М. : АН СССР, 1950. Т. 12. 582 с.
5. Ильинский А.И., Тропин И.В. (ред.) Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М. : Лесн. пром-ть, 1965. 525 с.
6. Мешикова В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков : Планета-принт, 2009. 396 с.
7. Giese R.L., Schneider M.L. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L. Lepidoptera: Lymantriidae) // Ent. new. 1979. № 90(1). P. 1–16.
8. Vanhanen H., Veteli T.O., Päävinen S., Kellomäki S., Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study // Silva Fennica. 2007. Vol. 41, № 4. P. 621–638.
9. Matsuki M., Kay M., Serin J., Floyd R., Scott J.K. Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of native plants // Agricultural and Forest Entomology. 2001. № 3(4). P. 305–320.

10. Keena M.A. Comparison of the hatch of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature // Annals of the Entomological Society of America. 1996. Vol. 89(4). P. 564–572.
11. Пономарев В.И., Ильиных А.В., Гниненко Ю.И., Соколов Г.И., Андреева Е.М. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург : УрО РАН, 2012. 320 с.
12. Пономарев В.И., Клобуков Г.И. Влияние урбанизированной среды на динамику плотности лесных насекомых-филлофагов // Известия Санкт-Петербургского ГЛТУ. 2013. Вып. 205. С. 42–53.
13. Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. № 1. С. 42–43.
14. Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В., Клобуков Г.И., Стрельская Т.М. Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(2). С. 129–131.
15. Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В. Эффект группы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) (Lepidoptera: Lymantriidae) в зависимости от состава корма и популяционных характеристик // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 4. С. 446–453.
16. Метеостанции Волгограда и Екатеринбурга. Сайт «Погода и климат». URL: <http://www.pogodaiklimat.ru>
17. Ландсберг Г.Е. Климат города. Л. : Гидрометеиздат, 1983. 248 с.
18. Бухарина И.Л., Поварнищина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск : ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. 216 с.
19. Куклина Т.Э. Весеннее развитие березы повислой и березы пушистой в озеленении города Томска и пригороде // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: III Международный интернет-семинар, 1–31 мая 2007. Материалы III Междунар. интернет-семинара. Томск : ТГУ, 2007. С. 168–186.
20. Пантохов Г.А. Влияние положительных температур на различные географические популяции златогузки *Euproctis chrysorrhoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Энтомологическое обозрение. 1962. Вып. 2. С. 274–284.

Поступила в редакцию 06.06.2016 г.; повторно 02.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Пономарев Василий Иванович – д-р биол. наук, зав. лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Клобуков Георгий Игоревич – м.н.с. лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: klobukov_g_i@mail.ru

Напалкова Виктория Валерьевна – аспирант лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: viktoriaoz@mail.ru

Ponomarev VI, Klobukov GI, Napalkova VV. The dependence of the morphological and physiological indices of *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic stages from temperature conditions during embryogenesis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):107-127. doi: 10.17223/19988591/35/7 In Russian, English summary

Vasilii I. Ponomarev, Georgiy I. Klobukov, Viktoriya V. Napalkova

Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

The dependence of the morphological and physiological indices of *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic stages from temperature conditions during embryogenesis

In the light of global climatic changes the urgency of refining the adaptive mechanisms of insect survival in the northern part of their range increases. Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.) is considered to be a spring-summer phyllophagous-insect species. Individuals of this species overwinter in the embryonic stage inside the eggshells. It is classically considered that summer-autumn development of the gypsy moth embryo requires about 300 grade days with a threshold above 7°C. The summer-autumn sum of effective temperatures (SET) that is received by embryos may significantly vary both with weather conditions of summer season and for different populations or inside the range of one population. The aim of this work was to determine the possible effect of this factor on development indices of gypsy moth larvae and to analyze the possible causes in case of such effect.

In this work we used egg masses from the Trans-Ural and the Lower-Volga populations of gypsy moth. We collected clutches of the Trans-Urals population in Sverdlovsk oblast in birch plantations (56°28'16"N, 61°36'39"E) in late July 2011. Clutches of the Lower Volga population were collected in Volgograd oblast in poplar plantations of the Volga-Akhtuba floodplain near Repino village (48°33'22"N, 44°47'43"E) in early August 2012 and in early July 2013. The collected egg masses were divided into two variants for getting different sums of summer-autumn effective temperatures at +24°C, following which egg masses were placed in refrigerator at 0...+2°C for passing through the cold reactivation of diapause. After diapause completion we carried out laboratory rearing of larvae from these egg masses in climatic chambers at +24°C and humidity of 60% with using artificial diet for rearing. Under natural conditions we assessed the seasonal distribution of gypsy moth male flight in 2010-2013 using pheromone-baited milk-carton traps with dispensers that contained 500 mkg (+)-dusparlure (produced in the USA). For calculation of the sum of effective temperatures of natural populations' development we used weather stations' data of daily average temperatures in Yekaterinburg and in Volgograd. The biometric methods with using elementary descriptive statistics in the StatSoft STATISTICA 6.0 software package were used for statistical processing of collected data.

We analyzed the effect of the sum of summer-autumn effective temperatures, received at gypsy moth embryonic stage of development, on larvae development duration after overwintering, depending on latitudinal origination of population (northern border of the area - the Trans-Ural population and the central part of the area - the Lower-Volga population). We showed that the lowest sum of summer-autumn temperatures had the most significant influence on gypsy moth development in the northern population. We suggested that a significant response of larvae of the Trans-Ural population to the

decreasing of the sum of summer-autumn effective temperatures can exist due to the fact that it is highly probable that embryos receive the sum of summer-autumn effective temperatures which are not sufficient to complete the development on the northern border of gypsy moth area that can result in extinction and subsequent area reduction. From these positions we analyzed the results of a six-year monitoring of gypsy moth flight period on the northern border of the area - the Trans-Ural population, urban and rural micropopulations of Yekaterinburg, and laboratory rearing of larvae from these micropopulations. We concluded that findings do not contradict the previously stated assumption.

Funding: This work was supported by the Comprehensive Program of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences for 2015-2017 (No 15-12-4-19).

The article contains 8 Tables, 20 References.

Key words: sum of effective temperatures; duration of development; pupa weight, pheromone monitoring; diapause.

References

1. Vorontsov AI. Biologicheskie osnovy zashchity lesa [Biological fundamentals of forest protection]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1960. 342 p. In Russian
2. Lee KY, Horodyski FM, Valaitis AP, Denlinger DL. Molecular characterization of the insect immune protein hemolin and its high induction during embryonic diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2002;32(11):1457-1467. doi: [10.1016/S0965-1748\(02\)00066-8](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(02)00066-8)
3. Tauber MJ, Tauber CA, Ruberson JH, Tauber AJ, Abrahamson LP. Dormancy in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae): analysis of photoperiodic and thermal responses. *Annals of the Entomological Society of America*. 1990;83(3):494-503. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/83.3.494>
4. Kozhanchikov IV. Fauna USSR. Moscow: Academy of Sciences the USSR Publ.; 1950. 582 p. In Russian
5. *Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozheniy khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR* [Control, accounting and forecast of conifer-and leaf chewing insects' reproduction in forests of the USSR]. Il'inskiy AI, Tropin IV, editors. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1965. 525 p. In Russian
6. Meshkova VL. Seasonal development of foliage browsing insects. Khar'kov: Planeta-print Publ.; 2009. 396 p. In Russian, English summary.
7. Giese RL, Schneider ML. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L. Lepidoptera: Lymantriidae). *Entomological News*. 1979;90(1):1-16.
8. Vanhanen H, Veteli TO, Päävinen S, Kellomäki S, Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth - a model study. *Silva Fennica*. 2007;41(4):621-638. doi: <http://dx.doi.org/10.14214/sf.469>
9. Matsuki M, Kay M, Serin J, Floyd R, Scott JK. Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of native plants. *Agricultural and Forest Entomology*. 2001;3:305-320. doi: [10.1046/j.1461-9555.2001.00119.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-9555.2001.00119.x)
10. Keena MA. Comparison of the hatch of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature. *Annals of the Entomological Society of America*. 1996;89(4):564-572. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/89.4.564>
11. Ponomarev VI, Il'inykh AV, Gninenko YuI, Sokolov GI, Andreeva EM. Neparnyy shelkopryad v Zaural'e i Zapadnoy Sibiri [Gypsy moth in the Urals and Western Siberia]. Yekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2012. 320 p. In Russian, English summary

12. Ponomarev VI, Klobukov GI. Influence of urban area on population dynamics of the phyllophagous insects. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2013;205:42-53. In Russian, English summary
13. Il'inykh AV. Optimizirovannaya iskusstvennaya pitatel'naya sreda dlya kul'tivirovaniya neparnogo shelkopryada (*Ocneria dispar* L.) [Optimized artificial culture medium for cultivation of *Ocneria dispar* L.]. *Biotekhnologiya*. 1996;1:42-43. In Russian
14. Ponomarev VI, Andreeva EM, Shatalin NV, Klobukov GI, Strel'skaya TM. Level of efficiency of endogenous activators of peroxide lipid oxidation of membranes at different age of unpaired silkworm caterpillars. *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11(1-2):129-131. In Russian, English summary
15. Ponomarev VI, Andreeva EM, Shatalin NV. Group effect in the gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera, Lymantriidae) related to the population characteristics and food composition. *Entomological Review*. 2009;89(3):257-263. doi: [10.1134/S0013873809030026](https://doi.org/10.1134/S0013873809030026)
16. Meteorostantsii Volgograda i Ekaterinburga. Sayt «Pogoda i klimat» [Meteorostations of Volgograd and Yekaterinburg. Site "Weather and climate"]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (accessed 29.02.2016).
17. Landsberg GE. Klimat goroda [City climate]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1983. 248 p. In Russian
18. Bukharina IL, Povarnitsina TM, Vedernikov KE. Ekologo-biologicheskie osobennosti drevnykh rasteniy v urbanizirovannoy srede [Ecological and biological characteristics of wooden plants in urban environment]. Izhevsk: Izhevskaya gosudarstvennaya sel'skokhozyaystvennaya akademiya Publ.; 2007. 216 p. In Russian
19. Kuklina TE. Vesennee razvitiye berezy povisloy i berezy pushistoy v ozelenenii goroda Tom'ska i prigorode [Spring development of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in landscaping of Tomsk and its suburbs]. In: *Lesnoe khozyaystvo i zelenoe stroitel'stvo v Zapadnoy Sibiri. Materialy III mezhdunar. internet-seminara* [Forestry and green construction in Western Siberia. Proc. of the III International Internet-Seminar]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2007. pp. 168-186. In Russian
20. Pantyukhov GA. Vliyaniye polozhitel'nykh temperatur na razlichnyye geograficheskie populyatsii zlatoguzki *Euproctis chrysorrhoea* L. i neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) [Influence of positive temperatures on various geographical populations of *Euproctis chrysorrhoea* L. and *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae)]. *Entomologicheskoe obozrenie – Entomological review*. 1962;2:274-284. In Russian

Received 6 June 2016; Revised 2 August 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Ponomarev Vasily I, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Klobukov George I, Junior Researcher, Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: klobukov_g_i@mail.ru

Napalkova Victoria V, Postgraduate Student, Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: viktoriaoz@mail.ru