

Особенности развития западносибирской популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae) в широтном градиенте в зависимости от теплообеспеченности региона

В. И. ПОНОМАРЕВ¹, Г. И. КЛОБУКОВ¹, В. В. НАПАЛКОВА¹, М. В. ТЮРИН², В. В. МАРТЕМЬЯНОВ²

¹Ботанический сад УрО РАН
620134, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а
E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

²Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: martemyanov79@yahoo.com

Статья поступила 21.10.2022

После доработки 19.11.2022

Принята к печати 22.11.2022

АННОТАЦИЯ

Изучено влияние теплообеспеченности на длительность развития непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) и установлены пороги развития стадий у особей западносибирской популяции разного широтного происхождения (56°33' с. ш., 76°37' в. д. – северная часть ареала и 53°44' с. ш., 78°02' в. д. – центральная часть ареала). Проанализированы возможные пути ускорения развития особей этого вида в северной части ареала – сокращение количества возрастов, увеличение скорости прохождения возрастов и снижение порогов развития. Показано, что сокращение количества возрастов гусениц не является значимым фактором анализируемого эффекта в этой популяции. Температурный порог позднеэмбрионального развития в западносибирской популяции значительно ниже установленного для популяций европейской части России, отмечен более низкий температурный порог развития особей северной части популяции при небольшой сумме эффективных температур (СЭТ) раннеэмбрионального развития. Значительное влияние на ускорение развития активных стадий в северной части ареала оказывает СЭТ раннеэмбрионального развития, причем, чем она меньше, тем влияние выше. Высокая пластичность адаптации вида к температурным условиям позволяет непарному шелкопряду осваивать новые, более северные регионы. Эта пластичность может обеспечиваться за счет как естественного отбора и снижения пороговых температур развития, так и эпигенетических механизмов, позволяющих корректировать скорость развития в зависимости от температурных условий обитания.

Ключевые слова: *Lymantria dispar* (L.), западносибирская популяция, температурные пороги развития, сумма эффективных температур, биология развития, потепление климата, инвазии.

ВВЕДЕНИЕ непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.)

Глобальные климатические процессы приводят к изменению границ ареалов видов. Ранее недоступные для таких видов, как

(Lepidoptera: Erebidae), территории становятся более благоприятными для их проникновения. Однако закрепление вида на новых тер-

риториях требует поддержания минимальной численности, обеспечивающей возможность сохранения популяции без учета миграции [Tobin et al., 2009]. В северной части ареала одним из ведущих факторов смертности являются температурные условия. В зимний период, когда непарный шелкопряд переживает неблагоприятные условия в состоянии диапаузы и холодового оцепенения, наиболее важным фактором являются морозы, достигающие точки максимального переохлаждения [Madrid, Stewart, 1981; Waggoner, 1985; Andersen et al., 2001]. Однако при формально низких температурах атмосферы непарный шелкопряд является экологически пластичным видом, в том числе и в этологическом контексте. В частности, в зависимости от климатической зоны шелкопряд откладывает яйца в разные биотопы [Kurenschikov et al., 2020]. В условиях равнинной части Западной Сибири практически все яйцекладки откладываются на комель дерева и укрываются слоем снега, где температура не опускается ниже $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Мартемьянов В. В., неопубликованные данные). Это подтверждается и для других популяций данного вида, где толщина снежного покрова играет существенную роль в нарастании численности популяции [Inoue et al., 2019]. В то же время в горных условиях насекомые предпочитают откладывать яйца на скалы, где температура также не приближается к атмосферному минимуму [Ananko et al., 2022]. Таким образом, для данного вида теплообеспеченность вегетационного сезона может оказаться наиболее лимитирующим фактором даже в условиях выраженного резко-континентального климата с экстремальными зимними температурами. Прогнозы, создаваемые на основе CLIMEX-моделирования, указывают на продвижение вида на сотни километров при изменении среднегодовой температуры на $2\text{--}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Vanhanen et al., 2007; Ясюкевич и др., 2013]. Продвижение вида на север подтверждается и натурными наблюдениями. Так, вид обнаруживается на 200 км севернее границ, установленных ранее [Ильиных, Кривец, 2011]. Параллельно с изменением климата, наблюдаемым в последние десятилетия, северные популяции могут вырабатывать адаптационные механизмы для успешного продвижения в менее благоприятные температурные условия. Считается,

что снижение необходимой для развития суммы эффективных температур (СЭТ) является одним из механизмов адаптации видов сем. *Erebidae* (Leach) к недостатку теплообеспеченности и неустойчивости погодных условий при их продвижении на север [Кожанчиков, 1950]. Вполне возможно, что такой механизм может проявляться и на внутривидовом уровне.

Так как насекомые являются пойкилотермными животными, для расчета как СЭТ развития особей популяции, так и теплообеспеченности вегетационного периода региона, в котором проводят мониторинг, необходим температурный порог развития особей. В литературе отмечают разные пороги развития непарного шелкопряда в зависимости от стадии и популяции. Пороги весеннего развития эмбрионов до отрождения у разных авторов варьируются от 3 до $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Johnson et al., 1983; Мешкова, 2009]. Пороги развития личинок варьируются от 6 до $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Carter et al., 1992; Vanhanen et al., 2007; Мешкова, 2009; Limbu et al., 2017]. Для куколок порог развития указывают $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Кожанчиков, 1950] и $9\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Ильинский, Тропин, 1965]. Для летне-осеннего развития эмбрионов – порог $6,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Кожанчиков, 1950], $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Ильинский, Тропин, 1965]. Согласно D. R. Gray et al. [2001], порог развития этой стадии $10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

В отечественной литературе [Кожанчиков, 1950; Ильинский, Тропин, 1965] указано, что для весенне-летнего развития от позднембриональной стадии до имаго требуется $930\text{--}990$ градусодней свыше порога развития $7\text{ }^{\circ}\text{C}$, а на раннембриональное (летне-осеннее) развитие свыше $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $300\text{--}320$ градусодней. Развитие наиболее длительной из активных стадий – личиночной – требует по этим данным 650 градусодней для самцов и 730 – для самок [Ильинский, Тропин, 1965]. Однако исходя из данных, полученных в лабораторных исследованиях, это не является физиологическим пределом развития. Так, в лабораторной линии, выращиваемой несколько десятков поколений в постоянных условиях на искусственной питательной среде [Keena, O'Dell, 1994] при среднесуточной температуре $23,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, с отбором на высокую скорость развития, самцы развиваются за $31,6$ дня, самки – за $35,8$ дня, что при пороге развития в $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ дает 515 и 584 градусодней СЭТ личиночного развития соответственно. Эти данные

могут указывать на достижение определенного предела СЭТ развития вида, которая существенно ниже классических представлений о развитии природных популяций. Эксперименты по выращиванию природных популяций показали чуть большую СЭТ личиночного развития: 588 градусодней (27,6 дня) для самцов и 651 градусодень (31,2 дня) для самок при $t = 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Casagrande et al., 1987].

На основе анализа феромонного мониторинга непарного шелкопряда в популяциях различного широтного происхождения нами обнаружено, что в северной части ареала непарного шелкопряда СЭТ, которая необходима для достижения стадии взрослой особи, значительно ниже, чем в его более южных частях [Пономарев et al., 2019]. Такое изменение в скорости развития до имаго в северной части может быть связано с разными механизмами адаптации к пониженной теплообеспеченности региона. В частности, нами установлено, что СЭТ, полученная в течение раннеэмбрионального развития, влияет не только на “зимовку” эмбрионов непарного шелкопряда, но и на скорость развития последующих этапов онтогенеза особей данного вида [Пономарев и др., 2016]. Кроме того, на изменение скорости развития от позднеэмбриональной стадии до имаго может оказывать влияние изменение порогов развития разных стадий.

Целью исследования являлось изучение влияния биотических и абиотических факторов на длительность развития стадий непарного шелкопряда и установления порогов развития этих стадий в одной географической популяции, но разного широтного происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была западносибирская популяция (Новосибирская область). Согласно литературным данным [Ильиных, Кривец, 2011], северная граница ареала непарного шелкопряда в этой популяции находится на широте 57° с. ш. Кладки непарного шелкопряда для проведения экспериментов были собраны в 2020 г. в березовых насаждениях близ с. Кыштовка ($56^{\circ}33'$ с. ш., $76^{\circ}37'$ в. д.) (северная часть ареала) и г. Карасук (центральная часть ареала) ($53^{\circ}44'$ с. ш., $78^{\circ}02'$ в. д.). Насаждения в районе с. Кыштовка входят в таежную лесорастительную зону, Западно-Сибирский юж-

но-таежный равнинный район, насаждения в районе г. Карасука входят в лесостепную зону, Западно-Сибирский подтаежно-лесостепной район [Приказ МПР РФ, 2014].

Основные кормовые породы непарного шелкопряда в этой популяции – береза повислая *Betula pendula* Roth. и береза пушистая *B. pubescens* (Ehrh.).

Обе изучаемые локации относятся к зонам формирования очагов массового размножения изучаемого вида [Пономарев и др., 2012; Martemyanov et al., 2019]. Феромонный мониторинг для определения СЭТ развития до имаго в районе с. Кыштовка проводили в 2019, 2021 и 2022 гг., в районе с. Карасук – в 2013 и 2022 гг. с помощью закрытых феромонно-инсектицидных ловушек типа “молочный пакет”, с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+)-диспарлюра (производство США). Популяция в обоих пунктах учета в период феромонного мониторинга находилась в фазе пика численности. Самцы начинают лёт раньше самок, однако различия в среднем значении выхода имаго самцов и самок как лабораторной культуры, так и дикой популяции незначительны и составляют около двух дней [Keena, O'Dell, 1994]. Согласно исследованию S. Limbu et al. [2017] для евразийских популяций при 50 % выхода имаго разница в СЭТ между самцами и самками составляет около 40 градусодней, что при пороге $8\text{--}9\text{ }^{\circ}\text{C}$ и температуре выращивания $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ составляет около 2–2,5 дня. Учитывая все эти моменты, а также то, что кривая динамики лёта самцов носит непараметрический характер, что подтверждено проведенными нами расчетами по критерию Колмогорова – Смирнова, для характеристики лёта имаго и расчета СЭТ их развития была взята дата медианы лёта самцов, характеризующая вылет около 50 % взрослых особей в данном месте.

СЭТ развития до имаго и теплообеспеченность районов рассчитывали, используя данные о температуре с метеостанций для этих населенных пунктов [WMO id: 29405 (Кыштовка) и 29814 (Карасук) веб-сайт “Погода и климат”]. Для расчета СЭТ развития использовали метеоданные в годы мониторинга, а для оценки теплообеспеченности – метеоданные за последние 11 лет.

Так как ранее нами было обнаружено влияние температурных условий раннеэмбрио-

нального развития на скорость развития последующих стадий [Пономарев и др., 2016], то для корректного сравнения особей из центральной и северной частей ареала сбор яйцекладок проводили в период активного лёта особей и в лабораторных условиях задавали определенные СЭТ.

Дополнительную СЭТ получали экспозицией кладок после сбора в климатической камере при температуре 24 °С. Были выбраны два уровня СЭТ: относительно небольшая – 750 градусодней, и большая – 1600 градусодней, при пороге 7 °С. По завершению набора заданных СЭТ кладки помещали в холодильное оборудование для прохождения холодовой терминации диапаузы при температуре 2 °С. После завершения холодовой терминации провели одновременное выставление кладок. На каждый вариант было выставлено по 5 чашек Петри по 100 яиц в каждой при температурах 14, 20 и 26 °С, влажности 60–70 %, световом режиме 14 ч день, 10 ч ночь. В связи с тем что гусеницы отрождаются в течение нескольких дней, особей для выращивания отбирали каждый день с учетом доли от общего отрождения, на каждый вариант отбирали по 50 гусениц. Выращивание проводили в одиночном режиме на искусственной питательной среде (ИПС) [Ильиных, 1996] с добавлением сульфата железа. Начальное количество яиц составило 9000 особей, выращиваемых личинок – 600 особей.

Анализ результатов проводили в программе Statistica. Оценку значимости различий скорости развития проводили с использованием GRM-анализа с post-hoc сравнением средних значений по критерию Tukey ($p < 0,05$). Отбор оптимальных моделей выполнен по принципу минимума критерия Маллоуза – C_p [Mallows, 1973]. При анализе данных длительности развития учитывали следующие факторы: 1) пол: самка и самец, 2) происхождение: северная и центральная части популяции, 3) раннеэмбриональная СЭТ: 750 и 1600 градусодней (как дискретные предикторы) и 4) температура (как континуальный предиктор). Нормализацию данных провели путем преобразования с помощью функции $y = 1/x$. Для определения степени коллинеарности предикторов оценивали фактор инфляции дисперсии (VIF).

Влияние температур на развитие насекомых оценивали с помощью линейной регрес-

сии $y = -a + b \cdot x$, где y – скорость развития (1/дни развития); x – температура; a и b – коэффициенты регрессии. Порог температуры развития (Tt) рассчитывали, используя формулу $Tt = -a/b$ [Campbell et al., 1974].

РЕЗУЛЬТАТЫ

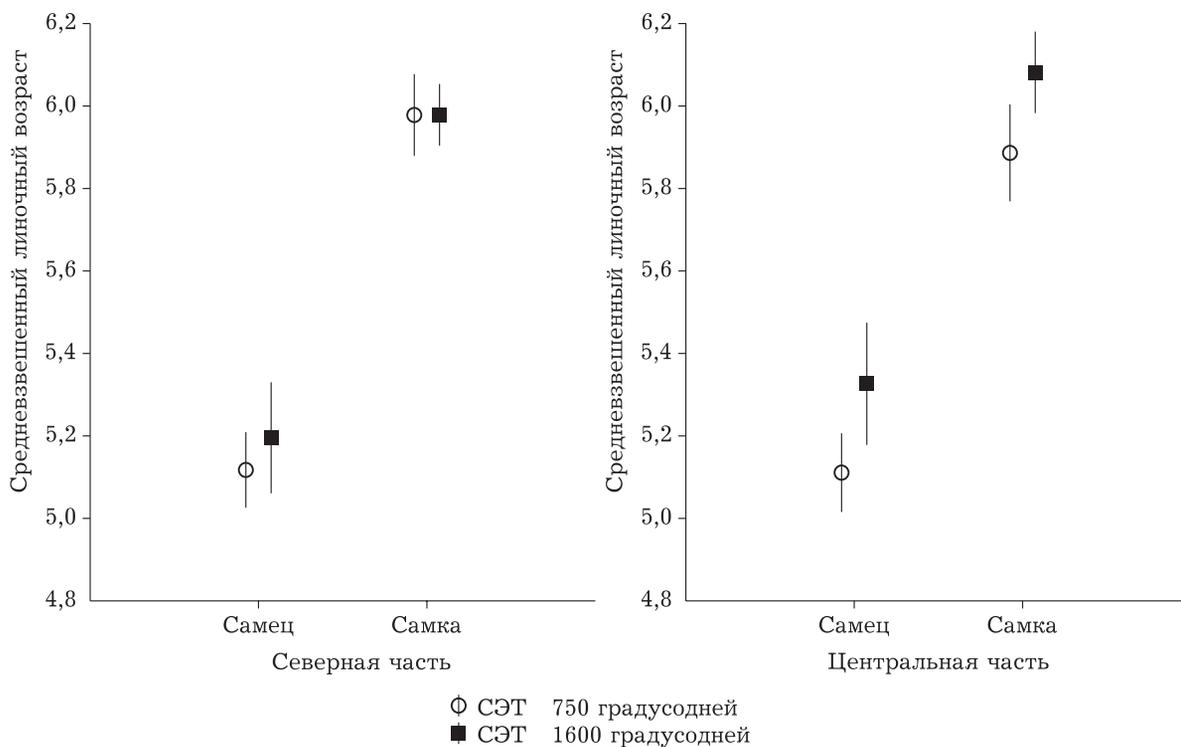
Среднемноголетняя теплообеспеченность вегетационного сезона при пороге 7 °С в районе с. Кыштовка (северная часть ареала) составляет 1161 ± 41 градусодень (среднее значение \pm стандартная ошибка). Среднее значение СЭТ развития до медианы лета имаго по результатам феромонного мониторинга 2019, 2021, 2022 гг. – 672 ± 35 градусодней. В районе с. Карасук (центральная часть ареала) теплообеспеченность вегетационного сезона составляет 1534 ± 56 градусодней. Среднее значение СЭТ развития до медианы лета по результатам феромонного мониторинга 2013 и 2022 гг. – 870 ± 48 градусодней. Несмотря на более низкую теплообеспеченность в северной части ареала, благодаря более высокой скорости развития активных стадий большая часть яиц, отложенных самками, успевает получить СЭТ, достаточную для успешного завершения раннеэмбрионального развития и последующего прохождения диапаузы и зимовки.

Ускорение развития до имаго возможно несколькими путями. Один путь – сокращение количества возрастов, второй – увеличение скорости прохождения самих возрастов. Третий – снижение порогов развития.

Анализ результатов выращивания гусениц западносибирской популяции разного широтного происхождения, с разной СЭТ раннеэмбрионального развития и при разных температурных режимах выращивания приведен ниже.

Анализ количества возрастов в зависимости от режимов выращивания и широтного происхождения популяции по χ^2 показал, что сокращение количества возрастов не является значимым фактором в увеличении скорости развития (рисунок). Отмечено только значимое увеличение количества возрастов у самцов в центральной части ареала при увеличении СЭТ раннеэмбрионального развития ($p = 0,021$), во всех остальных случаях $p = 0,4–0,5$.

Выживаемость особей разного географического происхождения не отличается при



Количество возрастов в зависимости от СЭТ раннеэмбрионального развития и широтного происхождения особей западносибирской популяции непарного шелкопряда

одинаковых температурных условиях выращивания: при 14 °С наблюдается высокий уровень смертности на стадии личинки и куколки, что указывает на общий пессимальный характер условий для этих стадий по сравнению с эмбриональной. Варьирования длительности кукольного развития при одинаковых температурах не отмечено. Различия длительности развития фаратной личинки (сформированной гусеницы первого возраста внутри хориона) в зависимости от широтного происхождения и СЭТ значимые, но не существенные (табл. 1).

Выбор оптимальных моделей по критерию Маллоуза, описывающих влияние факторов на скорость личиночного развития, показал, что оптимальная модель включает четыре предиктора: температуру, пол особи, СЭТ раннеэмбрионального развития и происхождение особей (табл. 2). Эффектов взаимодействия факторов не наблюдается. Результаты дисперсионного анализа отвергают нулевую гипотезу об отсутствии эффектов ($r^2 = 0,83$; $F_{(4,373)} = 467,0$; $p < 0,0001$ при VIF < 1,01).

Ожидаемо определяющую роль занимают температурные условия и пол особи. В меньшей степени значимыми факторами

развития личиночной стадии являются СЭТ раннеэмбрионального развития – с ее увеличением уменьшается скорость развития ($F_{(1,376)} = 16,05$; $p < 0,001$), и географическое происхождение ($F_{(1,376)} = 4,51$; $p < 0,05$). Различия в географическом происхождении проявляются при низких температурах: особи из северной части ареала популяции развиваются быстрее, чем гусеницы из центральной части (см. табл. 1). Коэффициенты регрессии скорости развития гусениц до окукливания приведены в табл. 3.

Расчет пороговых температур (табл. 4) показал, что наименьшая пороговая температура развития в Кыштовке, но при низкой СЭТ раннеэмбрионального развития. При большой СЭТ порог меняется в сторону увеличения и отличается от особей центральной части ареала.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют заключить, что сокращение количества возрастов гусениц не является значимым фактором ускорения их развития в северной части ареала.

Т а б л и ц а 1

Показатели развития особей западносибирской популяции разного широтного происхождения и разной СЭТ раннеэмбрионального развития

t, °C	Происхождение	СЭТ, гр. дни	Фаратная личинка		Личинка		Куколка	
			Выживаемость*, %	Длительность развития, дни	Выживаемость*, %	Длительность развития, дни	Выживаемость*, %	Длительность развития, дни
14	Кыштовка	750	76,2	15,5 ± 0,2 ^{a**}	34	104 ± 4,0 ^a	18	43,2 ± 1,8
		1600	73,9	17,0 ± 0,1 ^b	34	112 ± 4,0 ^a	30	41,3 ± 1,4
	Карасук	750	74,3	16,0 ± 0,2 ^c	14	121 ± 6,2 ^{ab}	28	45,0 ± 2,8
		1600	74,7	15,7 ± 0,1 ^{ac}	34	128 ± 4,0 ^b	40	40,8 ± 1,6
20	Кыштовка	750	82,0	8,3 ± 0,1 ^a	86	47 ± 1,1 ^a	96	16,2 ± 0,2
		1600	74,7	9,9 ± 0,1 ^b	82	51 ± 1,2 ^{ab}	95	16,5 ± 0,2
	Карасук	750	85,3	8,5 ± 0,1 ^a	86	48 ± 1,1 ^{ab}	77	16,7 ± 0,2
		1600	82,4	8,9 ± 0,1 ^c	84	52 ± 1,1 ^b	98	16,7 ± 0,2
26	Кыштовка	750	84,6	6,8 ± 0,1 ^a	74	35 ± 1,1 ^{ab}	95	10,7 ± 0,2
		1600	73,1	8,4 ± 0,1 ^b	70	34 ± 1,1 ^{ab}	93	10,7 ± 0,2
	Карасук	750	86,4	7,3 ± 0,1 ^c	76	34 ± 1,1 ^a	95	10,7 ± 0,2
		1600	77,9	7,5 ± 0,1 ^d	78	38 ± 1,1 ^b	97	10,8 ± 0,2

* Выживаемость указана относительно предыдущей стадии развития.

** Разными буквами указаны достоверные различия для конкретной стадии развития при одних температурных условиях ($p < 0,05$).

Т а б л и ц а 2

Выбор оптимальных моделей по критерию Маллоуза ($C_p = \min$) для описания скорости развития (1/дни развития) гусениц непарного шелкопряда до окукливания

Ранг модели	C_p	N^*	Температура	Пол (1)	Летне-осенняя СЭТ (2)	Происхождение (3)	(1) × (2)	(1) × (3)	(2) × (3)	(1) × (2) × (3)
1	5,6	4	0,877	0,244	0,085	0,045				
2	6,8	4	0,872	0,245	0,087		-0,038			
3	8,1	3	0,874	0,244	0,086					
4	9,1	4	0,875	0,245	0,086			0,021		
5	9,6	4	0,874	0,244	0,086					0,014

Пр и м е ч а н и е. В круглых скобках указаны категориальные предикторы и их взаимодействие.

* Количество факторов.

Т а б л и ц а 3

Оценки параметров лучшей ($C_p = \min$) регрессионной модели для описания скорости развития гусениц (1/дни развития) до окукливания: $y = b_0 + \sum b_i x_i + \varepsilon_i$

Предиктор	Уровень фактора	b	se	t	p	+95 % ДИ	-95 % ДИ
$b_0^{\#}$		-0,0125	0,00085	-14,7	<0,00001	-0,014	-0,011
Температура		0,00162	0,00004	41,4	<0,00001	0,0015	0,0017
Пол	Самка	0,00189	0,00016	11,55	<0,00001	0,0016	0,0022
Летне-осенняя СЭТ	Большая	0,00066	0,00016	4,01	<0,0001	0,0003	0,0010
Происхождение	Центральные	0,00035	0,00016	2,12	<0,04	0,00003	0,00067

Пр и м е ч а н и е. $\#$ – “референтный уровень” – ожидаемое значение 1/дни развития при нулевых значениях непрерывных предикторов и всех фиктивных переменных, оставшихся в модели, т. е. здесь в b_0 – самец, малая СЭТ (750 градусодней), северного происхождения; t – критерий значимости коэффициента линейной регрессии.

Пороговые температуры развития (T_i) особей западносибирской популяции из центральной и северной частей ареала с разной СЭТ раннеэмбрионального развития

Часть ареала/ раннеэмбриональная СЭТ	Позднеэмбриональное развитие	Личиночное развитие	Куколочное развитие	Полное развитие
Северная /750	3,2	6,8	9,5	4,8
Северная /1600	2,3	8,3	9,4	7,5
Центральная /750	3,2	7,5	9,4	6,0
Центральная /1600	2,3	8,1	9,5	6,2

Во всяком случае, в исследованной популяции. Это не означает, что такой механизм не может включиться в других условиях, о чем свидетельствуют данные американских исследователей о сокращении количества возрастов до пяти у 80 % самок в лабораторной культуре (F_{15}) при отборе на скорость развития [Keena, O'Dell, 1994].

Значительное ускорение развития особей до имаго при многолетнем феромонном мониторинге отмечено нами в северной части зауральской популяции [Пономарев и др., 2016] в годы, которым предшествовали годы с очень поздним летом имаго, что могло быть связано с элиминацией потомства самок с медленным развитием, не получившего СЭТ, необходимую для успешной зимовки. На сокращение длительности развития потомства самок с высокой скоростью развития указывают и данные о характеристиках особей лабораторной культуры [Keena, O'Dell, 1994].

Значительное влияние на ускорение развития активных стадий в северной части ареала оказывает и СЭТ раннеэмбрионального развития, причем, чем она меньше, тем влияние выше. Для северной части зауральской популяции в той же работе [Пономарев и др., 2016] показано, что при получении разных СЭТ (420 и 1230 градусодней) при малой СЭТ длительность развития до окукливания и самцов, и самок сокращалась на 7–8 дней, в основном за счет сокращения длительности развития младших возрастов, в то время как для южной, нижевожской популяции (г. Волгоград, 48°42' с. ш., 44°30' в. д.) установлено значимое сокращение длительности развития только у самок, длительность развития самцов и младших возрастов обоих полов не изменялась. Эти данные указывают на эпигенетический характер изменения скорости развития потомства. Согласно результатам

данного исследования, в северной части западносибирской популяции влияние СЭТ раннеэмбрионального развития также значимо (см. табл. 3), но при его более высоком значении (750 градусодней, см. табл. 1), по сравнению с ранее проведенным экспериментом (420 градусодней) менее выражено [Пономарев и др., 2016].

Оценка порогов температур развития разных стадий (см. табл. 4) показала, что порог позднеэмбрионального развития в западносибирской популяции значительно ниже порога, установленного для популяций европейской части России в 6 °С [Ильинский, Тропин, 1965], и ближе к температурному порогу развития этой стадии, установленного для североамериканских популяций в 3 °С [Johnson et al., 1983]. Учитывая высокую выживаемость эмбрионов при разных температурных режимах выращивания (см. табл. 1), достоверность этих значений достаточно велика. Пороги развития гусениц незначительно отличаются от литературных данных, но, учитывая высокий уровень смертности гусениц и куколок при 14 °С выращивания, требуют дополнительного уточнения. Порог развития куколки совпадает с литературными данными и не зависит от происхождения или СЭТ. Более низкий порог полного развития особей северной части популяции при небольшом СЭТ раннеэмбрионального развития может быть одной из причин успешного прохождения жизненного цикла в условиях ограниченной теплообеспеченности в этой части ареала.

ВЫВОДЫ

Высокая пластичность к температурным условиям позволяет непарному шелкопряду осваивать новые, более северные регионы. Эта пластичность может обеспечиваться за счет как естественного отбора и сниже-

ния пороговых температур развития, так и эпигенетических механизмов, позволяющих корректировать скорость развития в зависимости от температурных условий обитания.

Авторы выражают благодарность О. Н. Ярославцевой и О. В. Поленоговой за неоценимую помощь в учетах лёта самцов. Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН, а также за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-64-46011). Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Ильинский А. И., Тропин И. В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 525 с.
- Ильиных А. В. Оптимизированная искусственная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Operia dispar* L.) // Биотехнология. 1996. № 7. С. 42–43.
- Ильиных А. В., Кривец С. А. Результаты феромонного мониторинга непарного шелкопряда на юго-востоке Западной Сибири // Изв. Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2011. Вып. 196. С. 46–53.
- Кожанчиков И. В. Фауна СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 12. 582 с.
- Мешкова В. Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков: Планета-принт, 2009. 396 с.
- Погода и климат [Электронный ресурс] URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/>
- Пономарев В. И., Ильиных А. В., Гниненко Ю. И., Соколов Г. И., Андреева Е. М. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2012. 321 с.
- Пономарев В. И., Клобуков Г. И., Напалкова В. В. Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2016. № 3 (35). С. 107–127.
- Приказ МПР РФ от 18 августа 2014 г. № 367 (с изменениями на 7 июня 2022 года). <http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&nd=102367605>
- Ясюкевич В. В., Титкина С. Н., Давидович Е. А., Ясюкевич Н. В. Изменения границ ареалов непарного шелкопряда и шелкопряда-монашенки (*Lymantria dispar* и *Lymantria monacha*, Lymantriidae, Lepidoptera), обусловленные глобальным потеплением: модельный подход // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 11. С. 1377–1382.
- Ananko G. G., Kolosov A. V., Martemyanov V. V. Rock Microhabitats Provide Suitable Thermal Conditions for Overwintering Insects: A Case Study of the Spongy Moth (*Lymantria dispar* L.) Population in the Altai Mountains // Insects. 2022. Vol. 13 (8). P. 712.
- Andresen J. A., McCullough D. G., Potter B. E., Koller C. N., Bauer L. S., Ramm C. W. Effects of winter temperatures on gypsy moth egg masses in the Great Lakes region of the United States // Agricultural and Forest Meteorol. 2001. Vol. 110. P. 85–100.
- Campbell A., Frazer B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. Temperature requirements of some aphids and their parasites // J. Appl. Ecol. 1974. N 11. P. 431–438.
- Carter M. R., Ravlin F. W., McManus M. L. Effect of defoliation on gypsy moth phenology and capture of male moths in pheromone-baited traps // Environ. Entomol. 1992. Vol. 21. P. 1308–1318.
- Casagrande R. A., Logan P. A., Wallner W. E. Phenological Model for Gypsy Moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), Larvae and Pupae // Environ. Entomol. 1 April 1987. Vol. 16, Is. 2. P. 556–562.
- Gray D. R., Ravlin F. W., Braine J. A. Diapause in the gypsy moth: a model of inhibition and development // J. Insect Physiol. 2001. Vol. 47, N 2. P. 173–184.
- Inoue M. N., Suzuki-Ohno Y., Haga Y., Aarai H., Sano T., Martemyanov V. V., Kunimi Y. Population dynamics and geographical distribution of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, in Japan // Forest Ecol. and Management. 2019. Vol. 434. P. 154–164.
- Johnson P. C., Mason D. P., Radke S. L., Tracewski K. T. Gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae), egg eclosion: degree-day accumulations // Environ. Entomol. 1983. Vol. 12. P. 929–932.
- Keena M. A., O'Dell T. M. Effects of laboratory rearing on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) // General Technical Report NE-181 Northeastern Forest Experiment Station, USDA Forest Service. 1994. 23 p.
- Kurenshchikov D. K., Martemyanov V. V., Imranova E. L. Features of the far eastern gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) population outbreak // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 2. P. 172–179.
- Limbu S., Keena M., Chen F., Cook G., Nadel H., Hoover K. Effects of temperature on development of *Lymantria dispar asiatica* and *Lymantria dispar japonica* (Lepidoptera: Erebidae) // Environ. Entomol. 2017. Vol. 46, N 4. P. 1012–1023.
- Madrid F. J., Stewart R. K. Ecological Significance of Cold Hardiness and Winter Mortality of Eggs of the Gypsy Moth *Lymantria dispar* L., in Quebec // Environ. Entomol. 1 October 1981. Vol. 10, Iss. 5. P. 586–589.
- Mallows C. L. Some comments on Cp // Technometrics. 1973. Vol. 15, N 4. P. 661–675.
- Martemyanov V., Bykov R., Demenkova M., Gninenko Y., Romancev S., Bolonin I., Mazunin I., Belousova I., Akhanaev Y., Pavlushin S., Krasnoperova P., Pinsky Yu. Genetic evidence of broad spreading of *Lymantria dispar* in the West Siberian Plain // PLoS ONE. 2019. Vol. 14. e0220954.
- Ponomarev V. I., Napalkova V. V., Klobukov G. I. Forecasting the phenology of gypsy moth development and the time frames for the pest control based on sum of effective temperatures according to latitudinal origination of population // AIP Conf. Proc. AIP Publ. LLC. 2019. Vol. 2063 (1). P. 040042.
- Tobin P., Robinet C., Johnson D., Whitmire S., Bjørnstad O. The role of Allee effects in gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)), invasions // Population Ecology, Springer Verlag. 2009. Vol. 51 (3). P. 373–384.
- Vanhanen H., Veteli T. O., Päivinen 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.
- Waggoner P. E. How gypsy moth eggs freeze // Agricultural and Forest Meteorology. 1985. Vol. 36, Is. 1. P. 43–53.

The influence of biotic and abiotic factors on the duration of development of the gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebidae) in the West Siberian population of different latitudinal origin

V. I. PONOMAREV¹, G. I. KLOBUKOV¹, V. V. NAPALKOVA¹, M. V. TYURIN², V. V. MARTEMYANOV²

¹*Institute Botanic Garden UB RAS
620134, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202a
E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru*

²*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: martemyanov79@yahoo.com*

The study of the effect of biotic and abiotic factors on the duration of development of the gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) and the establishment of thresholds for the development of stages in individuals of the West Siberian population of different latitudinal origin (56°33' N., 76°37' E.) (northern part of the range) and (53°44' N, 78°02' E) (central part of the range) was carried out. We analyzed possible ways to accelerate the development of individuals of this species in the northern part of the range – reducing the number of instars, increasing the developmental rate of instars without reducing their number and lowering the development thresholds. It was found that the reduction in the number of larval instars is not a significant factor of the analyzed effect in this population. The threshold of late embryonic development in the West Siberian population is significantly lower than that defined for populations of the European part of Russia, a lower threshold for the development of individuals in the northern part of the population with a low sum of effective temperatures (SET) of early embryonic development is noted. The SET of early embryonic development has a significant impact on the acceleration of the development of active stages on the northern border of the area, and the smaller it is, the higher the impact. The high plasticity of the adaptation of the species to temperature conditions allows the gypsy moth to become established in new, more northern regions. This plasticity is provided both by natural selection and reduction of threshold temperatures of development, and by epigenetic mechanisms that allow adjusting the rate of development depending on the temperature conditions of the habitat.

Key words: *Lymantria dispar* (L.), West Siberian population, temperature thresholds of development, sum of effective temperatures, developmental biology, climate change.