

УДК 574.24:591.543.4+630*4
DOI 10.36305/2712-7788-2021-3-160-63-75

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ СТАДИЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *CYDALIMA PERSPECTALIS* WALKER В УСЛОВИЯХ КРЫМА

Светлана Павловна Корсакова, Александр Константинович Шармагий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита
E-mail: korsakova2002@mail.ru

Самшитовая огневка (*Cydalima perspectalis* Walker) является инвазивным насекомым, которое быстро колонизировало обширный ареал европейского континента, повреждая природные и декоративные самшиты. Для разработки эффективных мер контроля фитофага исследованы особенности сезонного развития локальных популяций в условиях Крыма. Установлено, что в течение вегетационного сезона в парковых насаждениях Крыма у популяций *C. perspectalis* отмечается временное перекрывание следующих друг за другом, как стадий развития, так и поколений. Важной сезонной адаптацией *C. perspectalis* к условиям среды обитания является снижение термолабильности и ускорение развития всех стадий жизненного цикла второй летней генерации под влиянием фотопериода. Такая гибкость онтогенетических требований для перехода в диапаузу обеспечивает более высокую фенологическую изменчивость в популяциях. Выявлено влияние температуры и фотопериода на скорость развития стадии личинки и влажности воздуха – стадии куколки. При идентичных температурных нормах развития личинок перезимовавших поколений, для завершения жизненного цикла одной генерации в условиях Южного берега Крыма требовалась сумма эффективных температур воздуха на 80°C выше, чем в Предгорном Крыму. Установлено относительное постоянство сумм эффективных температур воздуха, необходимых для завершения развития второго летнего поколения *C. perspectalis*, что позволяет рассматривать их в качестве инструмента для определения сроков обработки личинок третьего поколения до нанесения ими сильных повреждений. Для сопоставимости результатов исследований с имеющимися публикациями предложено при расчетах сумм эффективных температур применять температурный порог 9,5°C.

Ключевые слова: инвазивные насекомые; фенология; температура; влажность; фотопериод; температурный порог; скорость развития; Южный берег Крыма; Предгорный Крым

Введение

Изучение особенностей фенологии видов представляет теоретический интерес с точки зрения понимания физиологических реакций и путей экологической адаптации видов к конкретным условиям обитания, в прикладном аспекте эти сведения используются для прогнозирования состояния популяций опасных вредителей (Мешкова, 2009; Rebaudo, Rabhi, 2018).

Насекомые являются эктотермными организмами, и температура играет ключевую роль в регуляции основных их жизненных процессов, включая выживание, размножение, распространение и развитие. Отдельного внимания заслуживает изучение зависимости сезонных циклов и темпов развития насекомых от факторов среды, поскольку зачастую именно они определяют фенотипическую пластичность, обеспечивая приспособление видов к условиям среды обитания (Мешкова, 2009; Лопатина, Гусев, 2019). Пестрота норм реакции на температуру, которая появляется в результате естественного отбора, способствует возникновению локальных адаптаций у местных популяций (Angilletta, 2009; Лопатина, Гусев, 2019). Темп или скорость развития насекомых в прикладной экологии является важным компонентом для построения моделей прогнозирования времени появления (Мешкова, 2009; Suppo *et al.*, 2020), распространения (Nacambo *et al.*, 2014), вспышек и вольтинизма (Rebaudo, Rabhi, 2018) насекомых. Эти данные широко применяются для борьбы с вредителями и

эпидемиями, в судебной медицине, а также для массового разведения насекомых и сохранения растений (Мешкова, 2009; Rebaudo, Rabhi, 2018).

Самшитовая огневка (*Cydalima perspectalis* Walker) – инвазивный полициклический олигофаг родом из Восточной Азии, специализирующийся на вечнозеленых растениях рода Самшит (*Buxus L.*). С 2006 г. вредитель быстро колонизировал обширный ареал и за последние 10-15 лет стал экологической проблемой для европейской части России, стран Европы, Средиземноморья и Ближнего Востока, как в зоне субтропиков, так и в зоне умеренного климата (Гниненко и др., 2018; Suppo *et al.*, 2020). *C. perspectalis* питается вечнозеленым хозяином и не испытывает значительной конкуренции со стороны других фитофильных насекомых (Nacambo *et al.*, 2014). Вследствие отсутствия естественных врагов (или бедного их природного комплекса) в регионе инвазии (Бугаева и др., 2015; Гниненко и др., 2018; Leuthardt *et al.*, 2013; Nacambo *et al.*, 2014; Карпун и др., 2019; Шармагий, 2019), при достаточном количестве корма основное влияние на развитие жизненного цикла *C. perspectalis* должны оказывать абиотические факторы среды, такие как температура, фотопериод и влажность.

При наличии большого количества научных публикаций, посвященных проблеме распространения и особенностей жизненного цикла *C. perspectalis* в европейском регионе (Бугаева и др., 2015; Трикоз, Халилова, 2016; Гниненко и др., 2018; Плугатарь и др., 2020; Щуров и др., 2020; Nacambo *et al.*, 2014; Suppo *et al.*, 2020; Sharmagiy *et al.*, 2021), комплексное влияние абиотических факторов и их взаимодействия на лабильность температурных норм развития фитофага, а также на географическую, сезонную, межсемейную и другую изменчивость температурных параметров внутри вида изучено недостаточно.

В южных регионах России *C. perspectalis* по-прежнему угрожает целостности природных и декоративных насаждений самшита (Плугатарь и др., 2020; Щуров и др., 2020; Sharmagiy *et al.*, 2021), поэтому исследования о влиянии мезо- и микроклимата на сезонное развитие вредителя не утратили свою актуальность. И именно на основе многолетних полевых наблюдений можно выявить закономерности прохождения стадий жизненного цикла насекомых в зависимости от сложившихся погодных условий, выявить межпопуляционную изменчивость температурных норм развития.

Цель исследования – оценка влияния абиотических факторов среды на сезонное развитие *Cydalima perspectalis* Walker в условиях Крыма.

Объекты и методы исследований

В работе использованы данные фенологических наблюдений за развитием стадий жизненного цикла локальных популяций *C. perspectalis* в парковых насаждениях Крыма за 2018-2020 гг.: в условиях сухих субтропиков на Южном берегу Крыма (ЮБК) в Никитском ботаническом саду (НБС) и предгорной лесостепи в центральной Предгорной Зоне Крыма (г. Симферополь).

На территории Крыма, согласно нашим исследованиям, самшитовая огневка в большинстве лет активна с начала апреля до конца октября. В очень теплые зимы перезимовавшие гусеницы возобновляют активность на 2-4 декады раньше. *C. perspectalis* – поливольтинный вид, развивающийся в условиях Крыма в трех генерациях. Зимует вредитель, как правило, на стадии личинки II-III возрастов (Плугатарь и др., 2020).

Для изучения связей между темпами развития огневки и климатическими показателями привлечены данные по среднесуточным температурам воздуха ближайших метеостанций, доступные из открытых источников (<https://rp5.ru>): агрометеорологической станции Никитский сад (координаты станции 44°31' с.ш,

34°15' в.д., высота 208 м над уровнем моря) и метеостанции Симферополь (координаты станции 44°57' с.ш., 34°07' в.д., высота 279 м над уровнем моря).

Результаты и обсуждение

Фенологические наблюдения в течение трех лет за развитием локальных популяций *C. perspectalis* в парковых ценозах Крыма показали, что на Южном берегу Крыма в условиях сухих субтропиков в Никитском ботаническом саду продолжительность личиночной стадии популяции после зимовки (G_0) составляет в среднем 72 суток (табл. 1), а в Предгорном Крыму (Симферополь) в зоне сухой лесостепи – 67 суток (табл. 2). При относительно небольших различиях по температуре и влажности воздуха (2–6%), продолжительность стадии личинки первого летнего поколения (G_1) в обоих районах была на 39–49% больше, чем второго (G_2).

Таблица 1
Продолжительность стадий жизненного цикла популяций *Cydalima perspectalis* Walker в условиях Южного берега Крыма (НБС, среднее за 2018–2020 гг.)

Table 1
The duration of the life cycle stages of *Cydalima perspectalis* Walker populations in the conditions of the Southern coast of the Crimea (NBG, average for 2018–2020)

Стадия развития Stage development	Поколение Generation	Продолжительность стадии, сутки Duration of the stage, day	Среднесуточные параметры среды Average daily environmental parameters		
			Температура воздуха, °C Air temperature, °C	Относительная влажность воздуха, % Relative humidity, %	Фотопериод, часы Photoperiod, hours
Личинка Larvae	G_0	72 ± 21	14,4 ± 2,3	63 ± 4	13,8 ± 0,4
	G_1	57 ± 18	23,8 ± 0,8	56 ± 2	15,3 ± 0,2
	G_2	41 ± 6	25,0 ± 0,2	55 ± 2	14,5 ± 0,4
Куколка Pupae	G_0	50 ± 21	18,2 ± 2,7	65 ± 2	14,8 ± 0,2
	G_1	29 ± 8	24,1 ± 1,3	57 ± 0	15,3 ± 0,1
	G_2	31 ± 9	24,7 ± 1,3	54 ± 6	13,6 ± 0,7
Имаго Adults	G_0	44 ± 21	21,0 ± 2,8	59 ± 4	15,2 ± 0,2
	G_1	39 ± 7	24,5 ± 0,9	58 ± 3	14,9 ± 0,3
	G_2	29 ± 9	21,9 ± 2,8	58 ± 3	12,8 ± 0,6
Яйце кладка Egg-laying	G_0	36 ± 9	22,8 ± 1,4	58 ± 4	15,4 ± 0,1
	G_1	37 ± 4	24,9 ± 0,2	57 ± 3	14,8 ± 0,4
	G_2	27 ± 8	21,5 ± 3,1	60 ± 3	12,7 ± 0,6

Примечание: G_0 , G_1 , G_2 – соответственно перезимовавшее поколение, поколение первой и второй генерации.

Note: G_0 , G_1 , G_2 – respectively, the overwintered generation, the first and second generation.

Метаморфоз от зимовки до имаго при естественном ходе фотопериода и температур в условиях ЮБК в среднем длился с третьей декады марта до середины мая, а в условиях Предгорного Крыма – с третьей декады марта по третью декаду мая. Развитие летнего поколения G_1 длится с третьей декады мая до конца июля на ЮБК, и до начала августа – в Предгорном Крыму. Второе летнее поколение G_2 в условиях Крыма, как правило, формируется с середины июля до середины сентября. Таким образом, в течение вегетационного сезона в парковых насаждениях Крыма у популяций *C. perspectalis* отмечается временное перекрывание следующих друг за другом, как стадий развития, так и поколений. По нашему мнению, в значительной степени это обусловлено асинхронным развитием личинок, выявленном в каждом поколении (Плугатарь и др., 2020).

Таблица 2
Продолжительность стадий жизненного цикла популяций *Cydalima perspectalis* Walker в условиях Предгорного Крыма (Симферополь, среднее за 2018–2020 гг.)

Table 2
The duration of the life cycle stages of *Cydalima perspectalis* Walker populations in the conditions of the Foothill Crimea (Simferopol, average for 2018–2020)

Стадия развития Stage development	Поколение Generation	Продолжительность стадии, сутки Duration of the stage, day	Среднесуточные параметры среды Average daily environmental parameters		
			Температура воздуха, °C Air temperature, °C	Относительная влажность воздуха, % Relative humidity, %	Фотопериод, часы Photoperiod, hours
Личинка Larvae	G_0	67 ± 19	14,1 ± 2,7	59 ± 3	13,9 ± 0,4
	G_1	58 ± 12	22,3 ± 0,3	60 ± 1	15,4 ± 0,1
	G_2	39 ± 9	23,2 ± 0,6	57 ± 4	14,4 ± 0,4
Куколка Pupae	G_0	39 ± 7	17,8 ± 1,0	58 ± 2	14,8 ± 0,2
	G_1	40 ± 5	22,7 ± 0,7	61 ± 4	15,3 ± 0,1
	G_2	27 ± 5	21,3 ± 2,9	54 ± 5	13,5 ± 0,6
Имаго Adults	G_0	34 ± 11	20,9 ± 1,9	60 ± 5	15,4 ± 0,1
	G_1	40 ± 1	23,0 ± 0,5	59 ± 5	14,7 ± 0,4
	G_2	29 ± 4	20,0 ± 4,9	58 ± 5	13,0 ± 0,9
Яйцекладка Egg-laying	G_0	32 ± 13	21,7 ± 1,2	61 ± 4	15,4 ± 0,1
	G_1	36 ± 2	23,0 ± 0,5	59 ± 5	14,7 ± 0,4
	G_2	26 ± 2	19,3 ± 4,7	61 ± 4	12,8 ± 0,9

Примечание: G_0 , G_1 , G_2 – соответственно перезимовавшее поколение, поколение первой и второй генерации.

Note: G_0 , G_1 , G_2 – respectively, the overwintered generation, the generation of the first and second generation.

Средняя продолжительность стадии куколки летних поколений G_1 и G_2 популяций *C. perspectalis* в парках ЮБК составляет 29–31 суток, в Предгорном Крыму – 27–40 суток. Лет имаго G_0 , G_1 и G_2 поколений длится в среднем от 29 до 44 суток, а период яйцекладки – от 26 до 37 суток.

Результаты проведенных полевых исследований показали важность двух ведущих экологических факторов (фотопериода и температуры) в процессе подготовки к зимовке у *C. perspectalis*. Сопряженный анализ между продолжительностью развития стадий различных поколений и абиотическими факторами среды (табл. 1-2) позволил выявить модифицирующее влияние фотопериода на температурные нормы развития популяций *C. perspectalis* в поколении G_2 . Сокращение длины дня во второй половине лета – начале осени не только ускоряло развитие всех стадий жизненного цикла, но при этом приводило к изменению наклона линии регрессии к оси абсцисс и нижнего температурного порога развития, что имеет большое значение в сезонной адаптации *C. perspectalis*.

Были рассчитаны коэффициенты парной корреляции Пирсона (r), характеризующие тесноту связи между продолжительностью стадий жизненного цикла популяций *C. perspectalis* в парковых насаждениях Крыма и абиотическими факторами среды (табл. 3).

В результате проведенных расчетов установлено наличие как положительных, так и отрицательных взаимосвязей. Анализ полученных данных показал, что температурный фактор и фотопериод являются определяющими для развития стадии личинки всех поколений самшитовой огневки в Крыму. Стадия куколки более чувствительна к колебаниям влажности воздуха, чем к температуре и фотопериоду. Достоверных линейных связей между продолжительностью стадий имаго, яйца и температурой воздуха, влажностью воздуха и фотопериодом в условиях Крыма не установлено. Отсутствие достоверной зависимости между скоростью развития стадий

жизненного цикла и отдельными абиотическими факторами среды, можно объяснить тем, что в годы исследований в периоды прохождения данных стадий в условиях Крыма, эти факторы находились в зоне, близкой к экологическому оптимуму вида и не лимитировали процесс развития.

Таблица 3
Коэффициенты парной корреляции Пирсона (r) между продолжительностью стадий жизненного цикла популяций *Cydalima perspectalis* Walker в насаждениях Крыма и абиотическими факторами среды

Table 3

Pearson pair correlation coefficients (r) between the duration of the life cycle stages of *Cydalima perspectalis* Walker populations in the Crimean green plantings and environmental factors

Стадия жизненного цикла Life cycle stage	Среднесуточные параметры среды Average daily environmental parameters		
	Температура воздуха, °C Air temperature, °C	Относительная влажность воздуха, % Relative humidity, %	Фотопериод, часы Photoperiod, hours
Яйцо Egg	0,19	-0,02	-0,12
Личинка Larvae	-0,57*	-0,07	-0,58*
Куколка Pupae	-0,38	0,54*	-0,09
Имаго Adults	-0,44	0,10	0,07

Примечание: * – $p < 0.05$.

Note: * – $p < 0.05$.

Исходя из выявленной статистической значимости факторов среды в продолжительности развития отдельных стадий жизненного цикла, были определены температурный порог и фотопериодический порог развития для стадии личинки, а также относительной влажности воздуха – для куколки. Визуализации данных с помощью диаграмм рассеивания выявила нелинейный характер взаимосвязей между двумя переменными, поэтому более точной оценки зависимости скорости развития от факторов среды была использована логарифмическая функция, а порог развития определен как $e^{-a/b}$. Попарное сравнение температурных порогов развития личинок с помощью t-теста не выявило значимых различий между гусеницами в условиях ЮБК и Предгорного Крыма. Температурный порог развития личинок в условиях ЮБК составил 5,2°C, а в Предгорном Крыму – 5,1°C. Однако, термолабильность развития личинок (т.е. коэффициент регрессии) на ЮБК была несколько выше, чем в Предгорном Крыму (рис. 1).

Фотопериодический порог развития личинок составил 8,8 часов (рис. 2). Полученные результаты расчетов ниже показателей, представленных в большинстве работ (Shinkaiji, 1987; Maruyama, Nacambo *et al.*, 2014; Нестеренкова и др., 2017; Щуров и др., 2020; Suppo *et al.*, 2020). Тем не менее, имеются сведения о выходе личинок из коконов в контролируемых условиях при температуре 5°C и 8 часовом световом дне (Poitou *et al.*, 2020).

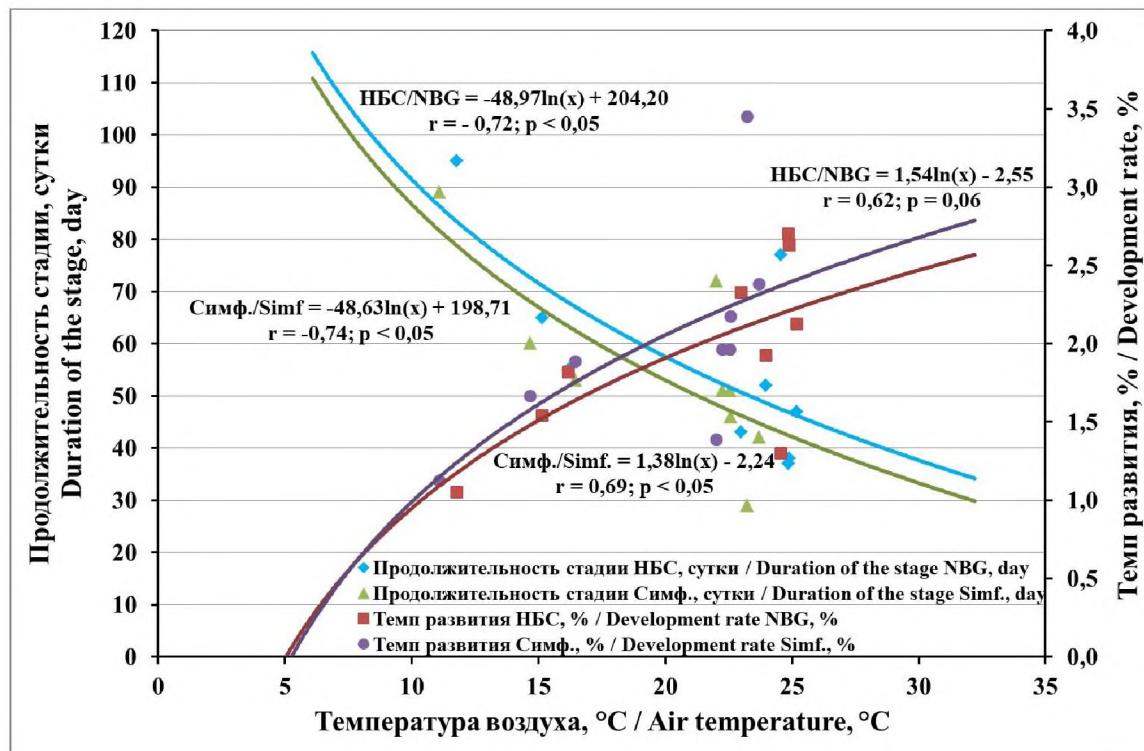


Рис. 1 Зависимость продолжительности и темпа развития личинок *Cydalima perspectalis* Walker от температуры воздуха в насаждениях Крыма

Fig. 1 The dependence of the duration and development rate of *Cydalima perspectalis* Walker larvae from the air temperature in the Crimean green plantings

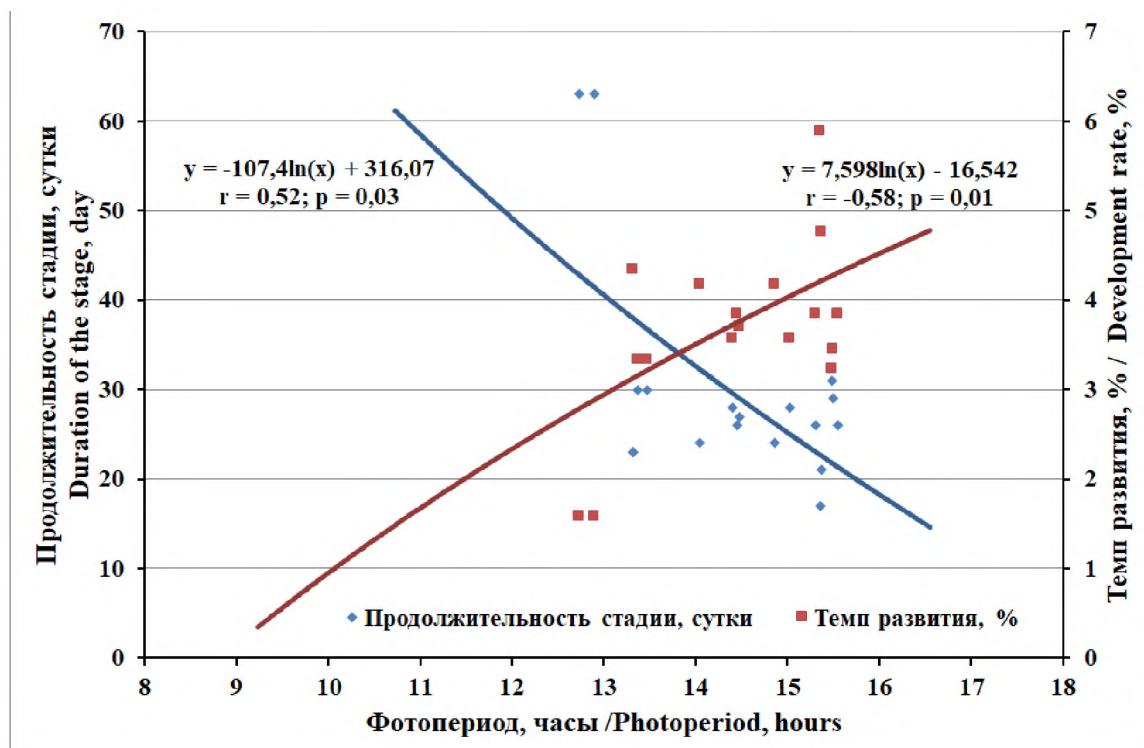


Рис. 2 Зависимость продолжительности и темпа развития личинок *Cydalima perspectalis* Walker от фотопериода в насаждениях Крыма

Fig. 2 The dependence of the duration and development rate of *Cydalima perspectalis* Walker larvae from the photoperiod in the Crimean green plantings

Наши расчеты также показали, что существует вероятность приостановки жизненных процессов у *C. perspectalis* на стадии куколки при снижении влажности окружающей среды до 33,5% и ниже (рис. 3).

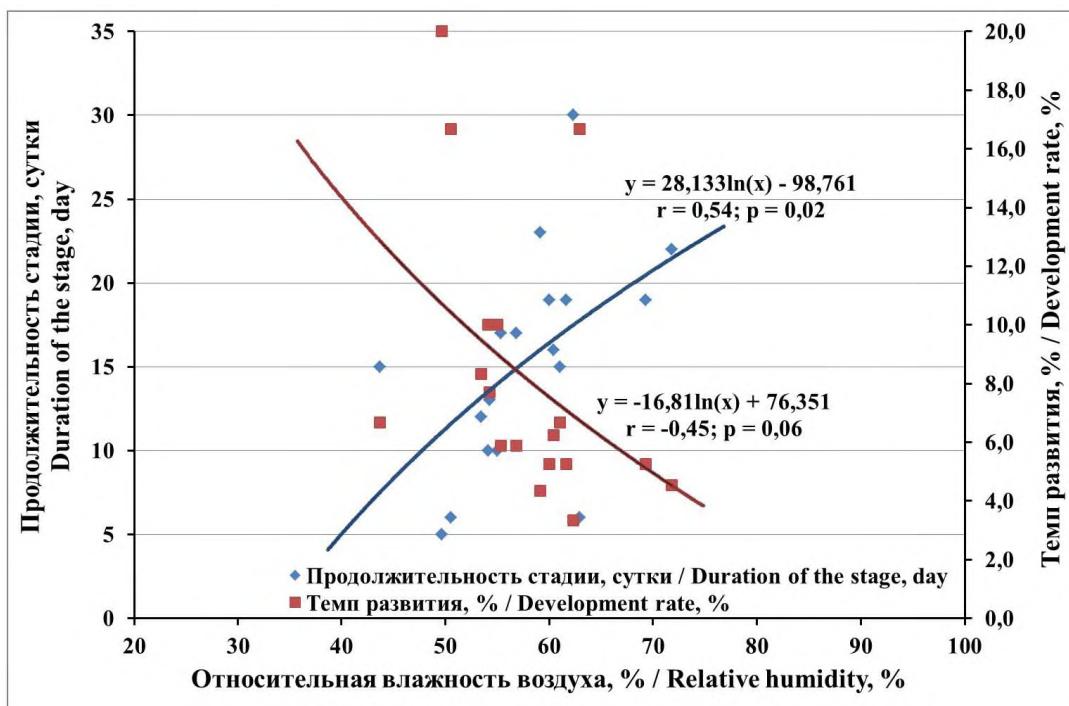


Рис. 3 Зависимость продолжительности и темпа развития куколки *Cydalima perspectalis* Walker от относительной влажности воздуха в насаждениях Крыма

Fig. 3 The dependence of the duration and development rate of *Cydalima perspectalis* Walker pupae from the relative humidity in the Crimean green plantings

Для сравнительного анализа с целью подбора наиболее подходящих температурных порогов для расчета СЭТ, необходимых для завершения цикла развития *C. perspectalis* в условиях Крыма, были использованы результаты более ранних исследований (Nacambo *et al.*, 2014; Нестеренкова и др., 2017; Щуров и др., 2020), а также традиционно используемые СЭТ выше 10°C. СЭТ выше определенного порога были рассчитаны для полного цикла, каждой стадии развития *C. perspectalis* и для каждого поколения (табл. 4-5).

Суммы эффективных температур воздуха выше температурного порога 9,5°C, установленного для личинок в северо-западной Швейцарии (Nacambo *et al.*, 2014), на Северо-Западном Кавказе и в Краснодаре (Щуров и др., 2020) различались несущественно и составляли на ЮБК 199°C, а в Предгорном Крыму – 223°C (табл. 4). Эти значения были почти в 2,5 раза меньше, чем установленные в Швейцарии (Nacambo *et al.*, 2014) и на 150–174°C меньше, чем в Краснодаре (Щуров и др., 2020). Однако, летние поколения G₁ и G₂ из популяции в НБС для завершения цикла от стадии личинки до имаго потребовали большей СЭТ, соответственно 479 и 653°C, а из популяции Симферополь – 538 и 464°C. Данные показатели более близки к СЭТ, установленных для развития поколений G₀ и G₁ в Швейцарии (Nacambo *et al.*, 2014).

Расчет СЭТ с учетом порога развития 8°C, установленного для Симферопольской и Геленджикской линий в лабораторных условиях (Нестеренкова и др., 2017) показал, что полный цикл развития первого летнего поколения (G₁) самшитовой огневки в парках Крыма завершается при СЭТ около 611–662°C, а G₂ – на ЮБК (НБС) при 827°C, в Предгорном Крыму (Симферополь) – при 615°C (табл. 4).

Таблица 4

Суммы эффективных температур воздуха (СЭТ) за периоды развития одной генерации *Cydalima perspectalis* Walker в условиях Крыма, среднее за 2018–2020 гг.

Table 4

Growing degrees-days (GDD) for the periods of development of one generation of *Cydalima perspectalis* Walker in the conditions of the Crimea, average for 2018–2020

Стадия жизненного цикла Life cycle stage	Поколение Generation	*СЭТ>8°C *GDD >8°C		**СЭТ >9,5°C **GDD >9,5°C		СЭТ >10°C GDD >9,5°C		***СЭТ / GDD>10,9 (яйцо / egg), 8,4 (личинка / larvae), 11,5 °C (куколка / pupae)	
		НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.
Личинка – Имаго Larvae – Adults	G₀	265	290	199	223	179	202	196	209
	G₁	530	602	479	538	462	516	491	534
	G₂	715	516	652	464	631	447	643	474
Яйцо – Имаго Egg – Adults	Среднее Average	719	639	652	571	630	549	684	605
	G₁	611	662	551	590	531	566	591	617
	G₂	827	615	754	553	729	532	777	593
Яйцо – Личинка Egg – Larvae	Среднее Average	103	74	93	65	89	62	83	57
	G₁	79	57	69	50	66	47	60	43
	G₂	113	100	103	89	99	85	93	79
Личинка – Куколка Larvae – Pupae	Среднее Average	401	378	364	339	351	326	391	367
	G₁	398	362	359	322	346	309	387	352
	G₂	405	393	368	355	356	342	395	383
Куколка – Имаго Pupae – Adults	Среднее Average	192	181	170	158	163	151	143	128
	G₀	134	181	106	150	98	140	75	110
	G₁	132	240	120	215	116	207	104	183
	G₂	310	123	284	109	275	105	248	91

Примечание (здесь и далее): расчет накопления сумм эффективных температур воздуха (СЭТ) выше порога для развития одной генерации: * – согласно Нестеренкова и др., 2017; ** – Щуров и др., 2020; *** – Nacambo et al., 2014; НБС – Никитский ботанический сад; Симф. – Симферополь; G₀, G₁, G₂, G₃ – соответственно перезимовавшее поколение, поколение первой, второй и третьей генерации.

Note: (here and further): calculation of the accumulation of Growing degrees-days (GDD) above the threshold for the development of one generation: * – according to Nesterenkova et al., 2017; ** – Shchurov et al., 2020; *** – Nacambo et al., 2014; NBG – Nikitsky Botanical Gardens; Simf. – Simferopol; G₀, G₁, G₂, G₃ – respectively overwintered generation, the first, second and third generation.

Полученные результаты, особенно для Симферополя, близки к установленным в лабораторных условиях (СЭТ 560–570°C) (Нестеренкова и др., 2017).

Использование в расчетах различных пороговых температур для развития яиц (10,9°C), личинок (8,4°C) и куколок (11,5°C) (Nacambo et al., 2014) позволило сопоставить СЭТ, определенные для каждой стадии жизненного цикла между популяциями самшитовой огневки в Европе и в Крыму. СЭТ, позволяющие 50% особей завершить развитие в Европе, составляют для яиц – 48,5°C, личинок – 322,6 °C, куколок – 133,3°C, полного цикла от яйца до имаго – 540°C (Nacambo et al., 2014). Анализ полученных результатов показал, что для завершения стадии яйцо в условиях сухих субтропиков на ЮБК, требуется СЭТ почти в 1,5–2 раза больше. В условиях Предгорного Крыма, в среднем, СЭТ близки к европейским нормам (табл. 4).

Относительно близкие к установленным в Европе показателям получены СЭТ для завершения стадии личинки незимующих поколений. При сходных средних показателях, выявлено значительное варьирование СЭТ, требующихся для завершения стадии куколки (табл. 5). В среднем, СЭТ, необходимые для генерации одного незимующего поколения, в условиях ЮБК были стабильно выше, а в условиях Предгорного Крыма – преимущественно близки к европейской популяции.

Таблица 5

Стандартное отклонение (σ) и коэффициент вариации (V) сумм эффективных температур воздуха (СЭТ) за периоды развития одной генерации *Cydalima perspectalis* Walker в условиях Крыма, среднее за 2018–2020 гг.

Table 5

The standard deviation (σ) and variation coefficient (V) of Growing degrees-days (GDD) for the periods of development of one generation of *Cydalima perspectalis* Walker in the conditions of the Crimea, average for 2018–2020

Стадия жизненного цикла Life cycle stage	Поколение Generation	Показатель Indicator	*СЭТ > 8 °C *GDD > 8 °C		**СЭТ > 9,5 °C **GDD > 9,5 °C		СЭТ > 10 °C GDD > 9,5 °C		***СЭТ / GDD > 10,9 (яйцо / egg), 8,4 (личинка / larvae), 11,5 °C (куколка / pupae)	
			НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.	НБС NBG	Симф. Simf.
Личинка – Имаго Larvae – Adult	G ₀	σ V, %	104 39	99 50	96 53	89 45	11 4	19 8	21 10	12 6
	G ₁	σ V, %	149 28	137 29	133 29	140 29	91 15	82 15	79 15	73 14
	G ₂	σ V, %	26 4	22 3	21 3	25 4	14 3	12 3	12 3	12 3
Яйцо – Имаго Egg – Adults	Среднее Average	σ V, %	151 21	82 13	140 21	74 13	136 22	72 13	137 20	68 11
	G ₁	σ V, %	144 23	104 16	132 24	95 16	127 24	92 16	136 23	88 14
	G ₂	σ V, %	40 5	42 7	35 5	38 7	34 5	36 7	41 5	35 6
	Среднее Average	σ V, %	25 25	30 40	25 27	28 43	25 27	28 45	24 29	27 47
Яйцо – Личинка Egg – Larvae	G ₁	σ V, %	19 24	16 28	19 27	16 32	19 29	16 34	19 32	16 37
	G ₂	σ V, %	21 18	28 28	19 18	25 29	18 18	25 29	17 19	23 29
	G ₃	σ V, %	17 15	24 37	17 16	24 43	17 16	24 46	17 17	24 50
	Среднее Average	σ V, %	151 49	134 46	149 54	131 52	147 56	129 54	151 50	133 48
Личинка – Куколка Larvae – Pupae	G ₁	σ V, %	127 32	44 12	118 33	43 13	115 33	42 14	125 32	44 12
	G ₂	σ V, %	43 11	34 9	39 11	31 9	38 11	30 9	42 11	33 9
	Среднее Average	σ V, %	99 51	71 39	94 56	62 39	93 57	60 40	86 60	53 41
Куколка – Имаго Pupae – Adults	G ₀	σ V, %	69 51	57 31	65 61	47 31	63 64	44 31	52 69	35 32
	G ₁	σ V, %	55 42	58 24	51 42	50 23	50 43	48 23	45 43	40 22
	G ₂	σ V, %	24 8	39 32	22 8	34 31	21 8	33 31	19 8	28 30

Анализ данных (табл. 4-5) позволил выявить, что СЭТ, позволяющие завершить жизненный цикл от яйца до имаго, а также отдельных его стадий у летнего поколения второй генерации G_2 , отличаются стабильностью, по сравнению с перезимовавшим и летним поколением первой генерации. Для завершения жизненного цикла летнего поколения G_2 от стадии яйца до стадии имаго в НБС требуется в среднем 754°C , в Симферополе – 553°C СЭТ выше $9,5^{\circ}\text{C}$. Коэффициенты вариации СЭТ для развития этого поколения находился в пределах 5–7%, а периода от стадии личинки до имаго – не превышал 3–4%. Относительное постоянство этих показателей на протяжении трех лет наблюдений показывает, что в будущем их можно рассматривать как инструмент для прогнозирования периода начала лета имаго поколения G_2 и, следовательно, сроков обработки только что вылупившихся личинок третьего поколения G_3 до нанесения ими сильных повреждений и индукции зимней диапаузы.

Для завершения жизненного цикла в условиях ЮБК характерны более высокие нормы развития, чем в Предгорном Крыму. В среднем, при температурном пороге $9,5^{\circ}\text{C}$ для завершения полного цикла развития летних генераций в условиях ЮБК необходимо СЭТ 652°C , в Предгорном Крыму – 571°C . При этом, температурные нормы развития личинок перезимовавшего поколения G_0 в условиях Крыма практически не различаются.

Заключение

Сопряженный анализ фенологических и метеорологических данных показал, что фотопериодическая модификация температурных норм развития второй летней генерации, способствующая снижению термолабильности и ускорению развития всех стадий жизненного цикла, является важной сезонной адаптацией *C. perspectalis*. Такая гибкость онтогенетических требований для перехода в диапаузу обеспечивает более высокую фенологическую изменчивость в популяциях.

Анализ полученных результатов показал, что определяющими для развития стадии личинки всех поколений самшитовой огневки в Крыму являются температура и фотопериод. Установлена чувствительность *Cydalima perspectalis* на стадии развития куколки к колебаниям влажности воздуха. Отсутствие достоверной зависимости между скоростью развития фитофага на стадии имаго, яйца и отдельными абиотическими факторами среды указывает на их близость к экологическому оптимуму вида в годы исследований. Накопление данных в дальнейшем позволит провести более углубленный анализ.

Для завершения жизненного цикла поколения, в условиях ЮБК требовалась суммы эффективных температур воздуха на 80°C выше, чем в Предгорном Крыму. При этом, температурные нормы развития личинок перезимовавшего поколения в условиях Крыма практически не различаются.

Выявленное относительное постоянство СЭТ для завершения развития второго летнего поколения и его этапа от стадии личинки до стадии имаго можно рассматривать как инструмент для определения сроков обработки только что вылупившихся личинок третьего поколения до нанесения ими сильных повреждений и индукции зимней диапаузы.

Учитывая сложность расчетов при использовании разных пороговых температур, отдельных для каждой стадии развития *C. perspectalis*, а также уже имеющиеся публикации, для сопоставимости результатов исследований, на наш взгляд, целесообразно при расчетах СЭТ применять температурный порог $9,5^{\circ}\text{C}$.

Литература / References

Бугаева Л.Н., Игнатьева Т.Н., Кащутина Е.В. Самшитовая огневка – причина экологического бедствия // Вестник защиты растений. 2015. Вып. 4 (86). С. 52–53.

[Bugaeva L.N., Ignat'eva T.N., Kashutina E.V. Boxwood moth – the cause of ecological disaster. *Bulletin of plant protection*. 2015. 4 (86): 52–53]

Гниенко Ю.И., Пономарев В.Л., Нестеренкова А.Э., Сергеева Ю.А., Ширяева Н.В., Лянгузов М.Е. Самшитовая огневка *Neoglyphodes perspectalis* Walker – новый опасный вредитель самшина на юге европейской части России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 36 с.

[Gninenko Yu.I., Ponomarev V.L., Nesterenkova A.E., Sergeeva Yu.A., Shiryaeva N.V., Lianguzov M.E. Boxer flies *Neoglyphodes perspectalis* Walker is a new dangerous pest of boxwood in the south of the European part of Russia. Pushkino: VNIIILM, 2018. 36 p.]

Карпун Н.Н., Пономарёв В.Л., Нестеренкова А.Э., Проценко В.Е. Основные факторы, влияющие на численность популяции самшитовой огневки на Черноморском побережье России // Мониторинг древесных растений и биологические методы контроля вредителей и патогенов: от теории к практике. Матер. Второй Всероссийской конф. с международным участием (Москва, 22–26 апреля 2019 г.). Москва – Красноярск, 2019. С. 87–88.

[Karpun N.N., Ponomarev V.L., Nesterenkova A.E., Protsenko V.E. The main factors affecting the population of the boxwood moth on the Black Sea coast of Russia. *Monitoring of woody plants and biological methods of controlling pests and pathogens: from theory to practice: Proceedings of the Second All-Russian conference with international participation* (Moscow, April 22-26, 2019). Moscow - Krasnoyarsk, 2019, pp. 87–88.]

Лопатина Е.Б., Гусев И.А. Новая форма фенотипической пластичности температурных норм развития у клопа *Graphosoma lineatum* (L.) (*Heteroptera*, *Pentatomidae*) // Энтомологическое обозрение. 2019. Т. 98, № 2. С. 255–280.

DOI: 10.1134/S0367144519020035

[Lopatina E.B., Gusev I. A. A new form of the phenotypic plasticity of the thermal reaction norms for development in the bug *Graphosoma Lineatum* (L.) (*Heteroptera*, *Pentatomidae*) *Entomological Review*. 2019. 98 (2): 255–280. DOI: 10.1134/S0367144519020035]

Мешкова В. Л. Сезонное развитие хвое-листогрызущих насекомых. Харьков: Планета-принт, 2008. 396 с.

[Meshkova V.L. Seasonal development of foliage browsing insects. Kharkov: Planeta-print, 2008. 396 p.]

Нестеренкова А.Э., Пономарев В.Л., Карпун Н.Н. Особенности развития самшитовой огневки *Cydalima perspectalis* Walker в лабораторной культуре // Лесной вестник. 2017. Т. 21, № 3. С. 61–69. DOI: 10.18698/2542-1468-2017-3-61-69

[Nesterenkova A.E., Ponomarev V.L., Karpun N.N. Peculiarities of development of sander fire *Cydalima perspectalis* Walker in laboratory culture // *Forestry Bulletin*. 2017. 21(3): 61–69. DOI: 10.18698/2542-1468-2017-3-61-69]

Плугатарь Ю.В., Шармагий А.К., Балыкина Е.Б. Биологические особенности самшитовой огневки *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) в Крыму // Вестник защиты растений. 2020. Т. 103. № 4. С. 247–254. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-13348

[Plugatar Yu.V., Sharmagiy A.K., Balykina E.B. Biological characteristics of *Cydalimaperspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) in the Crimea. *Plant Protection News*. 2020. 103 (4): 247–254. DOI: 10.31993/2308-6459-2020-103-4-13348]

Погода в 243 странах мира [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://rp5.ru>. (дата обращения: 5.06.2021).

[Weather in 243 countries of the world [Electronic resource]. – Access mode: <https://rp5.ru>. (accessed: June 05, 2021)]

Трикоз Н.Н., Халилова З.Э. Самшитовая огнёвка в Никитском ботаническом саду // Сборник научных трудов ГНБС. 2016. Том 142. С. 69–75.

[Trikoz N.N., Khalilova Z.E. Boxwood firewood in the Nikitsky Botanical Garden. Collection of scientific works of the SNBG. 2016. 142: 69–75]

Шармагий А.К. Перспективы использования энтомофагов для регулирования численности самшитовой огневки *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) в условиях Южного берега Крыма // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2019. № 4 (153). С. 58–67. DOI: 10.36305/2019-4-153-58-67

[Sharmagiy A.K. Prospects for the use of entomophages to regulate the number of the boxwood moth *Cydalima Perspectalis* (Walker, 1859) in the conditions of the Southern coast of the Crimea. *Plant Biology and Gardening: Theory, Innovations*. 2019. 4 (153): 58–67. DOI: 10.36305 / 2019-4-153-58-67]

Щуров В.И., Замотайлов А.С., Щурова А.В. Влияние климата и рельефа на популяции чужеродных видов насекомых-фитофагов (Insecta: Lepidoptera, Heteroptera) в горах северо-западного Кавказа // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России. Матер. XXII междунар. науч. конференции (Махачкала, 2020). С. 399–408.

[Shchurov V.I., Zamotaylov A.S., Shchurova A.V. Influence of climate and relief on the population of alien species of phytophages insects (Insecta: Lepidoptera, Heteroptera) in the Northwestern Caucasus Mountains in And. *Biological Diversity of the Caucasus and South of Russia*. Mater. of the XXII International Scientific Conference. Makhachkala, 2020: 399–408]

Angilletta M. J. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. New York: Oxford University Press, Inc. 2009. 304 p.

Leuthardt F.L.G., Glauser G., Baur B. Composition of alkaloids in different box tree varieties and their uptake by the box tree moth *Cydalimaperspectalis* // Chemoecology. 2013. Vol. 23 (4). P. 203–212. DOI: 10.1007/s00049-013-0134-1

Maruyama T., Shinkaji N. Studies on the life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). I. Seasonal adult emergence and developmental velocity // Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. 1987. Vol. 31(3). P. 226–232. DOI: 10.1303/jjaez.31.226

Nacambo S., Leuthardt F.L.G., Wan H., Li H., Haye T., Baur B., Weiss R.M., Kenis M. Development characteristics of the box-tree moth *Cydalima perspectalis* and its potential distribution in Europe // Journal of Applied Entomology. 2014. Vol. 138. P. 14–26. DOI: 10.1111/jen.12078

Poitou L., Bras A., Pineau P., Lorme P., Roques A., Rousselet J., Auger-Rozenberg M.-A., Laparie M. Diapause Regulation in Newly Invaded Environments: Termination Timing Allows Matching Novel Climatic Constraints in the Box Tree Moth, *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) // Insects. 2020. Vol. 11 (9). P. 629. DOI: 10.3390/insects11090629

Rebaudo F., Rabhi V.-B. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2018. Vol. 166. P. 607–617.

DOI: 10.1111/eea.12693

Sharmagiy A.K., Balykina E.B., Trikoz N.N., Korzh D.A., Yatskova E.V. Dynamics of phytophage invasions and peculiarities of their phenology in the parks of the south coast of the Crimea // E3S Web of Conferences 254, 06005 (2021). DOI: 10.1051/e3sconf /202125406005

Suppo C., Bras A., Robinet C. A temperature and photoperiod driven model reveals complex temporal population dynamics of the invasive box tree moth in Europe // *Ecological Modelling*. 2020. Vol. 432. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109229

Статья поступила в редакцию 03.08.2021 г.

Korsakova S.P., Sharmagiy A.K. Phenotypic plasticity of the *Cydalima perspectalis* Walker life cycle stages development in the Crimea // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2021. № 3 (160) P. 63-75.

The box tree moth (*Cydalima perspectalis* Walker) is an invasive insect that has rapidly colonized the vast area of the European continent, damaging tonatural and ornamental box trees. In order to develop effective phytophagous control measures there are features of the local populations seasonal development that have been studied in the Crimea. It is determined that during the growing season in the green spaces of the Crimean parks there is a temporary overlapping of both development stages and generations of the *C. perspectalis* populations. An important seasonal adaptation of *C. perspectalis* to the habitat's conditions is thermal sensitivity reduction and development acceleration of all life cycle stages in the second summer generation under the influence of photoperiod. This flexibility of ontogenetic requirements for the transition to diapause provides higher phenological variability in populations. There is identified the temperature and photoperiod impact to development rate of larvae and the influence of relative humidity to development rate of pupae. With identical thermal reaction norms for development of the overwintered larvae, for complete of life cycle of the one generation life cycle in the Southern coast of the Crimea conditions needed the sum of growing degrees-days are 80 °C higher than in the Foothill Crimea. It is identified relative constancy of growing degrees-days needed for complete of the second summer generation of *C. perspectalis*. It allows considering them as a tool for determining the timing of effective treatment of third-generation larvae before they cause severe damage. For the comparability of the research results with the available publications, it was proposed to use the temperature threshold of 9.5 °C when calculating the growing degrees-days.

Key words: *invasive insect; phenology; air temperature; relative humidity; photoperiod; temperature threshold; development rate; Southern coast of the Crimea; Foothill Crimea*