

УДК 632.76: 57.045

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СРОК ВЫХОДА
ИМАГО КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA*
(SAY) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) ИЗ ПОЧВЫ
В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСОСТЕПНОМ ПРИОБСКОМ
АГРОЛАНДШАФТНОМ РАЙОНЕ**

© 2023 г. Н. С. Чуликова, * А. А. Мalyуга **

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН
а/я 463, пос. Краснообск, Новосибирская обл., 630501 Россия

*e-mail: natalya-chulikova@yandex.ru (автор, ответственный за переписку),

**e-mail: anna_malyuga@mail.ru

Поступила в редакцию 22.04.2021 г.

После доработки 24.01.2023 г.

Принята к публикации 16.02.2023 г.

В результате многолетних исследований установлено комплексное влияние глубины промерзания почвы, высоты снежного покрова, суммы осадков, температуры воздуха и почвы на глубине 0–20 и 20–40 см, суммы эффективных температур и продолжительности светового дня на срок выхода имаго *Leptinotarsa decemlineata* (Say) из почвы после зимовки в посадках картофеля в Центральном-лесостепном Приобском агроландшафтном районе. Значения этих экологических факторов за период с сентября предыдущего года по июнь текущего года на 27.2 % определяли дату выхода перезимовавших имаго. Доля влияния условий предшествующего года составляла 50.5, а условий текущего года – 31.1 %. Установлено, что выход перезимовавших имаго затягивается при уходе их на зимовку во влажную и прохладную почву. В ноябре на дату выхода начинают влиять высота снежного покрова и глубина промерзания почвы (доли влияния 86.8 и 79.5 %), доля влияния которых в совокупности с перечисленными ранее факторами составляет 35.3 %. В декабре прослеживалась такая же тенденция. В январе до 84.3 % увеличилась значимость температуры почвы, а значимость всего комплекса факторов проявилась в 26.7 % случаев. В феврале наблюдался этот же тренд, а доля влияния всех ранее перечисленных факторов увеличилась до 43.0 %. С марта отмечено снижение воздействия глубины промерзания почвы и высоты снежного покрова до 42.3 %, а с апреля начинали оказывать влияние сумма осадков и температура воздуха (в 81.8 и 65.8 % случаев соответственно). В мае на дату выхода жуков оказывала влияние температура почвы на глубине 0–20 и 20–40 см – соответственно 80.7 и 94.0 % – и продолжительность светового дня – 91.1 %. В июне основными факторами стали сумма осадков, температура почвы и продолжительность светового дня – 100 %, при этом воздействие накопленной СЭТ составило 50.0 %. Таким образом, в этом регионе в среднем начало выхода имаго из почвы начиналось 17 июня $\pm$ 12 дней при достижении среднесуточной температуры воздуха $+19.1 \pm 5.8$ °C, сумме

осадков (при температуре воздуха $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$) 70.7 ± 39.1 мм и прогреве почвы на глубине 0–20 см и 20–40 см до $+17.6 \pm 3.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $+14.8 \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно. СЭТ в этот период составляла 149.0 ± 64.1 гр.-дн.

Ключевые слова: *Leptinotarsa decemlineata*, глубина промерзания почвы, высота снежного покрова, температура почвы на глубине 0–20 и 20–40 см, температура воздуха, сумма эффективных температур, сумма осадков, продолжительность светового дня, выход имаго из почвы.

DOI: 10.31857/S0367144523010057, **EDN:** RNJZMY

Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera, Chrysomelidae) имеет высокую экологическую пластичность, приспособился к существованию в широком диапазоне температур и влажности воздуха (Ушатинская, 1981; Вольвач, 1987; Wójtowicz et al., 2013; Попова, 2014; Li Chao et al., 2014a, 2014b, 2016; Hiiesaar et al., 2016) и за счет этого широко распространен на территории Северной Америки, Европы и Азии (Юго-Западной и Средней Азии, а также Западного Китая (Jolivet, 1991; Weber, 2003; Alyokhin et al., 2008; Alyokhin, 2009; Guo et al., 2011; Liu et al., 2012)). В целом ряде исследований показано, что температура – основной фактор среды, определяющий границы распространения колорадского жука (Hoffmann, Blows, 1994; Gaston, 2003; Попова, 2014; Hiiesaar et al., 2016). Влияние влажности и наличие кормовой базы считаются второстепенными (Попова, 2014).

Абиотические факторы внешней среды оказывают прямое или косвенное влияние на насекомых. В сочетании с трофическими связями они влияют на процессы индивидуального развития колорадского жука как в период активной жизнедеятельности (развитие, питание, размножение), так и в период покоя. Отдельные факторы действуют на организм не изолированно, и роль каждого из них меняется в зависимости от интенсивности действия другого или других факторов.

Жизнь в условиях больших сезонных колебаний интенсивности действия абиотических и биотических факторов окружающей среды требует оптимизации жизненного цикла и стрессоустойчивости (Tauber et al., 1986; Lehmann et al., 2020). На успешность перезимовки имаго и сроки его выхода из почвы влияют условия не только зимнего периода, но и предшествующего года (температура, осадки, наличие и качество пищи), от которых зависело развитие насекомого во время вегетации кормовых растений (Hiiesaar et al., 2016). Однако зимний период – критический в жизни колорадского жука; уход его на зимовку в почву позволяет избежать негативного влияния пониженных температур воздуха и способствует благоприятной перезимовке (Boiteau, Coleman, 1996). В процессе эволюции фитофаг приобрел достаточную устойчивость к холодовому стрессу (Lehmann et al., 2015), но при этом низкая температура зимнего периода, в частности почвы, может быть ключевым ограничивающим фактором для перезимовки и расширения ареала *L. decemlineata* (Boman et al., 2008; Lyytinen et al., 2008, 2009). Известно, что жуки хорошо переносят низкие температуры в местах зимовки (Faber, 1949; Jermy, Saringer, 1955; Венгорек, 1958), но сведения о диапазоне их холодоустойчивости противоречивы. Так, температура $-4.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 4 дней не оказывала отрицательного влияния на имаго (Jermy, Saringer, 1955), а при 6–8-часовой экспозиции при $-5.1 \dots -5.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Leib, 1951) и при $-8.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение трех дней (Cairaschi, Grison, 1939) отмечали полную гибель имаго. В природе полную гибель *L. decemlineata* наблюдали после того, как температура почвы в течение недели держалась около $-6.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Leib, 1951). Реакция на низкие температуры отдельных зимующих особей

одного поколения и одного срока ухода в почву также неодинакова (Журавлев, 1964), различия в устойчивости к низким температурам наблюдали в зависимости от продолжительности нахождения насекомых в диапаузе. Имаго во время зимовки не выдерживали замерзания и действия на них температуры ниже точки максимального переохлаждения, которые приводили к гибели жуков (Миндер, 1969; Миндер, Чеснек, 1971; Kung et al., 1992). Летальна для колорадских жуков температура почвы -9.0°C , и основной причиной высокой их смертности во время зимовки было не охлаждение почвы, а ее высокая влажность. Небольшая разница во влажности почвы не влияет на выживаемость имаго, но сильное увлажнение почвы препятствует проникновению жуков в ее более глубокие и, следовательно, более теплые горизонты. В переувлажненной почве интенсивность метаболизма у жуков *L. decemlineata* на протяжении всей зимовки выше, чем в менее влажной, что и служит причиной их более высокой чувствительности к действию неблагоприятных факторов. В результате при переувлажнении почвы жуки задерживаются в ее поверхностных слоях и при промерзании почвы погибают (Ушатинская, 1981; Вольвач, 1987; Hiisaar et al., 2016). Имаго переживает зиму за счет накопленной энергии, как правило, в составе липидов, и в меньшей степени в составе углеводов и белков. Запасы энергии используются для удовлетворения основных метаболических потребностей, а также для завершения онтогенетического развития, репродуктивного созревания или рассредоточения после выхода весной.

Одной из главных проблем для насекомого во время диапаузы является выживание в состоянии энергетического стресса (Košťál, 2006; Hahn, Denlinger, 2007). Помимо этого, диапауза связана также с холодовым стрессом. Низкие температуры приводят к нарушению функционирования ферментов и ионного гомеостаза, а отрицательные температуры связаны с риском образования в тканях кристаллов льда, предотвращение которого требует специальных адаптаций (Ушатинская, Чеснек, 1974; Hiisaar et al., 2014; Toxopeus, Sinclair, 2018). Холодоустойчивость имаго подвержена сезонному изменению, влияющему на уровень выживаемости. Выживаемость зимующих *L. decemlineata* наиболее высока с сентября по январь (Boiteau, Coleman, 1996) и затем снижается до уровня, который сохраняется до появления жуков в мае или июне. Сезонное переживание воздействия пониженных температур происходит параллельно с изменением вида диапаузы: осенью, с наступлением холодов холодоустойчивость организма повышается, а весной – падает (Журавлев, 1964). У колорадского жука отмечены два периода повышенной холодоустойчивости (Миндер, 1969). Первый – в сентябре–октябре, когда жуки находятся в состоянии глубокой диапаузы – связан с физиологическими механизмами: подавлением аэробной части метаболизма; второй – в январе–феврале, когда диапауза заменяется состоянием менее глубокого покоя – олигопаузой (Ушатинская, 1981; Hiisaar et al., 2014). К этому времени в теле зимующих жуков завершаются специфические биофизические и биохимические перестройки: заканчивается процесс увеличения количества редуцирующих веществ, в частности глюкозы, содержания непредельных жирных кислот и образования глицерина, что повышает вязкость протоплазмы и защищает организм от замерзания (Ушатинская, 1957; Йирковский, 1969; Родионова, 1969; Тихонравова, 1974). Конец ноября и декабрь для насекомых – критический период, устойчивость жуков к низким температурам уменьшается. Именно в это время высока смертность зимующих особей. Второй период повышенной смертности имаго наступает после потери ими холодоустойчивости при повышении температуры до порога их двигательной активности

с последующим понижением температуры до 0 °С и отрицательных значений (Ушатинская, 1981).

Срок выхода перезимовавших насекомых в основном определяется температурой и влажностью почвы и воздуха (Вольвач, 1987). При недостатке влаги в почве в зимний период восстановление водного баланса в теле жуков замедляется, метаболизм находится на низком уровне, снижается расходование жировых резервов, и в результате выход имаго на поверхность почвы задерживается до ее увлажнения осадками. Во влажной среде метаболизм *L. decemlineata* восстанавливается быстрее благодаря ускоренному возвращению к норме водного баланса (Trouvelot, 1936; Faber, 1949; Дядечко, Ковтун, 1963; Сикура, 1964; Йирковский, 1969; Вольвач, 1987).

Ряд авторов изучал температуры, при которых происходит массовый выход имаго, однако результаты этих исследований весьма противоречивы. По данным одних ученых, жуки передвигаются в более высокие слои при прогреве почвы до +5.0 °С (Faber, 1949; Миндер, Козаржевская, 1966), тогда как по данным других – происходит при +9.0...+10.0 °С (Журавлев, 1964; Hiisaar et al., 2016). Частью исследователей было показано, что колорадский жук начинает выходить из мест массового залегания на зимовку только при прогреве почвы на глубине 10 см до +5.0...+6.0 °С. При этом в дневное время максимальная температура воздуха приближается к порогу развития +11.5 °С (Alfaro, 1943; Grison, 1953; Jermy, Saringer, 1955; Сикура, 1964; Li Chao et al., 2014a, 2014b), а массовый выход наблюдается при среднесуточной температуре выше порога развития (Гончаренко, 1966). По данным О. И. Гончаренко (1966) и В. Н. Журавлева (1964), начало устойчивого выхода первых жуков на поверхность при умеренном увлажнении почвы отмечается при ее температуре в слое залегания выше +10.0 °С и среднесуточной температуре воздуха +16.0...+18.0 °С и выше. Другими учеными установлено, что подобное явление происходит только при прогреве почвы на глубине 20–25 см до +14.0...+15.0 °С (Müller, 1941; Faber, 1949; Leib, 1951; Kowalska, 1960; Чуликова и др., 2012). При уменьшении температуры воздуха до +12.0 °С и более низких значений выход жуков из почвы замедляется, а иногда останавливается (Ушатинская, 1981).

Принято считать, что одна из характерных особенностей колорадского жука – растянутость сроков весеннего появления перезимовавших имаго из почвы. В южных районах России появление имаго отмечается в марте – начале апреля, в центральных – в апреле – начале мая, а в более северных еще позже, в мае–июне (Ушатинская, 1981). Сроки выхода жуков из почвы и в одной и той же местности меняются в зависимости от погодных условий года – от первых чисел апреля до конца мая. Особенно заметно эта зависимость прослеживается в более северных районах, в южных она выражена слабее (Jermy, Saringer, 1955; Миндер, Козаржевская, 1966; Hiisaar et al., 2016). В среднем выход перезимовавших имаго продолжается 25–35 дней, но может растягиваться и до 38–59 дней. Основная масса жуков (70–77 %) выходит в последние 13–17 дней этого периода (первая половина июня). При понижении температуры до +12.0 °С и других неблагоприятных условиях вышедшие жуки снова уходят в почву (Wegorek, 1957a, 1957b; Ковальская, 1958; Журавлев, 1964; Миндер, Козаржевская, 1966).

Все приведенные по материалам многочисленных исследований факторы могут выступать в качестве барьеров для расширения ареала колорадского жука, если его организм не может справиться с изменяющимися условиями или адаптироваться к

местному климату. При достаточно подробных знаниях о влиянии экологических факторов на зимовку и выход из нее имаго *L. decemlineata* таких данных для Западной Сибири нет, в том числе для территории Центрально-лесостепного Приобского агроландшафтного района. Проведение здесь подобных исследований позволит получить более полные сведения об экологии колорадского жука в этом регионе.

Цель нашей работы – изучение влияния экологических факторов на сроки выхода имаго *L. decemlineata* из почвы в Центрально-лесостепном Приобском агроландшафтном районе Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на посадках картофеля с 2007 по 2019 г. на территории Новосибирской обл.: в 2007–2010 гг. на базе государственного сортоиспытательного участка «Искитимский» (ГСУ «Искитимский») Искитимского р-на (54.63° с. ш., 83.30° в. д.), расположенного в типичных условиях Центрально-лесостепного Сузунского агроландшафтного подрайона, в 2009–2019 гг. – на поле стационара Сибирского научно-исследовательского института земледелия и химизации сельского хозяйства Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий Российской академии наук (СибНИИЗиХ СФНЦА РАН) на территории опытной станции «Элитная» (ОС «Элитная») Новосибирской обл. (54.54° с. ш., 82.56° в. д.) в типичных условиях Центрально-лесостепного Приобского агроландшафтного подрайона. Данные агроландшафтные подрайоны входят в состав Центрально-лесостепного Приобского агроландшафтного района (Кирюшин и др., 2002.), расположенного в умеренно теплом, недостаточно увлажненном агроклиматическом подрайоне на территории Новосибирской обл. (рис. 1).

Вегетационные периоды за годы исследований характеризовались разнообразными погодными условиями: в 2007, 2009, 2015, 2017, 2018 гг. – слабо засушливыми (ГТК (гидротермический коэффициент Селянинова) (Лосев, 1994; Гончаров и др., 2010) = 1.2–1.3), в 2008, 2010, 2011, 2014, 2016, 2019 гг. – засушливыми (ГТК = 0.7–1), в 2012 г. – очень засушливыми (ГТК = 0.5) и в 2013 г. – сильно увлажненными (ГТК = 1.9).

Численность колорадского жука и даты его выхода из почвы оценивали на сортах Adretta, Agata, Arosa, Cardinal, Nikita, Purple Majesty, Sante, Scarlet, Vitelotte, Жуковский ранний, Зарево, Лина, Луговской, Любава, Невский, Сафо, Свитанок киевский, Фиолетовый, Хозяюшка и Югана путем визуального учета 20 рядом стоящих растений в двух повторностях на естественном фоне заселения посадок культуры по общепринятым методикам (Методические рекомендации ..., 2005). Густота посадки 35.7 тыс. растений/га, площадь питания 0.4 × 0.7 м.

Для установления факторов, влияющих на срок выхода перезимовавшего имаго, был проведен анализ погодных условий, предшествующих уходу на зимовку, в течение зимовки и в весенне-летний период при появлении жука. Связь даты выхода насекомого с условиями внешней среды устанавливали с помощью парной и множественной корреляции по следующим факторам: глубина промерзания почвы, высота снежного покрова, температура почвы на глубине 0–20 см и 20–40 см, температура воздуха, сумма осадков, продолжительность светового дня и СЭТ. Данные о погодных условиях получены из агрометеорологических бюллетеней ГУ «Новосибирский ЦГМС-РСМЦ» и специализированных массивов для климатических исследований (Погодные сервисы, Специализированные массивы для климатических исследований). По результатам парной и множественной корреляции определяли долю влияния факторов (коэффициент детерминации, выраженный в процентах) на дату выхода имаго. Для установления зависимости динамики суммарного выхода имаго от температуры воздуха и почвы на глубине 0–20 см и СЭТ проводили регрессионный анализ по всей совокупности данных и вычисляли параметры уравнения линейной регрессии. Все указанные вычисления и их первичную статистическую обработку выполняли с помощью пакетов прикладных программ СНЕДЕКОР (Сорокин, 2012) и MS Excel 2010.

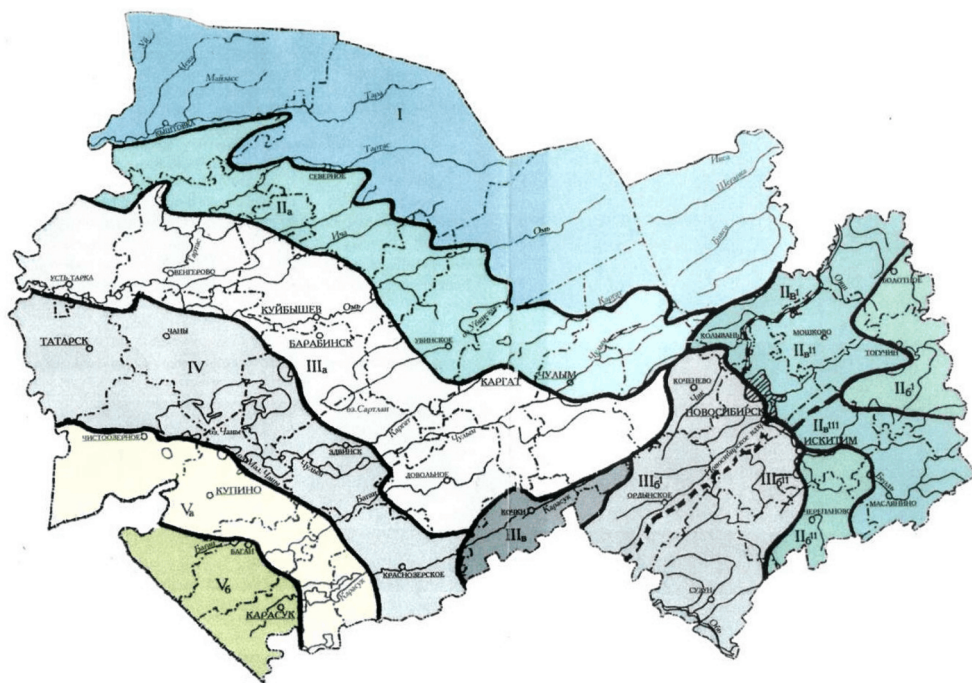


Рис. 1. Агроландшафтное районирование Новосибирской обл. (по: Кирюшин и др., 2002).

Агроландшафтные районы: I – Южно-таежно-лесной Васюганский, II_а – Северолесостепной Барабинский, II_б¹ – Северолесостепной Кузнецко-Присалаирский, II_б¹¹ – Северолесостепной Бердский, II_в – Северолесостепной Колывано-Присалаирский, III_а – Центрально-лесостепной Барабинский, III_б¹ – Центрально-лесостепной Приобский, III_б¹¹ – Центрально-лесостепной Сузунский, III_в – Центрально-лесостепной Верхнекарасукский, IV – Южно-лесостепной Барабинский, V_а – Северостепной Причано-Баганский, V_б – Северостепной Нижнекарасукский.

Сумму эффективных температур (СЭТ) подсчитывали до даты выхода имаго колорадского жука из почвы, начиная с устойчивого перехода среднесуточной температуры через +10.0 °C (Лосев, 1994; Гончаров и др., 2010). За нижний порог развития колорадского жука взята температура воздуха +11.5 °C (Alfaro, 1943).

Расчет показателей СЭТ проводили по формуле (1):

$$\text{СЭТ} = \sum (T - t), \quad (1)$$

где T – среднесуточная температура воздуха выше 10.0 °C, °C;

t – нижний температурный порог развития насекомого, °C.

В качестве величины, характеризующей степень увлажнения территории за вегетационный период, использовали условный показатель увлажнения – ГТК, который рассчитывается по формуле (2):

$$\text{ГТК} = \sum P / 0.1 \sum t, \quad (2)$$

где $\sum P$ – сумма осадков за период с $t > 10.0$ °C, мм;

$0.1 \sum t$ – сумма температур воздуха за период с $t > 10.0$ °C, уменьшенная в 10 раз.

Определение степени увлажнения агроландшафта проводили по следующей шкале для ГТК:

более 1.6 – избыточное увлажнение;

1–1.5 – оптимальное увлажнение;

0.5–1 – недостаточное увлажнение;

менее 0.5 – слабое увлажнение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первых единичных особей колорадского жука в лесостепи Новосибирского Приобья обнаруживали с 5 июня (в 2011 г.) по 1 июля (в 2019 г.). Однако по результатам многолетних исследований (2007–2011 и 2014–2019 гг.) в среднем начало выхода имаго из мест зимовки приходилось на 17 июня $\pm$ 12 дней и только в отдельные годы (2011 и 2016) – на 5 и 8 июня. Сроки начала выхода имаго из мест зимовки и интенсивность выхода зависят от многих факторов и в особенности от погодных – как предыдущего, так и текущего года. Поэтому на одной и той же территории даты появления имаго могут различаться. В табл. 1 расположены парные коэффициенты корреляции между изучаемыми факторами и датой выхода имаго в каждый месяц, а в табл. 2 показана доля влияния каждого изучаемого фактора в каждый месяц на дату выхода имаго.

Анализ автокорреляционных матриц (Вольвач, 1987) позволяет сделать вывод, что на дату выхода имаго из мест зимовки достаточно сильное влияние оказывают условия как предшествующего, так и текущего года. Оказалось, что условия сентября предшествующего года оказывают существенное влияние на дату выхода *L. decemlineata*. Такие факторы, как температура воздуха и сумма осадков, на 87.1 и 86.2 % определяли эту дату, коэффициенты корреляции составляли $r = -0.93 \pm 0.07$ и $r = 0.93 \pm 0.07$ соответственно. Температура почвы на глубине 0–20 и 20–40 см влияла на выход имаго на 78.3 и 77.6 % при отрицательной корреляции $r = -0.89 \pm 0.09$ и $r = -0.86 \pm 0.09$ соответственно, а продолжительность светового дня на 74.8 % при $r = -0.86 \pm 0.06$. В табл. 3 представлены коэффициенты множественной корреляции между изучаемыми факторами и датой выхода перезимовавших имаго по каждому месяцу, а в табл. 4 указана доля влияния данных факторов. Согласно расчетам множественной корреляции, установлено, что в целом все перечисленные факторы оказывали влияние в 24.1 % случаев, а значение коэффициента множественной корреляции R составило $= 0.49 \pm 0.16$, что говорит о не сильной связи между датой выхода имаго и данными факторами, но при этом наибольшее влияние на дату выхода оказывает температура почвы на глубине 0–20 см (по коэффициенту $\beta = 1.459^1$). Таким образом, срок выхода имаго затягивался при уходе на зимовку в прохладную и влажную почву. В октябре эти факторы также оказывали влияние, но их доля по отдельности уже составляла от 67.6 до 79.2 %, а доля комплексного влияния составила 23.0 %.

¹ Для оценки β -коэффициентов применим метод наименьших квадратов (МНК). Система нормальных уравнений будет иметь вид: $r_{xly} = \beta_1 + r_{x1x2} \cdot \beta_2 + \dots + r_{x1xm} \cdot \beta_m$. Затем для наших данных мы берем их из матрицы парных коэффициентов корреляции и подставляем в уравнение. Например: $0.47 = \beta_1 + 0.844\beta_2 + 0.066\beta_3 + 0.845\beta_4 + 0.85\beta_5 + 0.878\beta_6$ и так просчитываем по всем факторам. Далее решаем данную систему линейных уравнений методом Гаусса и получаем значения β -коэффициента по каждому изучаемому фактору. Чем больше значение β -коэффициента, тем большее влияние оказывает фактор.

Таблица 1. Автокорреляционная матрица для средней даты выхода из зимовки (17 июня) имаго *Leptinotarsa descemlineata* (Say), $r \pm Sr$

Факторы	Предшествующий год				Текущий год					
	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь
Глубина промерзания почвы, см	–	–	0.89 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	0.86 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	0.85 ± 0.1 $t_r \geq t_{0.95}$	0.90 ± 0.08 $t_r \geq t_{0.95}$	0.67 ± 0.15 $t_r \geq t_{0.95}$	–	–	–
	–	0.49 ± 0.16 $t_r \geq t_{0.95}$	0.93 ± 0.07 $t_r \geq t_{0.95}$	0.90 ± 0.08 $t_r \geq t_{0.95}$	0.86 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	0.91 ± 0.08 $t_r \geq t_{0.95}$	0.65 ± 0.15 $t_r \geq t_{0.95}$	–	–	–
Сумма осадков, мм	0.93 ± 0.07 $t_r \geq t_{0.95}$	0.82 ± 0.11 $t_r \geq t_{0.95}$	-0.50 ± 0.16 $t_r \geq t_{0.95}$	-0.69 ± 0.16 $t_r \geq t_{0.95}$	0.28 ± 0.18 $t_r \geq t_{0.95}$	0.19 ± 0.19 $t_r \geq t_{0.95}$	0.87 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	0.90 ± 0.08 $t_r \geq t_{0.95}$	0.56 ± 0.15 $t_r \geq t_{0.95}$	0.99 ± 0.03 $t_r \geq t_{0.95}$
	-0.93 ± 0.07 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.87 ± 0.09 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.98 ± 0.03 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.86 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	-0.19 ± 0.16 $t_r \geq t_{0.95}$	0.33 ± 0.16 $t_r \geq t_{0.95}$	0.87 ± 0.09 $t_r \geq t_{0.95}$	0.81 ± 0.11 $t_r \geq t_{0.95}$	0.57 ± 0.15 $t_r \geq t_{0.95}$	0.57 ± 0.21 $t_r \geq t_{0.95}$
Температура воздуха, °С	-0.89 ± 0.09 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.89 ± 0.09 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.83 ± 0.1 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.75 ± 0.12 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.90 ± 0.08 $t_r \leq t_{0.95}$	0.99 ± 0.03 $t_r \geq t_{0.95}$	0.85 ± 0.1 $t_r \geq t_{0.95}$	0.75 ± 0.13 $t_r \geq t_{0.95}$	0.90 ± 0.08 $t_r \geq t_{0.95}$	0.99 ± 0.03 $t_r \geq t_{0.95}$
	-0.86 ± 0.09 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.94 ± 0.07 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.83 ± 0.1 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.92 ± 0.1 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.92 ± 0.07 $t_r \leq t_{0.95}$	-0.91 ± 0.08 $t_r \leq t_{0.95}$	0.86 ± 0.1 $t_r \geq t_{0.95}$	0.72 ± 0.13 $t_r \geq t_{0.95}$	0.97 ± 0.05 $t_r \geq t_{0.95}$	0.99 ± 0.01 $t_r \geq t_{0.95}$
Продолжительность светового дня, ч	-0.86 ± 0.06 $t_r \leq t_{0.95}$	–	–	–	–	–	–	–	0.95 ± 0.06 $t_r \geq t_{0.95}$	0.99 ± 0.01 $t_r \geq t_{0.95}$
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.71 ± 0.13 $t_r \geq t_{0.95}$
СЭТ, гр.-дн.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$t_r \geq t_{0.95}$

Пр и м е ч а н и я. t_r – критерий существенности коэффициента корреляции, $t_{0.95}$ – теоретическое значение критерия существенности коэффициента корреляции при 5%-ном уровне значимости.

Таблица 2. Доля влияния разных факторов на дату выхода имаго *Leptinotarsa decemlineata* (Say), %

[illegible]

Таблица 3. Автокорреляционная матрица для средней даты выхода из зимовки (17 июня) имаго *Leptinotarsa decemlineata* (Say), $R \pm Sr$

Факторы	Предшествующий год					Текущий год				
	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь
Глубина промерзания почвы, см	–	–						–	–	–
Высота снежного покрова, см	–								–	–
Сумма осадков, мм										
Температура воздуха, °С		0.48 ± 0.17	0.59 ± 0.15	0.47 ± 0.16	0.52 ± 0.16	0.66 ± 0.15	0.60 ± 0.15	0.48 ± 0.16		
Температура почвы на глубине 0–20 см, °С	0.49 ± 0.16	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$		
Температура почвы на глубине 20–40 см, °С									0.52 ± 0.15	0.51 ± 0.16
Продолжительность светового дня, ч		–	–	–	–	–	–	–	$t_r \geq t_{0.95}$	$t_r \geq t_{0.95}$
СЭТ, гр.-дн.	–	–	–	–	–	–	–	–		

П р и м е ч а н и е. t_r – критерий существенности коэффициента корреляции, $t_{0.95}$ – теоретическое значение критерия существенности коэффициента корреляции при 5%-ном уровне значимости.

Таблица 4. Доля влияния разных факторов на дату выхода из зимовки имаго *Lepitotarsa descemineata* (Say), %

Фактор	Предшествующий год								Текущий год				
	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
Глубина промерзания почвы, см	–	–						–	–	–			
Высота снежного покрова, см	–								–	–			
Сумма осадков, мм		23,0	35,3	22,0	26,7	43,0	36,3	23,3					
Температура воздуха, °С	24,1												
Температура почвы на глубине 0–20 см, °С													
Температура почвы на глубине 20–40 см, °С													
Продолжительность светового дня, ч		–	–	–	–	–	–	–					
СЭТ, гр.-дн.	–	–	–	–	–	–	–	–	26,9	26,0			

Таблица 5. Множественная корреляция ($R \pm Sr$) абиотических факторов для средней даты выхода из зимовки (17 июня) имаго *Lepitotarsa descemineata* (Say) и доля их влияния, %

Фактор	Предыдущий год (с сентября по декабрь)		Текущий год (с января по июнь)		Период зимовки (с сентября по июнь)	
	$R \pm Sr$	%	$R \pm Sr$	%	$R \pm Sr$	%
Глубина промерзания почвы, см						
Высота снежного покрова, см						
Сумма осадков, мм						
Температура воздуха, °С						
Температура почвы на глубине 0–20 см, °С	0.71 ± 0.06	50.5	0.56 ± 0.06	31.1	0.52 ± 0.05	27.2
Температура почвы на глубине 20–40 см, °С						
Продолжительность светового дня, ч						
СЭТ, гр.-дн.						

В ноябре на сроки выхода жука из почвы начинают оказывать влияние такие показатели, как высота снежного покрова – 86.8 % ($r = 0.93 \pm 0.07$) – и глубина промерзания почвы – 79.5 % ($r = 0.89 \pm 0.09$), но сохраняют влияние и температуры на глубине 0–20 и 20–40, а также, косвенно, температура воздуха. В комплексе все перечисленные факторы в ноябре оказывают влияние на дату выхода имаго уже на 35.3 % ($R = 0.59 \pm 0.15$). Связь между датой выхода и изучаемыми факторами умеренная, а наибольшее влияние также продолжает оказывать температура почвы на глубине 0–20 см (максимальный коэффициент $\beta = 1.132$). -

В декабре температура воздуха прямо на сроки выхода уже не влияет, а доля влияния совокупности факторов составляет 22.0 % при коэффициенте множественной корреляции $R = 0.47 \pm 0.16$. Хотя связь между датой выхода насекомых и изучаемыми факторами не сильная, согласно расчетам множественной корреляции, на выход имаго существенное влияние оказывают высота снежного покрова, а также температура почвы на глубине 0–20 и 20–40 см.

С января текущего года до 84.3 % возрастает роль температуры почвы, тогда как влияние глубины промерзания почвы остается на уровне 73.1 %, а вот доля высоты снежного покрова снижается на 6.9 %. В целом влияние перечисленных климатических факторов увеличивается и его доля составляет 26.7 % ($R = 0.52 \pm 0.16$). В феврале прослеживается тот же тренд, а доля влияния увеличивается до 43.0 % ($R = 0.66 \pm 0.15$). Таким образом, в январе и феврале связь между датой выхода имаго и изучаемыми факторами умеренная, но в феврале на смену наиболее влияющему фактору – температуре почвы на глубине 0–20 см – приходит следующий фактор – высота снежного покрова ($\beta = 2.635$).

В марте доли влияния глубины промерзания почвы и высоты снежного покрова уменьшаются соответственно до 44.9 и 42.3 %, а коэффициент корреляции r составляет 0.67 ± 0.15 и 0.65 ± 0.15 , но увеличивается до 75.0–76.5 % значение суммы осадков и температуры воздуха ($r = 0.87 \pm 0.09$). Доля комплексного влияния изучаемых факторов снизилась и составила 36.3 % ($R = 0.60 \pm 0.15$). Связь между датой выхода насекомых и представленными факторами умеренная, а наибольшее влияние оказывает высота снежного покрова ($\beta = 1.849$).

В апреле, после таяния снега и полного оттаивания почвы, на дату выхода имаго начинает оказывать влияние сумма осадков – 81.8 % ($r = 0.90 \pm 0.08$), это связано с более быстрым восстановлением водного баланса организма насекомого во влажной почве (Trouvelot, 1936; Faber, 1949; Дядечко, Ковтун, 1963; Сикура, 1964; Йирковский, 1969; Вольвач, 1987; Чуликова и др., 2012). Начинает также оказывать влияние температура воздуха – 65.8 % ($r = 0.81 \pm 0.11$). Доля влияния температуры почвы снижается до 51.0–56.1 % ($r = 0.75 \pm 0.13$ и $r = 0.72 \pm 0.13$). Доля влияния всех перечисленных факторов в этот период составляет 23.3 %. Связь между датой выхода насекомых и представленными факторами не сильная – $R = 0.48 \pm 0.16$, а наибольшее влияние начинает оказывать температура воздуха ($\beta = 0.177$).

В мае на дату выхода имаго значительное влияние оказывали температура почвы на глубине 0–20 и 20–40 см – соответственно 80.7 и 94.0 % ($r = 0.90 \pm 0.08$ и $r = 0.97 \pm 0.05$) – и продолжительность светового дня – 91.1 % ($r = 0.95 \pm 0.06$). Доля

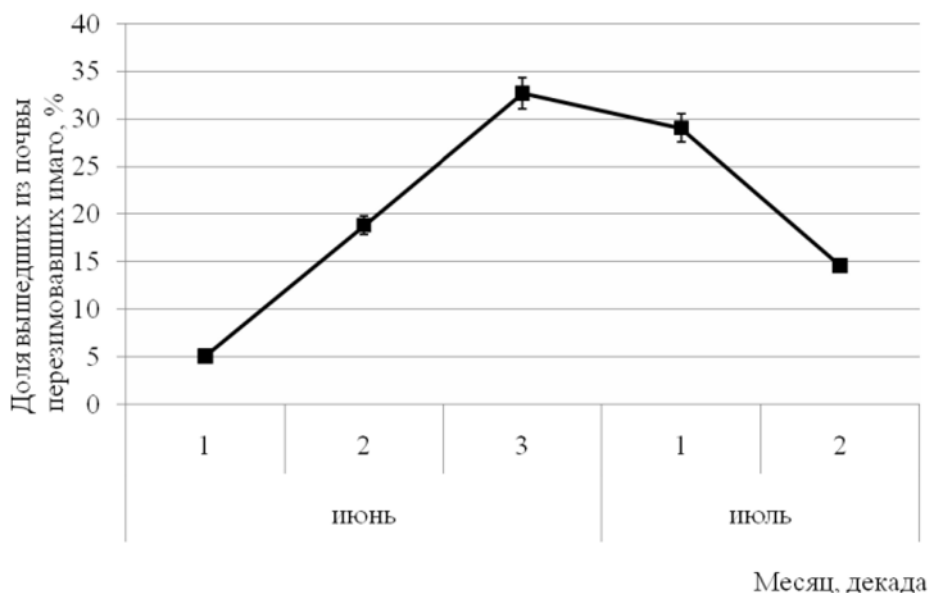


Рис. 2. Динамика выхода перезимовавших имаго *Leptinotarsa decemlineata* Say по декадам, % (средние за 2007–2011 и 2014–2019 гг.).

комплексного влияния изучаемых факторов составила 26.9 %, а множественная корреляция – $R = 0.52 \pm 0.15$ характеризуется как умеренная. На дату выхода имаго начал также оказывать наибольшее влияние фактор продолжительности светового дня ($\beta = 0.559$).

В июне основными факторами стали сумма осадков, температура почвы и продолжительность светового дня – 100 % ($r = 0.99 \pm 0.01$), так как в этот период при устойчивом потеплении и достаточной влажности почвы начинаются интенсивное восстановление водного баланса организма и передвижение жука по профилю почвы. Однако даже при незначительном влиянии среднесуточной температуры воздуха в этот период (32.5 %) влияние на дату выхода имаго накопленной СЭТ составляет 50.0 % ($r = 0.71 \pm 0.13$). Доля комплексного влияния факторов составила 26.0 %, а величина коэффициента множественной корреляции $R = 0.51 \pm 0.16$ характеризуется как умеренная. На дату выхода имаго начал оказывать наибольшее влияние фактор суммы эффективных температур ($\beta = 0.233$).

Таким образом, все указанные экологические факторы воздействуют на организм *L. decemlineata* в комплексе, а не по отдельности, и их влияние на дату выхода перезимовавших имаго составляет от 27 до 50.5 %.

Так, в период с сентября по декабрь наблюдается сильная связь между датой весеннего выхода имаго и изучаемыми факторами – $R = 0.71 \pm 0.06$, а доля влияния факто-

ров составила 50.5 %. Наибольшее влияние оказывает фактор «температура почвы на глубине 0–20 см» ($\beta = 20.374$). В периоды с января по июнь и с сентября по июнь влияние факторов характеризуется как умеренное – $R = 0.56 \pm 0.06$ и $R = 0.52 \pm 0.05$, а доли влияния факторов составляют соответственно 31.1 и 27.2 %. Наибольшее влияние среди изучаемых факторов оказывает температура почвы на глубине 0–20 см ($\beta = 8.627$ и $\beta = 3.821$).

При определении влияния экологических факторов на срок выхода имаго были также установлены средние показатели температуры воздуха и почвы, СЭТ и суммы осадков. Обнаружено, что выход имаго из почвы начинался при достижении среднесуточной температуры воздуха $+19.1 \pm 5.8$ °С, сумме весенних осадков (при температуре воздуха выше 10 °С) 70.7 ± 39.1 мм и прогреве почвы на глубине 0–20 и 20–40 см соответственно до $+17.6 \pm 3.8$ °С и $+14.8 \pm 2.5$ °С. СЭТ на этот период составляла 149.0 ± 64.1 гр.-дн.

Выход перезимовавших имаго из почвы происходит неравномерно (рис. 2). В 1-й декаде июня появляется не более 5.0 % особей, во 2-й декаде июня доля выходящих особей увеличивается до 19 %, и только в 3-й декаде июня и 1-й декаде июля доли появившихся на поверхности жуков составляют 29 и 32 %; во 2-й декаде июля выходят оставшиеся 15 % имаго. Причинами такой растянутости выхода являются физиологическая разнокачественность насекомых, а также непостоянство погодных условий (прогреваемость почвы и температура воздуха).

После анализа многолетних данных по температуре воздуха, СЭТ и температуре почвы на глубине 0–20 см было проверено их соответствие доле вышедших из почвы перезимовавших имаго.

Для описания влияния температуры воздуха на долю вышедших имаго из мест зимовки нами предложена следующая функция:

$$y = 21.81x - 343.77,$$

где y – доля вышедших из почвы имаго, %;

x – среднесуточная температура воздуха, °С.

Были проанализированы также данные по СЭТ и предложена функция вида:

$$y = 0.4004x - 36.746,$$

где y – доля вышедших из почвы имаго, %;

x – СЭТ, гр.-дн.

Для описания динамики суммарного выхода насекомых были проанализирована температура почвы на глубине 0–20 см и получена функция:

$$y = 16.931x - 206.58,$$

где y – доля вышедших из почвы имаго, %;

x – температура почвы на глубине 0–20 см, °С.

Значения коэффициента парной корреляции были в пределах от 0.96 до 0.97.

В результате расчетов комплексного влияния температуры воздуха, СЭТ и температуры почвы на глубине 0–20 см было получено уравнение множественной регрессии:

$$y = -226.3797 + 0.1132 x_1 + 4.1708 x_2 + 10.4335 x_3,$$

где y – доля вышедших из почвы имаго, %;

x_1 – СЭТ, гр.-дн.;

x_2 – температура почвы на глубине 0–20 см, °C;

x_3 – среднесуточная температура воздуха, °C.

Значение коэффициента множественной корреляции составило $R = 0.99 \pm 0.01$, а доля влияния факторов (СЭТ, температура почвы на глубине 0–20 см, среднесуточная температура воздуха) – 98.3 %. Согласно расчетам, установлено, что наибольшее влияние на долю вышедших из почвы имаго оказывает среднесуточная температура воздуха ($\beta = 0.476$).

Данные уравнения позволяют рассчитывать динамику выхода колорадского жука из мест зимовки, определять периоды его массового выхода, а также оценивать благоприятность условий текущего года и сравнивать их с многолетними погодными данными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам многолетних исследований (2007–2011, 2014–2019 гг.) установлено, что в Западной Сибири на территории Центрально-лесостепного Приобского агроландшафтного района дата выхода имаго *Leptinotarsa decemlineata* из почвы после зимовки обусловлена комплексным влиянием всех изученных абиотических факторов (глубина промерзания почвы, высота снежного покрова, сумма осадков, температура воздуха и почвы (на глубине 0–20 и 20–40 см), СЭТ, продолжительность светового дня) осенне-зимнего и зимне-весеннего периодов. На дату выхода оказывают влияние условия предшествующего года (доля влияния 50.5 %) и текущего года (доля 31.1 %). Наибольшее среди всех изученных факторов воздействие оказывает температура почвы на глубине 0–20 см.

Выход перезимовавших имаго из мест зимовки в регионе начинается при достижении среднесуточной температуры воздуха $+19.1 \pm 5.8$ °C, сумме весенних осадков (при температуре воздуха > 10 °C) 70.7 ± 39.1 мм и при прогреве слоев почвы 0–20 и 20–40 см до $+17.6 \pm 3.8$ °C и $+14.8 \pm 2.5$ °C соответственно. СЭТ в этот период составляла 149.0 ± 64.1 гр.-дн.

Согласно полученным уравнениям, основанным на анализе многолетних данных, возможно прогнозировать динамику выхода колорадского жука с учетом погодных условий года и применять полученные сведения для построения системы защиты картофеля от *L. decemlineata*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Венгорек В. Г. 1958. Исследования зимовки колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на основе его физиологии. В кн.: Е. Н. Павловский (ред.). Колорадский жук и меры борьбы с ним. Т. 2. М.: Издательство Академии наук СССР, с. 53–65.
- Вольвач В. В. 1987. Моделирование влияния агрометеорологических условий на развитие колорадского жука. Л.: Гидрометеоздат, 240 с.
- Гончаренко О. И. 1966. Экология колорадского жука в условиях степной зоны Украины и обоснование системы мероприятий по борьбе с ним. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Киев: Украинская сельскохозяйственная академия, 18 с.
- Гончаров В. М., Шеин Е. В., Зинченко С. И., Мазиров М. А., Дембовецкий А. В. 2010. Методы оценки и прогноза агроклиматических и почвенных показателей в агроландшафтах. Владимир: «Рост», 176 с.
- Дядечко М. П., Ковтун И. В. 1963. Колорадский жук та заходи боротьби з ним. Київ: Держсімгоспосидаво УРСР, 65 с.
- Журавлев В. Н. 1964. Биология колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его значение как вредителя картофеля в Калининградской области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л.: Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, ВИЗР, 26 с.
- Йирковский Г. Г. 1969. Особенности зимнего покоя и реактивации колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в зависимости от условий среды и сроков наступления диапаузы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Институт эволюционной морфологии и экологии животных, 32 с.
- Кирушин В. И. [и др.]. 2002. Адаптивно-ландшафтные системы земледелия Новосибирской области. Новосибирск, 388 с.
- Ковальская Т. 1958. Влияние физиологического состояния уходящего на зимовку колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на течение диапаузы и смертность во время зимовки. В кн.: Е. Н. Павловский (ред.). Колорадский жук и меры борьбы с ним. Т. 2. М.: Издательство Академии наук СССР, с. 66–73.
- Лосев А. П. 1994. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства. СПб.: Гидрометеоздат, 239 с.
- Методические рекомендации по индикации и мониторингу процессов адаптации колорадского жука к генетически модифицированным сортам картофеля. 2005. СПб.: ВИЗР, ВНИИБЗР, ВНИИФ, 48 с.
- Миндер И. Ф. 1969. Холодоустойчивость колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В кн.: К. В. Арнольди (ред.). Периодичность индивидуального развития насекомых. М.: Наука, с. 99–130.
- Миндер И. Ф., Козаржевская Э. Ф. 1966. Экология зимней диапаузы колорадского жука. В кн.: К. В. Арнольди (ред.). Экология и физиология диапаузы колорадского жука. М.: Наука, с. 45–68.
- Миндер И. Ф., Чеснек С. И. 1971. Холодоустойчивость колорадского жука. В кн.: В. Ю. Маавара (ред.). Холодоустойчивость насекомых и клещей. Тарту: Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, с. 94–96.
- Погодные сервисы. [Интернет-документ] [URL: http://pogoda-service.ru/climate_table.php?country=RS&station=296380&day_begin=01&month_begin=01&day_end=31&month_end=12] (дата обращения 30.04.2020).
- Попова Е. Н. 2014. Влияние климатических изменений на расширение ареала и фенологию колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*, Coleoptera, Chrysomelidae) на территории России. Зоологический журнал **93** (4): 537–548.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?doi=10.7868/S0044513414020093>
- Родинова Л. З. 1969. О некоторых холодозащитных реакциях колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в период зимовки. В кн.: К. В. Арнольди (ред.). Периодичность индивидуального развития насекомых. М.: Наука, с. 131–139.
- Сикура Л. В. 1964. Экология колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в Закарпатской области и вопросы прогнозирования его появления и размножения. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. К.: Украинская сельскохозяйственная академия, 20 с.
- Сорокин О. Д. 2012. Прикладная статистика на компьютере. 2-е изд. Новосибирск, 282 с.
- Специализированные массивы для климатических исследований [Интернет-документ] [URL: <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/result.xhtml>] (дата обращения 10.04.2020).
- Тихонравова Н. М. 1974. Соотношение и смена аэробноза и анаэробноза в онтогенезе колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и капустной белянки (*Pieris brassicae* L.). В кн.: Р. С. Ушатинская (ред.). Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, с. 45–82.
- Ушатинская Р. С. 1957. Основы холодоустойчивости насекомых. М.: Издательство Академии наук СССР, 316 с.

- Ушатинская Р. С. 1981. Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги. М.: Наука, 377 с.
- Ушатинская Р. С., Чеснок С. И. 1974. Переохлаждение и замерзание в онтогенезе колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В кн.: Р. С. Ушатинская (ред.). Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, с. 129–143.
- Чуликова Н. С., Малюга А. А., Цветкова В. П. 2012. Влияние температуры и влажности окружающей среды на весенний выход колорадского жука из почвы в условиях Новосибирской области. Вестник НГАУ 4 (25): 35–39.
- Alfaro A. 1943. El escarabajo de la patata clima. Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola 12: 45–76.
- Alyokhin A. 2009. Colorado potato beetle management on potatoes: current challenges and future prospects. Fruit, Vegetable, and Cereal Science and Biotechnology 3 (1): 10–19.
- Alyokhin A., Baker M., Mota-Sanchez D., Dively G., Grafius E. 2008. Colorado potato beetle resistance to insecticides. American Journal of Potato Research 85 (6): 395–413.
<https://dx.doi.org/10.1007/s12230-008-9052-0>
- Boiteau G., Coleman W. 1996. Cold tolerance in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae). Canadian Entomologist 128 (6): 1087–1099.
- Boman S., Grapputo A., Lindström L., Lyytinen A., Mappes J. 2008. Quantitative genetic approach for assessing invasiveness: geographic and genetic variation in life-history traits. Biological Invasions 10: 1135–1145.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10530-007-9191-0>
- Cairaschi E., Grison P. 1939. Action des froids anormaux de l'hiver 1938–39 sur divers insectes nuisibles de la région parisienne. Comptes rendus de l'Académie des Sciences 25 (14): 537–541.
- Faber W. 1949. Biologische Untersuchungen zur Diapause des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Pflanzenschutzberichte 3 (5/6): 65–94.
- Gaston K. J. 2003. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, 266 p.
- Grison P. 1953. Influence de la température sur l'activité du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) au stade imaginal. In: J. De Wilde (ed.). Transactions of the IXth International Congress of Entomology. Amsterdam, August 17–24, 1951. Symposia, Vol. 2. Amsterdam, p. 331–337.
- Guo Wenchao, Turxun, Xu Yongmei, Liu Jian, Xu Jianjun, Wang Peiling, He Jiang, Xia Zhenghan, Fu Wenjun, Jing Xinyue, Zhang Dongmei. 2011. Study and application on sustained and integrated control techniques of Colorado potato beetle. Xinjiang Agricultural Sciences 48 (2): 197–203.
- Hahn D. A., Denlinger D. L. 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause: nutrient storage and utilization. Journal of Insect Physiology 53 (8): 760–773.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.03.018>
- Hiiesaar K., Jõgar K., Williams I. H., Luik A., Kruus E., Metspalu L., Ploomi A., Ereemeev V., Mänd M. 2016. Phenology and overwintering of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say in 2008–2015 in Estonia. Acta Agriculturae Scandinavica. Section B: Soil and Plant Science 66 (6): 502–509.
<https://doi.org/10.1080/09064710.2016.1183701>
- Hiiesaar K., Karise R., Williams I. H., Luik A., Metspalu L., Jõgar K., Ereemeev V., Ploomi A., Kruus E., Mänd M. 2014. Cold tolerance of Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) adults and eggs. Žemdirbystė (Agriculture) 101 (4): 431–436.
<http://dx.doi.org/10.13080/z-a.2014.101.055>
- Hoffmann A. A., Blows M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. Trends in Ecology & Evolution 9 (6): 223–227.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90248-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90248-8)
- Jermý T., Saringer G. 1955. A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Budapest: Mezőgazd Kiadó, 188 p.
- Jolivet P. 1991. The Colorado beetle threatens Asia. *Leptinotarsa decemlineata* Say 1824 (Col. Chrysomelidae). Entomologiste 47 (1): 29–48.
- Košťál V. 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. Journal of Insect Physiology 52 (2): 113–127.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.008>
- Kowalska T. 1960. Badania nad wpływem niektórych czynników na diapauzę i zimowanie stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Pracy Naukowe Instytutu Ochrony Roslin 11 (2): 109–158.
- Kung K. J. S., Milner M., Wyman J. A., Feldman J., Nordheim E. 1992. Survival of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) after exposure to subzero thermal shocks during diapause. Journal of Economic Entomology 85 (5): 1695–1700.
- Lehmann P., Lyytinen A., Piironen S., Lindström L. 2015. Latitudinal differences in diapause related photoperiodic responses of European Colorado potato beetles (*Leptinotarsa decemlineata*). Evolutionary Ecology 29 (2): 269–282.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10682-015-9755-x>

- Lehmann P., Westberg M., Tang P., Lindström L., Käkälä R. 2020. The diapause lipidomes of three closely related beetle species reveal mechanisms for tolerating energetic and cold stress in high-latitude seasonal environments. *Frontiers in Physiology* **11**: 576617.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2020.576617>
- Leib E. 1951. Beitrag zur «Überwinterung» des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say) und sein Erscheinen im Frühjahr in seinen Beziehungen zu meteorologischen Faktoren. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **3** (3): 42–44.
- Li Chao, Deng-Fa Cheng, Wen-Chao Guo, Huai Liu, Yun-Hui Zhang, Jin-Rui Sun. 2014a. Emergence mechanism and the factors influencing overwintering Colorado potato beetle in Xinjiang, China. *Acta Phytophylacica Sinica* **41** (1): 1–6.
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20143133390>
- Li Chao, Liu Huai, Huang Fangneng, Deng-Fa Cheng, Wang Jin-Jun, Zhang Yun-Hui, Sun Jin-Rui, Guo Wen-Chao. 2014b. Effect of temperature on the occurrence and distribution of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in China. *Environmental Entomology* **43** (2): 511–519.
<https://doi.org/10.1603/EN13317>
- Li Chao, Liu Huai, Wen-Chao Guo, Deng-Fa Cheng, Yunhui Zhang, Ahemaiti Tuerxun. 2016. Effects of precipitation on the distribution of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, in Xinjiang. *Shengtai Xuebao* (*Acta Ecologica Sinica*) **36** (8): 2348–2354.
<http://dx.doi.org/10.5846/stxb201403240525>
- Liu Ning, Li Yingchao, Zhang Runzhi. 2012. Invasion of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, in China: dispersal, occurrence, and economic impact. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **143** (3): 207–217.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01259.x>
- Lyytinen A., Boman S., Grapputo A., Lindström L., Mappes J. 2009. Cold tolerance during larval development: effects on the thermal distribution limits of *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **133** (1): 92–99.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00908.x>
- Lyytinen A., Lindström L., Mappes J. 2008. Genetic variation in growth and development time under two selection regimes in *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **127** (2): 157–167.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00685.x>
- Müller K. 1941. Das Erscheinen der überwinterten Kartoffelkäfer im Frühjahr in seinen Beziehungen zur Bodentemperatur. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **51**: 139–146.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, 411 p.
- Toxopeus J., Sinclair B. J. 2018. Mechanisms underlying insect freeze tolerance. *Biological Reviews* **93** (4): 1891–1914.
<https://doi.org/10.1111/brv.12425>
- Trouvelot B. 1936. Remarques sur l'écologie du doryphore en 1935 dans le massif central et le center de la France. *Revue de Zoologie Agricole et Appliquée* **25** (3): 33–37.
- Weber D. 2003. Colorado beetle: pest on the move. *Pesticide Outlook* **14** (6): 256–259.
<http://dx.doi.org/10.1039/B314847P>
- Wegorek W. 1957a. Badania nad biologią i ekologią stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Roczniki Nauk Rolniczych* **74** (A-2): 135–185.
- Wegorek W. 1957b. Badania nad zimowaniem stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Roczniki Nauk Rolniczych* **74** (A-2): 316–338.
- Wójtowicz A., Wójtowicz M., Sigvald R. 2013. Forecasting the influence of temperature increase on the development of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) in the Wielkopolska region of Poland. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B – Soil & Plant Science* **63** (2): 136–146.
<https://doi.org/10.1080/09064710.2012.733021>

INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS ON THE START DATE
OF THE COLORADO POTATO BEETLE *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (SAY)
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) EMERGENCE FROM OVERWINTERING
SITES IN THE CENTRAL FOREST-STEPPE PRIOBSKII
AGRO-LANDSCAPE REGION

N. S. Chulikova, A. A. Malyuga

Key words: *Leptinotarsa decemlineata*, depth of soil freezing, depth of snow cover, soil temperature at a depth of 0–20 cm and 20–40 cm, air temperature, sum of effective

temperatures, sum of rain precipitation, photoperiod, the start of imago emergence from the soil date.

S U M M A R Y

As a result of long-term studies, the complex effect of the depth of soil freezing, depth of snow cover, the amount of precipitation, the temperature of air and of soil at a depth of 0–20 and 20–40 cm, the sum of effective temperatures on the start date of the adult *Leptinotarsa decemlineata* (Say) emergence from the soil in potato plantings was established in the Central Forest-Steppe Priobskii Agro-Landscape Region. The average values of these environmental factors for the period from September of the previous year to June of the current year by 27.2% determined the emergence date of the overwintered imago. The share of the conditions of the previous year influence was 50.5, and the conditions of the current year, 31.1%.

The appearance of the overwintered adults was delayed when they had gone for overwintering in moist and cool soil. In November, the emergence date begins to be affected by the depth of snow cover and the depth of soil freezing (the influence shares 86.8 and 79.5%, respectively), and their effect together with the factors listed accounted for 35.3%. In December, the same trend was observed, but the air temperature was not considered. In January, the importance of the parameter of the soil temperature increased to 84.3%, and that of the complex of factors in 26.7% of cases. In February, the same trend was observed, and the share of the influence all previously listed factors increased to 43.0%. From March, the impact of the depth of soil freezing and the depth of snow has decreased to 42.3%, and from April, the sum of rain precipitation and air temperature began to influence in 81.8 and 65.8% of cases, respectively. In May, the start date of the pest appearance is affected only by the soil temperature at a depth of 0–20 and 20–40 cm – 80.7 and 94.0%, respectively, and by photoperiod – 91.1%. In June, the main factors were the amount of rain precipitation and the soil temperature – 100%, while the impact of accumulated SET was 50.0%. Thus, in this region, on average, the beginning of the adults' Exit from the soil starts on June 17 ± 12 days, when the average daily air temperature reaches $+19.1 \pm 5.8$ °C, the sum of rain precipitation (at air temperature > 10 °C) – 70.7 ± 39.1 mm, and the soil at a depth of 0–20 and 20–40 cm warms up to $+17.6 \pm 3.8$ °C and $+14.8 \pm 2.5$ °C, respectively. The SET in this period is 149.0 ± 64.1 degree days.