

УДК 632.937.16:632.654

СМЕРТНОСТЬ НАСЕКОМЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ БАКУЛОВИРУСА: МОДЕЛЬ ФАЗОВЫХ ПЕРЕХОДОВ ВТОРОГО РОДА

© 2023 г. В. Г. Суховольский*, @, Д. К. Куренчиков**, Ю. Д. Иванова***, А. В. Ковалев****

*Институт леса им. В.Н. Сукачева — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

**Институт водных и экологических проблем ХФИЦ ДВО РАН, ул. Дикопольцева, 56, Хабаровск, 680000 Россия

***Институт биофизики — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50/50, Красноярск, 660036 Россия

****ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50, Красноярск, 660036 Россия

@E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 24.03.2023 г.

Рассмотрена возможность применения математической модели фазовых переходов второго рода с двумя свободными параметрами для описания эпизоотии кольчатого шелкопряда *Malacosoma neustria* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. под воздействием вируса ядерного полиэдроза. Для оценки чувствительности насекомых к воздействию бакуловирусов проводились лабораторные эксперименты по оценке выживаемости гусениц под различной инфекционной нагрузкой. В модели описывался процесс гибели особей в зависимости от двух факторов — титра вирусов как дозы воздействия и продолжительности жизни особи в зависимости от титра вирусов. Информация о продолжительности жизни насекомых после воздействия вируса представлена в виде функции выживания. В настоящей работе рассмотрена возможность построения модели времени жизни насекомых после воздействия бакуловирусов как аналога фазового перехода второго рода в физических системах и даны оценки параметров моделей для двух видов насекомых при разных титрах бакуловирусов и при разном возрасте гусениц. Показано, что продолжительность латентного периода и времени гибели всех особей в выборке линейно уменьшается с ростом логарифма титра вирусов.

Ключевые слова: вирус ядерного полиэдроза, кольчатый шелкопряд, *Malacosoma neustria*, непарный шелкопряд, *Lymantria dispar*, динамика популяций, смертность, моделирование, фазовые переходы второго рода

DOI: 10.31857/S1026347022600595, EDN: WIYGJR

Вспышки массового размножения насекомых-вредителей наносят огромный экологический и хозяйственный ущерб лесным насаждениям. В связи с этим разработка научно обоснованных, эффективных мер борьбы с насекомыми-вредителями крайне важна для сохранения лесных насаждений. Бакуловирусы, особенно распространенные у чешуекрылых (Moscardi, 1999; Cory, Myers, 2003), привлекли наибольшее внимание в качестве агентов биологической борьбы с насекомыми. Бакуловирусы инфицируют личиночные стадии, и насекомому необходимо их проглотить, чтобы вызвать инфекцию. Заражение бакуловирусами обычно приводит к летальному исходу и, следовательно, может влиять на плотность популяции хозяев, особенно если передача вируса увеличивается с увеличением плотности популяции вида-хозяина. Теоретические взаимосвязи динамики насекомых-хозяев и мик-

ропаразитов широко исследовались в математических моделях (начиная с модели (Anderson, May, 1980)). Более поздние модели учитывают такие факторы, как изменение параметров передачи вирусов (Getz, Pickering, 1983), вертикальный перенос вирусов (Regniere, 1984). Ряд моделей учитывает зависимость как от плотности, так и вертикальный перенос (Vezina, Peterman, 1985) и нелинейный перенос вирусов (Hochberg, 1991). В моделях учитывается также зависимость заражения насекомых-хозяев от плотности (White *et al.*, 1996; Bonsall *et al.*, 1999), стадия развития хозяина (Briggs, Godfray, 1996), неоднородность восприимчивости гусениц хозяев к вирусу (Dwyer *et al.*, 1997), возможность сублетальной инфекции гусениц хозяев (Boots, Norman, 2000).

Бакуловирусная инфекция обычно влияет на развитие личинок, задерживая их линьку. Такие эффекты ведут к увеличению доступных вирусу

ресурсов хозяина. Этот процесс зависит от дозы вирусов (Cory *et al.*, 2004). Реакция личинок чешуекрылых на патогены (такие, как бакуловирусы) сильно зависит от дозы воздействия вирусов, поэтому важно изучить реакцию гусениц на воздействия различных титров (концентраций) патогенов. При малых титрах бакуловируса развитие хозяина с меньшей вероятностью может остановиться (Cory *et al.*, 2004), и хозяин перейдет в следующую возрастную стадию.

При ухудшении состоянии гусениц-хозяев они могут стать более уязвимым при последующем заражении бакуловирусами. Напротив, при улучшении состояния гусениц вида-хозяина может уменьшиться риск их гибели при новой атаке патогена (Ulrich, Schmid-Hempel, 2012).

Модели вируса и болезни насекомых-хозяев обычно оцениваются по тому, генерируют ли они циклическую популяционную динамику нескольких поколений хозяев или нет. Однако многие из них нереалистичны по другим характеристикам, таким как уровни инфицирования (Bowers *et al.*, 1993), например, почти 100% заражение для трех поколений максимальной плотности хозяев в модели (Dwyer *et al.*, 2000). Длительные высокие уровни инфекции не наблюдаются в природных популяциях (Woods, Elkinton, 1987; Myers, 2000).

В России среди бакуловирусов наибольшее распространение получило использование вируса ядерного полиэдрома (ВЯП) (Ilinykh *et al.*, 2013). При этом для оценки влияния бакуловирусов на динамику численности популяций лесных насекомых-вредителей и разработки стратегий воздействия на популяции в ходе вспышек массового размножения вредителей следует рассматривать как эндогенные факторы (в частности, генетическую структуру географических штаммов ВЯП и дозу воздействия), так и экзогенные факторы — возраст гусениц насекомых, состояние корма, погодные условия (Elam *et al.*, 1990; Engelhard, Volkman, 1995).

К сожалению, эксперименты и натурные наблюдения за воздействием внешних факторов на смертность особей в популяции достаточно трудны технически. Для упрощения оценок смертности необходимы определенные теоретические представления о динамике смертности под воздействием внешних факторов.

Известно, что гибель насекомых под воздействием внешних биотических факторов (бактерий, грибов, вирусов) растянута во времени даже при максимальной стандартизации процесса заражения: равномерном распределении вирусов в суспензии, возраста личинок, температуры среды, качества корма. При этом даже у выживших после воздействия вирусов гусениц может наблюдаться задержка развития особей (Goldberg *et al.*, 2002), снижение массы куколок (Myers *et al.*, 2000;

Matthews *et al.*, 2001), уменьшение плодовитости самок (Matthews *et al.*, 2001; Milks *et al.*, 2002). Для оценки чувствительности насекомых к воздействию бакуловирусов проводятся лабораторные эксперименты по смертности гусениц под различной инфекционной нагрузкой. Обычно для описания влияния вирусов на насекомых используются таблицы, в которых вводятся даты с момента начала воздействия и доли погибших гусениц. Использование таких таблиц позволяет оценить скорость гибели гусениц, однако при использовании табличного представления трудно сопоставлять результаты различных экспериментов. Поэтому для описания результатов воздействия вирусов на гусениц хозяев предпочтительнее использовать те или иные математические модели.

Оценки времени жизни насекомых после обработки относятся к классу моделей времени жизни (models of duration) (Cox, Oakes, 1984). Объектом анализа в данном случае будет выступать зависимость времени T жизни после точечного воздействия некоторой дозы патогена.

Информацию о продолжительности жизни насекомых после воздействия вируса можно представить в виде функции выживания, равной 1 в момент воздействия и постепенно спадающей до нуля. Продолжительность жизни T является неотрицательной случайной величиной. При проведении экспериментов с воздействием ВЯП на насекомых не учитывается точное время гибели особи, замеры выживаемости производятся через некоторые интервалы и в этом случае длительность жизни рассматривается как дискретная величина. При моделировании времени жизни используются как непараметрические, так и параметрические модели (Kalbfleisch, Prentice, 2002; Kleinbaum, Klein, 2012). При использовании параметрических моделей необходимо выбрать тип функции распределения времен жизни. При этом важно, чтобы модели времени жизни обладали свойством структурной устойчивости — при небольших изменениях внешних параметров свойства модели не должны сильно изменяться.

В настоящей работе рассмотрена возможность построения модели времени жизни насекомых после воздействия бакуловирусов как аналога фазового перехода второго рода в физических системах и даны оценки параметров моделей для двух видов насекомых при разных титрах бакуловирусов и при разном возрасте гусениц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В экспериментах по оценке влияния бакуловирусов на гусениц насекомых-филлофагов, использовались гусеницы двух видов насекомых: кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria* L., Lasiocampidae, Lepidoptera) и непарного шелко-

пряда (*Lymantria dispar* L., Eribidae, Lepidoptera). Эксперименты проводились, соответственно, в 2018 и 2007 гг. Во время проведения лабораторных экспериментов популяции насекомых находились в эруптивной фазе многолетней динамики численности (Исаев и др., 2001).

Гусеницы непарного шелкопряда для эксперимента были получены из кладок яиц, собранных в хвойно-широколиственном лесу в окрестностях г. Хабаровск (48°31' с.ш., 135°06' в.д.). Собранные кладки провели зиму в естественных условиях: в лесной подстилке широколиственного леса. После вылупления гусеницы содержались на букетах листьев дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) в садках, по 25 экземпляров в каждом. Объем садка составлял 5 литров. На горловине каждого садка фиксировалась ткань, обеспечивающая доступ кислорода к гусеницам. Садки сохранялись в темноте, чтобы избежать положительного гелиотаксиса гусениц.

В ходе экспериментов оценивалось выживание гусениц этого вида под воздействием множественного нуклеополиэдровируса *L. dispar* (LdMNPV) (Rohrmann, 2013), представляющего собой высокопатогенный, специфичный для хозяина альфа-бакуловирус (вирус ядерного полиэдроза — ВЯП), который используется в качестве основы биологических инсектицидов для борьбы с непарным шелкопрядом *L. dispar* (Podgwaite, 1999; Elkinton, 2009; Harrison *et al.*, 2013; Han *et al.*, 2015). Личинок заражали двумя штаммами LdMNPV из коллекции Лаборатории экологической физиологии Института систематики и экологии животных (ИСЭЖ, Новосибирск, Россия): штаммом 27/0 (выделен на территории Новосибирской области) и штаммом 31/0 (выделен на территории Алтайского края). Модельные гусеницы инфицировались по достижению третьего возраста, перорально, через предлагаемый гусеницам корм, на который была нанесена суспензия LdMNPV с разным титром (концентрацией) вирусов. Для работы с LdMNPV из коллекции ИСЭЖ был предоставлен раствор с начальным стандартным титром 2×10^8 полиэдров/мл. Начальный титр определяется в ИСЭЖ при помощи камеры Горяева под оптическим микроскопом. Далее перед началом эксперимента раствор с начальным титром разводился водой в нужных пропорциях для получения титров с меньшей концентрацией вирусов.

При обработке гусениц суспензией вирусов использовалась следующая методика (Ilynykh *et al.*, 2013): четыре стандартные ветви кормовых растений для личинок непарного шелкопряда равномерно распределяли на полиэтиленовой платформе площадью 0.25 квадратных метра и обрабатывали 2.5 мл суспензии LdMNPV, распределенной с помощью ручного опрыскивателя емкостью 5 мл. Заражение проводили через двое суток после

линьки личинок второй стадии. После сушки ветку растения помещали в отдельную емкость с личинками непарного шелкопряда. Личинки находились на зараженной вирусом листе в течение 72 ч. В качестве контрольной группы использовали необработанных насекомых.

Гусеницы кольчатого шелкопряда были собраны в природе, в мелколистном лесу, на левом берегу р. Амур, напротив г. Хабаровск (48°52' с.ш., 134°89' в.д.). В лаборатории гусеницы содержались на букетах листьев черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.), в садках, по 25 особей в садке. Искусственного инфицирования не проводилось, так как исследовалось естественное заражение патогенами указанной популяции.

Наблюдались два исхода экспериментов:

- особи выживали и окукливались;
- особи погибали от воздействия вирусной (непарный шелкопряд) или вирусно-бактериальной (кольчатый шелкопряд) инфекции.

Процесс гибели насекомых под воздействием естественных патогенов в общем, и вируса ядерного полиэдроза, в частности, можно рассматривать как аналог фазового перехода второго рода, когда некоторый интегральный параметр изучаемой системы изменяется в зависимости от воздействия внешнего фактора.

Типичным примером фазового перехода второго рода в физических системах является намагничивание металла. Если температура металла выше некоторой критической величины T_c (температуры Кюри) магнитный момент образца равен нулю. При понижении температуры образца ниже температуры Кюри магнитный момент начинает возрастать, и задача моделирования заключается в расчете критической температуры для разных образцов и выявлении связи температуры образца с его намагничиванием. Учет факторов, воздействие которых ведет к фазовому переходу второго рода, достаточно сложен, и для упрощения расчетов используются так называемые феноменологические модели, согласно которым функция состояния системы выражается некоторой степенной функцией от некоторой общей характеристики объекта (параметра порядка) и температуры образца (Ландау, Лифшиц, 1976).

Если популяцию насекомых рассматривать как объект воздействия, то в качестве интегральной характеристики состояния популяции (параметра порядка) будем рассматривать долю q живых особей в популяции через период времени T после начала воздействия. В момент t_0 начала воздействия $q(t_0) = 1$. В течение латентного периода времени $T_c = t_c - t_0$, когда после начала воздействия особи насекомых не погибают, $q(T \leq T_c) = 1$. Через некоторое время t ($t > t_c$) после начала воздействия насекомые начинают погибать. Если че-

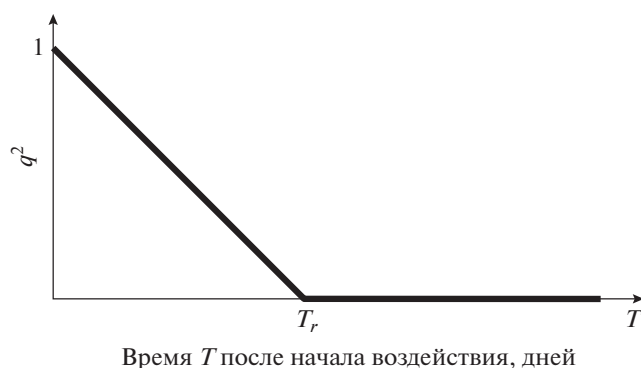


Рис. 1. Величина квадрата параметра порядка q^2 как решение (4) уравнения состояния популяции через время T после начала воздействия бакуловирусов. (T_r — время гибели всех гусениц в эксперименте).

рез время t_r после начала воздействия все особи погибнут, то тогда $q(t \geq t_r) = 0$.

Функцию состояния особей в популяции $G = f(T, q)$ за период T после воздействия можно представить в виде степенного ряда функции состояния популяции G по степеням доли q живых особей в популяции, рассматриваемой как параметр порядка. При этом фазовые переходы второго рода будут описываться как разложение функции G по четным степеням параметра порядка q (Ландау, Лифшиц, 1976):

$$G = G_0 + Aq^2 + bq^4, \quad (1)$$

где $b = \text{const}$, A есть линейная функция от внешней переменной T — продолжительности эксперимента.

Коэффициент A в (1) запишем как линейно зависящий от T :

$$A = a(T - T_r). \quad (2)$$

Значение параметра порядка для фаз жизни и смерти будет находиться из решения уравнения $\frac{\partial G}{\partial q} = 0$, характеризующего минимумы функции G :

$$\frac{\partial G}{\partial q} = 2a(T - T_r)q + 4bq^3 = 0. \quad (3)$$

Уравнение (3) имеет два решения:

$$q = 0 \quad \text{при} \quad T > T_r \quad \text{и} \quad q^2 = \frac{a(T_r - T)}{2b} \quad \text{при} \quad T \leq T_r. \quad (4)$$

Решение $q = 0$ характеризует полную гибель насекомых под воздействием бакуловирусов через время T_r после начала воздействия. Второе решение (гибель части насекомых) реализуется, когда продолжительность жизни особей после воздействия меньше критического значения T_r . Графически решения (4) представлены на рис. 1.

Необходимо также учесть, что после заражения гусеница не умирает мгновенно — вирусы должны размножиться и для этого требуется некоторое время T_c (латентный период реакции гусениц на воздействие вируса). С учетом существования латентного периода реакции особей на воздействие бакуловирусов, между переменными T и q^2 можно записать следующую зависимость:

$$q^2 = \begin{cases} 1, & T \leq T_c, \\ 1 - bT, & T_c < T \leq T_r, \\ 0, & T > T_r, \end{cases} \quad (5)$$

где T_c — латентный период — время между моментом инфицирования и гибелью первой особи в группе; T_r — время гибели всех особей в экспериментальной группе; a — константа, b — скорость гибели особей после прохождения латентного периода.

Параметры моделей фазового перехода второго рода для гусениц хабаровской популяции непарного шелкопряда, инфицированных вирусным полиэдрозом с разной концентрацией (титром) P , приведены в табл. 1–3.

Важной особенностью моделей фазовых переходов, позволяющих использовать их для описания критических явлений в самых разных системах, является то, что в рамках теории фазовых переходов вводится принцип универсальности, согласно которому процессы фазовых переходов зависят только от некоторых основных свойств систем, таких как размерность и число компонентов параметра порядка (Bruce, Cowley, 1981).

Знание параметров T_c , T_r и b крайне важно при планировании защитных мероприятий. Верификация модели (5) будет заключаться в проверке ее применимости для разных видов насекомых и различных титров вирусов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 2 приведены результаты обработки данных экспериментов по воздействию вируса (штамм 27/0 Новосибирский) в дозе 2×10^8 полиэдров/мл на гусениц природной популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. в Хабаровском крае.

Как видно из рис. 2, латентный период T_c воздействия ВЯП характеризовался точкой пересечения функции $q^2 = 2.965 - 0.302T$ и прямой $q^2 = 1$ в точке $T_c = 6.51$ дней. Воздействие вируса после прохождения латентного периода характеризовалось скоростью гибели особей после воздействия вируса $b = 0.302$ и временем гибели $T_r = 9.82$ дней всех особей в группе.

Сходный вид связи между q^2 и T наблюдался и при воздействии ВЯП штамма 31/0 (Алтайский) в

Таблица 1. Параметры моделей фазового перехода второго рода для групп особей непарного шелкопряда, обработанного ВЯП с разным титром

Штамм	Титр, полиэдр/мл	b	a	R^2	T_c	T_r
Алтайский	2×10^8	0.416	3.804	0.985	6.740	9.144
	2×10^7	0.201	2.372	0.986	6.826	11.801
	2×10^6	0.205	2.619	0.997	7.898	12.776
	2×10^5	0.118	1.903	0.987	7.653	16.127
Новосибирский	2×10^8	0.302	2.965	0.9386	6.507	9.818
	2×10^7	0.387	4.341	0.994	8.633	11.217
	2×10^6	0.272	3.365	0.983	8.695	12.371
	2×10^5	0.099	1.864	0.919	8.727	18.828

дозе 2×10^8 полиэдров/мл на гусениц хабаровской популяции непарного шелкопряда (рис. 3).

Использование модели фазовых переходов второго рода позволило оценить влияние бакуловirusов на популяцию вредителей по связи титра вирусом и времени полной гибели особей в экспериментальной группе (рис. 4).

Как видно из рис. 4, латентные периоды для алтайского и новосибирского штаммов на популяцию хабаровского непарного шелкопряда различались не более чем на 1–1.5 дней и слабо зависели от титра.

Угловой коэффициент $\frac{\partial T_c}{\partial \lg P} = -2.18$ уравнения на рис. 5 характеризовал восприимчивость насекомых к титру ВЯП. Чем больше значение u по модулю, тем интенсивнее насекомые гибнут с увеличением титра ВЯП.

В реальных условиях факторами гибели особей насекомых в популяции наряду с бакуловirusами являются бактериальные заболевания и возникает своеобразная конкуренция между бактериями и вирусами за тело насекомых как жизненный ресурс. На рис. 6 отражена динамика смертности особей кольчатого шелкопряда от вируса ядерного полиэдра в эксперименте, начавшемся 09 мая 2018 г.

Данные о динамике смертности особей кольчатого шелкопряда под воздействием бакуловirusов приведены в табл. 2. В этой таблице введены следующие параметры: Q_m – доля особей в эксперименте, погибших от воздействия ВЯП к концу эксперимента; $T_r = a/b$ – расчетный период вымирания особей при условии отсутствия гибели от бактерий и окукливания; $T_m = \frac{a - Q_m}{b}$ – период времени от начала эксперимента до его прекращения в связи с гибелью или окукливанием всех особей.

Так как особи кольчатого шелкопряда для экспериментов были взяты из одной популяции, то из табл. 2 следует, что эксперименты по воздействию бакуловirusов на особей кольчатого шелкопряда, начинавшиеся в разные даты, проводились на гусеницах разных возрастов. И чем в более раннем возрасте гусениц начинался эксперимент, тем больше был латентный период T_c воздействия. Чем старше были гусеницы кольчатого шелкопряда к началу эксперимента, тем меньше была продолжительность их жизни T_m после начала эксперимента. Таким образом, при воздействии на вредителей в более ранних возрастах, для повышения эффективности контроля численности вредителей, необходимо использовать раствор ВЯП с более высоким титром.

При подавлении вспышек массового размножения крайне важно выбрать оптимальную дозу титра ВЯП. Обычно при этом проводят предварительные эксперименты по оценке смертности гусениц при разных дозах воздействия. Однако для проведения этих экспериментов требуется время (до двух недель), в течение которых будет продолжаться повреждение листового аппарата гусеницами вредителя. Используя предлагаемую модель, можно сократить время предварительной оценки дозы воздействия, используя связь между параметром b модели и временем полной гибели

Таблица 2. Динамика смертности особей кольчатого шелкопряда под воздействием бакуловirusов

Дата воздействия	b	a	R^2	Q_m	T_c , дней	T_r , дней	T_m , дней
9.05.2018	0.04	1.65	0.98	0.46	18.57	47.14	33.90
15.05.2018	0.13	2.13	0.98	0.03	8.84	16.70	16.49
22.05.2018	0.09	1.21	0.90	0.19	2.28	13.14	11.09
29.05.2018	0.05	1.03	0.96	0.55	0.69	22.43	10.49
5.06.2018	0.06	1.17	0.97	0.50	2.62	18.06	10.31

Таблица 3. Результаты расчетов кривых смертности насекомых под воздействием бакуловирусов (по данным из работы Shrestha *et al.*, 2019)

Параметр уравнения (5)	Генотип кормового растения — соевых бобов								
	Bragg	Gasoy	Tracy	Braxton	Clark	Cook	Davis	Stone-wall	Willians
b	0.76	0.37	0.36	0.35	0.49	0.47	0.54	0.82	0.72
a	5.56	2.98	2.86	2.65	3.53	3.47	4.01	5.56	5.08
R^2	0.97	0.96	0.94	0.98	0.97	1.00	1.00	1.00	0.99
T_r	7.28	8.08	7.88	7.53	7.23	7.35	7.45	6.79	7.05
T_c	5.97	5.36	5.12	4.69	5.18	5.23	5.59	5.57	5.66
LT_{50}	6.99	7.38	7.25	6.86	6.69	6.85	6.96	6.48	6.71

T_r гусениц (рис. 7). Как видно, если известно значение b , можно достаточно точно оценить время T_r полной гибели гусениц под воздействием ВЯП. Так как зависимость между продолжительностью времени эксперимента после прохождения латентного периода T_c и квадратом доли выживших гусениц к моменту времени T с высокой точностью описывается линейным уравнением $q^2 = 1 - bT$ (коэффициенты детерминации $R^2 > 0.90$), то оценить коэффициент b можно по данным двух–трех измерений и тем самым сократить продолжительность эксперимента по оценке необходимой дозы воздействия ВЯП.

В большинстве работ для описания динамики гибели гусениц используются таблицы, что не позволяет “свернуть” данные и перейти к некоторым интегральным показателям смертности. Тем

не менее, табличные данные могут быть использованы для построения предлагаемой модели. Покажем, что расчеты результатов проведенных нами экспериментов и вид функций гибели вредителей хорошо согласуются с литературными данными (Shrestha *et al.*, 2019). По табличным данным, представленным в этой работе, нами были вычислены кривые гибели личинок осеннего армейского червя *Spodoptera frugiperda* после их заражения бакуловирусом. В эксперименте для питания насекомых использовались листья соевых бобов разных генотипов. Для каждого генотипа соевых бобов, по данным экспериментов, нами оценивалась доля q выживших особей *S. frugiperda* на моменты времени T . Коэффициенты уравнения (5) находились по регрессионному уравнению для пар (T, q^2) . На рис. 8 в качестве

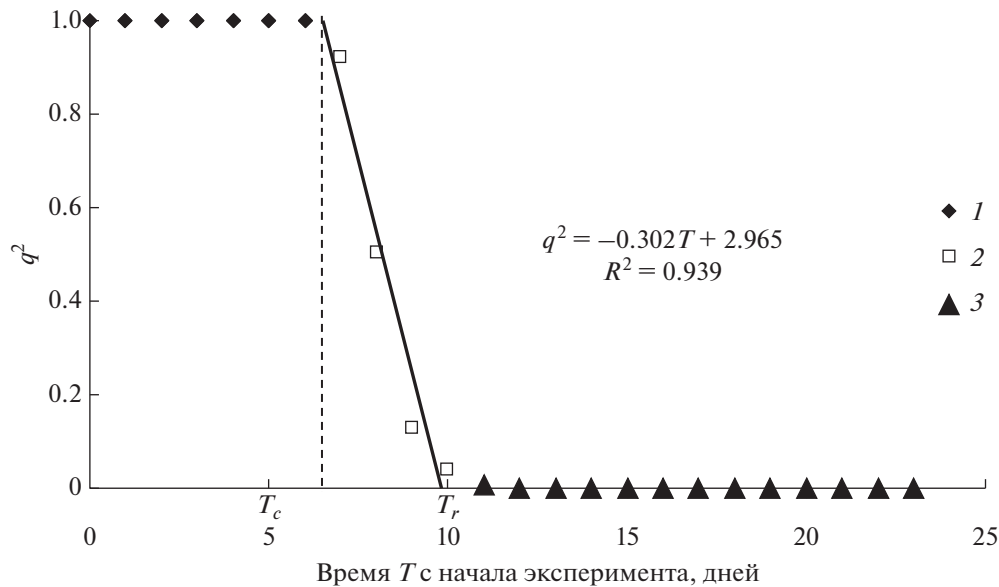


Рис. 2. Связь квадрата параметра порядка q^2 с продолжительностью T времени после воздействия вируса на выборку (штамм Новосибирский). Фазы состояния особей: 1 — латентный период (все особи живы), 2 — фаза смертности (гусеницы постепенно умирают), 3 — пост-мортальный период (все или почти все особи умерли).

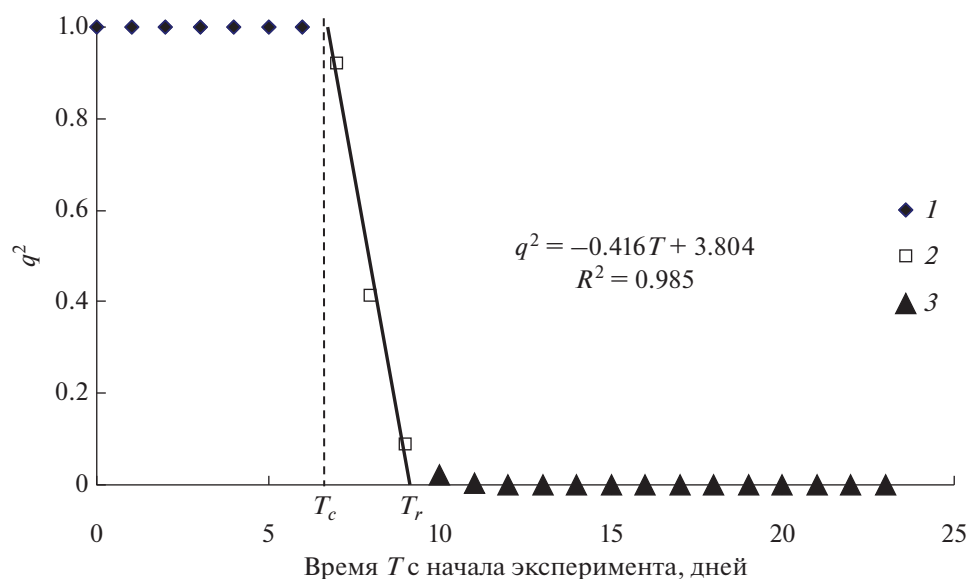


Рис. 3. Связь квадрата параметра порядка q^2 с продолжительностью T времени после воздействия вируса штамма Алтайский на выборку. Фазы состояния особей: 1 – латентный период (все особи живы), 2 – фаза смертности (гусеницы постепенно умирают), 3 – пост-мортальный период (все или почти все особи умерли).

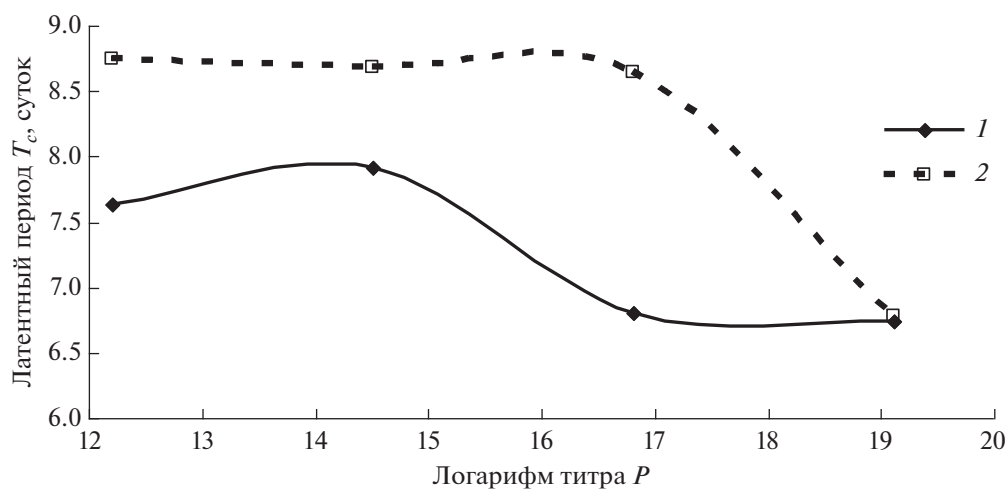


Рис. 4. Латентный период T_c в зависимости от логарифма титра P ВЯП для алтайского (1) и новосибирского (2) штаммов для особей в популяции непарного шелкопряда.

примера приведена кривая смертности личинок *S. frugiperda* для генотипа Braxton соевых бобов.

В табл. 3 приведены результаты расчетов по данным, приведенным в работе (Shrestha *et al.*, 2019), кривых смертности согласно модели (5) для девяти генотипов кормового растения – соевых бобов. К параметрам уравнения (5) добавлен широко используемый показатель LT_{50} – период времени, за который погибла половина популяции (т.е. $q^2 = 0.25$)

Как видно из табл. 3, кривые смертности хорошо описываются уравнением (5). Величины ко-

эффициентов детерминации R^2 регрессионных уравнений весьма близки к 1. Из табл. 3 следует, что характеристики кривых смертности для разных генотипов кормовых растений различались.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Более 50 энтомопатогенных вирусов, бактерий, грибов и нематод в настоящее время коммерчески производятся и используются в качестве микробных пестицидов. В глобальном масштабе микробные пестициды составляют лишь

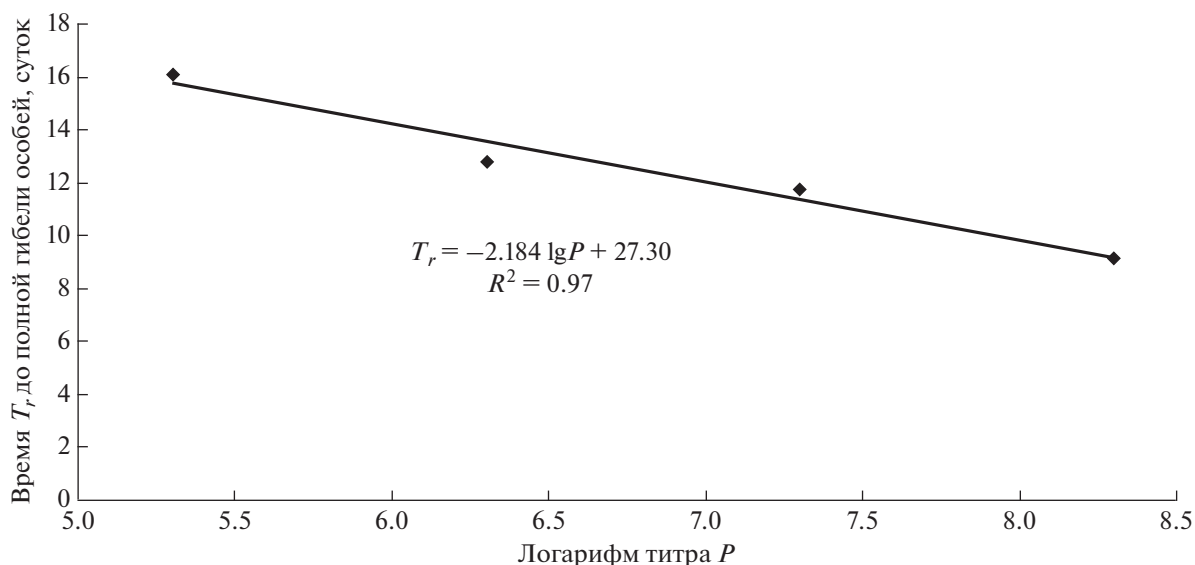


Рис. 5. Время T_r полной гибели особей в популяции непарного шелкопряда в зависимости от логарифма (десятичного) титра бакуловируса алтайского штамма.

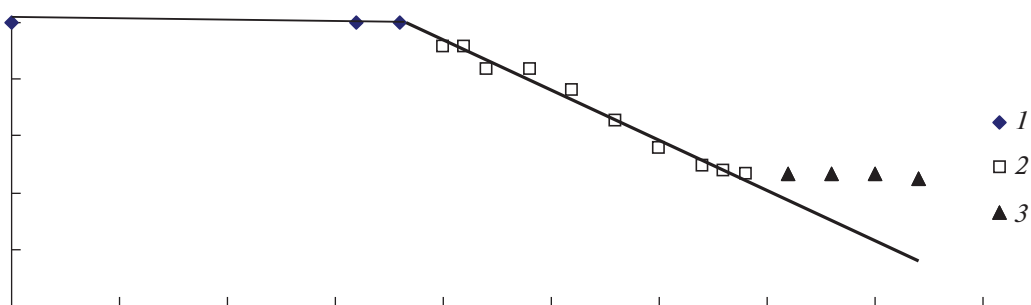


Рис. 6. Гибель гусениц кольчатого шелкопряда в эксперименте. q^2 — квадрат доли живых особей в группе; 1 — латентный период T_c , в течение которого гусеницы после воздействия еще не умирали, 2 — период, в ходе которого наблюдалась смертность гусениц от вируса, 3 — период, когда смертность гусениц от вироза прекращается в связи с гибелью остальных особей от бактериальных болезней или окукливания.

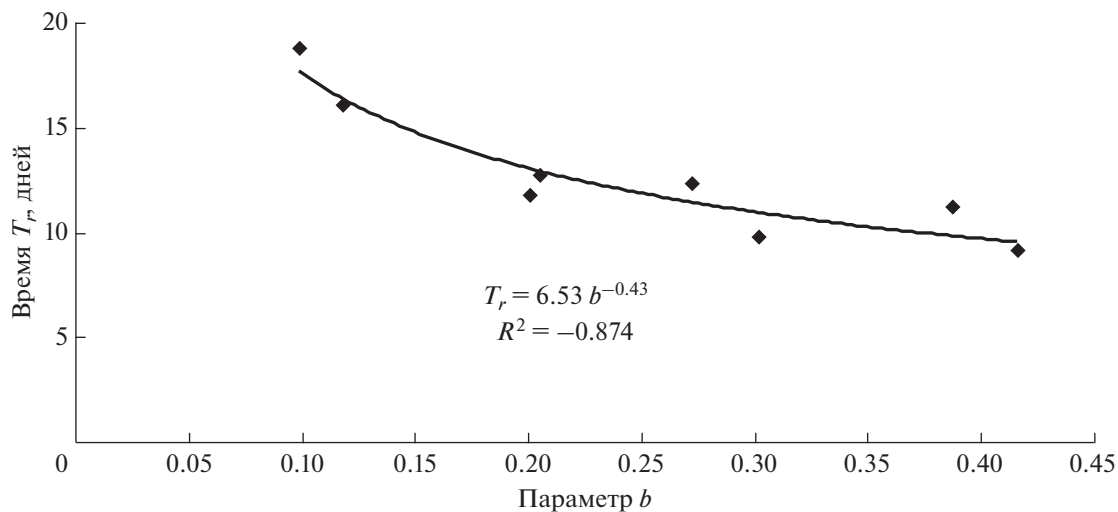


Рис. 7. Связь между параметром b уравнения (5) и временем T_r полной гибели гусениц под воздействием ВЯП.

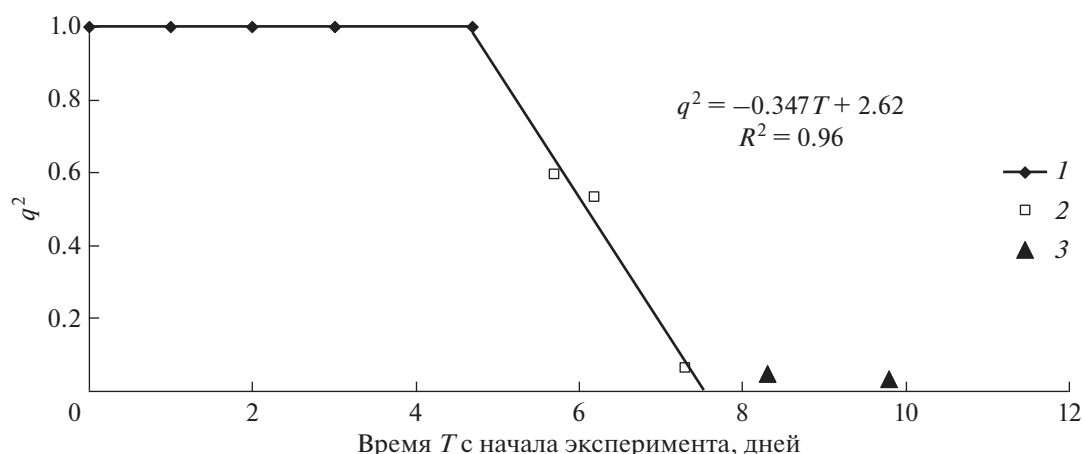


Рис. 8. Кривая выживания личинок насекомых после заражения бакуловирусом личинок *S. frugiperda*, питавшихся бобами генотипа Braxton (1 – латентный период, 2 – период смертности особей, 3 – период после смерти всех особей в популяции (расчеты по данным (Scholefield *et al.*, 2019)).

приблизительно 1–2% от всех продаваемых пестицидов (Thakore, 2006, Marrone, 2007, Bailey *et al.*, 2010). Однако за последнее десятилетие они продемонстрировали долгосрочный рост, в отличие от химических пестицидов, которые постоянно сокращаются на мировом рынке (Thakore, 2006, Bailey *et al.*, 2010). Акцент на бакуловирусы в значительной степени обусловлен важностью этих патогенов в борьбе с некоторыми глобально важными видами чешуекрылых вредителей. Эти виды вредителей имеют явную склонность к быстрому развитию устойчивости к обычным химическим инсектицидам, что затрудняет борьбу с ними. Более низкая скорость уничтожения бакуловирусов по сравнению с большинством синтетических инсектицидов остается серьезным препятствием на пути их более широкого применения, поэтому необходимы исследования, обосновывающие методики использования препаратов бакуловирусов для борьбы с вредителями (Copping, Menn, 2000, Szezyk *et al.*, 2006).

Существующие теоретические модели на основе систем дифференциальных уравнений мало пригодны для практического применения в связи с большим числом переменных и свободных параметров (Saxena *et al.*, 2018; Shrestha *et al.*, 2019).

Полученные данные согласуются с представлениями о том, что смертность особей в популяции под воздействием бакуловирусов может варьировать в зависимости от характеристик кормового растения (Martemyanov *et al.*, 2012). Подобный эффект может объяснить различный уровень смертности гусениц при заражении бакуловирусами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная математическая модель гибели гусениц насекомых-дендрофагов под воздействием ВЯП как фазового перехода второго рода показала корректность предложенного подхода для описания воздействия бакуловирусов на разные виды лесных насекомых. Использование предложенной модели позволило оценить целый ряд показателей, характеризующих влияние ВЯП на популяцию и уменьшить продолжительность экспериментов по оценке восприимчивости гусениц вредителей к воздействию ВЯП, что важно при выборе стратегии воздействия на популяцию.

Кроме воздействия вирусов, на динамику смертности гусениц могут оказывать влияние внешние факторы (например, погода) и такие эффекты также необходимо учесть при организации борьбы с вредителями. В модели фазовых переходов второго рода эти влияния можно рассматривать как влияние некоторого постоянного внешнего поля h (например, температуры окружающей среды, гидротермического коэффициента – отношения суммарных осадков за сезон к средней температуре воздуха или состояния кормового растения для гусениц насекомых). Эти факторы могут воздействовать также и на кормовые растения, а через них опосредовано и на взаимодействие вирусов с насекомыми. Тогда можно модифицировать уравнение (1) и использовать его в следующем виде: $G = G_0 + Aq^2 + bq^4 + cqh$. Такая модификация уравнения (1) позволяет учесть и влияние модифицирующих факторов на взаимодействия в системе “вирус – насекомые – растения”.

Работа выполнена при частичной поддержке РНФ (грант № 21-46-07005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Теоретическая физика. Статистическая физика. Ч. I. М.: Наука, 1976. 584 с.
- Anderson R.M., May R.M. Infectious diseases and population cycles of forest insects // *Science*. 1980. V. 210. P. 658–661.
- Bailey D., Chandler W.P., Grant J., Greaves G., Prince M. Tatchell. Biopesticides: Pest Management and Regulation. CABI International, Wallingford. 2010. 232 p.
- Bonsall M., Godfray H.C.J., Briggs C., Hassell M.P. Does host self-regulation increase the likelihood of insect-pathogen population cycles? // *Am. Nat.* 1999. V. 153. P. 228–235.
- Boots M., Norman R. Sublethal infection and the population dynamics of host-microparasite interactions // *J. Anim. Ecol.* 2000. V. 69. P. 517–524.
- Bowers R., Begon M., Hodgkinson D. Host-pathogen population cycles in forest insects? Lessons from simple models reconsidered // *Oikos*. 1993. V. 67. P. 529–538.
- Briggs C.J., Godfray H.C.J. The dynamics of insect-pathogen interactions in seasonal environments // *Theor. Popul. Biol.* 1996. V. 50. P. 149–177.
- Bruce A.D., Cowley R.A. Structural phase transitions. L.: Taylor & Francis, 1981. 326 p.
- Copping L.G., Menn J.J. Biopesticides: a review of their actions, applications and efficacy // *Pest Manage Sci.* 2000. V. 56. P. 651–676.
- Cory J.S., Clarke E.E., Brown M.L., Hails R.S., O'Reilly D.R. Microparasite manipulation of an insect: the influence of the egt gene on the interaction between a baculovirus and its lepidopteran host // *Funct. Ecol.* 2004. V. 18. P. 443–450.
- Cory J.S., Myers J.H. The ecology and evolution of insect baculoviruses // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003. V. 34. P. 239–272.
- Cox D.R., Oakes D. Analysis of survival data. CRC Press, Boca Raton, 1984. 208 p.
- Dwyer G., Dushoff J., Elkinton J.S., Levin S.A. Pathogen-driven outbreaks in forest defoliators revisited: building models from experimental data // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 105–120.
- Dwyer G., Elkinton J.S., Buonaccorsi J.P. Host heterogeneity in susceptibility and disease dynamics: tests of a mathematical model // *Am. Nat.* 1997. V. 150. P. 685–707.
- Elam P., Vail P.V., Schreiber F. Infectivity of *Autographa californica* nuclear polyhedrosis virus extracted with digestive fluids of *Heliothis zea*, *Estigmene acrea*, and carbonate solutions // *J. Invertebr. Pathol.* 1990. V. 55. P. 278–283.
- Elkinton J.S. Gypsy Moth. In *Encyclopedia of Insects*; Resh V.H., Cardé R.T. Eds.; Academic Press: San Diego, CA, USA, 2009. P. 435–439.
- Engelhard E.K., Volkman L.E. Developmental resistance in fourth instar *Trichoplusia ni* orally inoculated with *Autographa californica* M nuclear polyhedrosis virus // *Virology*. 1995. V. 209. P. 384–389.
- Getz W., Pickering J. Epidemic models: thresholds and population regulation // *Am. Nat.* 1983. V. 121. P. 893–898.
- Goldberg A.V., Romanowski V., Federici B.A., Sciocco de Cap A. Effect of the eap granulovirus on its host, *Epinotia aporema* (Lepidoptera: Tortricida) // *J. Invertebr. Pathol.* 2002. V. 80. P. 148–159.
- Han Y., van Houte S., Drees G.F., van Oers M.M., Ros V.I.D. Parasitic manipulation of host behaviour: baculovirus SeMNPV EGT facilitates tree-top disease in *Spodoptera exigua* larvae by extending the time to death // *Insects*. 2015. V. 6. P. 716–731.
- Harrison R.L., Keena M.A., Rowley D.L. Classification, genetic variation and pathogenicity of *Lymantria dispar* nucleopolyhedrovirus isolates from Asia, Europe, and North America // *J. Invertebr. Pathol.* 2013. V. 116. P. 27–35.
- Hochberg M. Nonlinear transmission rates and the dynamics of infectious diseases // *J. Theor. Biol.* 1991. V. 153. P. 301–321.
- Ilyinykh A., Kurenschikov D., Ilyinykh Ph., Imranova E., Polenogova O., Baburin A. Sensitivity of gypsy moth *Lymantria dispar* larvae from geographically removed populations to nucleopolyhedrovirus // *SHILAP Rev. ta. lepid.* 2013. V. 41. P. 349–356.
- Kalbfleisch J., Prentice R. The Statistical Analysis of Failure Time Data. N.Y.: J. Wiley, 2002. 462 p.
- Kleinbaum D.G., Klein M. Survival analysis: a self-learning text. Springer-Verlag N.Y. Inc., 2012. 700 p.
- Marrone P.G. Barriers to adoption of biological control agents and biological pesticides // *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2007. V. 2. № 051. 12 p.
- Martemyanov V.V., Dubovskiy I.M., Rantala M.J., Salmi-nen J.-P., Belousova I.A., Pavlushin S.V., Bakhvalov S.A., Glupov V.V. The Effects of Defoliation-Induced Delayed Changes in Silver Birch Foliar Chemistry on Gypsy Moth Fitness, Immune Response, and Resistance to Baculovirus Infection // *J. Chem. Ecol.* 2012. V. 38. P. 295–305.
- Matthews H.J., Smith I., Edwards J.P. Lethal and sublethal effects of a granulovirus on the tomato moth *Lacanobia oleracea* // *J. Invertebr. Pathol.* 2001. V. 80. P. 73–80.
- Milks M.L., Myers J.M., Leptich M.K. Costs and stability of cabbage looper resistance to a nucleopolyhedrovirus // *Evol. Ecol.* 2002. V. 16. P. 369–385.
- Moscardi F. Assessment of the application of baculoviruses for control of Lepidoptera // *Ann. Rev. Entomol.* 1999. V. 44. P. 257–289.
- Myers J.H. Population fluctuations of the western tent caterpillar in southwestern British Columbia. // *Popul. Ecol.* 2000. V. 42. P. 231–241.
- Myers J., Malakar H.R., Cory J.S. Syblethal nucleopolyhedrovirus infection effects on female pupal weight, egg mass size, and vertical transmission in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Environ. Entomol.* 2000. V. 29. P. 1268–1272.

- Podgwaite J.D. Gypchek: Biological Insecticide for the Gypsy Moth // J. For. 1999. V. 97. P. 16–19.
- Regniere J. Vertical transmission of diseases and population dynamics of insects with discrete generations: a model // J. Theor. Biol. 1984. V. 107. P. 287–301.
- Rohrmann G.R. Baculovirus molecular biology. 3rd ed. Bethesda (MD): Nat. Center Biotechnol. Inform. (US), 2013. 347 p.
- Saxena A., Byram P.K., Singh S.K., Chakraborty J., Murhammer D., Giri L.J. A structured review of baculovirus infection process: integration of mathematical models and bio-molecular information on cell-virus interaction // General Virology. 2018. V. 99. P. 1151–1171.
- Shrestha S., Elder B.D., Dukic V. Bayesian-based survival analysis: inferring time to death in host-pathogen interactions // Environmental and Ecological Statistics. 2019. V. 26. P. 17–45.
- Szewczyk B., Hoyos-Carvajal L., Paluszek M., Skrzecz I., Lobo de Souza M. Baculoviruses re-emerging biopesticides // Biotechnol. Adv. 2006. V. 24. P. 143–160.
- Thakore Y. The biopesticide market for global agricultural use // Ind. Biotechnol. 2006. V. 2(3). P. 194–208.
- Ulrich Y., Schmid-Hempel P. Host modulation of parasite competition in multiple infections // Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 2012. V. 279. P. 2982–2989.
- Vezina A., Peterman R. Tests of the role of nuclear polyhedrosis virus in the population dynamics of its host, Douglas-fir tussock moth, *Orgyia pseudotsugata* (Lepidoptera: Lymantriidae) // Oecologia. 1985. V. 67. P. 260–266.
- White A., Bowers R., Begon M. Host-pathogen cycles in self-regulated forest insect systems: resolving conflicting predictions // Am. Nat. 1996. V. 148. P. 220–225.
- Woods S.A., Elkinton J.S. Bimodal patterns of mortality from nuclear polyhedrosis virus in gypsy moth *Lymantria dispar* populations // J. Invertebr. Pathol. 1987. V. 50. P. 151–157.

Insect Mortality Caused by Baculovirus: a Model of Second-Order Phase Transitions

V. G. Soukhovolsky^{1, #}, D. K. Kurenschikov², Yu. D. Ivanova³, and A. V. Kovalev⁴

¹V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Russian Academy of Science, Siberian Branch, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

²Institute of Water and Ecology Problems KFRC RAS, Far-Eastern Branch, Dikopoltsev St., 56, Khabarovsk, 680000 Russia

³Institute of Biophysics, Russian Academy of Science, Siberian Branch, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russia

⁴Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russia

[#]e-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Baculoviruses, especially prevalent in Lepidoptera, have attracted the most attention as biological insect control agents. Infection with baculoviruses is usually fatal and therefore can affect host population density, especially if virus transmission increases with host density. Lepidoptera larvae show a strong dose-dependent response to pathogens such as baculoviruses, so their response to various pathogen exposures was studied in the present work. Models of virus exposure to insect hosts are usually judged by whether or not they generate cyclical population dynamics of multiple host generations. However, the existing theoretical models based on systems of differential equations are of little use for practical application due to the large number of variables and free parameters. In this regard, the possibility of using a mathematical model for describing the epizootic *Malacosoma neustria* L. and *Lymantria dispar* L. under the influence of nuclear polyhedrosis virus is considered. To assess the sensitivity of insects to the effects of baculoviruses, laboratory experiments were carried out on the mortality of caterpillars under various infectious loads. In this paper, we consider the possibility of constructing a model for the lifetime of insects after exposure to baculoviruses as an analogue of a second-order phase transition in physical systems and give estimates of the model parameters for two insect species at different titers of baculoviruses and at different ages of caterpillars. The dependence of the parameters of the proposed model on nuclear polyhedrosis virus strains is shown. The importance of the applied parameters for the organization of forest protection measures is substantiated.

Keywords: Second-order phase transitions, population dynamics, lackey moth, *Malacosoma neustria*, gypsy moth, *Lymantria dispar*, nuclear polyhedrosis virus