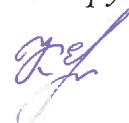


Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»
Институт «Медицинская академия имени С. И. Георгиевского»

На правах рукописи



КУЧЕРЕНКО Елена Евгеньевна

**ЭНАНТИОМЕРЫ *ВТОР*-БУТИЛДОДЕЦЕН-2-ОАТА – НОВЫЕ
ПОЛОВЫЕ АТТРАКТАНТЫ ZYGAENIDAE**

1.5.4. – Биохимия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор К. А. Ефетов

Симферополь, 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	12
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1. Половые феромоны как средство химической коммуникации <i>Insecta</i>	12
1.2. Химическая структура половых феромонов и аттрактантов представителей семейства <i>Zygaenidae</i> (<i>Insecta</i> , <i>Lepidoptera</i>)	20
1.3. Перспективы использования половых аттрактантов в агробиоценозах и естественных биотопах	34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	37
2.1. Прогнозирование молекулярной структуры половых аттрактантов <i>Procridinae</i> (<i>Zygaenidae</i>)	37
2.2. Целенаправленный синтез половых аттрактантов <i>Procridinae</i>	38
2.3. Методы оценки биологической активности половых аттрактантов	41
2.4. Материал и районы исследования	43
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ	49
3.1. Аттрактивность и видоспецифичность рацемической смеси энантиомеров <i>втор</i> -бутилдодецен-2-оата (EFETOV-2)	50
3.2. Аттрактивность и видоспецифичность <i>R</i> - и <i>S</i> -энантиомеров <i>втор</i> - бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 соответственно)	65
3.3. Привлечение нецелевых видов других таксономических групп на сложные эфиры бутанола-2 и додецен-2-овой кислоты	78
3.4. Аттрактивность и видоспецифичность сложных эфиров на основе бутанола-2 и жирных кислот рыбьего жира	81
3.5. Сравнительная оценка биологической активности новых половых аттрактантов в зависимости от состава, дозы и эколого- географических условий	83
3.6. Анализ возможных путей биосинтеза и эволюции аттрактивных	

молекул Zygaenidae	100
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	107
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	110
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	111
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	113
СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА	145
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Список латинских названий биологических таксонов, упомянутых в основном тексте диссертации	149
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Копия акта о внедрении результатов исследования	153
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Копия патента Российской Федерации на изобретение ..	154

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Поведение животных в течение всей жизни связано с обработкой информации, поступающей из внешней среды. При этом существенная роль принадлежит феромонам – обонятельным сигналам, обеспечивающим химическую коммуникацию между особями одного вида. Жизненно необходимой для животных оказывается способность отличать биологически важные для них химические сигналы от индифферентных запахов, чтобы иметь возможность реагировать специфическим образом (Wilson, 1963; Киршенблат, 1974; Сафонкин, 2012; Wyatt, 2014b). В связи с этим феромоны обладают чрезвычайно высокой биологической активностью. Они оказывают специфическое влияние на чувствительные к ним организмы в очень малых дозах, что затрудняет изучение их структуры и особенностей функционирования (Джекобсон, 1976; Лебедева и др., 1984; Скиркиявичус, 1986; El-Sayed, 2021).

Большой научный и практический интерес представляют исследования половых феромонов Insecta, в частности для разработки способов управления поведением животных без применения средств, загрязняющих окружающую среду. Для снижения пестицидной нагрузки необходим поиск высокоэффективных и недорогих биологических методов борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства. Один из наиболее специфичных из них – использование синтетических аналогов феромонов, т.е. половых аттрактантов (Гричанов, 2006; Милевская, 2009; Коншин и др., 2011; Ефетов и др., 2013; Камаев и др., 2013; Subchev et al., 2013; Bouwer et al., 2015; Хилевский, 2016). Выделение, идентификация и искусственный синтез природных половых феромонов Insecta – очень трудоёмкий и дорогостоящий процесс. В этом плане перспективным является создание их синтетических аналогов на основе доступного сырья.

Половые феромоны и аттрактанты успешно применяются в эколого-фаунистических исследованиях для обнаружения видов, в том числе редких, уточнения границ их ареала, контроля численности (Efetov et al., 2014a; Ray et al., 2014; Nahirnić et al., 2015).

Сопоставление химического строения природных феромонов и аттрактантов у представителей разных видов, родов, семейств важно для понимания филогенеза отдельных таксономических групп животных, открывает широкие возможности для фундаментальных и прикладных исследований в эволюционной биологии и систематике (Сафонкин, Булеза, 1988; Roelofs, Rooney, 2003; Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2007; Symonds et al., 2012; Groot et al., 2014; Subchev et al., 2016).

Для исследования было выбрано семейство Zygaenidae (Insecta, Lepidoptera), которое является удобной модельной группой для мониторинга состояния окружающей среды. Представители этого семейства осуществляют поиск особей противоположного пола, как используя визуальные сигналы, так и с помощью регистрации химических соединений, выделяемых специализированными железами. Среди Zygaenidae встречаются и редкие, охраняемые виды, и вредители сельского хозяйства (Efetov, Tarmann, 1995, 1999, 2012; Naumann et al., 1999; Tarmann, 2003; Efetov, 2004, 2005).

Семейство Zygaenidae представлено пятью подсемействами: Inouelinae Efetov & Tarmann, 2017; Procridinae Boisduval, 1828; Chalcosiinae Walker, 1865; Callizygaeninae Alberti, 1954 и Zygaeninae Latreille, 1809 (Efetov, Tarmann, 2017). Структура половых феромонов и аттрактантов выяснена только для небольшого числа видов из двух подсемейств: Procridinae и Zygaeninae (Efetov, 2001a; Subchev, 2014). Таким образом, до сих пор вопросы химической коммуникации полов у Zygaenidae изучены недостаточно подробно, что и определило необходимость проведения данного исследования.

Степень разработанности темы исследования. Насекомые выжили в неблагоприятных условиях среды и заняли господствующее положение в царстве Животных во многом благодаря обострённой чувствительности к «пахучим» молекулам. Сведения о способности самок Insecta выделять особые запахи, издали привлекающие особей противоположного пола, появились более ста лет назад в работах французского энтомолога Фабра. Однако впервые установить химическую природу полового феромона удалось лишь во второй половине XX века немецкому биохимику Бутенандту и соавторам (Джекобсон, 1976). В 1959 г. был предложен термин «феромоны» (Karlson, Lüscher, 1959). После чего интерес к данной области исследований значительно вырос: если до 1965 г. было расшифровано строение половых феромонов только у трёх видов Insecta, то к 1972 г. – у 37 видов (Джекобсон, 1976), а к 1996 г. аттрактивные вещества были описаны у свыше 1600 видов только Lepidoptera (Arn et al., 1996). По химической природе феромоны Insecta очень разнообразны: альдегиды, кетоны, спирты, карбоновые кислоты, сложные эфиры и др. (Гричанов, 1993; Шафиков и др., 2011; Ишмуратов и др. 2008, 2012а; Ефетов и др., 2014а; Wyatt, 2014а; El-Sayed, 2021).

Первые упоминания о привлечении Zygaenidae с помощью обонятельных сигналов можно найти в расширенном обзоре Джекобсона (1976), где цитируются две статьи (Sutton, 1922; Ford, 1926). В 1982 г. была расшифрована химическая структура полового феромона Zygaenidae у самок североамериканского вида из подсемейства Procridinae, вредителя виноградарства *Harrisina metallica* Stretch, 1885 (синоним *Harrisina brillians* Barnes & McDunnough, 1910) (Myerson et al., 1982). Позже полный стереохимический анализ полового феромона самок был осуществлён и для другого вида-вредителя винограда – *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Procridinae) (Subchev et al., 1998; erratum 1999). Ещё через десять лет были идентифицированы компоненты половых феромонов самок вида-вредителя плодовых розоцветных *Illiberis (Primilliberis) rotundata* Jordan, 1907

(Procrinae) (Subchev et al., 2009). Таким образом, в семействе Zygaenidae структура половых феромонов самок установлена только у трёх видов из подсемейства Procrinae. Тестирование в полевых условиях синтетических аналогов известных половых феромонов привело к открытию половых аттрактантов Zygaenidae. Было обнаружено, что половые феромоны самок одного вида являются одновременно половыми аттрактантами для самцов других видов Zygaenidae (Efetov et al., 2010, 2011, 2015b; Subchev et al., 2010).

На сегодняшний день все известные половые феромоны и аттрактанты Zygaenidae представляют собой сложные эфиры: либо эфиры уксусной кислоты и высших алифатических непредельных спиртов (подсемейство Zygaeninae), либо эфиры высших непредельных карбоновых кислот и вторичного бутилового спирта (подсемейство Procrinae).

Цель исследования – синтезировать энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата, изучить их биологическую активность (в отдельности и в рацемической смеси) как половых аттрактантов Zygaenidae (Lepidoptera) и разработать рекомендации по их практическому применению.

Задачи исследования:

- осуществить синтез половых аттрактантов Zygaenidae на основе изучения особенностей хемокоммуникации биологических видов данного семейства;
- оценить аттрактивность и видоспецифичность полученных половых аттрактантов в условиях агробиоценозов и естественных биотопов;
- сравнить биологическую активность синтезированных веществ и подобрать наиболее эффективный состав хемоаттрактантов для представителей разных видов Zygaenidae;
- разработать рекомендации по использованию энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата.

Научная новизна исследования. Разработан эффективный, малостадийный синтез новых половых аттрактантов Zygaenidae на основе

доступного сырья: бутанола-2 и его *R*- и *S*-энантиомеров, лауриновой кислоты, жирных кислот рыбьего жира.

В ходе полевого скрининга доказаны видовая и половая специфичность полученных аттрактантов для самцов 17 видов Zygaenidae подсемейства Procridinae, относящихся к шести родам: *Illiberis* Walker, 1854 (1 вид), *Theresimima* Strand, 1917 (1 вид), *Rhagades* Wallengren, 1863 (3 вида), *Adscita* Retzius, 1783 (5 видов), *Jordanita* Verity, 1946 (6 видов) и *Goazrea* Mollet, 2016 (1 вид). Дана сравнительная оценка привлекательности новых половых аттрактантов для отдельных видов Procridinae.

Тестирование сложных эфиров *втор*-бутилдодецен-2-оата в полевых условиях позволило впервые выявить половые аттрактанты для семи видов Zygaenidae и одного вида Crambidae, открыть новый для науки вид и род Zygaenidae. Уточнены границы ареалов нескольких видов Procridinae.

Предложен эффективный способ использования хемоаттрактантов для мониторинга сезонной динамики численности вида-вредителя *Theresimima ampellophaga* и оптимизации методов борьбы с ним.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные фактические данные о функционировании и строении хемоаттрактантов Procridinae в комплексе с традиционными морфологическими и цитогенетическими подходами могут быть использованы для анализа филогенетических связей и решения проблем биосистематики Zygaenidae (Lepidoptera).

Применение новых аттрактивных молекул в эколого-фаунистических исследованиях позволяет выявлять виды подсемейства Procridinae в биотопах, уточнять границы ареала редких видов и видов-вредителей.

Синтезированные аналоги половых феромонов могут успешно использоваться для обнаружения и контроля динамики численности видов-вредителей *Theresimima ampellophaga*, *Rhagades (Rhagades) pruni* (Denis &

Schiffermüller], 1775), *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905 как на территориях агробиоценозов, так и в садово-парковой зоне. Применение адгезивных ловушек с аттрактивными приманками для конкретного вида-вредителя выращиваемой культуры помогает уменьшить количество обработок инсектицидами, рационализировать периодичность их использования, а также разработать биологические методы борьбы с вредителем. Это позволит совершенствовать систему защиты сельскохозяйственных и декоративных культур от вредителей, будет способствовать повышению экологической безопасности и улучшению здоровья населения в целом.

Методология и методы исследования. Методологической основой исследования является использование молекулярных методов для решения эволюционно-биологических задач (получения новых фундаментальных знаний в области хемокоммуникации *Lepidoptera*, анализа филогенетических связей *Zygaenidae*).

Комплекс используемых методов включает в себя: аналитические (моделирование пространственной структуры аттрактантов на основе обобщения и систематизации литературных данных о химическом составе и строении феромонов *Zygaenidae*); физико-химические (синтез энантиомеров *втор-бутилдодецен-2-оата*, идентификация структуры целевых продуктов с помощью поляриметрии, газо-жидкостной хроматографии и ЯМР-спектроскопии); сравнительные (сравнение степени привлекательности стереоизомеров половых аттрактантов во время скрининг-тестов в природных биотопах и агробиоценозах); вероятностно-статистические (анализ достоверности полученных результатов).

Основные положения, выносимые на защиту.

Энантиомеры *втор-бутилдодецен-2-оата* являются половыми аттрактантами для видов подсемейства *Procridinae* (*Zygaenidae*).

Энантиомеры *втор-бутилдодецен-2-оата* и их рацемическая смесь имеют различную биологическую активность для разных видов целевой группы, наличие

двойной связи и хирального центра в молекуле *втор*-бутилдодецен-2-оата определяет её аттрактивные свойства.

Степень достоверности и апробация результатов работы. Достоверность полученных данных подтверждена высокой степенью воспроизводимости результатов в полевых экспериментах и оценена с помощью стандартных статистических методик.

Материалы диссертационного исследования докладывались и обсуждались на международной научной конференции, посвящённой 50-летию Зоологического музея им. М. И. Глобенко Таврической академии Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского (Симферополь, 2015); XIX, XX, XXI European Congresses of Lepidopterology (Radebeul, 2015; Podgora, 2017; Campobasso, 2019); XV, XVI International Symposia on Zygaenidae (Mals, 2016; Ismir, 2018); V, VI Съездах биохимиков России (Сочи, 2016, 2019); 28th International Scientific-Expert Conference of Agriculture and Food Industry (Sarajevo, 2017); III, IV, V научно-практических конференциях профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых учёных «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского» (Симферополь, 2017, 2018, 2019); конференциях «Липиды XXI века. Первая четверть: Конференция к 100-летию со дня рождения Льва Давидовича Бергельсона, основателя науки о липидах в России» (Москва, 2018) и «Липиды 2021» (Москва, 2021).

Отдельные результаты диссертации внедрены и используются в работе филиала «Алушта» ФГУП ПАО «Массандра» Управления делами Президента Российской Федерации (Республика Крым).

Публикации. Основные научные результаты диссертации опубликованы автором в рецензируемых научных изданиях: 12 статей, (в т. ч. 11 статей – в журналах, рекомендованных ВАК Минобразования России, из них 8 – в журналах, индексируемых в SCOPUS и Web of Science), а также представлены в материалах

международных и всероссийских съездов, конгрессов и симпозиумов: 22 тезиса. Получен 1 патент РФ на изобретение.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 155 страницах и состоит из введения, трёх глав, заключения, списка сокращений и условных обозначений, списка литературы, приложений. Библиография включает 264 литературных источников, из них 195 на иностранных языках. Иллюстративный материал представлен 28 рисунками и 8 таблицами.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю, профессору К. А. Ефетову за помощь на всех этапах исследования и многолетнее сотрудничество, а также считает своим долгом поблагодарить доцента М. Ю. Баевского и И. А. Поддубова (Россия) за содействие при синтезе энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата, J.-M. Desse и V. Mollet (Франция), доктора С. Koshio (Япония), профессора F. Can (Турция), доктора Т. В. Toshova (Болгария), профессора N. Ryholm (Швеция), доктора А. Vives (Испания) за помощь при тестировании хемоаттрактантов, профессора G. M. Tarmann (Австрия) за всестороннюю поддержку исследований.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Половые феромоны как средство химической коммуникации *Insecta*

Животные, растения и микроорганизмы находятся друг с другом в сложных взаимодействиях. Их связи весьма многообразны – от участия в общем круговороте веществ и энергии до односторонних или взаимных влияний на различные морфологические и физиологические процессы. Химическая коммуникация – самый древний и наиболее широко распространённый способ связи, особенно хорошо развитый у *Insecta* и осуществляемый с помощью обонятельных сигналов (Wilson, 1963; Киршенблат, 1974; Мазохин-Поршняков и др., 1977; Скиркявичус, 1988; Сафонкин, 1991; Wyatt, 2015; Дмитриева и др., 2016).

Существенное отличие химической коммуникации от оптической и акустической заключается в том, что обонятельный сигнал представлен молекулярной структурой, которая может быть искусственно воссоздана. К отрицательным сторонам химической коммуникации можно отнести трудности, связанные с быстрым изменением сигнала и его точным воспроизведением. Поэтому большинство химических сигналов используется для передачи одиночных, относительно стабильных сообщений (Зинкевич, 2003; Волкова, 2011; Allison, Carde, 2014; Wyatt, 2014b).

Химические сигналы обладают чрезвычайно высокой биологической активностью. Они оказывают специфическое влияние на чувствительные к ним организмы в очень малых дозах и часто действуют на большом расстоянии. (Джекобсон, 1976; Скиркявичус А., Скиркявичус З., 1981; Иващенко, Адаменко, 1982; Ray et al., 2014; Bouwer et al., 2015). При этом размеры пространства, в пределах которого действует сигнал, определяются количеством выделяемого вещества и коэффициентом его диффузии. Объём информации, который может

передаваться с помощью химических веществ, зависит от их числа и концентрации, а также от особенностей строения тела и биологии того вида, который их вырабатывает. Объём воспринимаемой информации зависит от физиологических свойств химических анализаторов, от их способностей дифференцировать запахи разных веществ по качеству, силе, времени действия, градиенту концентрации, а также от скорости адаптации к непрерывному действию химических раздражителей (Елизаров, 1978; Лебедева и др., 1984; Скиркявичус, 1986; Symonds et al., 2012; Xu et al., 2012; Oleander et al., 2018).

Быстрое накопление объёма фактического материала в области хемокоммуникации живых организмов привело к необходимости введения новых терминов с чётким смысловым содержанием. В результате среди множества обонятельных сигналов термин *феромоны* стали применять для обозначения биологически активных веществ, которые секретируются организмом во внешнюю среду и вызывают специфическую реакцию у особей того же вида, например, активизируют определённое поведение или процессы развития (Karlson, Lüscher, 1959). Установлено, что феромоны влияют на разные стороны поведения животных. Они помогают привлекать особей противоположного пола, стимулируют или, наоборот, ингибируют материнское, половое, агрессивное поведение, сигнализируют об опасности, регулируют физиологическое состояние организма, ускоряют или тормозят половое созревание, блокируют беременность на определённых стадиях, позволяют узнавать членов своей семьи, принадлежность к своему виду и т. д. (Феромоны и поведение, 1982; Wyatt, 2014b). Соответственно феромоны обычно делят на половые, агрегационные, пищевые, следовые, феромоны тревоги и др. (Киршенблат, 1974), а их воздействие может проявляться в релизерном и праймерном эффектах (Wilson, Bossert, 1963).

Половые феромоны – это природные соединения, экстрагированные из феромонных желёз половозрелых особей данного вида и отвечающие за

привлечение и/или возбуждение особей противоположного пола этого же вида. В современной литературе наряду с термином половой феромон употребляется словосочетание *половой аттрактант* (от лат. слова *attraho* – притягиваю к себе), нередко как тождественное понятие. Хотя необходима чёткая дифференциация этих двух терминов. В отличие от половых феромонов, половыми аттрактантами принято считать природные или синтетические вещества, также привлекающие и/или возбуждающие особей одного из полов, но не присутствующие (или пока не найденные) в феромонных железах животных этого вида. Таким образом, половые феромоны одного вида могут оказаться половыми аттрактантами для другого вида, но половые аттрактанты не могут быть названы половыми феромонами конкретного вида до тех пор, пока вещества с такой структурой не будут обнаружены в железах одного из полов этого вида (Subchev, 2014). Мы в своей работе будем придерживаться данной терминологии.

Изучение феромонов – трудоёмкий процесс, который включает несколько этапов: выделение их из специальных желёз, очистку, идентификацию химической структуры, искусственный синтез, проверку биологической активности методом электроантеннографии и/или полевым скринингом, определение активной концентрации (Джекобсон, 1976; Лебедева и др., 1984; Одинокоев, Серебряков, 2001; Ray et al., 2012; Wyatt, 2014a; Bouwer et al., 2015; Millar et al., 2016).

Впервые установление химической природы полового феромона и его искусственный синтез были осуществлены немецким биохимиком Бутенандтом и соавторами (Джекобсон, 1976). Пахучее вещество из желёз тутового шелкопряда (*Bombyx mori* Linnaeus, 1758) было названо бомбиколом и представляет собой высший ненасыщенный спирт – *транс-10-цис-12-гексадекадиенол-1* (Butenandt et al., 1959). Открытие Бутенандта доказало, что обонятельные сигналы дискретны, имеют молекулярную основу, могут быть идентифицированы и искусственно синтезированы. После этого интерес к

данной области исследований значительно вырос: если до 1965 г. было расшифровано строение половых феромонов только у трёх видов Insecta, то к 1972 г. – у 37 видов (Джекобсон, 1976), а к 1996 г. аттрактивные вещества были описаны у свыше 1600 видов только Lepidoptera (Arn et al., 1996). На сегодняшний день в электронной базе данных «The Pherobase» (El-Sayed, 2021) содержатся сведения о более чем 3500 семиохемиков – пахучих веществ, вовлечённых в химическое взаимодействие между организмами (термин был предложен в 1971 году) (Law, Regnier, 1971).

Совершенствование технологий интенсифицировало процесс изучения феромонов. Использование газо-жидкостной хроматографии, масс-спектрометрии, ЯМР-спектроскопии позволило анализировать даже нанограммы химических соединений, полученных из относительно небольшого числа особей. Если в 1963 г. Джекобсону и его сотрудникам для выделения в чистом виде полового феромона непарного шелкопряда *Lymantria dispar* Linnaeus, 1758 потребовалось 500 тысяч самок (Jacobson, 1963), то сегодня для проведения подобных исследований достаточно лишь нескольких десятков особей (Bouwer et al., 2015; El-Sayed, 2021). Кроме того, ПЦР-анализ, ДНК-штрихкодирование, искусственная селекция, клонирование обонятельных рецепторов и другие методы молекулярной биологии и генетики, позволяют учёным понять роль феромонов в половом отборе и видообразовании (Löfstedt, 1990, 1993; Roelofs, Rooney, 2003; Lassance et al., 2010; Xu et al., 2012; Groot et al., 2014).

Ускорение темпов изучения биохимии и молекулярной биологии феромонов дало основание говорить о самостоятельности существования и развития со второй половины XX века науки о феромонах (феромонологии), изучающей биохимические основы регулирования взаимоотношений особей и видов животных, а также являющейся фундаментальным направлением хемэкологии (Лебедева и др., 1984; Шумаков, 1986; Остроумов, 1986; Blomquist, Vogt, 2003; Гричанов, Овсянникова, 2005).

При этом одним из главных объектов биохимиков, исследующих феромоны, являются Insecta. Их обонятельная система высокочувствительна и селективна. Самцы способны отличать феромоны самок от веществ с минимальными структурными изменениями, например, дифференцировать оптические изомеры (Subchev et al., 2010; Efetov et al., 2011, 2015b; Groot et al., 2014; Ray et al., 2014). Хеморецепторы, воспринимающие пахучие вещества, в частности половые феромоны и аттрактанты, локализируются в основном на антеннах насекомых, что было доказано в многочисленных экспериментах по усечению или удалению усиков у самцов и самок (Джекобсон, 1976). Ряд исследователей выдвинули гипотезу о коэволюции морфологии антенн и феромонных систем Lepidoptera (Symonds et al., 2012). Усовершенствование усиков помогает уловить запах самки на большем расстоянии и выиграть конкуренцию у других самцов.

Детальное изучение способов поиска полового партнёра, электрофизиологические исследования рецепторных клеток, идентификация химических составов природных феромонов Insecta и опыты с ними, а также веществами близкими по структуре послужили основой для создания ряда теорий ольфакторного восприятия: радиационной теории Лейтуэйта, теории колебания электронных структур Тода, зрительно-микроволновой теории Каллахана, теории инфракрасного длинноволнового излучения Райта, стереохимической теории Амура и др. (по Джекобсону, 1976). На сегодняшний день доказаны многокомпонентность половых феромонов (Arn et al., 1996; Ando et al., 2004; El-Sayed, 2021) и множественность воспринимающих их рецепторов (Schneider, 1964; Мазохин-Поршняков и др., 1977; Елизаров, 1978; Wyatt, 2014b) для большинства исследованных видов насекомых.

Экологический смысл многокомпонентности феромона может состоять не только в обеспечении высокой видоспецифичности сигнала, но и, возможно, в передаче дополнительной информации, например, о расстоянии до источника

феромона (Лебедева и др., 1984; Волкова, 2011). Многочисленные исследования опровергли гипотезу о равенстве концентраций всех компонентов полового феромона и показали, что аттрактивный эффект обеспечивается за счёт определённого соотношения его химических составляющих (Гричанов, Овсянникова, 2005; Subchev et al., 2009, 2012, 2013, 2016; Сафонкин, 2012; Xu et al., 2012; Bouwer et al., 2015). Таким образом, половые феромоны представляют собой смесь органических веществ, состоящую из основных и минорных соединений. Причём каждый компонент в отдельности может быть неактивным (Xu et al., 2012; Bouwer et al., 2015; Millar et al., 2016), а одно и то же вещество может присутствовать в феромонных железах не одного десятка видов (Ando et al., 2004; Рябчинская и др., 2013). Полный феромонный комплекс усиливает чувствительность самца и отвечает за запуск специфической поведенческой реакции. Некоторые второстепенные минорные компоненты могут заменять друг друга в смеси, поскольку химический сигнал, вырабатываемый самками, имеет элемент избыточности (Linn et al., 1986; Linn, Roelofs, 1989). Другого мнения Шорей, который полагает, что различные стадии поведения самца во время обнаружения феромона самки находятся под влиянием запаха отдельного компонента феромона, ответственного за определённую реакцию самца: активное движение усиками, вибрацию крыльями, зигзагообразный полёт, визуальное обнаружение объекта, посадку, предкопуляционное поведение, копуляционное поведение (Shorey, 1976). Несмотря на высокую специфичность феромонного сигнала, описаны случаи, когда самцы одного вида привлекаются самками другого, но спаривания их не происходит (Джекобсон, 1976). Это свидетельствует в пользу того, что половые феромоны являются средством дальнедистантной связи, на близком расстоянии в силу могут вступать другие механизмы регуляции репродуктивных контактов (визуальные, тактильные, морфологические особенности гениталий) (Toshova et al., 2007; Рябчинская и др., 2013).

Изучение молекулярных основ хемокоммуникации у *Insecta* показало, что набор химических макро- и микрокомпонентов феромонных композиций представлен относительно небольшим количеством веществ по сравнению с огромным числом видов данного таксона. Насекомые экономно расходуют энергетические ресурсы для биосинтеза новых соединений (Ando et al., 2004; Byers, 2006; Francke, Schulz, 2010; Рябчинская и др., 2013). По химическому строению половые феромоны и аттрактанты *Insecta* относятся, как правило, к таким классам органических веществ, как альдегиды, кетоны, спирты, карбоновые кислоты, сложные эфиры и др. (Гричанов, 2006; Ишмуратов и др. 2008, 2012а; Шафиков и др., 2011; Сафонкин, 2012; Wyatt, 2014b; Bouwer et al., 2015; El-Sayed, 2021). Например, самки 700 видов листовёрток (*Tortricidae*) и совок (*Noctuidae*) используют для привлечения противоположного пола набор всего из 170 химических соединений (Гричанов, Овсянникова, 2005). И тем не менее в условиях широкого спектра запахов, присутствующего в одном биоценозе, именно половые феромоны играют главную роль в обеспечении репродуктивной изоляции видов (Миняйло и др., 1985; Сафонкин, Булеза, 1988; Суров, Мальцев, 2016; Subchev et al., 2016). Феромоны близкородственных видов, обитающих синтопично, значительно различаются по соотношению и составу, входящих в них макро- и микрокомпонентов. И, наоборот, филогенетически далёкие виды с аналогичным набором привлекающих веществ, схожим качественным и количественным составом половых феромонов, как правило, не скрещиваются, вследствие изоляции в пространстве или репродуктивной изоляции (сезонной, биотопической, этологической, механической) (по Майру, 1974) (Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2012; Ефетов и др., 2015).

Фундаментальные исследования хеморецепции *Insecta* обычно направлены на привлечение самцов к феромону самок, а также на изучение воздействия феромонов на поведение и физиологию самцов. Вместе с тем, у насекомых было обнаружено явление автодетекции, т.е. способности самок обнаруживать и

привлекаться на половые феромоны других самок того же вида. Например, подобное явление было описано у двух видов листовёрток *Grapholita molesta* (Busck, 1916) и *Choristoneura rosaceana* (Harris, 1841) (Stelinski et al., 2014). Авторы считают, что возможные эволюционные преимущества данного явления связаны со снижением внутривидовой конкуренции между самками за ограниченные ресурсы, такие как конспецифичные самцы, места для откладки яиц, кормовые растения.

Применение вероятностного подхода к обработке данных дало возможность установить достоверную связь между структурой аттрактивных веществ и таксономическим положением некоторых групп Insecta, в частности Lepidoptera. Было показано, что существует своеобразная периодическая система в распространении различных химических соединений у листовёрток и совок (Гричанов, Овсянникова, 2005). Выявленные закономерности позволяют прогнозировать строение аттрактантов на основе обобщения и систематизации имеющихся данных о химическом составе феромонов. Молекулярная структура хемосигналов является таксономическим признаком и может рассматриваться как дополнительный биологический маркер в комплексе с другими традиционными подходами в решении вопросов филогении и биосистематики (Гричанов, 1993; Сафонкин, 2007).

В развитии знаний о химических сигнальных системах Insecta в последние годы наблюдаются две основные тенденции: 1) выделение и идентификация состава природных половых феромонов отдельных видов; 2) получение синтетических половых аттрактантов и их полевой скрининг. И хотя в мировой научной литературе накопилось много фактического материала о хемокоммуникации животных, сведения о феромонных системах абсолютного большинства групп насекомых разрозненны, неполны или даже вовсе отсутствуют, следовательно, подобные исследования остаются актуальными и современными.

1.2. Химическая структура половых феромонов и аттрактантов представителей семейства *Zygaenidae* (Insecta, Lepidoptera)

Половые феромоны самок Lepidoptera – наиболее хорошо изученная группа феромонов Insecta, преимущественно благодаря их экономической значимости. Большой фактический материал по аттрактивным молекулам видов данного таксона представлен в обстоятельных обзорах последних лет (Ando et al., 2004; Гричанов, Овсянникова, 2005; Francke, Schulz, 2010). Показано, что довольно ограниченный набор веществ составляет основную массу компонентов феромонов Lepidoptera. Около 75% из них являются алифатическими спиртами, альдегидами или эфирами уксусной кислоты. Неразветвлённый углеводородный радикал содержит чётное число атомов углерода (10–18) и, как правило, ненасыщенный: моно-, ди- или триеновый. При этом двойные связи располагаются преимущественно в нечётной позиции: у пятого, седьмого, девятого или одиннадцатого атомов углерода. Неравномерна частота встречаемости геометрических изомеров в рассматриваемом таксоне. Для большинства молекул, входящих в состав феромонов Lepidoptera, характерно *цис*-положение двойной связи (Francke, Schulz, 2010).

Семейство *Zygaenidae*, выбранное нами в качестве модельной группы, относится к отряду Lepidoptera и, согласно последней ревизии, включает пять подсемейств: *Inouelinae* Efetov & Tarmann, 2017; *Procridinae* Boisduval, 1828; *Chalcosiinae* Walker, 1865; *Callizygaeninae* Alberti, 1954 и *Zygaeninae* Latreille, 1809 (Efetov, Tarmann, 2017). К настоящему времени известно свыше 1000 видов *Zygaenidae*, распространённых почти во всех зоогеографических областях мира (кроме Антарктической). Среди них встречаются и редкие, охраняемые виды, и вредители сельского хозяйства (Efetov, 1996, 1997a, 1997b, 1998, 1999, 2001b, 2005, 2006, 2010; Efetov, Tarmann, 2012, 2013a, 2013b, 2014a, 2014b, 2016a, 2016b; Efetov et al. 2014b; Князев и др., 2015; Hofmann, Tremewan, 2017).

Первые упоминания о привлечении Zygaenidae с помощью обонятельных сигналов можно найти в расширенном обзоре Джекобсона (1976), где цитируются две статьи (Sutton, 1922; Ford, 1926). В них сообщается о массовом прилёте самцов *Zygaena (Zygaena) filipendulae* (Linnaeus, 1758) (Zygaeninae) к девственной самке *Lasiocampa quercus* (Linnaeus, 1758) (Lasiocampidae). Но наличие именно внутривидовой хемокоммуникации, осуществляемой с помощью летучих половых феромонов самок, было впервые обнаружено у опасного вредителя виноградарства *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Procridinae). Долидзе и соавторы (1980) описали способ отлова самцов данного вида с применением «секс-ловушек». В каждую ловушку помещали по 5 девственных самок, куда роем слетались самцы. О высокой видоспецифичности феромонного сигнала свидетельствовал тот факт, что в ловушках не было обнаружено ни одного самца другого вида Insecta.

В дальнейшем использование самками половых феромонов для привлечения особей противоположного пола было подтверждено экспериментально у целого ряда видов из трёх подсемейств Zygaenidae: Procridinae (Subchev, Harizanov, 1990; Efetov, 2001a; Tanaka, Koshio, 2002), Chalcosiinae (Koshio, Hidaka, 1995) и Zygaeninae (Zagatti, Renou, 1984; Tremewan, 2006; Hofmann, Kia-Hofmann, 2010). Аналогичные данные для видов, относящихся к подсемействам Inouelinae и Callizygaeninae, неизвестны к настоящему моменту.

Хотя половые феромоны являются одним из основных факторов, обеспечивающих узнавание партнёра и успешное спаривание, представители семейства Zygaenidae осуществляют поиск особей противоположного пола не только с помощью регистрации химических сигналов, но и широко используют визуальные ориентиры (Zagatti, Renou, 1984; Назаров, Ефетов, 1993; Koshio, 2003; Toshova et al., 2007; Hofmann, Kia-Hofmann, 2010). Описаны случаи, когда самец *Z. filipendulae* спаривался с самкой *Amata nigricornis* (Alphéraky, 1883) (Syntomidae) (Efetov K., Efetov S., 2004) или даже с самцом (!) *Tyria jacobaeae*

(Linnaeus, 1758) (Erebidae) (Tremewan, 2005). Межвидовое спаривание с представителями других, филогенетически удалённых, семейств можно объяснить в первом случае внешним сходством *Amata* с *Zygaena* (Efetov, 2005), а во втором – похожестью яркой красно-чёрной апосематической окраской обоих видов. Таким образом, и химическая изоляция, и другие изолирующие факторы (разные местообитания, время лёта, зрительные сигналы, строение гениталий) не являются абсолютными. В семействе *Zygaenidae* известны не только случаи межвидовых спариваний, но и обнаружены природные межвидовые гибриды (Larsen, 1980a; Hofmann, 2000; Efetov, Parshkova, 2002; Drouet, 2003; Efetov, 2005; Tremewan, 2006; Young et al., 2007; Guenin, Tarmann, 2016).

Выделению и идентификации половых феромонов *Lepidoptera*, в том числе и *Zygaenidae*, предшествовал целый комплекс работ по изучению различных аспектов хемокоммуникации, а именно: брачного поведения самцов и самок, электрофизиологических ответных реакций на запахи, влияния возраста и времени суток на образование половых феромонов, механизмов восприятия химических сигналов, анатомии и физиологии секреторных желёз.

Половое поведение самцов *Zygaenidae*, которое они демонстрируют в присутствии девственной самки или приманки с феромоном, типично для *Lepidoptera*. В ответ на феромонные сигналы мужские особи сначала интенсивно двигают антеннами вниз-вверх, затем совершают зигзагообразный направленный полёт к источнику. После обнаружения привлекающего объекта осуществляют круговые «танцы» вокруг него, трепещут крыльями, открывают вальвы и пытаются спариться (Efetov, 2001a).

Брачное поведение самок, их «зовущие» позиции отличаются у представителей разных подсемейств *Zygaenidae*. Впервые половое поведение самок *Zygaenidae* было описано у *Z. filipendulae* (Zagatti, Renou, 1984). Авторы наблюдали в природе за тем, как самка *Z. filipendulae*, помещённая в клетку, привлекала конспецифичных самцов. При этом она принимала «зовущую»

позицию: замирала неподвижно на месте, вытягивая дистально кончик брюшка и обнажая карманоподобные жёлтые феромонные железы, открывающиеся дорсально на межсегментальной мембране между восьмым и девятым брюшными тергитами. Позже подобное «зовущее» поведение самок было отмечено у более 20 видов из рода *Zygaena* Fabricius, 1775 (Bode, Naumann, 1988; Toshova et al., 2008; Hofmann, Kia-Hofmann, 2010). Хотя морфологические и гистологические подтверждения локализации феромонных желёз у видов подсемейства *Zygaeninae* в литературе отсутствуют, описанная выше привлекающая поза самок – это не прямое доказательство, свидетельствующее в пользу типичного для представителей отряда *Lepidoptera* расположения пахучих органов (Джекобсон, 1976; Percy-Cunningham, MacDonald, 1987; Blomquist, Vogt, 2003).

Одни из самых необычных феромонных желёз самок среди всех *Lepidoptera* были обнаружены у представителей другого подсемейства *Zygaenidae* – *Procridinae* (Blomquist, Vogt, 2003). Наличие уникальной феромонной системы было выявлено у *Th. ampellophaga* (Subchev, Harizanov, 1990; Harizanov, Harizanova, 1991; Hallberg, Subchev, 1997). Предпосылкой для установления данного факта стала особая «зовущая» поза самки *Th. ampellophaga* во время активного привлечения конспецифичных самцов в полевых испытаниях. Девственные самки не вытягивали дистально кончик брюшка, что характерно не только для *Zygaeninae*, но и для других *Lepidoptera* с хорошо развитой феромонной коммуникацией, а выгибали брюшко дорсально. Его анальный конец при этом был обращён вентрально, крылья опущены, дорсальная часть межсегментальной кутикулы и передние части третьего – пятого брюшных тергитов хорошо открыты. Электрофизиологические ответные реакции самцов *Th. ampellophaga* в экспериментах с экстрактами различных частей брюшка самки также однозначно указывали на то, что испускание половых феромонов происходит именно в дорсальной части брюшка самки. Окончательно локализация желёз, секретирующих аттрактивные молекулы, была подтверждена

электронной микроскопией. У самок в передней части третьего – пятого брюшных сегментов были обнаружены железистые клетки, отсутствующие у самцов (Hallberg, Subchev, 1997).

Впоследствии сходная специфическая поза самок во время аттракции самцов была открыта не только у самок рода *Theresimima* Strand, 1917, но и других родов подсемейства Procridinae: *Illiberis* Walker, 1854 (Li et al., 1996; Tanaka, Koshio, 2002; Nishihara, Wipking, 2003); *Rhagades* Wallengren, 1863; *Zygaenoprocris* Hampson, 1900; *Adscita* Retzius, 1783; *Jordanita* Verity, 1946 (Efetov, 2001a); *Acoloithus* Clemens, 1861 (Tarmann, 2012); *Neoalbertia* Tarmann, 1984 (Subchev, 2014); *Neoprocris* Jordan, 1915 (Hall, 2015).

Информация об особенностях брачного поведения и локализации феромонных желёз представителей других подсемейств Zygaenidae практически отсутствует (Subchev, 2014). Только для *Elcysma westwoodii* (Snellen van Vollenhoven, 1863) (Chalcosiinae) экспериментально было показано наличие хемокоммуникации с помощью половых феромонов (Koshio, Hidaka, 1995). Самки этого вида, помещённые в чашки Петри с отверстиями, привлекали конспецифичных самцов в поле, в отличие от самок, посаженных в неперфорированные чашки Петри. Однако вышеназванные авторы не обнаружили «зовущую» позу самок и не дали каких-либо сведений о феромонных железах.

Впервые химическая структура полового феромона Zygaenidae была расшифрована у североамериканского вида из подсемейства Procridinae, вредителя виноградарства *Harrisina metallica* Stretch, 1885 (синоним *Harrisina brillians* Barnes & McDunnough, 1910) (Myerson et al., 1982). Среди летучих веществ, испускаемых самками, были идентифицированы 2-бутилдеcanoат, 2-бутилдодеканоат, *цис*-изопропилтетрадецен-7-оат и *цис*-2-бутилтетрадецен-7-оат (2-7Z=14). Экспериментальным путём было установлено, что именно 2-7Z=14 – основной компонент полового феромона самок *H. metallica*. Однако абсолютная конфигурация вторичного бутилового спирта, этерифицированного с тетрадецен-

7-овой кислотой в привлекающем веществе 2-7Z=14, первоначально определена не была. Впоследствии полевые испытания показали, что наибольшей привлекательностью для самцов обладал *S*-энантиомер 2-7Z=14, в то время как присутствие соответствующего *R*-энантиомера снижало аттрактивность полового феромона (Soderstrom et al., 1985).

Полный стереохимический анализ полового феромона был осуществлён и для другого вида-вредителя винограда из подсемейства Procridae – *Th. ampellophaga* (Subchev et al., 1998; erratum 1999). Природный аттрактант был экстрагирован гексаном из феромонных желёз девственных самок, предварительно выращенных в искусственных условиях. Авторы не только определили половой феромон самок как *цис*-(2*R*)-2-бутилтетрадецен-7-оат (2*R*-7Z=14) с незначительными количествами *цис*-(2*S*)-2-бутилтетрадецен-7-оата (2*S*-7Z=14), но и произвели многостадийный стереоселективный синтез данных веществ.

Через десять лет половой феромон был выделен и идентифицирован у самок вида-вредителя плодовых розоцветных *Illiberis (Primilliberis) rotundata* Jordan, 1907 (Procridae) (Subchev et al., 2009). В экстрактах женских феромонных желёз, проанализированных методом газовой хроматографии/масс-спектрометрии, были обнаружены: *цис*-2-бутилдодецен-7-оат (2-7Z=12) и *цис*-2-бутилтетрадецен-9-оат (2-9Z=14). Тестирование изомеров указанных эфиров в лабораторных (метод электроантеннографии) и полевых условиях (адгезивные ловушки с аттрактивными приманками) позволило определить (*R*, *S*)-конфигурацию энантиомеров, входящих в состав двухкомпонентного природного феромона, а также их наиболее активные композиции. Как результат, смеси *цис*-(2*R*)-2-бутилдодецен-7-оата (2*R*-7Z=12) и *цис*-(2*R*)-2-бутилтетрадецен-9-оата (2*R*-9Z=14) в соотношении 30:100–50:100 соответственно обладали наибольшей аттрактивностью к конспецифичным самцам (Subchev et al., 2009, 2012). Были попытки установить химическую структуру феромона близкого вида из того же

рода и подрода – *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905 (Li et al., 1997). Авторам удалось обнаружить в экстрактах феромонных желёз самок непредельный бутилдодеценоат. Но хиральность спиртового радикала, как и положение и изомерия двойной связи в углеводородном радикале жирной кислоты остались невыясненными.

Таким образом, в подсемействе Procridinae структура половых феромонов самок установлена только у трёх видов: *H. metallica*, *Th. ampellophaga* и *I. rotundata*. Во всех случаях это вторичные бутиловые эфиры ненасыщенных высших карбоновых кислот. Указанный класс органических компонентов половых феромонов самок, как и расположение феромонных желёз в центрально-дорсальной части брюшка самок нехарактерны для других семейств Lepidoptera (Percy-Cunningham, MacDonald, 1987; Ando et al., 2004; Francke, Schulz, 2010) и, вероятнее всего, являются апоморфными признаками подсемейства Procridinae (Subchev, 2003) или трибы Procridini (Ефетов, личное сообщение).

Химический состав половых феромонов представителей других подсемейств Zygaenidae на данный момент неизвестен. Однако тестирование в полевых условиях синтетических аналогов половых феромонов других видов Lepidoptera привело к открытию половых аттрактантов Zygaenidae, которые стали широко применяться в фаунистических исследованиях.

В конце 70-х – начале 80-х годов прошлого столетия поимки самцов рода *Zygaena* в липкие феромонные ловушки с непредельными эфирами уксусной кислоты (Benz, von Salis, 1973; Hrdy et al., 1979; Decamps et al., 1981) послужили толчком для организации целенаправленного изучения химической коммуникации у представителей этого рода (Priesner et al., 1984). Как результат, для шести из двенадцати выбранных для исследования видов *Zygaena* были найдены оптимальные концентрации и композиции ацетатов (Ac), привлекающие максимальное количество конспецифичных самцов к аттрактивным приманкам в природных биотопах и вызывающие схожую поведенческую реакцию самцов, как

и в присутствии «зовущей» самки. Кроме того, для этих же 12 видов *Zygaena* и двух видов близких родов *Reissita* Tremewan, 1959 и *Epizygaenella* Tremewan & Povolny, 1968 с помощью электроантеннограммы (ЭАГ) была определена специфическая чувствительность рецепторных клеток, расположенных в антеннах самцов, к ацетилпроизводным семи спиртов: *цис*-додецен-5-ол (5Z=12ОН), *цис*-додецен-7-ол (7Z=12ОН), *цис*-додецен-9-ол (9Z=12ОН), *цис*-тетрадецен-7-ол (7Z=14ОН), *цис*-тетрадецен-9-ол (9Z=14ОН), *цис*-тетрадецен-11-ол (11Z=14ОН) и *цис*-гексадецен-11-ол (11Z=16ОН). Впоследствии аттрактивность *цис*-алкенилацетатов по отношению к самцам рода *Zygaena* неоднократно подтверждалась в полевых экспериментах, выполненных разными авторами (Toshova et al., 2008; Oleander et. al., 2015; Ryrholm, 2016; Thackery, Burman, 2016). Обобщённые данные о половых аттрактантах, известных из литературных источников для 22 видов подсемейства Zygaeninae, приведены в Таблице 1.1.

Компоненты половых аттрактантов Zygaeninae преимущественно являются сложными эфирами уксусной кислоты и непредельных алифатических длинноцепочечных (от C₁₂ до C₁₆) спиртов. В большинстве случаев это моноеновые соединения с *цис*-положением двойной связи, расположенной у нечётного атома углерода (5-го, 7-го, 9-го или 11-го). Редко встречаются у Zygaeninae половые аттрактанты, содержащие 16-углеродный радикал. Так, самцы двух видов, принадлежащих к архаичным родам *Reissita* и *Epizygaenella*, чувствительны к *цис*-гексадецен-11-илацетату (11Z=16:Ac). Наоборот, *транс*-изомеры, а именно: *транс*-тетрадецен-11-илацетат (11E=14:Ac) и *транс*-додецен-8-илацетат (8E=12:Ac) – появляются в качестве компонентов половых аттрактантов у эволюционно более продвинутых видов из подрода *Zygaena* (*Zygaena*) Fabricius, 1775, образующих единый кластер (Niehuis et al., 2007, fig. 1), включающий близкие виды *nevadensis*-, *transalpina*- и *filipendulae*-групп (Hofmann, Tremewan, 2010).

Таблица 1.1. Половые аттрактанты Zygaeninae

Полное латинское название вида/подвида	Половой аттрактант	Примечание	Публикация
<i>Reissita simonyi</i> (Rebel, 1899)	7Z=12:Ac+9Z=14:Ac+11Z=16:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Epizygaenella caschmirensis</i> (Kollar, 1844)	9Z=14:Ac+11Z=14:Ac+11Z=16:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Mesembrynus) tamara</i> Christoph, 1889	7Z=12:Ac+9Z=12:Ac+9Z=14:Ac+11Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Mesembrynus) minos</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	7Z=12:Ac+9Z=14:Ac+11Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Mesembrynus) purpuralis</i> (Brünnich, 1763)	7Z=12:Ac+7Z=14:Ac+9Z=14:Ac	100:10:100	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Mesembrynus) favonia thevestis</i> Staudinger, 1887	7Z=12:Ac+9Z=14:Ac+11Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Mesembrynus) sarpedon</i> (Hübner, 1790)	7Z=12:Ac+9Z=12:Ac+9Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Agrumenia) fausta</i> (Linnaeus, 1767)	11Z=14:Ac	Единично	Decamps et al., 1981
<i>Zygaena (Agrumenia) hilaris</i> Ochsenheimer, 1808	11Z=14:Ac	Единично	Decamps et al., 1981
<i>Zygaena (Agrumenia) carniolica</i> (Scopoli, 1763)	7Z=12:Ac+9Z=12:Ac+9Z=14:Ac 7Z=12:Ac+9Z=14:Ac+11Z=16:Ac	Ответ на ЭАГ 100:30:3	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Agrumenia) exulans</i> (Hohenwarth, 1792)	7Z=12:Ac+9Z=12:Ac+9Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Agrumenia) viciae</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	5Z=12:Ac+7Z=12:Ac+9Z=14:Ac	10:100:10	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Agrumenia) niphona</i> Butler, 1877	7Z=12:Ac+9Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Toshova et al., 2008
<i>Zygaena (Zygaena) anthyllidis</i> Boisduval, 1828	7Z=12:Ac+9Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Zygaena) nevadensis gallica</i> Oberthür, 1898	11Z=14:Ac+11E=14:Ac	Единично	Decamps et al., 1981
<i>Zygaena (Zygaena) osterodensis</i> Reiss, 1921 (синоним <i>Z. scabiosae</i> sensu auctorum (nec Scheven, 1777))	8Z=12:Ac+8E=12:Ac	24:1	Hrdy et al., 1989
<i>Zygaena (Zygaena) ephialtes</i> (Linnaeus, 1767)	11Z=14:Ac+11E=14:Ac+12Ac 11Z=14:Ac+12Ac 11Z=14:Ac	14:6:80 2:3	Hrdy et al., 1979 Hrdy et al., 1979 Decamps et al., 1981
<i>Zygaena (Zygaena) transalpina splugena</i> Burgeff, 1926	11Z=14:Ac+11Z=14OH	?:?	Benz, von Salis, 1973
<i>Zygaena (Zygaena) transalpina hippocrepidis</i> (Hübner, 1799)	11Z=14:Ac		Decamps et al., 1981
<i>Zygaena (Zygaena) angelicae</i> Ochsenheimer, 1808	11Z=14:Ac+12Ac	2:3 Единично	Hrdy et al., 1979
<i>Zygaena (Zygaena) filipendulae</i> (Linnaeus, 1758)	5Z=12:Ac+7Z=12:Ac+9Z=14:Ac 5Z=12:Ac+7Z=12:Ac 11Z=14:Ac+11E=14:Ac	3:100:10 1,26:0,74	Priesner et al., 1984 Priesner et al., 1984 Гричанов и др., 1995
<i>Zygaena (Zygaena) lonicerae</i> (Scheven, 1777)	5Z=12:Ac+7Z=12:Ac+9Z=14:Ac	Ответ ЭАГ	Priesner et al., 1984
<i>Zygaena (Zygaena) trifolii</i> (Esper, 1783)	5Z=12:Ac+7Z=12:Ac+9Z=14:Ac	100:100:30/10	Priesner et al., 1984

Малая изученность феромонных систем *Zygaeninae* осложняет анализ и может сделать преждевременными выводы о связях между химической структурой аттрактивных веществ и филогенетическими взаимоотношениями внутри данного таксона. Тем не менее эти факты хорошо коррелируют с установленными ранее закономерностями в эволюции феромонов в разных трибах листовёрток, где на большом фактическом материале было показано, что увеличение доли *транс*-изомеров и уменьшение длины углеродной цепи с 16 до 12 атомов свидетельствуют о большей эволюционной продвинутости (Сафонкин, 2007).

Для подтверждения хемотаксономических взаимоотношений *Zygaeninae* необходимо иметь как можно больше сведений, прежде всего о половых феромонах, поскольку сходство известных половых аттрактантов *Zygaeninae* всё же не даёт основания полноправно называть их половыми феромонами. В этом плане важно отметить работу по выделению и идентификации предполагаемых феромонов *Z. filipendulae* (Zagobelny et al., 2015). Авторы проанализировали экстракты гениталий обоих полов до и после спаривания, а также летучие соединения, испускаемые живыми самцами и самками, в том числе девственными, часть из которых демонстрировала брачное поведение и находилась в «зовущей позиции». Присутствие *цис*-додецен-7-илацетата (7Z=12:Ac), представленного ранее (Priesner et al., 1984) в качестве основного компонента полового аттрактанта этого вида, не было обнаружено ни в одном биологическом образце, хотя оно и использовалось в качестве промышленного стандарта. Не были найдены и другие сложные эфиры (Таблица 1.1), отмеченные разными авторами как составляющие полового аттрактанта *Z. filipendulae*. Однако все самки выделяли октановую кислоту, додекан, додеканаль и неидентифицированный эфир жирной кислоты. Среди летучих соединений, испускаемых «зовущими» самками были 2-фенилэтанол, β-фенилэтилацетат, этилдеcanoат, β-фарнезен, неидентифицированные сесквитерпеноиды и *транс*-

неролидол. Все эти вещества, по мнению авторов, могут быть хорошими кандидатами в половые феромоны *Z. filipendulae*, тем более что многие из них известны как феромоны других видов Insecta (El-Sayed, 2021). Пространственная структура молекул *цис*-алкинилацетатов 5Z=12:Ac, 7Z=12:Ac, 9Z=14:Ac, 11Z=14:Ac, 11E=14:Ac, аттрактивность которых для самцов *Z. filipendulae* была доказана ранее, похожа на таковую некоторых из перечисленных выше органических соединений, в результате чего возможно ошибочное связывание с феромонными рецепторами. Отклонение от абсолютной избирательности обонятельной системы имеет место и среди других Lepidoptera (Xu et al., 2012).

После успешной идентификации молекулярного строения компонентов природных феромонов *H. metallica*, *Th. ampellophaga* и *I. rotundata* был осуществлён стереоселективный синтез их (*R*, *S*)-энантиомеров. Полученные эфиры (2*R*-7Z=12, 2*S*-7Z=12, 2*R*-7Z=14, 2*S*-7Z=14, 2*R*-9Z=14, 2*S*-9Z=14) самостоятельно и в различных сочетаниях стали применяться в эколого-фаунистических исследованиях по всему миру. Как результат, были открыты половые аттрактанты для 23 видов Procridae (Таблица 1.2).

Полевой скрининг синтетических феромонов Procridae и их энантиомеров показал, что половые феромоны самок одного вида могут служить одновременно половыми аттрактантами для самцов других видов. Эксперименты с половыми феромонами и аттрактантами в природных биотопах могут привести к обнаружению редких видов, как в случае с *Z. eberti* (Efetov et al., 2014a) – вида, известного только по описанию одной самки, пойманной в Афганистане в 1966 году. Самцы, видоспецифичность которых была подтверждена ДНК-штрихкодированием, впервые были обнаружены в результате привлечения на половые феромоны самок *I. rotundata*.

Таблица 1.2. Половые аттрактанты Procridinae

Полное латинское название вида/подвида	Половой аттрактант	Примечание	Публикация
<i>Acoloithus falsarius</i> Clemens, 1861	2R-7Z=14 2R-7Z=14+2S-7Z=14	Преимущественно 1:1	Landolt et al., 1986, 1991
<i>Acoloithus novaricus</i> Barnes & McDunnough, 1913	2S-7Z=14 2R-7Z=14	Единично	Landolt et al., 1991
<i>Acoloithus rectarius</i> Dyar, 1898	2R-9Z=14		Subchev, 2014
<i>Neoilliberis fusca</i> (H. Edwards, 1885)	2R-9Z=14		Subchev, 2014
<i>Neoalbertia constans</i> (H. Edwards, 1881)	2S-9Z=14		Subchev, 2014
<i>Neoprocris aversa</i> (H. Edwards, 1884)	2R-9Z=14		Subchev, 2014
<i>Pyromorpha (Pyromorpha) dyari</i> (Jordan, 1913)	2S-7Z=12		Subchev, 2014
<i>Tripocris cyanea</i> Barnes & McDunnough, 1910	2S-9Z=14		Subchev, 2014
<i>Harrisina americana</i> (Guérin-Méneville, 1844)	2R-7Z=14 2R-7Z=14+2S-7Z=14	Преимущественно 1:1	Landolt et al., 1986, 1991
<i>Harrisina coracina</i> (Clemens, 1861)	2S-7Z=14 2R-7Z=14	Единично	Landolt et al., 1991
<i>Harrisina guatemalena</i> (Druce, 1884)	2S-7Z=14+2R-7Z=14 2S-7Z=14 2R-7Z=14	1:1 Единично	Landolt et al., 1991
<i>Illiberis (Primilliberis) pruni</i> Dyar, 1905	2R-7Z=12+2R-9Z=14 2-7Z=12+2-9Z=14	100:10 / 100:30 1:1	Subchev et al., 2013 Liu et al., 2021
<i>Rhagades (Rhagades) pruni</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	2R-7Z=12 2R-7Z=12+2S-7Z=12	Разные сочетания	Subchev et al., 2010
<i>Zygaenoprocris (Zygaenoprocris) chalcoclora</i> Hampson, 1900	2R-7Z=12+2R-9Z=14 2R-7Z=12		Subchev, 2014; Efetov et al., 2014a
<i>Zygaenoprocris (Zygaenoprocris) eberti</i> (Alberti, 1968)	2R-7Z=12 2R-7Z=12+2R-9Z=14	Преимущественно	Efetov et al., 2014a
<i>Zygaenoprocris (Molletia) taftana</i> (Alberti, 1939)	2R-7Z=12		Efetov et al., 2011
<i>Adscita (Adscita) obscura</i> (Zeller, 1847)	2S-7Z=12 2S-7Z=12+2R-7Z=12	Единично 1:1, единично	Efetov et al., 2010
<i>Adscita (Adscita) geryon</i> (Hübner, 1813)	2S-7Z=12 2R-7Z=12+2S-7Z=12	Преимущественно 1:0,5 / 1:1 / 0,5:1	Subchev et al., 2010; Efetov et al., 2015b
<i>Adscita (Adscita) albanica</i> (Naufork, 1926)	2S-7Z=12+2R-7Z=12 2S-7Z=12+2S-9Z=14	1:1, единично 1:1, единично	Subchev et al., 2010
<i>Adscita (Tarmannita) mannii</i> (Lederer, 1853)	2S-7Z=12 2R-7Z=12+2S-7Z=12 2S-7Z=12+2S-9Z=14 2S-9Z=14 и 2R-7Z=12	Преимущественно 1:1 / 1:0,5 1:1 Единично	Subchev et al., 2010; Efetov et al., 2015b; Razov et al., 2017
<i>Jordanita (Tremewania) notata</i> (Zeller, 1847)	2R-7Z=12 2R-7Z=12+2S-7Z=12 2R-7Z=12+2R-9Z=14 2R-7Z=12+2S-9Z=14	Преимущественно 1:1 / 1:0,5 1:1 1:1	Subchev et al., 2010; Efetov et al., 2015b; Razov et al., 2017
<i>Jordanita (Praviela) anatolica</i> (Naufock, 1929)	2R-7Z=12+2S-7Z=12 2R-7Z=12	1:1	Efetov et al., 2010
<i>Jordanita (Rjabovia) horni</i> (Alberti, 1937)	2R-7Z=12+2S-7Z=12 2R-7Z=12	Преимущественно	Efetov et al., 2011

Обонятельные рецепторы самцов Zygaenidae могут дифференцировать аттрактивные молекулы, представляющие собой оптические изомеры. Например, самцы *A. mannii* преимущественно привлекаются к $2S-7Z=12$, тогда как самцы *J. notata*, *Z. taftana* и *Z. eberti* – к $2R-7Z=12$ (Таблица 1.2). Разные виды могут проявлять разные реакции на смеси аттрактивных энантиомеров. Так, для самцов *J. notata*, присутствие $2S-7Z=12$ в аттрактивной рацемической смеси не снижает аттрактивности соответствующего *R*-энантиомера. Противоположная ситуация наблюдается у самцов *Z. taftana*: присутствие *S*-энантиомера полностью подавляет привлекательность *R*-энантиомера (Efetov et al., 2011, 2015b).

Видоспецифичность определяется не только качественным, но и количественным составом феромонной/аттрактивной композиции, как в случае с двумя близким видами одного рода *I. pruni* и *I. rotundata*. Более того, различие феромонных систем может служить дополнительным изолирующим механизмом, препятствующим межвидовому скрещиванию (Subchev et al., 2016).

Важно отметить эксперименты по изучению поведенческих реакций самцов в ответ на феромонные сигналы самок, выполненные в Крыму (Efetov, Parshkova, 2002). Авторы наблюдали за привлечением самцов Procridinae к девственным самкам другого рода или подрода. Полное отсутствие аттракции наблюдалось между представителями следующих родов: *Theresimima* и *Adscita*; *Theresimima* и *Jordanita*; *Rhagades* и *Adscita*; *Rhagades* и *Jordanita*; *Adscita* и *Jordanita*. Отрицательный результат был даже между особями из разных подродов одного рода, а именно: *Jordanita (Roccia)* Alberti, 1954 и *Jordanita (Tremewania)* Efetov & Tarmann, 1999. Возможно, половые феромоны самок данных видов многокомпонентны. В таком случае различное сочетание основных и минорных составляющих могло привести к полному игнорированию самцами химического сигнала самки. В нескольких биотестах наблюдалась положительная реакция. Так, самки *Th. ampellophaga* вызывали половое возбуждение у самцов *Rh. (Rh.) pruni*, и, наоборот, самки *Rh. (Rh.) pruni* привлекали самцов *Th. ampellophaga* (оба вида

обитают в Крыму, где и были собраны для экспериментов). Самец *J. (R.) horni* (из Армении) даже спарился с самкой *J. (Solaniterna) subsolana* (Staudinger, 1862) (из Крыма). Но самое активное половое поведение наблюдалось между аллопатрическими видами: самец *Rh. (Wiegelia) amasina* (Herrich-Schäffer, 1851) (из Турции) возбуждался в присутствии самки *Rh. (Rh.) pruni* (из Крыма). Эти факты свидетельствуют в пользу того, что виды, не скрещивающиеся вследствие изоляции в пространстве или репродуктивной изоляции (сезонной, биотопической, этологической, механической), могут иметь схожий качественный и количественный состав половых феромонов.

Обзор имеющейся научной литературы по привлекающим молекулам *Zygaenidae* показывает, что вопросы химической коммуникации данного семейства изучены недостаточно, а структура половых феромонов и аттрактантов выяснена только для небольшого числа видов двух из пяти подсемейств: *Procridinae* и *Zygaeninae*. Если для *Zygaeninae* аттрактивной способностью обладают сложные эфиры уксусной кислоты и высших непредельных спиртов, то для *Procridinae* – сложные эфиры бутанола-2 и высших непредельных карбоновых кислот. Углеводородные радикалы аттрактивных молекул, содержат чётное количество атомов углерода: 12, 14, 16. При этом в непредельных радикалах единственная двойная связь расположена, как правило, у нечётных атомов углерода (пятого, седьмого, девятого или одиннадцатого) в *цис*-конфигурации. Перечисленные признаки являются отражением общих правил строения привлекающих молекул *Lepidoptera*, что, возможно, объясняется особенностями их биосинтеза (Roelofs, 1995; Ando et al., 2004; Francke, Schulz, 2010).

В двух подсемействах *Zygaenidae*, для которых известны аттрактивные вещества, используются разные варианты сложных эфиров, тогда как в этих таксономических группах близкородственные виды используют уникальные соотношения общих компонентов.

1.3. Перспективы использования половых аттрактантов в агробиоценозах и естественных биотопах

Возрастающая интенсивность загрязнения окружающей среды, а также снижение качества сельскохозяйственной продукции вследствие активного применения пестицидов определяют высокую потребность в эффективных биологических методах контроля и управления численностью вредителей. Половые феромоны, благодаря высокой селективности и низкой токсичности, могут успешно использоваться для этих целей (Феромоны в сельском и лесном хозяйстве: практика и перспективы, 2010; Witzgall et al., 2010; Хилевский, 2016; Lance et al., 2016; Wilson et al., 2017), оказывая меньшее воздействие на окружающую среду, чем пестициды широкого спектра (Жаркова, Льгова, 1986; Сметник, Шумаков, 1986; Witzgall, 2001). Методы мониторинга на основе феромонов позволяют выявлять целевые виды с минимальным перекрёстным привлечением других видов (Millar et al., 2016).

Однако основной проблемой такого способа контроля вредителей остаётся выделение, идентификация и искусственный синтез феромонов, часто имеющих сложную пространственную организацию молекул и многокомпонентный состав (Одиноков, Серебряков, 2001; Ишмуратов и др., 2008, 2012а, 2012б; Efetov, Beketov, 2010; Шафиков и др., 2011; Suckling et al., 2013; Bouwer et al., 2015). В этих условиях наиболее перспективным оказывается поиск аттрактивных молекул, которые сегодня успешно заменяют дорогостоящие природные феромоны (Landolt, Heath, 1987; Коншин и др., 2011; Efetov et al., 2012; Ray et al., 2012; Xu et al., 2012; Ефетов и др., 2012, 2013; Камаев и др., 2013; Landolt et al., 2014).

Исследования последних лет направлены на повышение эффективности биологической защиты растений от видов-вредителей с помощью аттрактивных веществ: феромонный фитосанитарный мониторинг для определения уровня

экономически значимого повреждения сельскохозяйственных, садовых или лесных культур и установление оптимальных сроков обработки их пестицидами (Гричанов, Овсянникова, 2005; Феромоны в сельском и лесном хозяйстве: практика и перспективы, 2010; Рябчинская и др., 2013; Chen et al., 2013); интегрированный метод борьбы для снижения количества инсектицидов («attract and kill» или «lure and kill») (Милевская, 2009; Suckling et al., 2016; Czarnobai De Jorge et al., 2017); массовый отлов самцов и создание эффекта «самцового вакуума» (El-Sayed et al., 2006; Suckling et al., 2015; Pinero, Dudenhoeffer, 2018); феромонная дезориентация и препятствование спариванию (Van der Pers, Minks, 1998; Stelinski et al., 2014; Пачкин и др., 2016; Lance et al., 2016; Higbee et al., 2017); применение электронных феромонных ловушек для осуществления автоматизированного удалённого мониторинга (Wilson et al., 2017); совместное использование половых феромонов и кайромонов растений-хозяев (Suckling, 2008; Stelinski et al., 2013; Gregg et al., 2018).

Исторически сложилось так, что в первую очередь изучаются половые феромоны видов-вредителей, а не аттрактивные молекулы редких или находящихся под угрозой исчезновения видов (Oleander et al., 2015; Larsson, 2016), для которых характерна очень низкая плотность популяций. Тем не менее половые феромоны и аттрактанты – это действенный инструмент для обнаружения таких видов в биоценозах, уточнения границ их ареала, изучения биологии и проведения исследований по их сохранению (Svensson et al., 2012; Burman et al., 2014; Ray et al., 2014; Yan et al., 2015; König et al., 2016). Более того, эксперименты с половыми аттрактантами в природных экосистемах могут привести к открытию новых для науки видов (Keil, 2016).

Мониторинг видов-индикаторов на основе синтетических половых феромонов и аттрактантов также полезен для определения точек биоразнообразия земного шара и для характеристики общих изменений экологического

благополучия окружающей среды в ответ на ландшафтные, климатические или другие изменения (Larsson, 2016).

В семействе Zygaenidae есть как редкие, охраняемые виды, так и серьёзные вредители виноградарства и садоводства, а часто встречающиеся виды благодаря своей яркой, хорошо заметной окраске и дневному образу жизни могут быть выбраны в качестве удобных биоиндикаторов (Efetov, 2005; Ryrholm, 2014; Ефетов и др., 2017; Tarmann, 2019). Накопление данных о химической коммуникации Zygaenidae поможет в решении проблемных вопросов филогении и биосистематики данной группы Lepidoptera, а синтез новых половых аттрактантов на основе доступного сырья необходим как для разработки мер охраны исчезающих видов и методов борьбы с видами-вредителями сельского хозяйства, так и для создания схем оценки экологического состояния окружающей среды в исследуемых регионах, что, в свою очередь, будет способствовать повышению уровня безопасности и улучшению здоровья населения.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Прогнозирование молекулярной структуры половых аттрактантов *Procridinae (Zygaenidae)*

Объект исследования – синтетические сложные эфиры вторичного бутилового спирта и высших непредельных карбоновых кислот. Предметом исследования стало их строение, аттрактивные свойства и видоспецифичность по отношению к представителям подсемейства *Procridinae (Zygaenidae)* и другим биологическим видам.

Целенаправленному синтезу новых соединений, обладающих определённой биологической активностью, предшествовало молекулярное конструирование и прогнозирование химических соединений с комплексом необходимых свойств. В настоящее время ценность методов, в основе которых лежит именно их предсказательная способность, в связи с огромным количеством химических соединений (свыше 180 миллионов органических и неорганических веществ зарегистрировано службой Chemical Abstracts Service (CAS, 2021), одним из крупнейших поставщиков в области химической информации), возрастает с каждым годом. С научной точки зрения выбранные методы базируются на знании, что свойства химического вещества и его поведение в физико-химических и биологических системах определяются молекулярной структурой (Hansch, Leo, 1979). Для выявления связей между строением вещества и его биологической активностью используются как методы визуально-логические, так и формализованно-расчётные, компьютерные (Тюрина и др., 2007; Фильц, Поройков, 2012; Арсланов и др., 2015; Филимонов и др., 2018). Поскольку применение последних было ограничено отсутствием информации о пространственной структуре макромолекулы-мишени (обонятельного рецептора), то для молекулярного конструирования химического строения половых

аттрактантов, нужно было сначала понять, какие факторы в наибольшей степени обуславливают необходимые свойства.

Прогнозирование молекулярной структуры потенциальных половых аттрактантов Procridae осуществлялось на основе обобщения и систематизации литературных данных о химическом составе и строении известных половых феромонов и половых аттрактантов Procridae (Ефетов, Кучеренко, 2018а). Были выявлены основные признаки, которые предположительно могли определять биологическую активность исследуемых молекул как половых аттрактантов, привлекающих самцов, а именно:

- 1) принадлежность к классу сложных эфиров, образованных вторичным бутиловым спиртом и ненасыщенной высшей карбоновой кислотой;
- 2) наличие двойной связи с *цис*-конфигурацией в кислотном радикале;
- 3) содержание чётного количества атомов углерода (12, 14 или 16) в кислотном радикале сложного эфира;
- 4) наличие одного хирального центра (асимметрического атома углерода) в спиртовом радикале и, как следствие, оптическая активность молекулы сложного эфира.

2.2. Целенаправленный синтез половых аттрактантов Procridae

На основе знания общих особенностей молекулярной структуры половых феромонов Procridae, гипотетически ответственных за возбуждение особей, осуществление направленного поиска особей противоположного пола и активацию полового поведения, были синтезированы сложные эфиры с заданными структурными особенностями.

Синтез *втор-бутилдодецен-2-оата* осуществляли из додекановой кислоты (Украина) и вторичного бутилового спирта (Sigma-Aldrich, Германия) в три этапа по методике, описанной Ефетовым и др. (2014а):

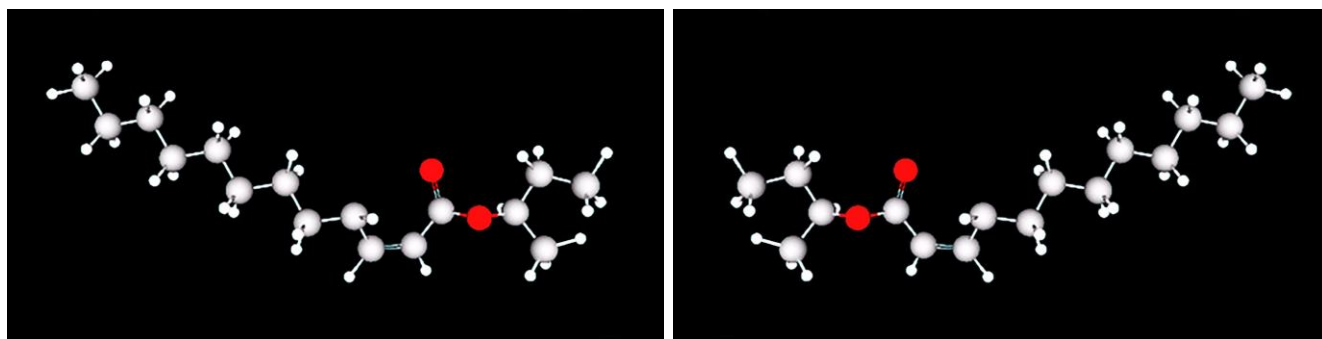
1) бромирование додекановой кислоты с получением 2-бромдодекановой кислоты;

2) образование сложного эфира *втор*-бутил-2-бромдодеcanoата при взаимодействии 2-бромдодекановой кислоты с вторичным бутиловым спиртом в условиях кислотного катализа;

3) образование двойной связи во втором положении в кислотном радикале сложного эфира *втор*-бутил-2-бромдодеcanoата в присутствии хинолина с целью получения *втор*-бутилдодецен-2-оата.

Химическую структуру *втор*-бутилдодецен-2-оата подтверждали методом ^1H -ЯМР-спектроскопии (спектрометр «Varian VXR-400», 400 МГц, внутренний стандарт – тетраметилсилан). Содержание целевого эфира определяли газожидкостной хроматографией (хроматограф «Цвет-500»). Продукт представлял собой оптически неактивную рацемическую смесь, состоящую из эквимольных количеств *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата (оптическое вращение определяли на поляриметре «Polamat A» (Carl Zeiss Jena, Германия), $\lambda=546$ нм). Данный эфир маркировали как «EFETOV-2».

Синтез *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата осуществляли в три стадии по описанной выше методике, но для реакции этерификации использовали хиральный субстрат: вместо рацемической смеси бутанола-2 (Sigma-Aldrich, Германия) использовали (*R*)-(-)-бутанол-2 (99%, Sigma-Aldrich, США) или (*S*)-(+)-бутанол-2 (99%, Sigma-Aldrich, США) (Ефетов, Кучеренко, 2021б). Оптическая активность *втор*-бутилового спирта в ходе данных химических превращений не изменяется (Уоллинг, 1960), поэтому в результате получили два энантиомерных сложных эфира: левовращающий (*R*)-*втор*-бутилдодецен-2-оат и правовращающий (*S*)-*втор*-бутилдодецен-2-оат (оптическое вращение исследовали на поляриметре «Polamat A» (Carl Zeiss Jena, Германия), $\lambda=546$ нм). Маркировали соответственно: (*R*)-*втор*-бутилдодецен-2-оат как «EFETOV-S-2»; (*S*)-*втор*-бутилдодецен-2-оат как «EFETOV-S-S-2» (Рисунок 2.1).



а)

б)

Рисунок 2.1. (а) – (*R*)-втор-бутилдодецен-2-оат (аттрактант EFETOV-S-2); (б) – (*S*)-втор-бутилдодецен-2-оат (аттрактант EFETOV-S-S-2). Модель молекул построена с помощью компьютерной программы «VChemLab8» (МирГТУ, Россия). Красным цветом выделены атомы кислорода.

Синтез сложных эфиров на основе жирных кислот рыбьего жира. В работе использовали бутанол-2 (Sigma-Aldrich, Германия) и рыбий жир (Лубнифарм, Украина) как источник жирных кислот. Гидролитическое расщепление жира, как и последующую реакцию этерификации, проводили в кислой среде с концентрированной серной кислотой. Для экстрагирования целевого продукта органического происхождения использовали *n*-гексан (Panreac, Испания). Затем перегоняли под вакуумом, отбирая фракцию с температурой кипения 135°C (25–30 мм рт. ст.). Полученную маслянистую, светло-жёлтую, прозрачную жидкость со специфическим запахом маркировали «C1Oil 135°» (Ефетов и др., 2016а).

2.3. Методы оценки биологической активности половых аттрактантов

Основную гипотезу исследования (а именно: энантимеры *втор-бутилдодецен-2-оата* – возможные половые аттрактанты представителей семейства *Zygaenidae*) верифицировали путем полевых экспериментов, в ходе которых проводили сравнительный скрининг синтезированных сложных эфиров.

Половые аттрактанты наносили на резиновые диспенсеры (пробки от пенициллиновых пузырьков с внутренним диаметром 1 см) в объёмах 1, 10, 20, 50, 100, 150, 200 мкл. После полной адсорбции аттрактанта пробки закрепляли в картонные прямоугольные полоски размером 25 x 70 мм (приманки). При необходимости длительного хранения резиновые пробки с аттрактантом упаковывали в фольгу и помещали в морозильную камеру.

Промаркированные приманки фиксировали в прозрачные пластиковые дельта-ловушки со сменными липкими пластинами диаметром 10 x 15 см на расстоянии нескольких сантиметров от клеевой поверхности (Рисунок 2.2). Использовали клей Tanglefoot® (США), не имеющий запаха и не содержащий инсектициды и пестициды.

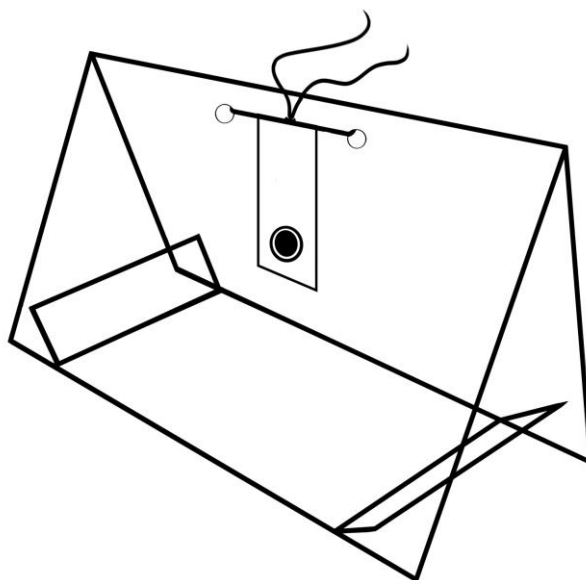


Рисунок 2.2. Дизайн пластиковой адгезивной дельта-ловушки с приманкой.

Ловушки с приманками (опытные) закрепляли в выбранных биотопах на ветках растений или другой опоре на высоте 1–1,5 м от земли. На расстоянии не менее 10 м размещали контрольную ловушку, содержащую картонную прямоугольную полоску с идентичной резиновой пробкой, но не пропитанной аттрактантом. В случае использования адгезивных ловушек с разными типами приманок в одном биотопе выдерживали расстояние между ними более 10 м. Ловушки в биотопах размещали заблаговременно до начала лёта целевых видов. Замену диспенсеров не проводили в течение всего времени наблюдений. Ловушки проверяли в среднем один раз в 7–10 дней. Замена липких пластин осуществлялась при наличии на них отловленных имаго, как правило, при каждой проверке.

Индикатором привлекающей способности синтезированных половых аттрактантов было наличие особей конкретного вида в опытных ловушках и отсутствие таковых в контрольных ловушках. Главный критерий активности аттрактанта – количество и пол привлечённых особей. По данным показателям оценивали не только видовую и половую специфичность аттрактантов, но и оптимизировали его состав с целью повышения эффективности в качестве средства мониторинга целевых видов. Результаты полевых испытаний анализировали с помощью непараметрических критериев: Краскела–Уоллиса для оценки групповых различий и *U*-критерия Уилкоксона (Манна–Уитни) для попарного сравнения (Лакин, 1990). Статистическая обработка данных и визуализация результатов выполнялись в программе PAST v3.23 и в программной среде R (R Core Team, 2020).

Для оценки привлекательности половых аттрактантов кроме стационарных ловушек применяли также переносные приманки, которые выкладывали на камни вблизи поверхности земли, закрепляли на стеблях травянистых растений или одежде исследователя, который медленно пересекал биотоп.

Видовую принадлежность привлечённых имаго определяли в лабораторных условиях по морфологическим признакам, в том числе и по строению гениталий, совместно с научным руководителем, за что автор выражает ему глубокую благодарность.

Сведения о составе половых феромонов и химической структуре половых аттрактантов привлечённых видов, а также их научную новизну проверяли по электронной глобальной базе данных «The Pherobase» (El-Sayed, 2021), находящейся в свободном доступе и регулярно обновляемой.

2.4. Материал и районы исследования

Полевые исследования выполняли в течение 2014–2018 годов самостоятельно в Крыму, а также с помощью научного руководителя и учёных Австрии, Албании, Франции, Турции, Швеции и Японии в Албании, Греции, Испании, Лаосе, Таиланде, Таджикистане, Турции, Швеции, Японии.

Биологический материал собирали во время полевых экспедиций в Крыму совместно с научным руководителем. В случае тестирования половых аттрактантов за пределами полуострова материал предоставлял научный руководитель и зарубежные коллеги. Описание биотопов, где тестировали синтетические половые аттрактанты, количество ловушек, а также время наблюдений, представлены ниже.

В Крыму (основном районе исследований) в течение четырёх лет с 2014 по 2017 года полевой скрининг синтетических половых аттрактантов проводился в природных биотопах и в агробиоценозах (Рисунок 2.3). Было выполнено более 200 полевых экспериментов по изучению биологической активности синтезированных сложных эфиров и их смесей, а именно: рацемической смеси *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-2), *R*-энантиомера *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-2), *S*-энантиомера *втор*-бутилдодецен-2-оата

(EFETOV-S-S-2), а также сложных эфиров на основе бутанола-2 и жирных кислот рыбьего жира (C1Oil 135°).

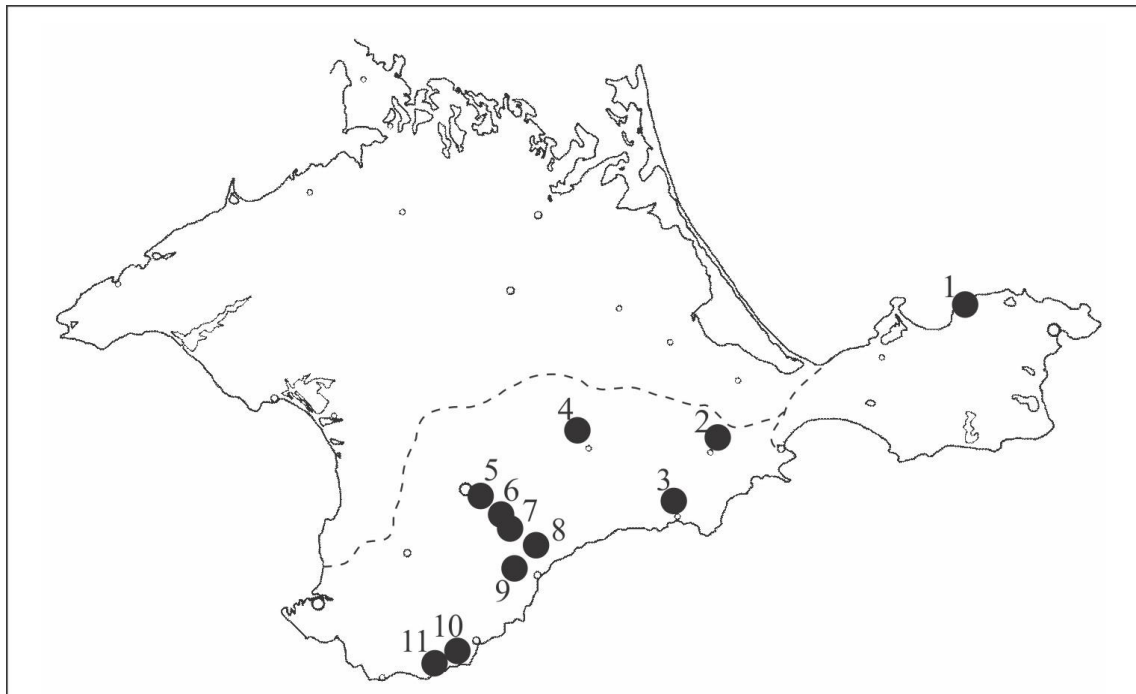


Рисунок 2.3. Карта Крыма с указанием биотопов, исследованных с помощью синтетических половых аттрактантов.

Биотоп 1. Керченский п-ов, окр. с. Золотое, целинный степной участок. Период наблюдений: 18.04–09.07.2015; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2.

Биотоп 2. Окр. г. Старый Крым, гора Агармыш, поляна в лиственном лесу. Период наблюдений: 11.06–23.07.2017; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2.

Биотоп 3а. Южный берег Крыма, окр. г. Судак, Дачное, промышленный виноградник, 100–110 м над уровнем моря. Период наблюдений: 03.05–27.07.2014; ловушки: две – контрольные, три – EFETOV-2, одна – C1Oil 135°.

Биотоп 3б. Южный берег Крыма, окр. г. Судак, Дачное, поляна в лиственном лесу на склоне горы на удалении 1,5–2 км от виноградника, 158 м над

уровнем моря. Период наблюдений: 24.05–27.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2.

Биотоп 4. Окр. г. Белогорск, гора Сары-Кая, остепнённый склон у известковых скал. Период наблюдений: 03.05–27.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – ClOil 135°; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 09.05–15.07.2015; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2. Период наблюдений: 30.04–12.07.2016; ловушки: одна – контрольная, три – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2.

Биотоп 5. Окр. г. Симферополь, Битак, склоны у известковых скал, покрытые травянистой растительностью и кустарниками (включая *Rosa*). Период наблюдений: 13.05–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 17.06.2015; приманки EFETOV-S-2. Период наблюдений: 30.04–12.07.2016; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2; приманки EFETOV-2.

Биотоп 6. Юго-восточнее г. Симферополь, окр. с. Краснолесье, поляна в лиственном лесу. Период наблюдений: 17.05–12.07.2016; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2.

Биотоп 7а. Гора Чатыр-Даг, поляна в лиственном лесу, 466 м над уровнем моря. Период наблюдений: 17.05–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, две – EFETOV-2; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 26.05–21.07.2015; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2.

Биотоп 7б. Гора Чатыр-Даг, покрытый травой склон ниже края лиственного леса, 514 м над уровнем моря. Период наблюдений: 31.05–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 26.05–21.07.2015; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2. Период наблюдений: 17.05–20.07.2016; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2.

Биотоп 7в. Гора Чатыр-Даг, покрытый травой склон выше края лиственного леса, 555 м над уровнем моря. Период наблюдений: 25.05–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 26.05–21.07.2015; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2.

Биотоп 8а. Южный берег Крыма, окр. г. Алушта, Лучистое, заброшенный виноградник (с *Rosa* и *Pyrus*), 376 м над уровнем моря. Период наблюдений: 04.05–07.08.2014; ловушки: одна – контрольная, две – EFETOV-2, одна – ClOil 135°; приманки EFETOV-2. Период наблюдений: 19.05–07.08.2015; ловушки: одна – контрольная, четыре – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2. Период наблюдений: 17.05–20.07.2016; ловушки: одна – контрольная, три – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2. Период наблюдений: 12.06–02.08.2017; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2.

Биотоп 8б. Южный берег Крыма, окр. г. Алушта, Лучистое, склон, поросший кустами *Rosa* в 200–300 м от заброшенного виноградника, 388 м над уровнем моря. Период наблюдений: 04.05–07.08.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2; приманки EFETOV-2.

Биотоп 9. Южный берег Крыма, окр. г. Алушта, Изобильное, промышленный виноградник. Период наблюдений: 04.05–07.08.2014; ловушки: одна – контрольная, две – EFETOV-2, одна – ClOil 135°; приманки EFETOV-2.

Биотоп 10. Южный берег Крыма, окр. г. Ялта, пгт. Гаспра, субтропический парк с разными видами винограда (гибрид *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch × *P. quinquefolia* (L.) Planch., *P. tricuspидata* (Siebold & Zucc.) Planch., *Vitis vinifera* L.). Период наблюдений: 21.06–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, одна – EFETOV-2; приманки EFETOV-2.

Биотоп 11. Южный берег Крыма, г. Алушка, кусты винограда *V. vinifera* L. на улице города. Период наблюдений: 09.05–31.07.2014; ловушки: одна – контрольная, две – EFETOV-2, одна – ClOil 135°; приманки EFETOV-2.

После подтверждения привлекательности новых половых аттрактантов для самцов нескольких видов Procridinae полевые испытания были продолжены в других странах мира: Албании, Греции, Испании, Лаосе, Таиланде, Таджикистане, Турции, Швеции, Японии. В целом, с 2015 по 2018 года за пределами Крыма было проведено ещё свыше 150 полевых экспериментов.

Албания. Испытания выполняли на юге Албании с 22 мая по 30 сентября 2017 года в восьми промышленных виноградниках семи муниципалитетов: Девол (Devoll), Колонье (Kolonjë), Дропул (Dropull), Конисполь (Konispol), Влёра (Vlorë), Патос (Patos), Фиери (Fier). В каждом биотопе устанавливали по четыре ловушки: одна – контрольная, одна – с половым аттрактантом EFETOV-2, две – с синтетическим половым феромоном самок *Th. ampellophaga* (Subchev et al., 1998).

Греция. С 15 по 22 сентября 2018 года приманки EFETOV-2 тестировали на полуострове Касандра (Kassandra peninsula) на севере Греции. Было исследовано двадцать биотопов по направлению с севера на юг.

Испания. Полевые эксперименты с синтетическими половыми аттрактантами проводили в провинциях Барселона (Barcelona), Льейда (Lleida) (13.06–20.06.2017) и Куэнка (Cuenca) (09.07–13.07.2018). В семи разных биотопах оценивали аттрактивность приманок EFETOV-2, EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2. В качестве контроля использовали картонную прямоугольную полосу с идентичной резиновой пробкой, не пропитанной аттрактантом.

Лаос. С 8 по 30 мая 2015 года использовали приманки EFETOV-2 в полевых экспедициях в провинции Фонсаван (Phonsavan) в Северном Лаосе.

Таджикистан. С 1 по 20 июля 2015 года приманки EFETOV-2 тестировали в полевых условиях в четырёх биотопах на Гиссарском, Дарвазском и Туркестанском хребтах.

Таиланд. С 12 по 28 мая 2017 года в провинциях Чиангмай (Chiang Mai) и Чианграй (Chiang Rai) на севере Таиланда оценивали привлекательность приманок EFETOV-S-S-2.

Турция. В 2016 году синтетические половые аттрактанты тестировали в Восточной Фракии (европейской части Турции). Ловушки (одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2) были установлены в десяти биотопах в провинциях Стамбул (İstanbul), Кыркларели (Kırklareli), Текирдаг (Tekirdağ), Эдирне (Edirne). Период наблюдений: 18.05–29.06.2016.

В 2017 году полевой скрининг половых аттрактантов проводили в Центральной Анатолии (азиатской части Турции). Ловушки (одна – контрольная, одна – EFETOV-2, одна – EFETOV-S-2, одна – EFETOV-S-S-2) были установлены в биотопах шести провинций: Кайсери (Kayseri), Нигде (Niğde), Невшехир (Nevşehir), Аксарай (Aksaray), Караман (Karaman), Конья (Konya). Период наблюдений: 13.05–09.07.2017.

Швеция. Полевые испытания приманок EFETOV-2 и EFETOV-S-2 проводили на юге Швеции, провинции Сконе (Skåne) и в центральной части страны, провинции Естрикланд (Gästrikland). Период наблюдений: 22.06–22.07.2016; 26.06–20.07.2017.

Япония. В течение двух лет проводили полевые испытания на острове Сикоку в городе Наруто в префектуре Токусима (Naruto, Tokushima). Использовали ловушки с аттрактантом EFETOV-2 (12.06–12.07.2014) и EFETOV-S-2 (21.05–06.07.2016). В каждом биотопе присутствовали контрольные ловушки.

Таким образом, во всех районах исследования в биотопах, где устанавливали стационарно ловушки с разными типами приманок, обязательно использовали контрольные ловушки (без аттрактантов). Выбранный нами способ тестирования активности половых аттрактантов с помощью переносных приманок наличия отрицательного контроля не предусматривал (исключение составляют отдельные полевые эксперименты, проведённые в Испании в 2018 году).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Получение исчерпывающей информации о системе половых феромонов какого-либо биологического вида очень затруднено и предполагает использование комплекса лабораторных и полевых методов, причём оценка биологической активности выявленных макро- и микрокомпонентов феромонов в условиях агробиоценозов и природных биотопов, как правило, происходит на завершающих этапах исследования. Наоборот, в случае синтеза соединений, которые с большой долей вероятности могут обладать аттрактивными свойствами, из практических соображений полезно начинать экспериментальную работу именно с полевого скрининга. При этом можно выделить два основных этапа исследований:

- 1) тестирование синтетических половых аттрактантов для подтверждения их биологической активности в отношении конкретных биологических видов;
- 2) проведение работ по оптимизации количественного и качественного состава привлекающих приманок.

Таким образом, первоначальная цель полевых экспериментов – доказать аттрактивность и видоспецифичность синтезированных соединений. Под *аттрактивностью* следует понимать свойство привлекать, «притягивать» к себе животных, прежде всего целевой группы. *Видоспецифичность* – это свойство какого-либо признака характеризовать только один вид организмов по сравнению с другими видами, а также свойство пары биологических веществ (например, полового феромона (аттрактанта) и его рецептора) избирательно взаимодействовать только или преимущественно друг с другом. Видоспецифичность каждого аттрактанта мы оценивали по доле привлечённых особей целевой группы Procridinae от общего количества особей всех видов Lepidoptera, обнаруженных в ловушках.

3.1. Аттрактивность и видоспецифичность рацемической смеси энантиомеров *втор-бутилдодецен-2-оата* (EFETOV-2)

Полевой скрининг рацемической смеси *R*- и *S*-энантиомеров *втор-бутилдодецен-2-оата* (EFETOV-2) сначала проводили в Крыму. В 2014 году клеевые ловушки с приманками были установлены в различных биотопах, указанных как местообитания видов *Zygaenidae* (по Efetov, 2005). На каждом опытном участке закрепляли пустую ловушку соответствующей конструкции без синтетического аттрактанта, которая служила отрицательным контролем. Дополнительно изучали поведенческую реакцию самцов целевых видов в биотестах с переносными приманками, которые выкладывали на камни или закрепляли на стеблях растений.

Полученные результаты подтвердили выдвигаемую нами гипотезу об аттрактивности *втор-бутилдодецен-2-оата* для представителей семейства *Zygaenidae*. Было установлено, что все привлечённые особи *Zygaenidae* – это самцы, относящиеся к разным видам подсемейства *Procridinae*. Последний факт хорошо объясняется сходством молекулярного строения синтезированного нами сложного эфира с известными половыми феромонами самок *Procridinae*. Отличие заключается лишь в длине углеводородного радикала жирной кислоты и/или положении в нём двойной связи (Ефетов и др., 2016в). Применение EFETOV-2 продемонстрировало его высокую эффективность по привлечению в Крыму самцов трёх видов: *Theresimima ampellophaga*, *Jordanita (Tremewanina) notata* и *J. (Jordanita) graeca* (Jordan, 1907). Кроме того, самцы *Rhagades (Rhagades) pruni*, *Adscita (Adscita) geryon*, *J. (J.) globulariae* (Hübner, 1793) и *J. (Solaniterna) subsolana* относительно регулярно, но в малом количестве обнаруживались в ловушках или подлетали к приманкам (Таблица 3.1). При этом не привлекались к EFETOV-2 некоторые виды *Procridinae* нередкие в исследуемых биотопах, такие как *J. (Roccia) budensis* (Speyer & Speyer, 1858) и *J. (J.) chloros* (Hübner, 1813).

Таблица 3.1. Сравнительная эффективность полового аттрактанта EFETOV-2 по привлечению видов Proctridinae (результаты экспериментов 2014 года в Крыму)

Название вида	Общее количество самцов, отловленных ловушками	Количество ловушек в биотопе	Количество самцов, привлечённых к переносным приманкам
Биотоп 3а, окр. г. Судак, Дачное, промышленный виноградник, 100–110 м			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	104	3	-
<i>Jordanita graeca</i>	1	3	-
Биотоп 3б, окр. г. Судак, Дачное, поляна в лиственном лесу, 158 м			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	6	1	-
Биотоп 4, окр. г. Белогорск, гора Сары-Кая, остепнённый склон			
<i>Jordanita notata</i>	124	1	1
<i>Jordanita graeca</i>	0	1	10
Биотоп 5, окр. г. Симферополь, Битак, покрытый травой и кустарниками склон			
<i>Adscita geryon</i>	0	1	8
Биотоп 7а, гора Чатыр-Даг, поляна в лиственном лесу, 466 м			
<i>Jordanita globulariae</i>	3	2	0
Биотоп 7б, гора Чатыр-Даг, покрытый травой склон, 514 м			
<i>Jordanita globulariae</i>	2	1	0
Биотоп 8а, окр. г. Алушта, Лучистое, заброшенный виноградник, 376 м			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	75	2	0
<i>Rhagades pruni</i>	2	2	0
<i>Jordanita graeca</i>	1	2	2
<i>Jordanita subsolana</i>	2	2	0
Биотоп 8б, окр. г. Алушта, Лучистое, склон, поросший кустами <i>Rosa</i> , 388 м			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	10	1	0
<i>Jordanita graeca</i>	0	1	43
Биотоп 9, окр. г. Алушта, Изобильное, промышленный виноградник			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	34	2	0
<i>Jordanita graeca</i>	1	2	0
<i>Jordanita subsolana</i>	1	2	0
Биотоп 10, окр. г. Ялта, пгт. Гаспра, субтропический парк			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	37	1	19
Биотоп 11, г. Алушка, кусты винограда <i>V. vinifera</i> L. на улице города			
<i>Theresimima ampellophaga</i>	47	2	6

Примечание. В контрольных ловушках не было обнаружено ни одного представителя Proctridinae. «-» – эксперимент не проводился.

В ходе экспериментов мы наблюдали два разных типа поведенческих ответов привлекаемых особей (Efetov et al., 2015a). Самцы таких видов, как *Th. ampellophaga* и *J. (T.) notata*, не только подлетали к аттрактанту, но и успешно накапливались на клеевых вкладышах ловушек с приманками (Рисунок 3.1).



а)

б)

Рисунок 3.1. Самцы *Theresimima ampellophaga*, привлечённые к аттрактанту EFETOV-2 на переносных приманках (а) и в стационарной ловушке с клеевым вкладышем (б).

Представители других видов, например, *A. (A.) geryon* и *J. (J.) graeca*, хоть и подлетали на близкое расстояние к переносным приманкам, проявляя типичное брачное поведение, характерное для самцов Procridinae, но в стационарных ловушках либо отсутствовали, либо обнаруживались в единичных экземплярах (Efetov et al., 2016a). По-видимому, в воздушном пространстве внутри ловушки создаётся слишком высокая концентрация аттрактанта, дезориентирующая бабочек. Это предположение подтверждает следующий факт. В 2014 году две «свежеприготовленные» приманки с аттрактантом EFETOV-2 привлекали до четырёх самцов *A. (A.) geryon*, которые в течение первых 15–20 минут

эксперимента подлетали к резиновым пробкам на близкое расстояние от 5 до 20 см. В 2016 и 2018 годах мы наблюдали активное «роение» самцов *A. (A.) geryon* (до 60 особей) вокруг тех же двух приманок. Вероятно, длительное хранение могло вызвать существенное снижение концентрации аттрактанта за счёт его испарения и, как следствие, повышение эффективности EFETOV-2 по привлечению самцов указанного вида.

Необходимо отметить, что половые феромоны большинства видов многокомпонентны, и видоспецифичность сигнала достигается уникальным сочетанием основных и минорных соединений, входящих в их состав (Arn et al., 1996; El-Sayed, 2021). При этом роль минорных компонентов до сих пор однозначно не установлена. Одни авторы выдвигают гипотезу, что неравенство концентраций всех составляющих феромона несёт дополнительную информацию, возможно, о расстоянии до источника сигнала, т.е. самки (Лебедева и др., 1984; Волкова, 2011); другие полагают, что минорные компоненты играют важную роль в репродуктивной изоляции близких видов (Гричанов, Овсянникова, 2005); третьи считают, что отдельные составляющие феромона самки последовательно запускают определённую стадию полового поведения самца (Shorey, 1976). В многочисленных экспериментах мы наблюдали, как самцы *A. (A.) geryon* и *J. (J.) graeca* быстро приближались к переносным приманкам EFETOV-2 с визуально различного расстояния, активно двигали антеннами, кружили вокруг резиновых пробок, часто даже совершая посадку на них, а через несколько минут улетали. Возможно, половые феромоны самок этих видов многокомпонентны, а *R*- и *S*-энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата, входящие в состав аттрактанта EFETOV-2, играют роль минорных соединений в природной феромонной композиции либо структурно на них похожи.

Необходимо проведение дополнительных исследований по оценке биологической активности EFETOV-2 в отношении данных видов с разными конструкциями ловушек, дозами аттрактанта и комбинациями его компонентов.

Самая высокая аттрактивность EFETOV-2 была отмечена для самцов *J. (T.) notata*. Среднее количество отловленных самцов одной ловушкой в неделю – $30,53 \pm 9,60$. Максимальная уловистость ловушки за неделю составила 56 экземпляров, что соответствовало практически полной насыщенности липкого слоя (Рисунок 3.2) (Efetov et al., 2016a).



Рисунок 3.2. Ловушка с аттрактантом EFETOV-2 с 56 отловленными самцами *Jordanita notata*. Крым, биотоп 4, окр. г. Белогорск, гора Сары-Кая, 01.06.2014.

Известно, что половыми аттрактантами для самцов *J. (T.) notata* являются такие двухкомпонентные смеси, как $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$ (1:1 или 1:0,5), $2R-7Z=12 + 2R-9Z=14$ и $2R-7Z=12 + 2S-9Z=14$ (Subchev et al., 2010; Efetov et al., 2015b; Razov et al., 2017). Причём из всех выше указанных смесей самая высокая эффективность характерна для рацемической смеси *R*- и *S*-энантиомеров *цис*-2-бутилдодецен-7-оата – $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$ (1:1). Следует отметить, что именно этот половой аттрактант по составу и строению его компонентов наиболее близок

к EFETOV-2. Однако синтезированный нами аттрактант обладает гораздо большей активностью, что подтверждается следующим примером. В 2006 году при тестировании $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$ в Крыму в том же биотопе, где в 2014 году мы проводили полевые испытания, при экспериментах К. А. Ефетова было привлечено 35 самцов *J. (T.) notata* двумя аттрактивными ловушками за весь учётный период с 7 мая по 21 июня (Subchev et al., 2010), что сравнимо со средним количеством отловов одной ловушкой в неделю при применении EFETOV-2.

Высокая эффективность EFETOV-2 как полового аттрактанта была установлена и для самцов *Theresimima ampellophaga*. Этот вид является опасным вредителем виноградарства с древнеримских времен (Costa, 1857; Issekutz, 1957a, 1957b). Он широко распространён в Средиземноморском регионе (Tarmann, 2003; Subchev et al., 2008a, 2008b), в том числе и на Южном берегу Крыма (Ефетов, Будашкин, 1990; Efetov, 2005). В начале XX века в Судакской долине гусеницы *Th. ampellophaga* уничтожали до 26% урожая винограда (Фёдоров, 1926). Однако применение инсектицидов привело почти к полному исчезновению вида на полуострове. В середине XX столетия находки в Крыму отсутствовали, а в 1990–2003 годах снова были обнаружены крупные популяции *Th. ampellophaga* (Ефетов, Будашкин, 1990; Efetov, 2005). Экологической нишей стали субтропические парки Южного берега Крыма, куда вид перешёл из своей типичной среды обитания и стал бесконтрольно размножаться, питаясь на декоративных видах *Девичьего винограда* (*Parthenocissus* spp.).

В 2014 году ловушки EFETOV-2 устанавливали в тех локалитетах Крыма, где ранее (Efetov, 2005) были обнаружены популяции *Th. ampellophaga*, а именно: окр. г. Судак (биотопы 3а и 3б), окр. г. Алушта (биотопы 8а, 8б и 9), окр. г. Ялта (биотоп 10) и г. Алушка (биотоп 11). Всего 313 самцов было привлечено к аттрактанту EFETOV-2 (12 ловушек) за первый год исследований на полуострове. Результаты испытаний представлены на Рисунке 3.3.

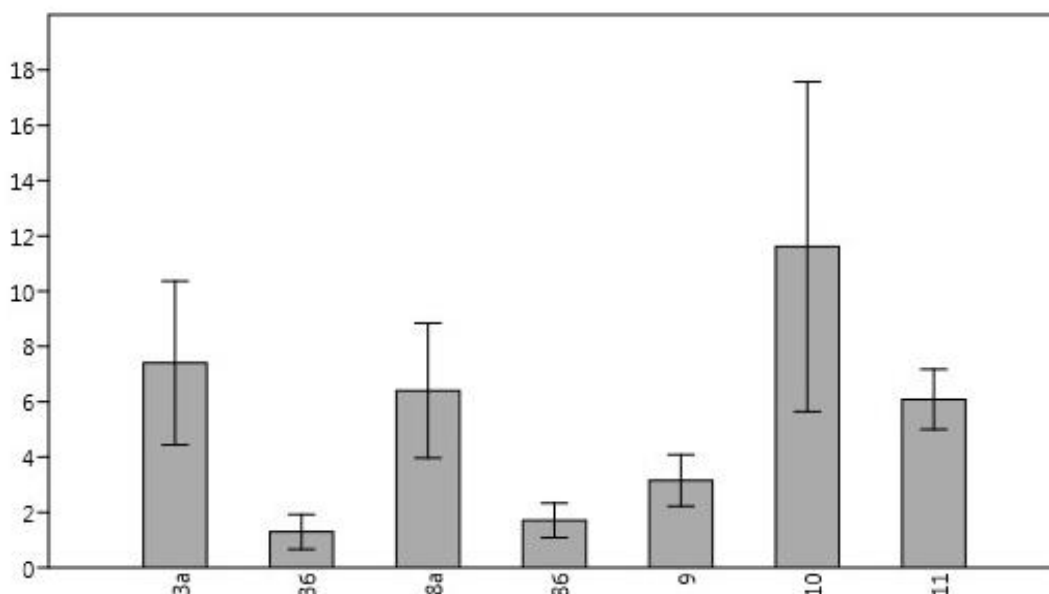


Рисунок 3.3. Среднее количество привлечённых самцов *Theresimima ampellophaga* на одну ловушку EFETOV-2 в неделю ($X \pm Sx$) в разных биотопах Крыма в 2014 г.

Количество самцов в ловушках оказалось высоким и на участках с отдельными одичавшими растениями *Vitis vinifera* L. (биотоп 11), и на территории заброшенных виноградников (биотоп 8а), и даже в некоторых промышленных виноградниках (биотоп 3а), несмотря на регулярную обработку растений инсектицидами. Но самые высокие отловы *Th. ampellophaga* (11,61±5,96 самцов/ловушка-неделя) были в субтропическом парке с декоративными видами винограда в окр. г. Ялта (биотоп 10). Такое увеличение биомассы вредителя в курортно-рекреационной зоне, где применение пестицидов ограничено, очень опасно. В этих условиях контролировать численность вида и бороться с ним можно только с помощью биологических методов. Показатели уловистости ловушек в биотопах 3б и 8б подтверждают высокую активность EFETOV-2 как полового аттрактанта для самцов *Th. ampellophaga*. Эти локалитеты расположены на удалении 300 м (биотоп 8б) и 1,5 км (биотоп 3б) от типичных местообитаний вида, поэтому наличие привлечённых самцов в ловушках лишь подчёркивает значительный радиус активного действия аттрактанта.

В дальнейшем полевой скрининг EFETOV-2 в странах Европы подтвердил его аттрактивность в отношении *Th. ampellophaga*. На севере Греции на полуострове Касандра 16–17 сентября 2018 года к переносным приманкам EFETOV-2 были привлечены три конспецифичных самца (Tarmann et al., 2019). Это первые находки представителей данного вида на полуострове Халкидики (Касандра – самый западный полуостров из трёх, входящих в состав более крупного полуострова Халкидики).

На юге Албании с 22 мая по 30 сентября 2017 года в восьми промышленных виноградниках проводили параллельные испытания полового аттрактанта EFETOV-2 (доза 50 мкл) и синтетической копии полового феромона самок *Th. ampellophaga* 2R-7Z=14 (доза 100 мкг). Как результат, целевой вид был обнаружен впервые для Албании в трёх юго-западных муниципалитетах страны (Таблица 3.2) (Vrenozi et al., 2019).

Таблица 3.2. Результаты сравнительного полевого скрининга полового феромона и полового аттрактанта *Theresimima ampellophaga* в Албании в 2017 году

Название муниципалитета	Тип ловушки	Количество ловушек	Общее количество отловленных самцов <i>Theresimima ampellophaga</i> по датам учёта		
			24–30.06.17	01–06.07.17	01–06.09.17
Конисполь	EFETOV-2	2	-	-	-
	2R-7Z=14	4	8 ♂	-	-
	Контроль	2	-	-	-
Фиери	EFETOV-2	1	-	-	-
	2R-7Z=14	2	-	1 ♂	-
	Контроль	1	-	-	-
Влёра	EFETOV-2	1	-	-	2 ♂
	2R-7Z=14	2	-	-	-
	Контроль	1	-	-	-

Небольшие количества привлечённых особей говорят о низкой плотности популяций данного вредителя в изучаемых районах. Отловы самцов в конце июня – начале июля и начале сентября указывают на присутствие двух поколений *Th. ampellophaga* в Албании. Однако для нашего исследования гораздо важнее другое обстоятельство. При одновременном присутствии в биотопе синтетического полового феромона самок *Th. ampellophaga* и полового аттрактанта EFETOV-2 конспецифичные самцы в начале учётного периода обнаруживались только в феромонных ловушках, а в конце – только в аттрактивных. При этом резиновые диспенсеры с привлекающими веществами не обновлялись весь период наблюдений. Следовательно, аттрактивность EFETOV-2 ниже, чем основного компонента природного полового феромона самок 2R-7Z=14, по крайней мере, в указанных выше дозах в течение полутора месяцев полевых испытаний. Однако половой аттрактант EFETOV-2 остаётся биологически активным более длительный промежуток времени (как минимум 100–110 дней), по-видимому, благодаря медленному освобождению из испарителя (резинового диспенсера) и большей концентрации. Точно установлено, что синтетический феромон 2R-7Z=14 сохраняет высокую активность по привлечению самцов *Th. ampellophaga* в дозе 100 мкг до 40 дней (Subchev et al., 2004), что вполне достаточно для определения динамики лёта одного поколения целевого вида. Однако *Th. ampellophaga* может давать две генерации за сезон в зависимости от климатических и географических условий (Фёдоров, 1926; Larsen, 1980b; Efetov, 2005; Subchev et al., 2006; Can et al., 2010; Toshova et al., 2017; Tarmann et al., 2019). С целью совершенствования метода феромонного мониторинга численности *Th. ampellophaga* оптимально использование полового аттрактанта EFETOV-2. Это позволяет не только обнаруживать вид при очень низкой плотности популяций, но и отслеживать два поколения опасного вредителя без замены приманок, что сокращает как затраты времени, так и экономические расходы.

Тестирование приманок EFETOV-2 в Таджикистане показало их аттрактивность для самцов двух центральноазиатских видов Procridinae: *Adscita (Procriterna) subtristis* (Staudinger, 1887) и *Jordanita (Tremewania) splendens* (Staudinger, 1887) (Ефетов и др., 2016б; Efetov et al., 2016с). Ранее половые феромоны и половые аттрактанты для этих видов известны не были (Subchev, 2014; El-Sayed, 2021). В двух биотопах на Туркестанском (Шахристан) и Гиссарском (Шурмаш) хребтах были привлечены в большом количестве самцы *A. (P.) subtristis*. При этом наблюдался массовый лёт особей мужского пола вокруг аттрактанта. Для подтверждения видовой принадлежности были взяты 14 самцов из первого биотопа и 17 самцов из второго. Самцы *J. (T.) splendens* были привлечены к аттрактанту EFETOV-2 на Гиссарском (Кондара) и Дарвазском (Калаи Хусейн) хребтах. Для определения были взяты 2 самца из первого биотопа и 21 самец из второго. Выше уже отмечалась высокая биологическая активность EFETOV-2 для самцов другого вида из подрода *Tremewania* Efetov & Tarmann, 1999, а именно – *J. notata*. Возможно, синтезированный нами сложный эфир является половым аттрактантом представителей подрода *Tremewania*. Однако для подтверждения этой гипотезы необходимо провести полевые эксперименты с целью проверки его активности в отношении третьего представителя этого подрода – *J. (T.) ambigua* (Staudinger, 1887).

В течение двух лет проверяли биологическую активность EFETOV-2 в Турции: Восточной Фракии (май – июнь 2016 года) и Центральной Анатолии (май – июль 2017 года). В аттрактивных ловушках были обнаружены самцы шести видов Procridinae: *Rhagades (Wiegelia) amasina* (Herrich-Schäffer, 1851), *Adscita (Adscita) obscura*, *Adscita (Adscita) statices drenowskii* (Alberti, 1939), *J. (J.) globulariae*, *Jordanita (Praviela) anatolica* и *J. (S.) subsolana* (Can Cengiz et al., 2018; Can et al., 2018a, 2018b, 2019). Самыми многочисленными оказались представители *A. (A.) statices drenowskii* (Рисунок 3.4) и *J. (P.) anatolica* (Рисунок 3.5).



Рисунок 3.4. Клеевый вкладыш с 34 привлечёнными самцами *Adscita statices drenowskii*. Турция, Восточная Фракия, провинция Текирдаг, 08–10.06.2016.



Рисунок 3.5. Клеевый вкладыш с 49 привлечёнными самцами *Jordanita anatolica*. Турция, Центральная Анатолия, провинция Караман, 17–23.06.2017.

Всего к аттрактанту EFETOV-2 было привлечено 87 самцов *A. (A.) statices drenowskii* в трёх провинциях Фракии (Эдирне, Кыркларели и Текирдаг) и 62 самца *J. (P.) anatolica* в двух провинциях Анатолии (Караман и Конья). Ранее было установлено, что самцы *J. (P.) anatolica* хорошо привлекаются на рацемическую смесь $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$ (Efetov et al., 2010). В 2009 году на юге Турции в провинции Хатай в городах Серинйол (Serinyol) и Яйладагы (Yayladağı) авторы изучали аттрактивные свойства сложных эфиров $2R-7Z=12$, $2S-7Z=12$, $2R-9Z=14$ и $2S-9Z=14$ как по отдельности, так и в разных сочетаниях. Было показано, что наибольшей привлекающей активностью для самцов *J. (P.) anatolica* обладает двухкомпонентная смесь $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$ (1:1). Средние показатели достоверно отличались от остальных комбинаций и были относительно высокими: в Серинйоле – $28,43 \pm 8,18$ самцов/ловушка-инспекция и в Яйладагы – $24,50 \pm 7,02$. Эти данные сопоставимы с результатами наших экспериментов в провинции Караман, где средние показатели привлечения *J. (P.) anatolica* к половому аттрактанту EFETOV-2 составили $20,00 \pm 14,18$ самцов/ловушка-инспекция. Выше упоминалось, что состав и строение отдельных компонентов EFETOV-2 наиболее близки именно к рацемической смеси $2R-7Z=12 + 2S-7Z=12$. В провинции Конья, где также были установлены аттрактивные ловушки, отмечались лишь единичные поимки самцов *J. (P.) anatolica* (Can et al., 2019), что скорее указывает на низкую плотность популяции этого вида в исследуемом районе, чем на неэффективность EFETOV-2 как полового аттрактанта.

Половой аттрактант для *A. (A.) statices drenowskii* был обнаружен впервые при испытаниях EFETOV-2 в европейской части Турции. Подвид встречается на юге Балканского полуострова, в Западной, Центральной и Южной Турции (Efetov, 2004). Отловы конспецифичных самцов в семи из десяти биотопах, где были установлены ловушки, подтверждают широкое распространение *A. (A.) statices drenowskii* в Восточной Фракии (Can Cengiz et al., 2018). Интересно, что другой подвид *Adscita (Adscita) statices statices* (Linnaeus, 1758) также хорошо

привлекается на EFETOV-2, что подтвердили эксперименты с переносными приманками в Швеции в 2016 и 2017 годах (Рисунок 3.6).



Рисунок 3.6. Самцы *Adscita statices statices*, привлечённые переносной приманкой с аттрактантом EFETOV-2. Швеция, провинция Сконе, 15–22.07.2016.

Самцы *A. (A.) statices statices* проявляли характерное половое поведение при обнаружении запаха аттрактанта. Они осуществляли направленный зигзагообразный полёт с подветренной стороны к приманкам, при этом интенсивно двигали антеннами, вибрировали крыльями и часто совершали посадку на картонные носители, активно исследуя картон и резиновые диспенсеры в поисках источника запаха. Наблюдения проводили в вечернее время в течение нескольких дней. Всего было привлечено в 2016 году в провинции Естрикланд 400–420 самцов, в провинции Сконе – 181 самец; в 2017 году в провинции Естрикланд – 20 самцов, в провинции Сконе – 135 самцов. Более низкие показатели в 2017 году объясняются неблагоприятной погодой и меньшим количеством испытаний, чем в предыдущем году (Efetov et al., 2018a). Оба подвида *Adscita (Adscita) statices* (Linnaeus, 1758) привлекались и к приманкам EFETOV-S-2, но в меньшем количестве (обсуждение приведено в главе 3.2).

Проверка биологической активности EFETOV-2 в 2018 году в Испании выявила его аттрактивные свойства по отношению к ещё одному виду рода *Adscita*, эндемику Иберийского полуострова – *Adscita (Tarmannita) bolivari* (Agenjo, 1937). В шести локалитетах провинции Куэнка с 9 по 13 июля было привлечено 20 самцов к переносным приманкам EFETOV-2, в то время как липкие ловушки оставались пустыми (Efetov et al., 2019). Половой аттрактант для этого вида также обнаружен впервые.

Следует остановиться и на некоторых других результатах экспериментов с половым аттрактантом EFETOV-2, несмотря на малое количество отловленных в них особей целевых видов.

1) 23 мая 2015 года во время полевой экспедиции в провинции Фонсаван в Северном Лаосе к приманке EFETOV-2 был привлечён самец нового для науки вида Procridae, позже описанного как *Goazrea lao* Mollet, 2016 (Mollet, 2016). Следовательно, применение полового аттрактанта EFETOV-2 дало возможность открыть новый биологический род и вид Zygaenidae (Efetov et al., 2018b).

2) 8–10 июня 2016 года в провинции Кыркларели в Восточной Фракии в ловушке с аттрактантом EFETOV-2 на липком слое было обнаружено два самца *J. (J.) globulariae*. Этот вид Procridae, по-видимому, является новым для Турции, так как единственные известные литературные данные о находках из южной Турции (Mollet, 1995) вызывают сомнение, потому что упомянутая местность далека от ареала распространения *J. (J.) globulariae*. Старые записи '*Procris globulariae*' для Анкары (Rebel, 1936) следует отнести к другому виду, а именно *J. (T.) notata* (Can Cengiz et al., 2016, 2018).

Таким образом, в результате проведённых исследований было установлено, что EFETOV-2 является половым аттрактантом для самцов 15 видов Procridae. При этом в контрольных ловушках (без аттрактивных приманок) за всё время наблюдений не было обнаружено ни одного представителя Zygaenidae.

Высокая аттрактивность EFETOV-2 показана для девяти видов Procridae:

1. *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808),
2. *Adscita (Procriterna) subtristis* (Staudinger, 1887),
3. *Adscita (Adscita) statices* (Linnaeus, 1758),
4. *Adscita (Adscita) geryon* (Hübner, 1813),
5. *Adscita (Tarmannita) bolivari* (Agenjo, 1937),
6. *Jordanita (Tremewania) notata* (Zeller, 1847),
7. *Jordanita (Tremewania) splendens* (Staudinger, 1887),
8. *Jordanita (Jordanita) graeca* (Jordan, 1907),
9. *Jordanita (Praviela) anatolica* (Naufock, 1929).

Самцы ещё шести видов Procridinae, а именно: *Rhagades (Wiegelia) amasina* (Herrich-Schäffer, 1851), *Rhagades (Rhagades) pruni* ([Denis & Schiffermüller], 1775), *Adscita (Adscita) obscura* (Zeller, 1847), *Jordanita (Jordanita) globulariae* (Hübner, 1793), *Jordanita (Solaniterna) subsolana* (Staudinger, 1862) и *Goazrea lao* Mollet, 2016 – обнаруживались в ловушках при их контроле и/или подлетали к приманкам EFETOV-2, но в количестве 1–2 экземпляров. Объяснение этому явлению было найдено позже, когда для полевых экспериментов стали использовать приманки EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2, содержащие не смесь R- и S-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата, а каждый из них по отдельности.

Специфичность синтетического полового аттрактанта EFETOV-2 можно определить как высокую, так как более 95% привлечённых особей относятся к видам целевой группы, т.е. Procridinae. Представители других подсемейств Zygaenidae, если даже присутствовали на опытных участках, были индифферентны к EFETOV-2. Количество привлечённых особей других таксономических групп было менее 5% (данные приведены в главе 3.3).

Для таких видов Procridinae, как *Adscita (P.) subtristis*, *Adscita (T.) bolivari*, *Jordanita (T.) splendens*, *Rhagades (W.) amasina*, *Jordanita (S.) subsolana* и *Goazrea lao*, половой аттрактант обнаружен впервые.

3.2. Аттрактивность и видоспецифичность *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 соответственно)

После подтверждения аттрактивности рацемической смеси *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата для самцов нескольких видов Procridae полевые испытания были продолжены с каждым изомером по отдельности. Приманки, промаркированные как EFETOV-S-2 (*R*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата) и EFETOV-S-S-2 (*S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата), первоначально тестировали в Крыму. Только после получения положительных результатов сравнительный скрининг синтетических половых аттрактантов провели в других странах мира: Испании, Таиланде, Турции, Швеции, Японии.

В 2015 году проверяли аттрактивность только EFETOV-S-2, а в 2016 и 2017 годах на опытных участках одновременно присутствовали адгезивные ловушки как с EFETOV-S-2, так и с EFETOV-S-S-2. В обобщённом виде итоги экспериментов, выполненных в Крыму по изучению биологической активности синтетических половых аттрактантов, представлены в Таблице 3.3. Всего было привлечено шесть видов Procridae. При этом мы наблюдали три варианта поведенческих ответов самцов на разные типы приманок.

1. Самцы *Th. ampellophaga*, *J. (T.) notata*, *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* успешно отлавливались ловушками с EFETOV-S-2 и полностью игнорировали таковые с EFETOV-S-S-2. Высокая эффективность EFETOV-S-2 как полового аттрактанта была отмечена для *J. (T.) notata* и *Th. ampellophaga*: $31,42 \pm 17,25$ (биотоп 4, 2015 г.) и $15,98 \pm 5,23$ (биотоп 8а, 2017 г.) самцов/ловушка-неделя соответственно. EFETOV-S-2 привлекал *Th. ampellophaga* даже на удалении 2 км от типичных местообитаний вида – виноградников (Рисунок 3.7) (Efetov, Kucherenko, 2019). Аттрактивность EFETOV-S-2 для *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* определена как средняя: $11,52 \pm 5,18$ (биотоп 7б, 2016 г.; Рисунок 3.8) и $3,36 \pm 1,72$ (биотоп 8а, 2015 г.) самцов/ловушка-неделя соответственно.

Таблица 3.3. Результаты тестирования половых аттрактантов EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 в Крыму в 2015–2017 годах

Тип аттрактанта	Количество привлечённых самцов аттрактивными ловушками						
	всего за сезон	кол-во ловушек	всего за сезон	кол-во ловушек	всего за сезон	кол-во ловушек	всего за три года
	2015		2016		2017		
<i>Theresimima ampellophaga</i>							
EFETOV-S-2	41 ♂ (8a)	1	4 ♂ (8a)	3	2 ♂ (2) 93 ♂ (8a)	1 1	140 ♂
EFETOV-S-S-2			0 ♂ (8a)	1	0 ♂ (2,8a)	2	0 ♂
<i>Rhagades pruni</i>							
EFETOV-S-2	5 ♂ (7б) 3 ♂ (7в) 5 ♂ (8a)	1 1 1	0 ♂ (4,6,7б) 4 ♂ (5) 7 ♂ (8a)	5 1 3	3 ♂ (2) 1 ♂ (8a)	1 1	28 ♂
EFETOV-S-S-2			1 ♂ (4) 7 ♂ (5) 8 ♂ (6) 25 ♂ (7б) 36 ♂ (8a)	1 1 1 1 1	35 ♂ (2) 56 ♂ (8a)	1 1	168 ♂
<i>Jordanita notata</i>							
EFETOV-S-2	113 ♂ (4)	1	52 ♂ (4)	3			165 ♂
EFETOV-S-S-2			0 ♂ (4)	1			0 ♂
<i>Jordanita graeca</i>							
EFETOV-S-2	1 ♂ (4) 1 ♂ (8a)	1 1	1 ♂ (7б) 6 ♂ (8a)	1 3	1 ♂ (2)	1	10 ♂
EFETOV-S-S-2			0 ♂ (7б) 1 ♂ (8a)	1 1	0 ♂ (2)	1	1 ♂
<i>Jordanita globulariae</i>							
EFETOV-S-2	1 ♂ (4) 20 ♂ (7б) 4 ♂ (7в)	1 1 1	1 ♂ (5) 62 ♂ (7б)	1 1			88 ♂
EFETOV-S-S-2			0 ♂ (5,7б)	2			0 ♂
<i>Jordanita subsolana</i>							
EFETOV-S-2	1 ♂ (4) 12 ♂ (7б) 5 ♂ (7в) 26 ♂ (8a)	1 1 1 1	15 ♂ (7б) 13 ♂ (8a)	1 3	1 ♂ (2) 3 ♂ (8a)	1 1	76 ♂
EFETOV-S-S-2			0 ♂ (7б,8a)	2	0 ♂ (2,8a)	2	0 ♂

Примечание. В скобках указаны номера биотопов Крыма (см. главу 2.4 «Материал и районы исследования»). Пустые ячейки обозначают, что испытания EFETOV-S-2 и/или EFETOV-S-S-2 в местообитаниях вида в этом году не проводились. В контрольных ловушках не было обнаружено ни одного представителя Procridinae за весь период наблюдений.

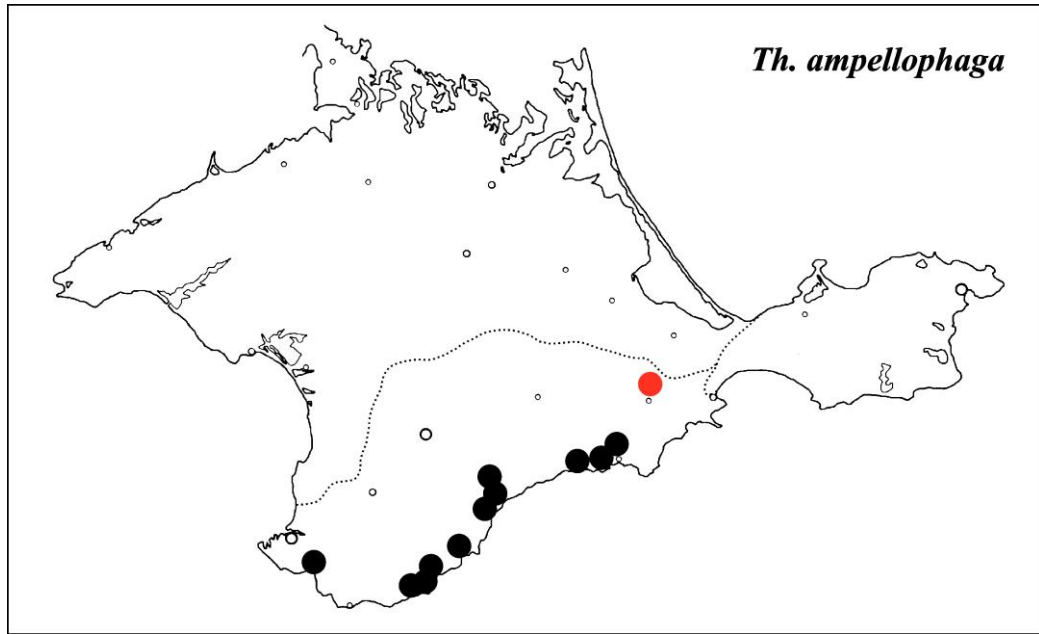


Рисунок 3.7. Окр. г. Старый Крым, гора Агармыш (красная точка) – самая северная точка распространения *Theresimima ampellophaga* в Крыму, зафиксированная с помощью полового аттрактанта EFETOV-S-2. Ранее вид регистрировался только на Южном берегу Крыма (чёрные точки) (Efetov, 2005).



Рисунок 3.8. Клеевый вкладыш ловушки с аттрактантом EFETOV-S-2 с привлечёнными самцами *Jordanita globulariae* (36 ♂) и *Jordanita subsolana* (3 ♂). Крым, биотоп 76, гора Чатыр-Даг, 05.07.2016.

2. Самцы *Rh. (Rh.) pruni* активно привлекались ловушками с аттрактантом EFETOV-S-S-2. Средние значения доходили до $15,47 \pm 7,21$ самцов/ловушка-неделя (биотоп 8а, 2017 г.). В то же время на липких слоях ловушек с EFETOV-S-2 адсорбировались незначительные количества *Rh. (Rh.) pruni* – менее $1,61 \pm 0,73$ самцов/ловушка-неделя.

3. Самцы *J. (J.) graeca* регистрировались в ловушках как с EFETOV-S-2, так и EFETOV-S-S-2, но в количестве не больше 1–2 экземпляров в одной ловушке. Эти единичные попадания можно было бы считать случайными, если бы они не повторялись относительно регулярно в разных биотопах и в разные года учёта. При этом ни разу не было обнаружено ни одной особи данного вида в контрольных ловушках. Следовательно, EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 обладают очень слабыми привлекающими свойствами в отношении *J. (J.) graeca*, возможно, лишь отдалённо напоминая структуру природных феромонов или их минорных компонентов.

Таким образом, обонятельные рецепторы самцов, воспринимающие химические сигналы, могут дифференцировать оптические изомеры. Такие виды, как *Rh. (Rh.) pruni* привлекаются преимущественно на EFETOV-S-S-2 (*S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата), в то время как *Th. ampellophaga*, *J. (T.) notata*, *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* – на EFETOV-S-2 (*R*-энантиомер) (Efetov et al., 2016b; Ефетов, Кучеренко, 2018б).

Многочисленные эксперименты с EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 в Крыму показали, что оба аттрактанта игнорировались такими видами Procridinae, как *A. (A.) geryon*, *J. (R.) budensis* и *J. (J.) chloros*. Ранее нами отмечалось, что самцы *A. (A.) geryon* активно привлекаются на EFETOV-2. В этом случае мы наблюдаем взаимный синергизм компонентов синтетического полового аттрактанта. *R*- и *S*-изомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата по отдельности не вызывают поведенческого ответа (EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2), но активной оказывается именно смесь энантиомеров (EFETOV-2). Примеры подобного типа взаимодействия химических

веществ и их бинарного влияния на половое поведение имаго описаны в литературе и для Zygaenidae (Subchev et al., 2009), и для других семейств насекомых, например: Sesiidae (Priesner et al., 1986), Cerambycidae (Meier et al., 2016).

Мужские особи *J. (R.) budensis* и *J. (J.) chloros* не проявляли никакой специфической реакции ни на один аттрактант из серии «EFETOV-2». Интересно, что некоторые составляющие природных половых феромонов самок могут обладать ингибирующей активностью. Они обратимо взаимодействуют с воспринимающими сенсиллами самцов другого вида, временно блокируя их. Такие биологически активные вещества, выделяемые самками (антиферомоны), служат одним из важных факторов предкопуляционной изоляции близкородственных видов (Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2012). EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 похожи по строению на компоненты полового феромона самок *Th. ampellophaga*. Данный вид и *J. (J.) chloros* нередко встречаются в одних и тех же биотопах и имеют перекрывающееся время лёта (Efetov, 2005). Следовательно, существует вероятность, что отсутствие поведенческой реакции со стороны самцов *J. (J.) chloros* на запах тестируемых аттрактантов может объясняться тем что, EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 ингибируют чувствительность обонятельных рецепторов самцов этих видов.

Результаты полевого скрининга EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2, полученные в Крыму, нашли дальнейшее подтверждение во время наших исследований в других странах мира.

Так, в Турции в адгезивные ловушки с EFETOV-S-2 было привлечено 37 самцов *Th. ampellophaga* в трёх локалитетах провинции Текирдаг в Восточной Фракии (Рисунок 3.9). Самцы *J. (S.) subsolana* регистрировались в ловушках EFETOV-S-2 в Восточной Фракии в провинциях Эдирне и Текирдаг (3 ♂) и в Центральной Анатолии в провинции Нигде (5 ♂) (Can Cengiz et al., 2018; Can et al., 2019). При этом ловушками с EFETOV-S-S-2 самцы *Th. ampellophaga* и *J. (S.) subsolana* не отлавливались, что подтверждает итоги крымских экспериментов.

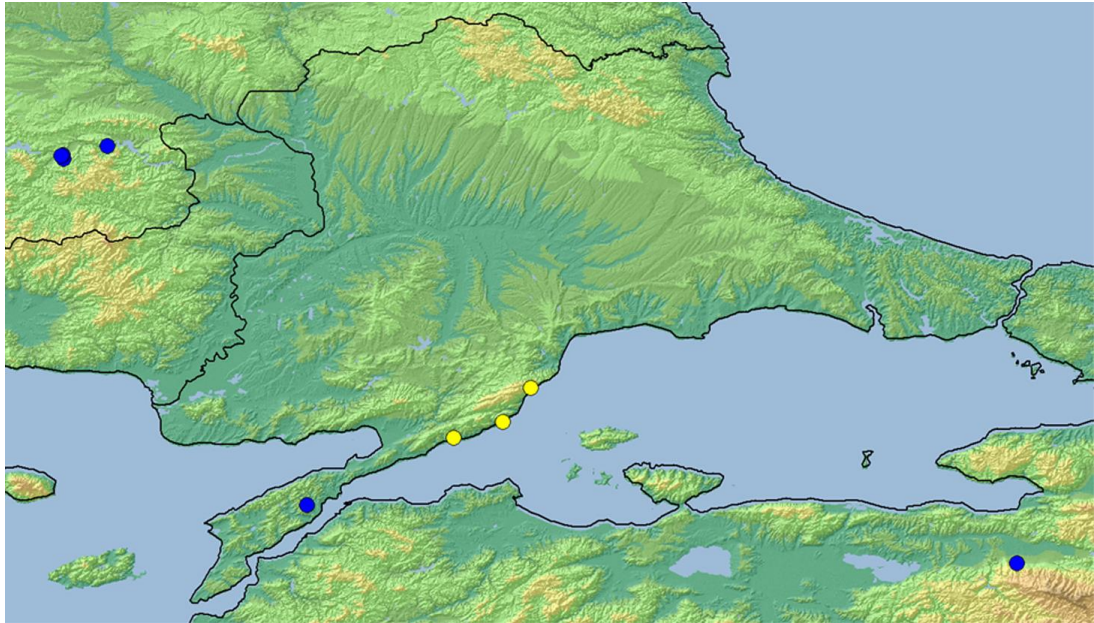


Рисунок 3.9. Распространение *Theresimima ampellophaga* в Восточной Фракии (Турция) с новыми данными (жёлтые точки), полученными при тестировании полового аттрактанта EFETOV-S-2. Карта построена с помощью компьютерной программы BioOffice (Tiroler Landesmuseen, Innsbruck, Austria).

В европейской части Турции, в провинции Текирдаг, при проверке ловушек EFETOV-S-2 дважды регистрировались одиночные самцы *Rh. (Rh.) pruni* (Can Cengiz et al., 2018). Если учесть, что аттрактант EFETOV-S-S-2 в этой части страны не тестировался, то полученные результаты не противоречат данным наших наблюдений в Крыму. Важно отметить, что это первая находка *Rh. (Rh.) pruni* на территории Турции (Can Cengiz et al., 2016). Ранее для этой страны вид не указывался (Mollet, 1995; Efetov, Tarmann, 1999; Naumann et al., 1999; Efetov, 2001a, 2004, 2005; Kemal, Koçak, 2010). Таким образом, расширение списка видов фауны Zygaenidae Турции стало возможным благодаря применению наших синтетических половых аттрактантов. Эти находки *Rh. (Rh.) pruni* были зафиксированы в Восточной Фракии, на территории которой, как стало ясно теперь, проходит граница ареалов викарирующих видов *Rh. (Rh.) pruni* и *Rh. (W.) amasina* (Рисунок 3.10) (Can Cengiz et al., 2017b).

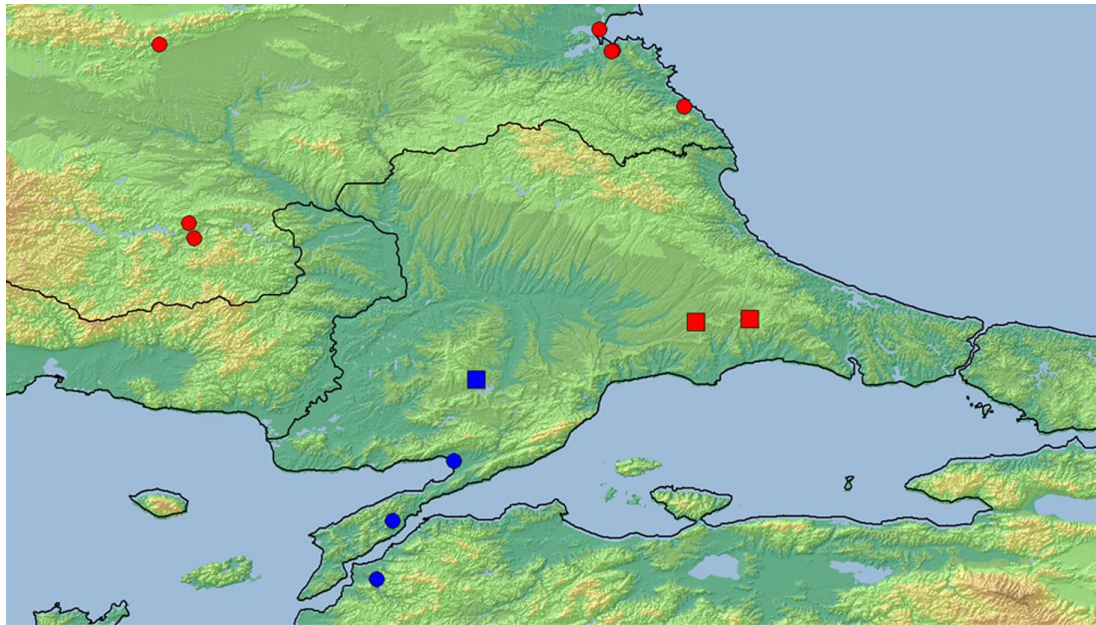


Рисунок 3.10. Распространение *Rhagades pruni* (красный цвет) и *Rhagades amasina* (синий цвет) в Восточной Фракии (Турция) с новыми данными, полученными с помощью аттрактанта EFETOV-S-2 (отмечены квадратами).

Карта построена с помощью компьютерной программы BioOffice (Tiroler Landesmuseen, Innsbruck, Austria).

В Центральной Анатолии (находится в азиатской части Турции) самцы *Rh. (W.) amasina* адсорбировались на липких слоях ловушек с приманками EFETOV-S-S-2 в провинциях Караман (20 ♂) и Конья (11 ♂) и полностью игнорировали таковые с аттрактантом EFETOV-S-2 (Can Cengiz et al., 2017a; Can et al., 2018b, 2019). Таким образом, для двух родственных видов *Rh. (Rh.) pruni* и *Rh. (W.) amasina* наиболее привлекательным оказался *S*-энантиомер втор-бутилдодецен-2-оата. Основываясь на этих знаниях, именно половой аттрактант EFETOV-S-S-2 был использован для обнаружения популяций *Rh. (Rh.) pruni* в Центральных и Восточных Пиренеях, где вид является очень редким (последняя известная находка датировалась 1980 годом). В течение недели с 13 по 20 июня 2017 года было исследовано более десяти локалитетов в испанских провинциях Барселона и Льейда. Но только в одном биотопе в провинции Барселона (на

западе Альпенса) поиски оказались успешными. К переносным приманкам с аттрактантом EFETOV-S-S-2 было привлечено пять самцов *Rh. (Rh.) pruni* (Efetov et al., 2019). Эти поимки подтвердили высокую чувствительность полового аттрактанта EFETOV-S-S-2 в отношении самцов *Rh. (Rh.) pruni* и возможность его эффективного применения не только для мониторинга сезонной динамики численности этого вида, но и для выявления популяций с низкой плотностью. Кроме того, ещё один очень редкий в Испании эндемичный вид *Rhagades (Wiegelia) predotae* (Naufock, 1930), ранее известный лишь по единичным экземплярам, хранящимся в музейных коллекциях, был обнаружен в провинции Куэнка с помощью полового аттрактанта EFETOV-S-S-2. Всего было привлечено 13 самцов этого вида (Efetov et al., 2019). В специально поставленном эксперименте для сравнительной оценки аттрактивности приманок EFETOV-2, EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 (контролем служила резиновая пробка без аттрактанта) самцы *Rh. (W.) predotae* привлекались только на EFETOV-S-S-2 (Рисунок 3.11). При этом они проявляли характерное половое поведение: вибрировали крыльями, двигали антеннами, открывали вальвы, пытались копулировать с приманкой.



Рисунок 3.11. Самец *Rhagades predotae* (показан стрелкой), привлечённый к приманке с аттрактантом EFETOV-S-S-2. Испания, Кастилия-Ла-Манча, провинция Куэнка, 13.07.2018.

Полученные в Испании результаты дали основание выдвинуть гипотезу, что *S*-энантиомер втор-бутилдодецен-2-оата является «родовым» половым аттрактантом, привлекающим самцов различных видов рода *Rhagades* Wallengren, 1863. Аналогичная ситуация известна и для других отрядов Insecta (Ray et al., 2014). Поскольку половые аттрактанты часто напоминают строение половых феромонов, то с определённой долей вероятности можно говорить о консервативности структуры половых феромонов у видов рода *Rhagades*. Для подтверждения данной гипотезы необходимо проверить аттрактивные свойства EFETOV-S-S-2 в отношении двух иранских видов из этого же рода, а именно: *Rh (Naufockia) brandti* (Alberti, 1938) и *Rh. (Wiegelia) tarmanni* Keil, 1999.

Высокая аттрактивность EFETOV-S-S-2 была показана для *Goazrea lao*. В провинции Чиангмай на севере Таиланда серия самцов этого вида была отловлена с помощью приманок EFETOV-S-S-2. Причём уже после 10 минут экспозиции аттрактанта к резиновой пробке начинали подлетать первые возбуждённые особи (Рисунок 3.12). Интересно, что долгое время этот относительно крупный летающий днём вид Procridinae оставался неизвестным для науки, а обнаружен был благодаря экспериментам с половыми аттрактантами (Efetov et al., 2018b).



Рисунок 3.12. Возбуждённый самец *Goazrea lao*, привлечённый к приманке с аттрактантом EFETOV-S-S-2. Таиланд, провинция Чиангмай, май 2017.

Некоторые виды Procridinae активно реагировали на половой аттрактант EFETOV-S-2, например: *J. (P.) anatolica* и *A. (A.) statices*. Средние показатели привлечения *J. (P.) anatolica* к аттрактанту EFETOV-S-2 в Турции в провинции Караман составили $6,33 \pm 4,09$ самцов/ловушка-инспекция. При этом ловушками с аттрактантом EFETOV-S-S-2 не было отловлено ни одного экземпляра *J. (P.) anatolica* (Can et al., 2018b, 2019). Следует отметить, что ранее в Турции в провинции Хатай тестировались и другие синтетические половые аттрактанты: $2R-7Z=12$ и $2S-7Z=12$ (Efetov et al., 2010). При этом средние показатели отловов липкими ловушками самцов *J. (P.) anatolica* составили в городах Сериньол (Serinyol) и Яйладагы (Yayladağı) соответственно: $6,86 \pm 4,56$ и $1,50 \pm 1,28$ (аттрактант $2R-7Z=12$) против $0,07 \pm 0,07$ и $0,00 \pm 0,00$ (аттрактант $2S-7Z=12$) самцов/ловушка-инспекция. Все выше упомянутые половые аттрактанты представляют собой сложные эфиры втор-бутилового спирта и моноеновой жирной кислоты с двенадцатью атомами углерода, отличающиеся лишь положением двойной связи у второго атома углерода (EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2) или у седьмого ($2R-7Z=12$ и $2S-7Z=12$). Самцов этого вида привлекали только *R*-энантиомеры указанных эфиров. Следовательно, при распознавании аттрактанта обонятельными рецепторами самцов *J. (P.) anatolica* стереоизомерия сигнальной молекулы имеет большее значение, чем локализация двойной связи в радикале жирной кислоты.

Интересно, что в описанных выше турецких экспериментах были также отмечены единичные поимки самцов *A. (A.) obscura* как в аттрактивных ловушках с EFETOV-2, EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 (Can et al., 2018b, 2019), так и в ловушках с $2S-7Z=12$, $2R-7Z=12+2S-7Z=12$ (Efetov et al., 2010). Слабые привлекающие свойства *R*- и *S*-энантиомеров обоих сложных эфиров (по отдельности и в рацемической смеси) в отношении самцов *A. (A.) obscura* не позволяют в полной мере считать их половыми аттрактантами этого вида. Возможно, эти вещества лишь незначительно схожи со структурой основных или

минорных компонентов природного полового феромона конспецифичных самок.

Самцы *A. (A.) statices*, наоборот, активно подлетали к переносным приманкам EFETOV-S-2 (в Швеции) и накапливались на липких слоях ловушек с этим аттрактантом (в Турции). В Швеции в трёх локалитетах провинций Сконе и Естрикланд к резиновым пробкам с EFETOV-S-2 было привлечено более 250 самцов подвида *A. (A.) statices statices*: 200–215 ♂ в 2016 году и 40 ♂ в 2017 году (Efetov et al., 2018a). В 2016 году в Восточной Фракии в пяти разных локалитетах провинций Эдирне, Кыркларели и Текирдаг в адгезивных ловушках был зарегистрирован 31 самец *A. (A.) statices drenowskii* (Can Cengiz et al., 2018). Ранее было отмечено (см. главу 3.1), что оба вида и *J. (P.) anatolica*, и *A. (A.) statices* привлекаются на EFETOV-2, причём в больших количествах, чем на аттрактант EFETOV-S-2. При этом EFETOV-S-S-2 оказывается неактивным в отношении этих видов. В данном случае мы видим пример синергизма (Greenway et al., 1982), т.е. такого типа влияния компонентов полового аттрактанта, когда один из них вызывает поведенческий ответ (например, EFETOV-S-2, *R*-энантиомер), другой – нет (EFETOV-S-S-2, *S*-энантиомер), однако при совместном действии эффект аттрактивности усиливается (EFETOV-2, рацемическая смесь).

EFETOV-S-2 оказался новым половым аттрактантом для *Illiberis (Primilliberis) pruni*. 23 самца было отловлено с 04 по 14 июня 2016 года в Японии в городе Наруто в префектуре Токусима. Адгезивные ловушки с EFETOV-2 оставались пустыми весь период наблюдений (Efetov et al., 2018c, 2018e). Таким образом, *S*-энантиомер втор-бутилдодецен-2-оата ингибирует активность соответствующего *R*-энантиомера для самцов *I. (P.) pruni*. Близкий вид из того же рода и подрода – *Illiberis (Primilliberis) rotundata* отсутствовал в липких ловушках как с EFETOV-2, так и с EFETOV-S-2, хотя и присутствовал в биотопе. Известно, что аттрактивными свойствами для обоих видов обладают смеси двух сложных эфиров $2R-7Z=12 + 2R-9Z=14$, но для самцов *I. (P.) rotundata* в соотношении 30:100 или 50:100 (Subchev et al., 2012), а для самцов *I. (P.) pruni* в соотношении

100:10 (Subchev et al., 2013) соответственно. EFETOV-S-2 по изомерии (*R*-изомер) ближе к $2R-7Z=12$, что, вероятно, объясняет активный поведенческий ответ со стороны именно самцов *I. (P.) pruni*. Многие авторы подчёркивают важность феромонной коммуникации в формировании предкопуляционных барьеров благодаря существованию видоспецифического запаха (Hrdu et al., 1976; Löfstedt, 1990, 1993; Гричанов и др. 1995; Groot et al., 2014; Wyatt, 2014b; Суров, Мальцев, 2016). В случае с симпатрическими популяциями *I. (P.) rotundata* и *I. (P.) pruni* (в Японии, Китае, Корее) уникальность химического сигнала является, по видимому, важным изолирующим механизмом, препятствующим скрещиванию этих двух видов, поскольку особенности в строении гениталий этих видов не препятствуют межвидовому скрещиванию (Efetov, 2005), как и перекрывающиеся периоды лёта (Subchev et al., 2016).

Интересно отметить, что ранее эмпирическим путём было установлено, что компоненты полового феромона/аттрактанта самок конкретного вида Noctuidae отличаются друг от друга только одним структурным изменением («one-change» step), например, положением двойной связи или длиной углеродной цепи, или типом функциональной группы (Steck et al., 1982). Из приведённых выше данных наших исследований мы видим, что энантиомеры *втор-бутилдодецен-2-оата* и *втор-бутилдодецен-7-оата* (последний был выделен из феромонных желёз самок *I. (P.) rotundata*, Subchev et al., 2009), являются половыми аттрактантами (в смеси и/или по отдельности) для самцов ряда видов Procridinae, например: *I. (P.) pruni*, *Rh. (Rh.) pruni*, *A. (A.) geryon*, *J. (T.) notata* и *J. (P.) anatolica*. При этом отличие в структуре этих сложных эфиров заключается только в положении двойной связи в кислотном радикале – «one-change» step. Значит, эмпирическое правило, выведенное для представителей Noctuidae, находит подтверждение и для представителей Zygaenidae. Это важно, поскольку справедливость данного принципа для нашей целевой группы в определённой мере позволяет прогнозировать структуру аттрактивных веществ.

Таким образом, результаты сравнительного полевого скрининга *R*- и *S*-энантиомеров *втор*-бутилдодецен-2-оата позволили обнаружить новые половые аттрактанты для самцов 11 видов подсемейства Procridinae. При этом эффективность EFETOV-S-2 в качестве полового аттрактанта показана для семи видов Procridinae: *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905, *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808), *Adscita (Adscita) statices* (Linnaeus, 1758), *Jordanita (Tremewania) notata* (Zeller, 1847), *Jordanita (Praviela) anatolica* (Naufock, 1929), *Jordanita (Jordanita) globulariae* (Hübner, 1793) и *Jordanita (Solaniterna) subsolana* (Staudinger, 1862).

Высокая аттрактивность EFETOV-S-S-2 установлена для четырёх видов Procridinae: *Rhagades (Wiegelia) amasina* (Herrich-Schäffer, 1851), *Rhagades (Wiegelia) predotae* (Naufock, 1930), *Rhagades (Rhagades) pruni* ([Denis & Schiffermüller], 1775) и *Goazrea lao* Mollet, 2016. Для редкого вида, эндемика Иберийского полуострова, *Rh. (W.) predotae* половой аттрактант обнаружен впервые.

Самцы двух видов Procridinae, *Jordanita (Jordanita) graeca* (Jordan, 1907) и *Adscita (Adscita) obscura* (Zeller, 1847), не проявляли предпочтение к какому-либо из исследуемых аттрактантов и обнаруживались в ловушках как с приманками EFETOV-S-2, так и с EFETOV-S-S-2 в относительно равных количествах.

Представители других подсемейств Zygaenidae были индифферентны к EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2.

Необходимо подчеркнуть, что в контрольных ловушках (без аттрактантов) за всё время наблюдений не было обнаружено ни одного представителя Zygaenidae.

Видоспецифичность синтетических половых аттрактантов EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 можно определить как высокую, так как более 95% привлечённых особей относятся к видам целевой группы, т.е. Procridinae. Данные о биологической активности EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 в отношении представителей других таксономических групп приведены в главе 3.3.

3.3. Привлечение нецелевых видов других таксономических групп на сложные эфиры бутанола-2 и додецен-2-овой кислоты

Обстоятельные обзоры последних лет, анализирующие феромонные системы животных (Ando et al., 2004; Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2007; Francke, Schulz, 2010; Wyatt, 2014b) показывают, что половые феромоны Insecta, как правило, многокомпонентны и их отдельные составляющие повторяются у представителей разных таксономических групп. В то же время, при создании синтетических аттрактивных смесей обычно используют от одного до трёх соединений, входящих в природную феромонную композицию вида. Такие половые аттрактанты в большинстве случаев не являются высокоспецифичными и могут привлекать довольно широкий спектр нецелевых видов (Рябчинская и др., 2013; Акулов и др., 2014).

В наших исследованиях в ходе полевого скрининга половых аттрактантов также было отмечено присутствие в липких ловушках не только самцов Procridinae (Zygaenidae), но и представителей других семейств и даже отрядов Insecta (Ефетов, Кучеренко, 2019а, 2021б).

1. *Argyresthia semifusca* (Haworth, 1828) (Lepidoptera, Yponomeutidae). В 2016 году с 17 мая по 21 июня ловушкой с EFETOV-S-S-2 было отловлено 45 самцов данного вида (Крым, гора Чатыр-Даг, биотоп 76, 31 ♂ – 30.05.2016, 7 ♂ – 10.06.2016, 7 ♂ – 21.06.2016). Среднее количество самцов в ловушке за сезон: $1,53 \pm 0,93$ самец/ловушка-день. В литературе имеются сведения о том, что половым аттрактантом для данного вида являются сложные эфиры 7Z=12:Ac (Tóth et al., 1992) – производные уксусной кислоты и моноенового неразветвлённого двенадцатиуглеродного спирта. Молекула нашего аттрактанта также содержит неразветвлённый длинноцепочечный углеводородный радикал (C₁₂) с одной двойной связью, но это ацильный радикал сложного эфира.

2. *Dolicharthria stigmosalis* (Herrich-Schäffer, 1848) (Lepidoptera, Crambidae). Всего 16 самцов было отловлено ловушкой с EFETOV-S-2 в июне 2015 года (Крым, гора Чатыр-Даг, биотоп 7б, 11 ♂ – 28.06.2015) и ловушкой с EFETOV-S-2 в июне 2016 года (Крым, окр. г. Алушта, Лучистое, биотоп 8а, 5 ♂ – 10.06.2016). Для данного вида половой аттрактант обнаружен впервые (Efetov, Kucherenko, 2019).

3. *Tilloidea unifasciata* (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Cleridae). Наши исследования показали, что энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата по отдельности и в смеси привлекают самцов этого хищного вида, уничтожающего вредных насекомых, живущих в древесине *Quercus*, *Pyrus*, *Vitis* и *Picea* (Ефетов и др., 2014б). Вид распространён в южной и центральной Европе и некоторых регионах Азии и Северной Африки. В Крыму всего было привлечено с 2013 по 2017 года более 50 самцов в опытные ловушки с разными аттрактантами: EFETOV-2, EFETOV-S-2, EFETOV-S-S-2 (Таблица 3.4, Рисунок 3.13). Различия между привлечением *T. unifasciata* на половые аттрактанты разного типа статистически недостоверны ($p > 0,05$). При этом за весь период наблюдений ни в одной из контрольных ловушек (23 штуки) не было обнаружено ни одного экземпляра *T. unifasciata*, что исключает вероятность случайного прилёта самцов на аттрактивные приманки.

Таблица 3.4. Привлечение самцов *Tilloidea unifasciata* энантиомерами *втор*-бутилдодецен-2-оата в Крыму

Аттрактант	2013	2014	2015	2016	2017
EFETOV-2	6 ♂	20 ♂	4 ♂		0 ♂
EFETOV-S-2			6 ♂	8 ♂	1 ♂
EFETOV-S-S-2				6 ♂	0 ♂

Примечание. Пустые ячейки указывают на отсутствие ловушек данного типа в биотопе.

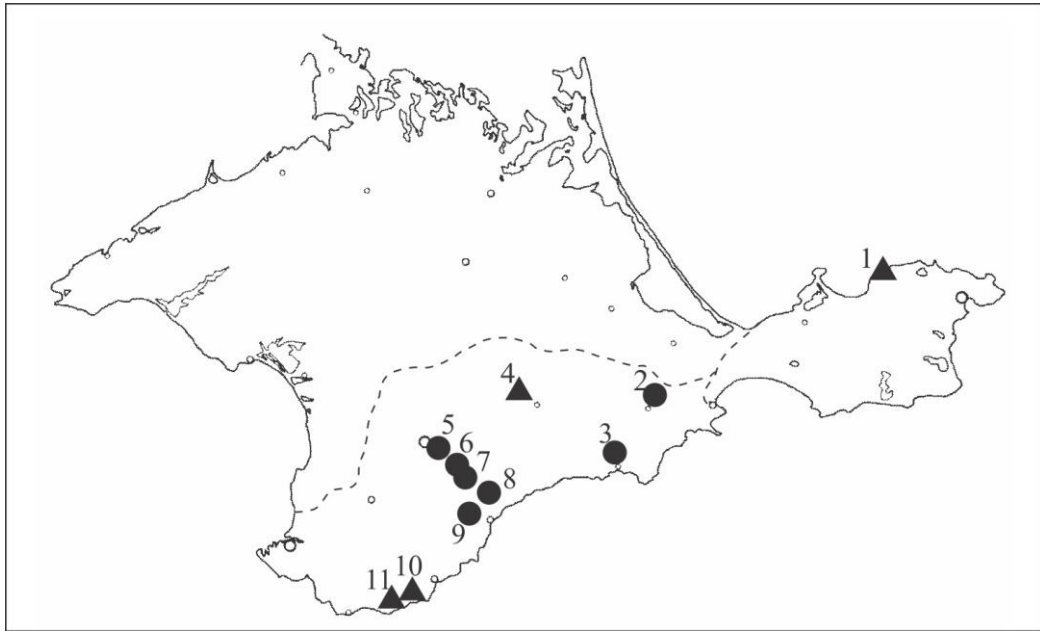


Рисунок 3.13. Карта Крыма с локалитетами, исследованными с помощью аттрактивных ловушек. Биотопы, где были привлечены *Tilloidea unifasciata*, отмечены кружками; биотопы, где вид не был обнаружен – треугольниками.

Ранее было показано, что аттрактивными свойствами по отношению к самцам *T. unifasciata* обладает и *втор*-бутилдодеcanoат – сложный эфир бутанола-2 и насыщенной додекановой (лауриновой) кислоты (Ефетов и др., 2012), отличающийся от синтезированного нами *втор*-бутилдодецен-2-оата лишь тем, что ацильный радикал предельный. Следовательно, наличие двойной связи в структуре молекулы аттрактанта не является определяющим для данного вида, как и (*R, S*)-изомерия спиртового радикала (Ефетов, Кучеренко, 2021б).

В целом, наши данные свидетельствуют в пользу гипотезы, что филогенетически удалённые группы живых организмов могут использовать одинаковые химические соединения в качестве компонентов половых феромонов, вследствие относительно экономного расходования энергетических ресурсов необходимых для биосинтеза новых веществ.

3.4. Аттрактивность и видоспецифичность сложных эфиров на основе бутанола-2 и жирных кислот рыбьего жира

Одной из задач нашего исследования было получение половых аттрактантов относительно простым и дешёвым способом из доступного сырья, поскольку идентификация половых феромонов и искусственный синтез их аналогов, как правило, трудоёмкий и дорогостоящий процесс. Нами были синтезированы сложные эфиры – производные бутанола-2 и рыбьего жира как источника ненасыщенных жирных кислот. Аттрактивность целевого продукта ClOil 135° проверялась в полевых экспериментах в 2014 году в трёх биотопах Крыма: За (окр. г. Судака), 8а и 9 (оба – окр. г. Алушты). Всего было привлечено 28 самцов *Th. ampellophaga* (Ефетов и др., 2016а). Уловистость ловушек составила: в биотопе За – $0,58 \pm 0,25$ самцов/ловушка-день; в биотопе 8а – $0,35 \pm 0,05$ самцов/ловушка-день; в биотопе 9 – в ловушках отмечались лишь единичные экземпляры, вследствие более низкой плотности популяции данного вида. Различия для каждого биотопа статистически недостоверны ($p > 0,05$). Контрольные ловушки на всех исследуемых участках оставались пустыми в течение периода наблюдений.

Использование адгезивных ловушек с аттрактивными приманками ClOil 135° позволило изучать фенологию лёта *Th. ampellophaga*. Из Рисунка 3.14 видно, что в окрестностях г. Судака массовый вылет вредителя начинается примерно на 2–3 недели раньше, чем в окрестностях г. Алушты. Следовательно, ClOil 135° может успешно применяться для обнаружения и мониторинга вида-вредителя *Th. ampellophaga*, в частности на промышленных виноградниках Южного берега Крыма.

Результаты полевого скрининга показали, что ClOil 135° обладает высокой видовой специфичностью, так как иные виды *Zygaenidae* или других семейств в

ловушках обнаружены не были, хотя и отмечались в биотопах, где проводились исследования.

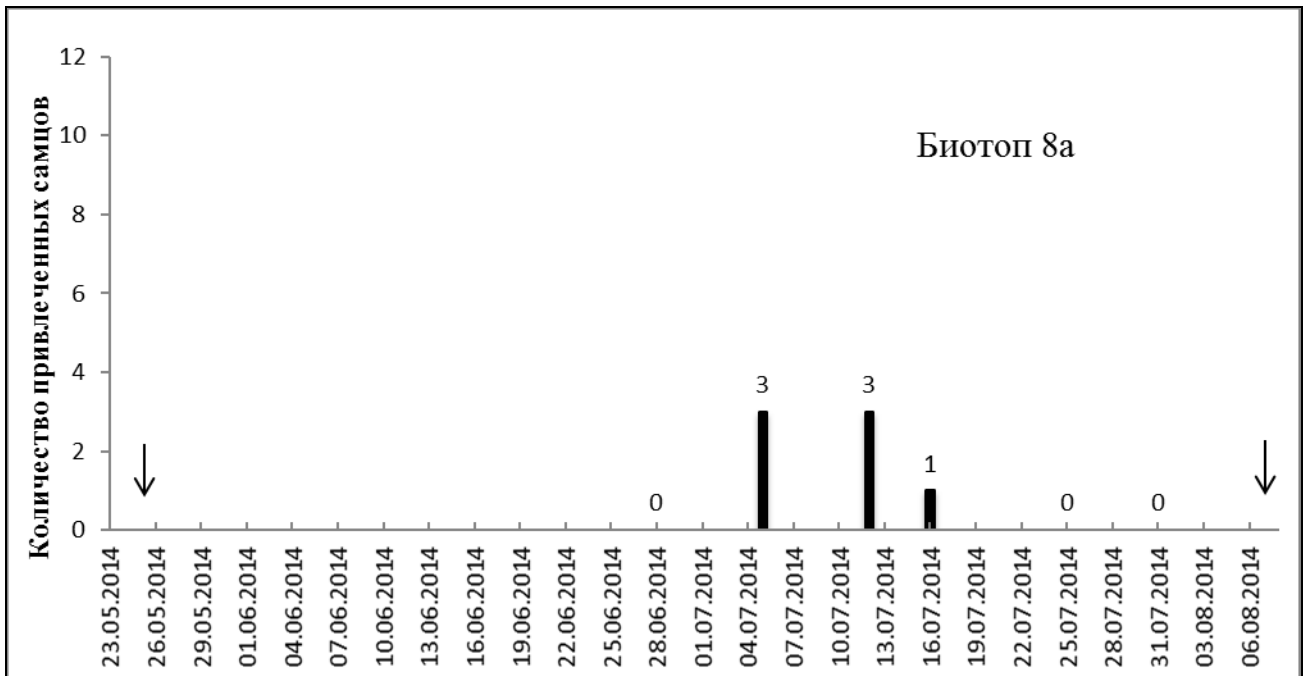
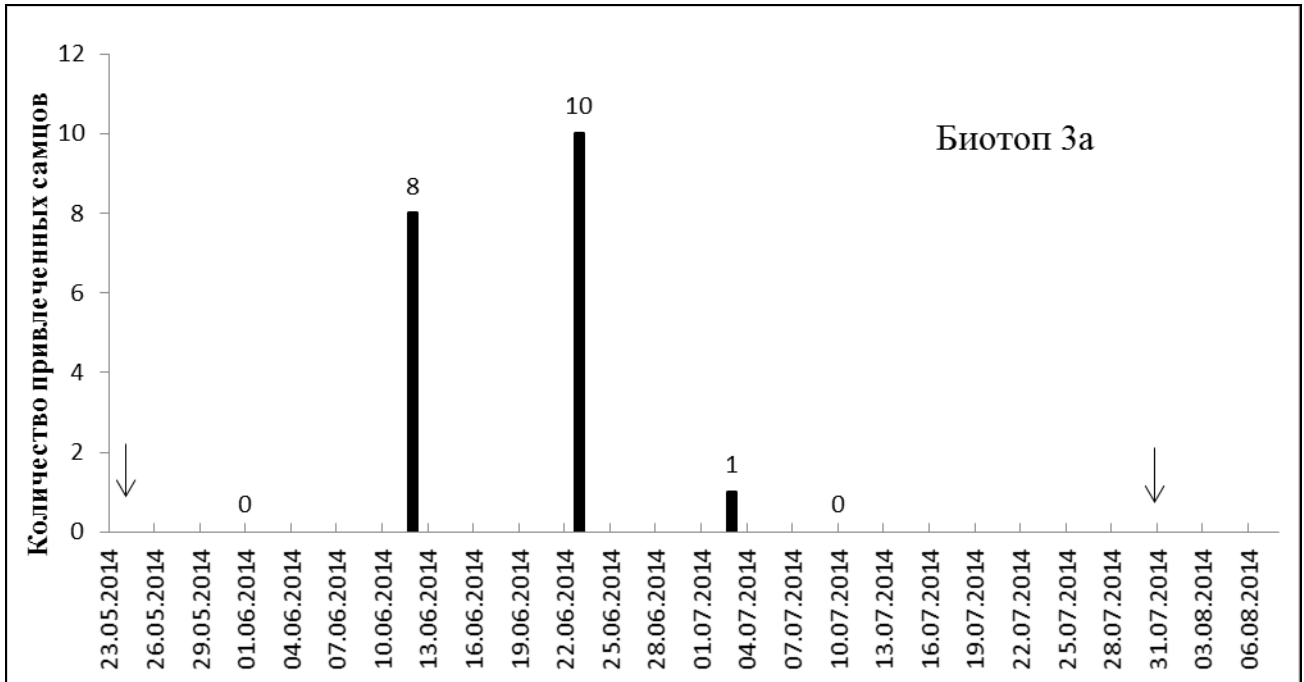


Рисунок 3.14. Привлечение самцов *Theresimima ampellophaga* к аттрактивным ловушкам с ClOil 135° в окр. г. Судака (биотоп 3а) и г. Алушты (биотоп 8а).

Стрелками указаны начало и конец наблюдений.

3.5. Сравнительная оценка биологической активности новых половых аттрактантов в зависимости от состава, дозы и эколого-географических условий

Результаты полевых испытаний дают наиболее достоверную и полезную информацию об аттрактивности компонентов половых феромонов, а интенсивность привлечения видов в стационарные адгезивные ловушки или к переносным приманкам – это главный критерий биологической активности синтетических половых аттрактантов (Steck et al., 1982; Гричанов, Овсянникова, 2005).

В задачи нашей работы входило не только подтверждение аттрактивности синтезированных веществ в отношении представителей разных видов *Zygaenidae*, но и оптимизация состава и дозы аттрактантов для повышения их эффективности в качестве средства мониторинга целевых видов. Тактика полевого скрининга энантиомеров *втор-бутилдодецен-2-оата* подразумевала сравнение оценки их биологической активности в отношении конкретных видов *Procridinae* и подбор лучшего состава. Схема полевых экспериментов включала следующие этапы:

- 1) параллельные сравнительные испытания приманок с разным составом аттрактантов;
- 2) тестирование различных доз одного аттрактанта в местах и во время наиболее вероятного лёта целевого вида;
- 3) в случае высокой привлекательности каких-либо вариантов аттрактантов дополнительная оценка их эффективности по выявлению вида в других эколого-географических условиях, например в биотопах, расположенных за рубежом или нетипичных для данного вида местах.

Оптимизация состава синтетического полового аттрактанта для *Theresimima ampellophaga*. Как уже было показано в предыдущих главах, биологической активностью в отношении привлечения *Th. ampellophaga*

обладают только аттрактанты EFETOV-2 и EFETOV-S-2. Тестирование EFETOV-S-S-2 в различных вариантах (20, 50, 100 и 200 мкл) не дало положительных результатов: ни одного самца данного вида не было обнаружено в ловушках за весь период наблюдений (Efetov et al., 2018d).

Сравнительный полевой скрининг EFETOV-2 и EFETOV-S-2 с использованием разных доз этих синтетических аттрактантов осуществлялся в Крыму в окрестностях г. Алушта (с. Лучистое, заброшенный виноградник, биотоп 8а) и г. Старый Крым (гора Агармыш, поляна в лиственном лесу, биотоп 2) в 2015 и 2017 годах. Результаты экспериментов представлены на Рисунке 3.15. Если оперировать только абсолютными величинами, то можно прийти к выводу, что эффективность тестируемых половых аттрактантов изменяется в зависимости от их объёма: при уменьшении его вдвое со 100 до 50 мкл аттрактивность приманок с EFETOV-2 снижается по сравнению с таковыми с EFETOV-S-2.

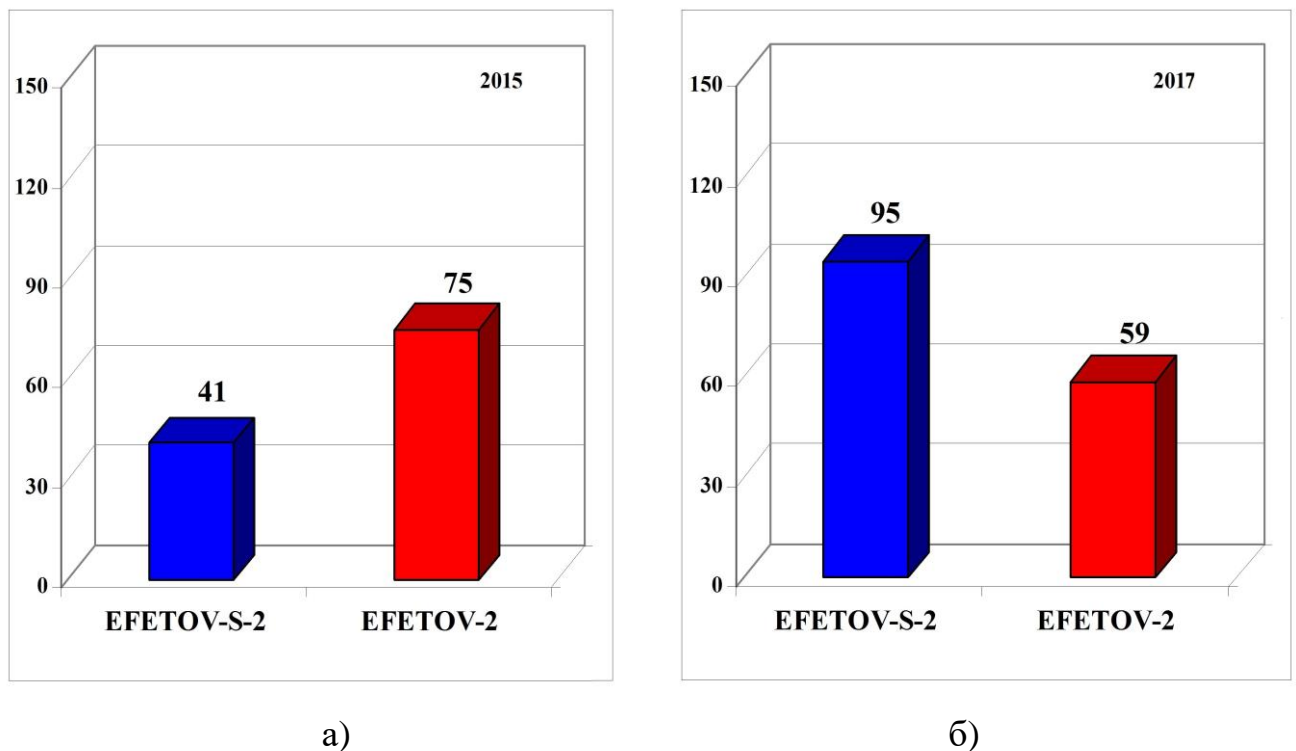
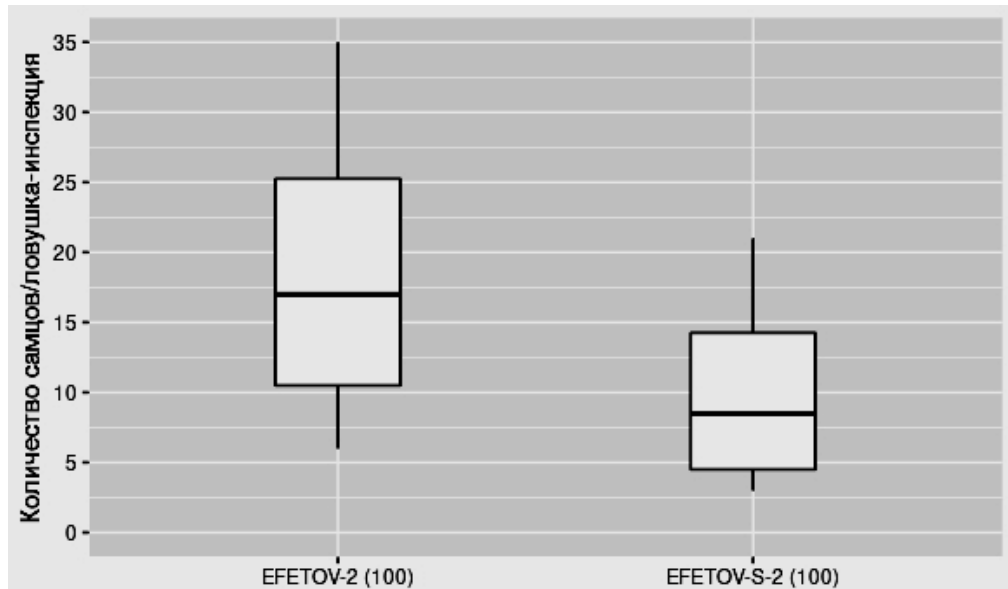
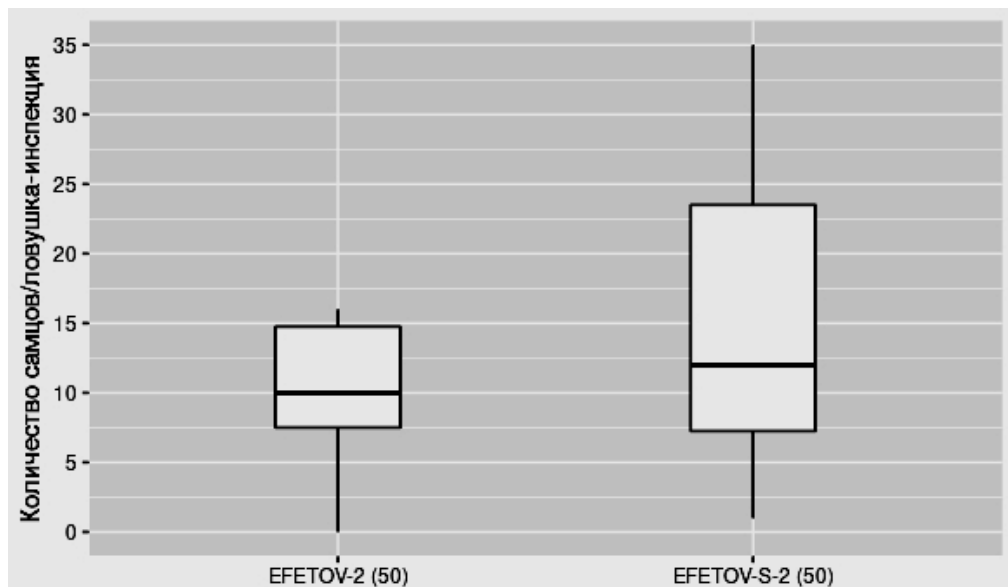


Рисунок 3.15. Общее количество самцов *Theresimima ampellophaga*, привлечённых к аттрактантам EFETOV-S-2 и EFETOV-2, тестируемых в дозах 100 мкл (а) и 50 мкл (б) в 2015 (а) и 2017 (б) годах в Крыму.

Однако сравнение данных по U -критерию Уилкоксона (Манна – Уитни) показало статистическую недостоверность различий между этими аттрактантами, взятыми в объёмах 100 мкл ($W=12,5$; $p=0,245$) и 50 мкл ($W=14,5$; $p=0,628$) (Рисунок 3.16).



а)



б)

Рисунок 3.16. Результаты экспериментов по привлечению самцов *Theresimima atpellophaga* к аттрактантам EFETOV-2 и EFETOV-S-2, тестируемых в дозах 100 мкл (а) и 50 мкл (б) в 2015 (а) и 2017 (б) годах в Крыму.

Таким образом, для привлечения самцов *Th. ampellophaga* одинаково эффективными оказались как аттрактант EFETOV-2, так и аттрактант EFETOV-S-2. Это очень важно, особенно если принять во внимание экономические затраты на изготовление приманок. Себестоимость аттрактанта EFETOV-2 гораздо ниже за счёт использования для его синтеза бутанола-2, а не (*R*)-(-)-бутанола-2 (см. главу 2.2), стоимость которого примерно в 50 раз больше. Учитывая последнее обстоятельство, рационально применять для привлечения и отлова самцов *Th. ampellophaga* именно аттрактант EFETOV-2.

Для определения оптимальной дозы аттрактанта EFETOV-2 проводили испытания в естественном биотопе *Th. ampellophaga* на заброшенном винограднике около с. Лучистое (биотоп 8а) с 19 мая по 7 августа 2015 года. Ловушки устанавливали в биотопе задолго до начала лета вредителя. Были приготовлены приманки, содержащие разные дозы аттрактанта: 1 мкл, 10 мкл, 100 мкл, 200 мкл. Кроме того, в биотопе вешивали контрольную ловушку, содержащую резиновую пробку, не пропитанную аттрактантом. Пять вариантов ловушек размещали рандомизировано, но расстояние между ними было не менее 10 м. Ловушки регулярно проверяли. Замену липких пластин осуществляли при наличии на них отловленных имаго. Результаты эксперимента свидетельствовали о том, что эффективность привлечения и отлова самцов *Th. ampellophaga* приманками с EFETOV-2 достоверно изменяется с изменением дозы аттрактанта ($H=11,745$; $df=3$; $p=0,008$). Наиболее оптимальной для существенного повышения привлекающей способности аттрактанта EFETOV-2 оказалась доза в 100 мкл (Таблица 3.5, Рисунок 3.17) (Ефетов, Кучеренко, 2019б). При этом увеличение объёма аттрактанта в два раза (со 100 мкл до 200 мкл) уменьшает привлечение в 6,6 раза (0,33 самец/ловушка-день вместо 2,18), а уменьшение дозы в 10 раз (со 100 мкл до 10 мкл) снижает привлечение в 18,2 раза (0,12 самец/ловушка-день вместо 2,18).

Таблица 3.5. Сравнительная привлекательность приманок с разными дозами аттрактанта для самцов *Theresimima ampellophaga*

Доза аттрактанта в приманках, мкг	Количество привлечённых самцов по датам учета									
	19.05.15	26.05.15	06.06.15	17.06.15	28.06.15	04.07.15	12.07.15	21.07.15	31.07.15	07.08.15
0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0*
1	*	0	0	0	0	0	0	0	1	0*
10	*	0	0	0	0	0	4	0	0	0*
100	*	0	0	0	0	6	22	35	12	0*
200	*	0	0	0	0	1	5	3	2	0*

Примечание. Значком «*» указаны даты установки и снятия ловушек.

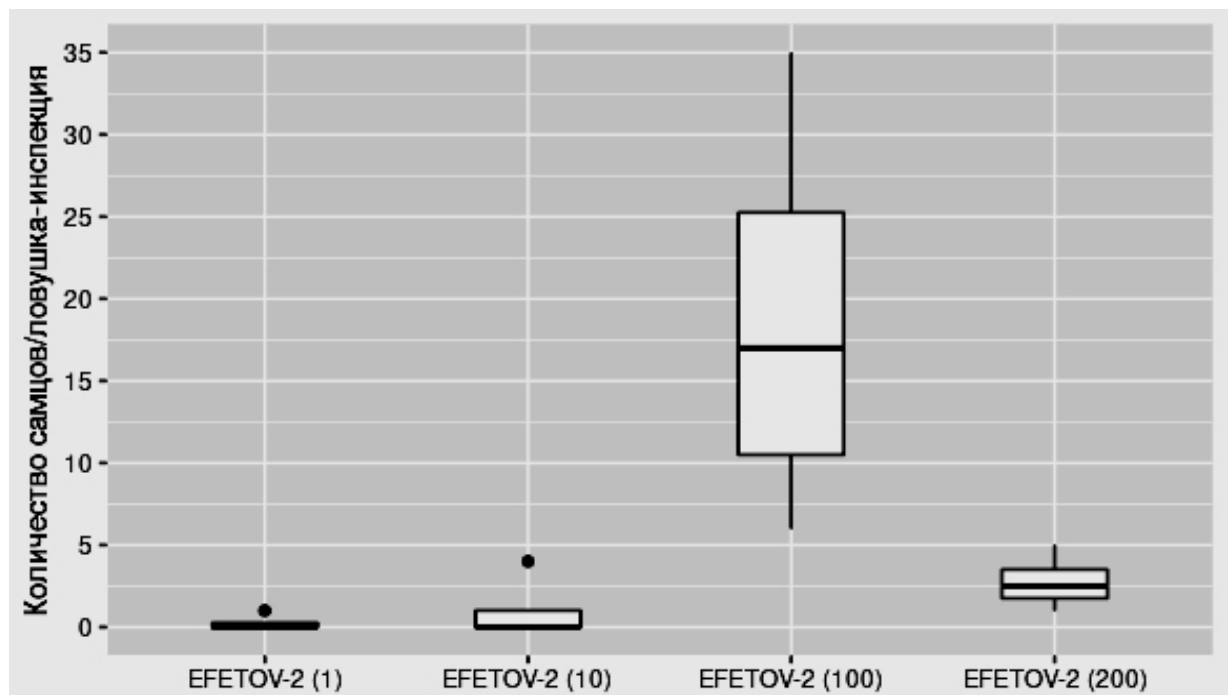


Рисунок 3.17. Результаты эксперимента по привлечению самцов *Theresimima ampellophaga* к аттрактанту EFETOV-2, тестируемому в различных дозах в 2015 году в Крыму.

Дополнительно определяли активный радиус действия приманок с аттрактантом EFETOV-2. Такие исследования проводили в окрестностях г. Судак с 3 мая по 27 июля 2014 года. Опытные и контрольные ловушки устанавливали на поляне в лиственном лесу на высоте 158 м над уровнем моря (биотоп 3б) на удалении 1,5–2 км от промышленных виноградников (естественное местообитание *Th. ampellophaga*), расположенных на высоте 100–110 м (биотоп 3а). Положительным контролем служили ловушки, размещённые в промышленных виноградниках. Из приведённых в Таблице 3.6 данных видно, что аттрактант EFETOV-2 обладает достаточно большим радиусом действия: как минимум 1,5–2 км. При этом нет значительных взаимосвязей между расположением ловушек и привлекательностью приманок для самцов целевого вида ($H=4,493$; $df=3$; $p=0,213$), т.е. на аттрактивность приманок не влияет место установки ловушки. Следовательно, аттрактант EFETOV-2 позволяет достоверно выявлять *Th. ampellophaga* в биотопе даже на большом удалении от естественного местообитания, отслеживать начало лёта и массового вылета, а значит, может успешно использоваться для мониторинга динамики численности этого вида-вредителя и на территориях агробиоценозов, и в природных биотопах.

Таблица 3.6. Количество привлечённых самцов *Theresimima ampellophaga* в ловушки с аттрактантом EFETOV-2, установленные в разных биотопах Крыма

	03.05.14	24.05.14	01.06.14	12.06.14	23.06.14	03.07.14	10.07.14	27.07.14
Биотоп 3а, окр. г. Судак, Дачное, промышленный виноградник, 100–110 м								
контроль	*	0	0	0	0	0	0	0*
опыт № 1	*	0	0	1	6	0	0	0*
опыт № 2		*	0	10	35	5	0	0*
опыт № 3	*	0	0	4	42	1	0	0*
Биотоп 3б, окр. г. Судак, Дачное, поляна в лиственном лесу, 158 м								
контроль		*	0	0	0	0	0	0*
опыт		*	0	1	4	1	0	0*

Примечание. Значком «*» указаны даты установки и снятия ловушек.

На основании описанных выше данных, а также с учётом длительности аттрактивного действия приманок с EFETOV-2 (испытания проводились на юге Албании в 2017 году, обсуждение приведено в главе 3.1) нами был предложен и запатентован эффективный способ привлечения и отлова самцов *Th. ampellophaga* с помощью синтетического полового аттрактанта EFETOV-2 (Ефетов, Кучеренко, 2019б; приложения Б, В), применение которого на промышленных виноградниках или в субтропических парках Южного берега Крыма поможет выявлять вредителя и своевременно сигнализировать о времени начала борьбы с ним. В целом это позволит совершенствовать систему защиты сельскохозяйственных и декоративных культур от *Th. ampellophaga* (Ефетов и др., 2017).

Данные полевых экспериментов в других странах мира подтвердили высокую чувствительность и эффективность EFETOV-2 и EFETOV-S-2 как половых аттрактантов *Th. ampellophaga*, поскольку они позволяют обнаруживать этот вид даже при низкой численности и плотности популяции. Так, самцы *Th. ampellophaga* были впервые отловлены в Албании (Vrenozi et al., 2019) и на полуострове Халкидики в Греции (Tarmann et al., 2019) с помощью приманок с EFETOV-2 (ранее достоверных сведений о присутствии этого вида в указанных регионах не было) (см. главу 3.1). Ловушки с EFETOV-S-2 дали возможность открыть три новых локалитета *Th. ampellophaga* в Восточной Фракии в Турции (Can Cengiz et al., 2018) (см. главу 3.2).

Важно отметить тот факт, что в Турции все привлечённые самцы *Th. ampellophaga* были зарегистрированы исключительно в ловушках с EFETOV-S-2, в то же время ловушки с EFETOV-2 оставались пустыми. EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 фактически являются компонентами аттрактанта EFETOV-2, находящимися в нём в соотношении 1:1. Значит, наблюдаемую нами вариабельность привлекательности приманок можно отнести к эколого-географической изменчивости видоспецифичности полового аттрактанта. Хорошо известно, что в случае многокомпонентности полового аттрактанта популяции

одного и того же вида в зависимости от климатических и географических условий могут привлекаться на разные сочетания составляющих аттрактанта (Priesner et al., 1984; Гричанов и др., 1995; Boo, 1998; Oleander et al., 2018; Vrenozzi et al., 2020). Например, разные сочетания *цис*-алкинилацетатов 5Z=12:Ac, 7Z=12:Ac и 9Z=14:Ac привлекают самцов *Z. filipendulae* из разных популяций. В Центральной Европе для самцов этого вида аттрактивной является трёхкомпонентная смесь с соответствующим отношением этих эфиров 3:100:10. Но самцы испанских популяций *Z. filipendulae* наиболее активно летят на другое соотношение этих соединений – 100:10:10, т.е. с высоким содержанием 5Z=12:Ac. Они привлекаются и на двухкомпонентную комбинацию 5Z=12:Ac и 7Z=12:Ac в пропорции 100:10, но практически не реагируют на трёхкомпонентная смесь с высоким содержанием 7Z=12:Ac, которую «предпочитают» самцы центральноевропейских популяций *Z. filipendulae* (Priesner et al., 1984). Наши исследования подтверждают возможность вариаций оптимальных сочетаний компонентов половых аттрактантов для разных популяций *Th. ampellophaga*. Так, самцы крымских популяций этого вида привлекаются в больших количествах как на монокомпонентный аттрактант EFETOV-S-2, так и на двухкомпонентную аттрактивную смесь EFETOV-2 (где *R*- и *S*-энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата находятся в соотношении 1:1). Самцы же *Th. ampellophaga* из турецких популяций дают ответ только на монокомпонентный аттрактант EFETOV-S-2.

Таким образом, наиболее эффективными для привлечения самцов *Th. ampellophaga* являются синтетические половые аттрактанты EFETOV-2 и EFETOV-S-2 в объёмах 50 и 100 мкл. При этом *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-S-2) не влияет на аттрактивность *R*-энантиомера *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-2), по крайней мере, находясь с ним в равных соотношениях (EFETOV-2) (Ефетов, Кучеренко, 2021а).

Оптимизация состава синтетического полового аттрактанта для *Jordanita (Tremewania) notata*. Параллельные полевые испытания разных аттрактантов в Крыму показали, что самцы *J. (T.) notata* активно реагируют на приманки с EFETOV-2 и EFETOV-S-2 и игнорируют таковые с EFETOV-S-S-2. Ни одна особь данного вида не была обнаружена в ловушках с EFETOV-S-S-2.

По результатам проведённых экспериментов биологическую активность синтетических половых аттрактантов EFETOV-2 и EFETOV-S-2 в отношении привлечения самцов *J. (T.) notata* можно определить как высокую. Максимальные средние значения отловов составили: $30,53 \pm 9,60$ самец/ловушка-неделя (аттрактант EFETOV-2, тестируемая доза 200 мкл, биотоп 4, окр. г. Белогорск, гора Сары-Кая, остепнённый склон у известковых скал, 2014 г.) и $31,42 \pm 17,25$ самец/ловушка-неделя (аттрактант EFETOV-S-2, тестируемая доза 200 мкл, биотоп 4, окр. г. Белогорск, 2015 г.). Хотя при сравнительном скрининге этих аттрактантов, установленных вместе в биотопе в один год, взятых в одинаковых объёмах, большее количество самцов *J. (T.) notata* регистрировалось в ловушках с приманками EFETOV-S-2 (Рисунок 3.18), тем не менее разница в ответах самцов на тестируемые аттрактанты оказалась статистически недостоверной ($W=2$; $p=0,114$). Это позволяет сказать, что *S*-энантиомер *втор-бутилдодецен-2-оата* (EFETOV-S-S-2) не влияет на аттрактивность его *R*-энантиомера (EFETOV-S-2).

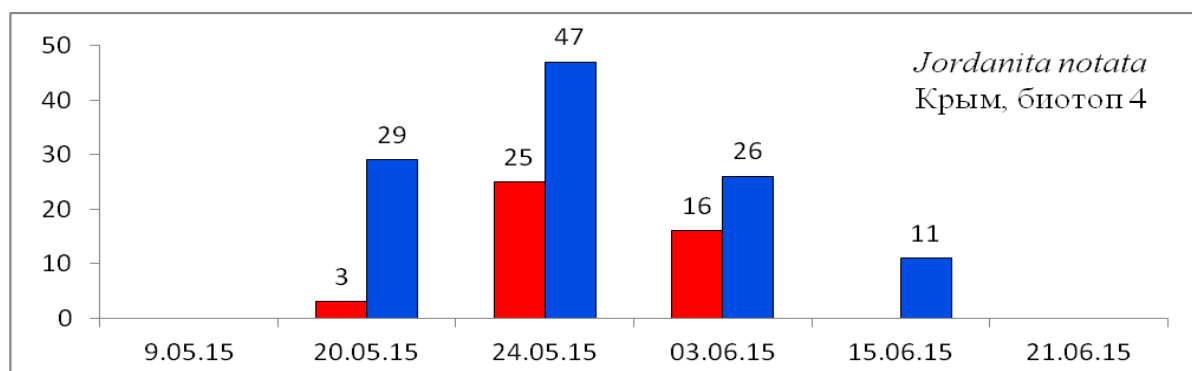


Рисунок 3.18. Количество привлечённых самцов *Jordanita notata* в ловушки с аттрактантами EFETOV-2 (красный цвет) и EFETOV-S-2 (синий цвет) по датам учёта в 2015 году в Крыму.

Последующая полевая оценка различных доз аттрактанта EFETOV-S-2 в биотопе с высокой численностью *J. (T.) notata* (биотоп 4, окр. г. Белогорск, 2016 г.) показала, что наиболее оптимальной для существенного повышения привлекающей способности аттрактанта является доза в 50 мкл (Рисунок 3.19). Эффективность привлечения и отлова самцов *J. (T.) notata* приманками с EFETOV-S-2 достоверно изменяется с изменением объёма аттрактанта ($H=9,874$; $df=2$; $p=0,007$) на высоком уровне значимости ($p<0,01$).

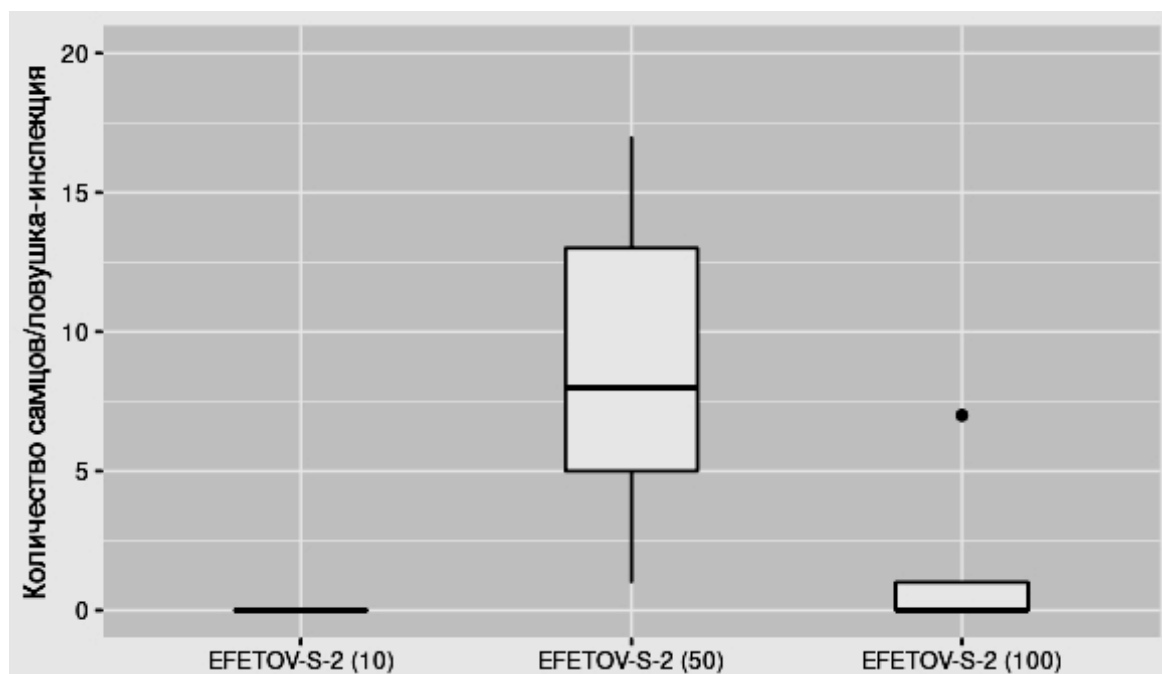


Рисунок 3.19. Результаты эксперимента по привлечению самцов *Jordanita notata* к аттрактанту EFETOV-S-2, тестируемому в различных дозах в 2016 году в Крыму.

В целом полученные результаты говорят о том, что для привлечения самцов *J. (T.) notata* можно успешно использовать как синтетический половой аттрактант EFETOV-2, так и EFETOV-S-2, но оптимальными для мониторинга данного вида являются приманки с аттрактантом EFETOV-S-2, взятом в дозе 50 мкл. (Ефетов, Кучеренко, 2021а).

Оптимизация состава синтетического полового аттрактанта для *Jordanita (Jordanita) globulariae* и *Jordanita (Solaniterna) subsolana*. В разных биотопах Крыма эти виды показали схожий ответ на тестируемые нами варианты синтетических половых аттрактантов из серии «EFETOV-2». Единичные мужские особи отмечались на липких слоях ловушек с EFETOV-2 (Efetov et al, 2016). Ни одного представителя *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* не было обнаружено в ловушках с EFETOV-S-S-2 ни в одном исследованном регионе. А основная масса привлечённых самцов этих двух видов накапливалась в ловушках с EFETOV-S-2.

При одновременном тестировании приманок EFETOV-2 и EFETOV-S-2 в дозах 100 и 200 мкл наибольшей аттрактивностью для самцов *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* обладал именно EFETOV-S-2. Это подтверждалось результатами отловов как в биотопах с относительно высокой численностью этих видов (биотопы 7б и 7в, гора Чатыр-Даг, где обитают оба вида; биотоп 8а, окр. г. Алушта, где обитает только *J. (S.) subsolana*; Рисунок 3.20), так и в нетипичных для них местах, где ранее представители *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* не регистрировались (Efetov, 2005). Так, в окр. г. Белогорск (биотоп 4, 2015 г.) и в окр. г. Симферополь (биотоп 5, 2016 г.) было обнаружено по одному самцу этих видов в ловушках с аттрактантом EFETOV-S-2, в то время как остальные ловушки (с аттрактантами EFETOV-2, EFETOV-S-S-2 и контрольная) оставались пустыми.

Таким образом, прослеживается чёткая зависимость между составом аттрактанта и ответной реакцией самцов *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana*. Половым аттрактантом для них с наибольшей эффективностью привлечения является EFETOV-S-2. Его применение позволяет не только обнаруживать эти виды в биотопе, но и отслеживать их динамику лёта. Присутствие *S*-энантиомера *втор-бутилдодецен-2-оата* достоверно снижает аттрактивность *R*-энантиомера *втор-бутилдодецен-2-оата* как для *J. (J.) globulariae* ($W=2$; $p=0,033$; Рисунок 3.21а), так и для *J. (S.) subsolana* ($W=1$; $p=0,053$; Рисунок 3.21б). Такой тип влияния компонентов аттрактантов, когда одно вещество неактивно (*S*-

энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата – EFETOV-S-S-2), а другое – вызывает полный поведенческий ответ (*R*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата – EFETOV-S-2), но при совместном действии (*R*- и *S*-энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата в соотношении 1:1 – EFETOV-2) наблюдается полное или частичное подавление ответа, называется ингибированием (Сафонкин, 2012). В случае с *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* имеет место именно данный тип взаимодействия компонентов аттрактанта (Ефетов, Кучеренко, 2021а).

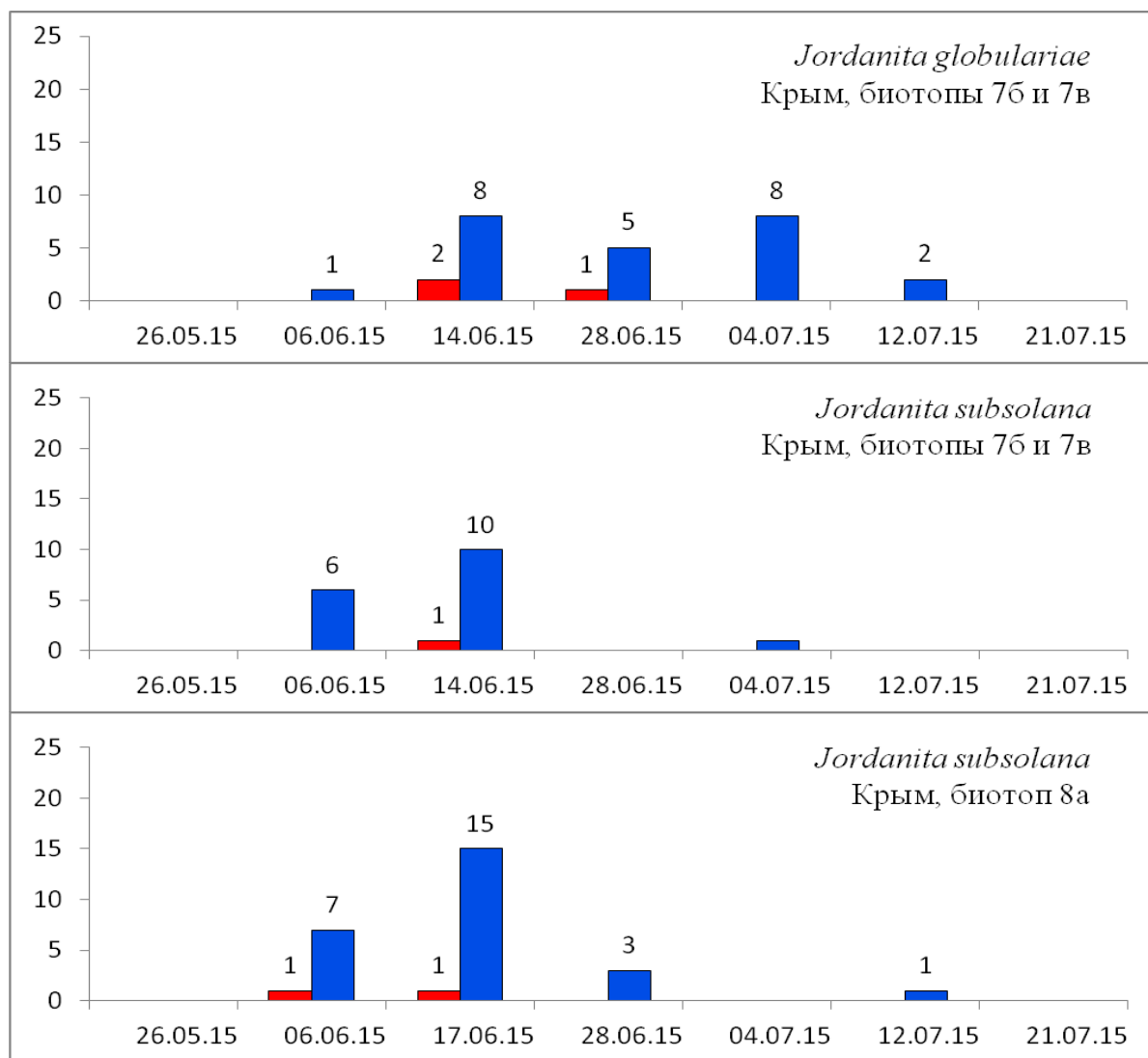
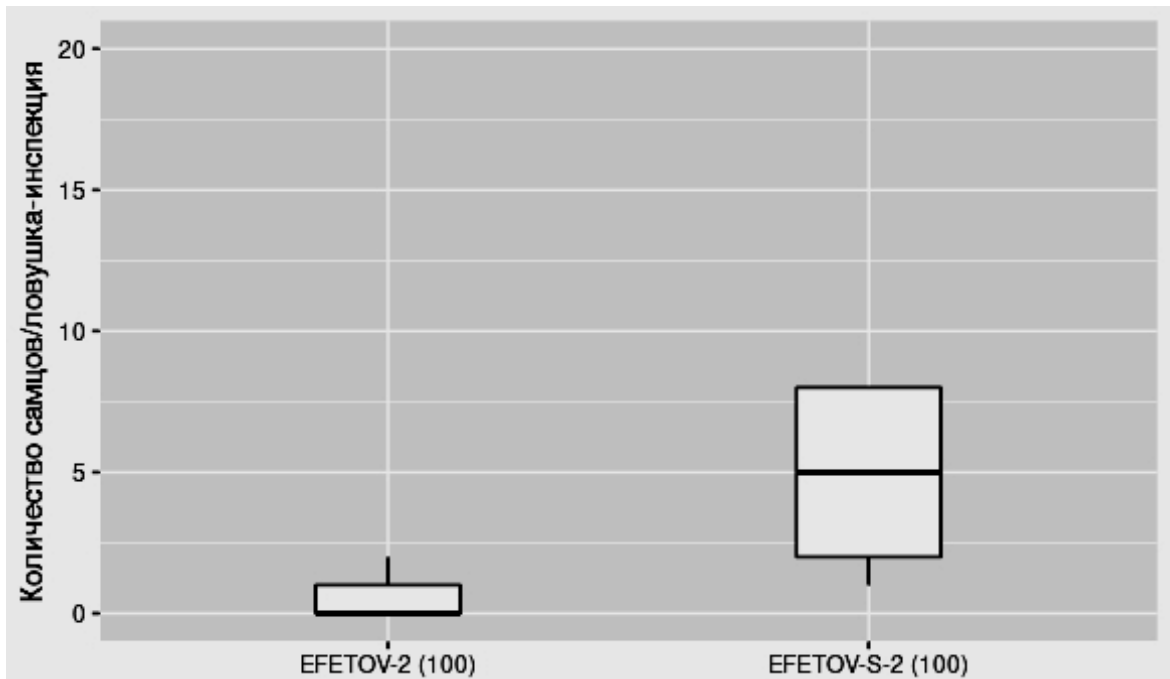
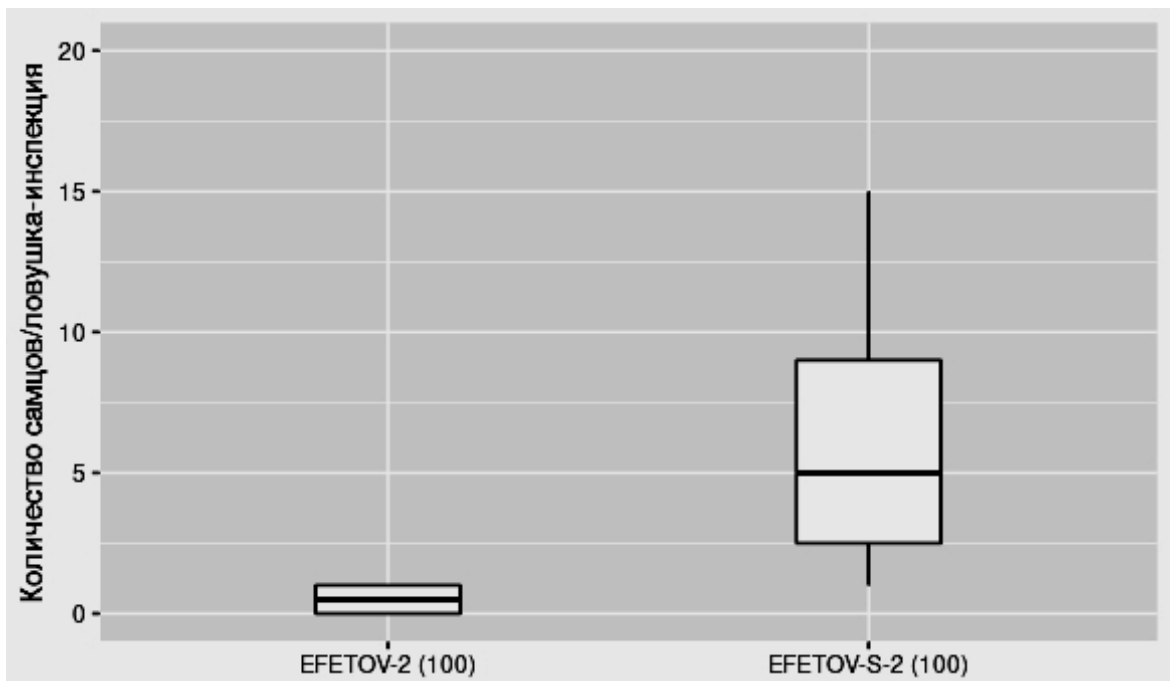


Рисунок 3.20. Количество привлечённых самцов *Jordanita globulariae* и *Jordanita subsolana* в ловушки с аттрактантами EFETOV-2 (красный цвет) и EFETOV-S-2 (синий цвет) по датам учёта в 2015 году в Крыму.



а)



б)

Рисунок 3.21. Различия в привлечении самцов *Jordanita globulariae* (а) и *Jordanita subsolana* (б) к аттрактантам EFETOV-2 и EFETOV-S-2, тестируемых в дозе 100 мкл в 2015 году в Крыму.

Оценка аттрактивных свойств EFETOV-S-2 в зависимости от дозы (50 мкл, 100 мкл) не выявила достоверных различий ($p > 0,05$) в привлекательности разных вариантов приманок для *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana*. Уменьшение дозы аттрактанта в два раза существенно не сказывается на эффективности отловов этих видов адгезивными ловушками. Значит, с точки зрения экономической выгоды целесообразно применять в полевых исследованиях приманки EFETOV-S-2 в дозе 50 мкл, что позволит избегать перерасхода аттрактанта.

Интересно, что *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* на Чатыр-Даге (биотопы 7б и 7в) синтопичны и синхронны (Рисунок 3.20), но привлекаются одним и тем же аттрактантом EFETOV-S-2. Это можно объяснить тем, что *R*-энантиомер втор-бутилдодецен-2-оата не идентичен природному половому феромону самок этих видов, а скорее всего лишь похож на один из его компонентов. Это подтверждают результаты исследования полового феромона самок *J. (S.) subsolana*, в составе которого были выявлены как минимум два компонента, а именно: втор-бутилдодеценоат (положение двойной связи не установлено) и втор-бутилдодекадиеноат (вещество с двумя двойными связями) (Efetov, Kucherenko, 2020).

Привлекательность *R*-энантиомера втор-бутилдодецен-2-оата для самцов *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* подтвердили дальнейшие испытания аттрактантов из серии «EFETOV-2» в Восточной Фракии (18.05–29.06.2016) и в Центральной Анатолии (13.05–09.07.2017) в Турции (Can Cengiz et al., 2018; Can et al., 2019). Из девяти привлечённых самцов *J. (S.) subsolana* восемь были обнаружены на липких слоях ловушек с приманками EFETOV-S-2. *J. (J.) globulariae* была впервые зарегистрирована в Турции (ранее достоверных сведений о присутствии этого вида в указанном регионе не было) (Can Cengiz et al., 2016). Два самца *J. (J.) globulariae* были привлечены в ловушки с EFETOV-2, что не противоречит нашим крымским результатам, а лишь подчёркивает

аттрактивность *R*-энантиомера *втор*-бутилдодецен-2-оата даже в рацемической смеси с соответствующим *S*-энантиомером.

По результатам проведенных экспериментов можно сделать вывод, что наиболее эффективным синтетическим половым аттрактантом для самцов *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana* является EFETOV-S-2 в дозе 50 мкл. Подобные приманки позволяют не только обнаруживать указанные виды в биотопах и выявлять популяции с низкой плотностью, но и изучать сезонную динамику их численности. Особо следует отметить, что половые аттрактанты для указанных видов ранее известны не были, а значит, использование адгезивных ловушек и переносных приманок с EFETOV-S-2 в эколого-фаунистических исследованиях весьма перспективно.

Оптимизация состава синтетического полового аттрактанта для *Rhagades (Rhagades) pruni*. Результаты крымских экспериментов показали, что, в отличие от указанных выше видов из родов *Theresimima* и *Jordanita*, для *Rh. (Rh.) pruni* наиболее сильными привлекающими свойствами обладал аттрактант EFETOV-S-S-2. На липких слоях ловушек с EFETOV-S-2 и EFETOV-2 мы периодически регистрировали самцов *Rh. (Rh.) pruni*, но лишь в незначительном количестве: 1-2 особи на ловушку в неделю. Можно сказать, что *R*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-2) ингибирует аттрактивные свойства *S*-энантиомера *втор*-бутилдодецен-2-оата (EFETOV-S-S-2). Именно поэтому при их совместном действии (EFETOV-2) мы наблюдали полное подавление или резкое снижение характерного поведенческого ответа самцов *Rh. (Rh.) pruni*.

Важно отметить, что высокая привлекающая активность аттрактанта EFETOV-S-S-2 в отношении самцов *Rh. (Rh.) pruni* сохранялась при использовании его в разных дозах, а именно: 20, 50 и 100 мкл. При этом аттрактивность приманок с EFETOV-S-2, тестируемых в тех же дозах, оставалась стабильно низкой. Сравнительный полевой скрининг EFETOV-S-2 и EFETOV-S-

S-2 с использованием разных доз этих синтетических аттрактантов осуществлялся в Крыму в пяти биотопах: окр. г. Белогорск (гора Сары-Кая, биотоп 4), окр. г. Симферополь (Битак, биотоп 5), окр. с. Краснолесье (биотоп 6), гора Чатыр-Даг (биотоп 7б) и окр. г. Алушта (с. Лучистое, биотоп 8а). Результаты полевых экспериментов представлены на Рисунке 3.22. Статистическая обработка данных показала значительные различия в привлечении самцов *Rh. (Rh.) pruni* приманками с EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2: $W=2$; $p=0,034$ (Рисунок 3.23).

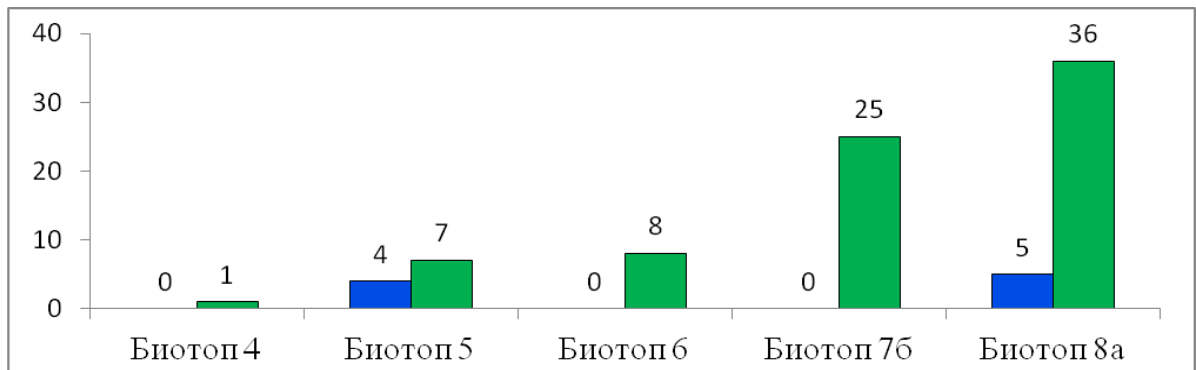


Рисунок 3.22. Количество привлечённых самцов *Rhagades pruni* в ловушку с аттрактантом EFETOV-S-2 (синий цвет) и EFETOV-S-S-2 (зелёный цвет) за сезон в разных биотопах Крыма в 2016 году.

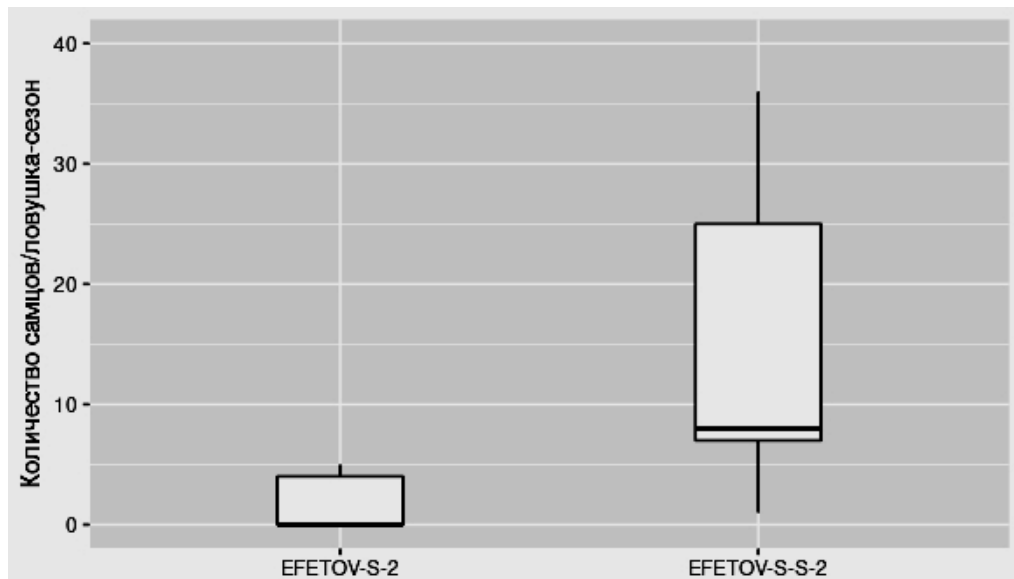


Рисунок 3.23. Результаты сравнительных испытаний аттрактантов EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 по привлечению *Rhagades pruni* в 2016 году в Крыму.

Фактически половым аттрактантом для этого вида нужно считать EFETOV-S-S-2. Самцы *Rh. (Rh.) pruni* высокочувствительны к приманкам с EFETOV-S-S-2, что даёт возможность обнаруживать вид впервые в нетипичных для него местах, например, в Крыму в биотопе 4 находки *Rh. (Rh.) pruni* известны не были (по данным Efetov, 2005).

Дополнительная оценка эффективности EFETOV-S-S-2 по выявлению *Rh. (Rh.) pruni* в биотопах проводилась за рубежом. В Испании, где вид является очень редким и не регистрировался более четверти века, только с помощью данного аттрактанта стало возможным обнаружить популяции *Rh. (Rh.) pruni* (Efetov et al., 2019). Следует отметить, что в Восточной Фракии дважды регистрировались одиночные самцы *Rh. (Rh.) pruni* в ловушках с EFETOV-S-2 (Can Cengiz et al., 2018), но при этом аттрактант EFETOV-S-S-2 в указанной части Турции не тестировался.

Таким образом, высокоэффективным половым аттрактантом в отношении привлечения самцов *Rh. (Rh.) pruni* является EFETOV-S-S-2 в объёмах 20 и 50 мкл.

Проведённая нами сравнительная оценка биологической активности половых аттрактантов из серии «EFETOV-2» позволяет сказать, что существует чёткая зависимость между составом и дозой аттрактанта и ответной реакцией самцов разных видов Procridinae, что необходимо учитывать для усиления аттрактивности и видоспецифичности приманок. Нами было выявлено три разных типа взаимовлияния аттрактивных компонентов (Efetov et al., 2016b; Ефетов, Кучеренко, 2021a):

- 1) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата неактивен и не влияет на аттрактивность *R*-энантиомера, находясь с ним в равных соотношениях. В этом случае самцы, например *Th. ampellophaga* и *J. (T.) notata*, активно привлекаются на приманки как с EFETOV-2, так и с EFETOV-S-2.

2) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата неактивен, но полностью или частично ингибирует аттрактивные свойства *R*-энантиомера при совместном действии. При таком типе взаимодействия компонентов высокоэффективным аттрактантом является EFETOV-S-2, в частности для самцов *J. (J.) globulariae* и *J. (S.) subsolana*.

3) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата активен, но в соотношении 1:1 с малоактивным *R*-энантиомером аттрактивные свойства *S*-энантиомера резко снижаются. Так, в отношении привлечения самцов *Rh. (Rh.) pruni* существенно более результативными оказываются приманки с EFETOV-S-S-2, хотя единичные мужские особи отлавливаются ловушками с EFETOV-S-2 и EFETOV-2.

3.6. Анализ возможных путей биосинтеза и эволюции аттрактивных молекул *Zygaenidae*

Сравнение молекулярного строения и химического состава половых феромонов и аттрактантов у представителей разных видов, родов, семейств Insecta открывает широкие возможности для фундаментальных и прикладных исследований в биохимии и эволюционной биологии. Общие правила строения привлекающих молекул Lepidoptera являются отражением генетически детерминированных закономерностей (Haynes, Hunt, 1990; Roelofs, Rooney, 2003; Groot et al., 2014), которые могут быть использованы для анализа филогенетических отношений таксонов и эволюции феромонных систем (Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2007).

Как уже было сказано выше, в семействе *Zygaenidae* известные половые феромоны и аттрактанты представлены двумя типами соединений: сложными эфирами уксусной кислоты и жирных спиртов и сложными эфирами *втор*-бутилового спирта и жирных кислот. Первые характерны для подсемейства *Zygaeninae* (триба *Zygaenini*), вторые – для подсемейства *Procridinae* (триба

Procradini). Основная масса компонентов половых феромонов и аттрактантов Lepidoptera относится также к сложным эфирам (алкенилацетатам) или к высшим непредельным спиртам и альдегидам. Структурное сходство аттрактивных молекул Zygaenidae и других Lepidoptera заключается в аналогичности строения длинноцепочечных радикалов, содержащих чётное количество атомов углерода (от 10 до 18) и от одной до трёх двойных связей, как правило, в *цис*-положении. Однако у представителей Procridinae – это кислотный радикал, а у Zygaeninae (и многих Lepidoptera) – спиртовой (Кучеренко, Ефетов, 2019б).

Ряд авторов объясняют химико-структурное «однообразие» сигнальных молекул Lepidoptera особенностями биосинтеза компонентов половых феромонов и действием ферментов десатураз (Roelofs, 1995; Tillman et al., 1999; Blomquist, Vogt, 2003; Roelofs, Rooney, 2003; Byers, 2006). В частности, работа фермента $\Delta 11$ -десатуразы в комбинации с каскадом реакций укорочения жирных кислот на два атома углерода в процессе β -окисления позволила видам производить из стеариновой (C_{18}) и пальмитиновой (C_{16}) насыщенных кислот-предшественников различные ненасыщенные жирные кислоты, альдегиды и спирты. Эти кислоты и спирты могут образовывать сложные эфиры с *втор*-бутиловым спиртом и уксусной кислотой соответственно. В результате почти все известные сочетания компонентов половых феромонов и аттрактантов Zygaenidae легко определяются из каскада указанных превращений путем ограничения стадий укорочения цепи (Рисунок 3.24). Из Рисунка 3.24 видно, что во всех вариантах длинноцепочечных углеводородных радикалов, встречающихся в аттрактивных молекулах Zygaenidae, двойная связь располагается в нечётной позиции: у пятого, седьмого, девятого или одиннадцатого атомов углерода. Исключением стали синтезированные нами половые аттрактанты Procridinae – энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата (Кучеренко, Ефетов, 2019б). Несмотря на то, что двойная связь в кислотном радикале *втор*-бутилдодецен-2-оата располагается в нехарактерном для Zygaenidae чётном положении у второго атома углерода ($\Delta 2-12C$),

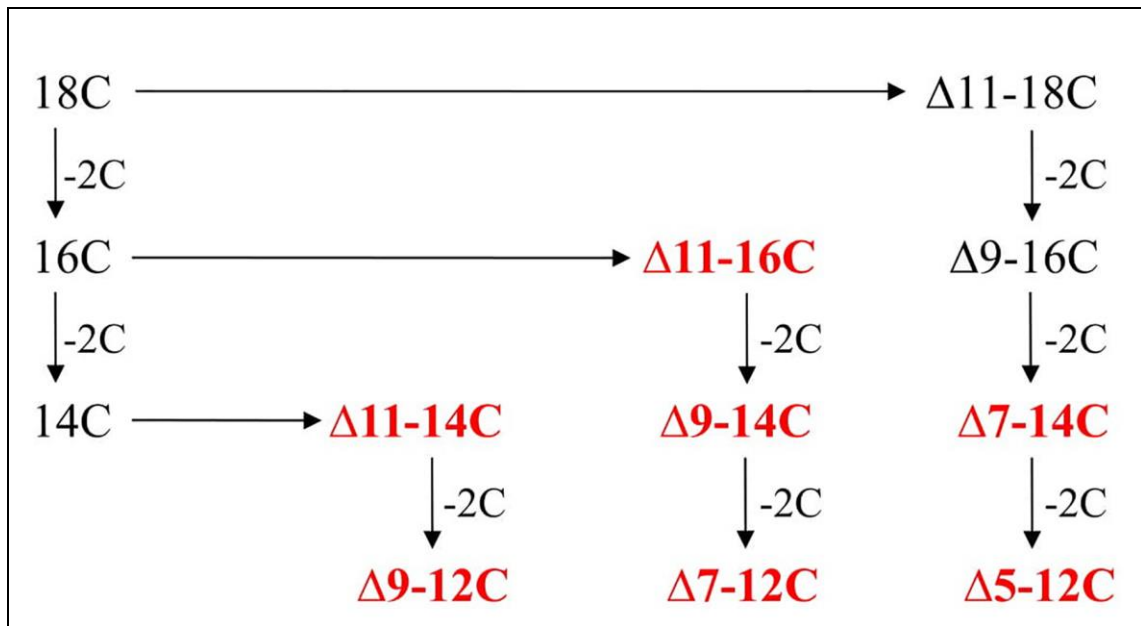


Рисунок 3.24. Возможные пути биосинтеза мононенасыщенных компонентов половых феромонов *Lepidoptera*. Красным цветом выделены варианты длинноцепочечных углеводородных радикалов, известных в аттрактивных молекулах *Zygaenidae*.

энантиомеры этого сложного эфира в рацемической смеси и/или по отдельности привлекают самцов 17 видов *Procridinae*, относящихся к шести родам (Ефетов, Кучеренко, 2018б). В данном случае мы видим подтверждение уже упомянутого ранее правила “one-change” step (Steck et al., 1982): энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата отличаются от компонентов природных половых феромонов *Procridinae*, в частности энантиомеров *втор*-бутилдодецен-7-оата, только одним структурным изменением – позицией двойной связи.

Анализ литературных данных и результатов наших собственных экспериментов показал, что для восприятия химической молекулы феромона/аттрактанта сенсорным аппаратом самцов *Procridinae* имеет значение наличие двойной связи в радикале жирной кислоты, хотя положение этой двойной связи может быть различно (Кучеренко, Ефетов, 2019а). Эта гипотеза подтверждается следующими примерами:

1) Непредельные сложные эфиры, а именно: *втор*-бутилдодецен-2-оат и *втор*-бутилдодецен-7-оат – привлекают самцов *I. (P.) pruni*, *Rh. (Rh.) pruni*, *A. (A.) geryon*, *J. (T.) notata*, *J. (P.) anatolica* (Efetov, Kucherenko, 2020). Но проверка биологической активности *втор*-бутилдодеканоата (предельного сложного эфира) не выявила его аттрактивности в отношении представителей Proscridinae, хотя это вещество привлекло самцов жука *Tilloidea unifasciata* (Ефетов и др., 2012).

2) Половым феромоном самок *Th. ampellophaga* является (*R*)-*втор*-бутилтетрадецен-7-оат с незначительными количествами (*S*)-*втор*-бутилтетрадецен-7-оата (Subchev et al., 1998; erratum 1999). Однако самцы этого вида демонстрируют характерное половое поведение и активно накапливаются в ловушках с половыми аттрактантами EFETOV-2, EFETOV-S-2 и ClOil 135°. Компоненты как полового феромона, так и половых аттрактантов имеют одинаковый спиртовой, но разные кислотные радикалы. Структурные вариации заключаются в длине углеводородного радикала кислоты, положении и количестве двойных связей в нём. Несмотря на это, все вышеперечисленные сложные эфиры обладают аттрактивными свойствами в отношении самцов *Th. ampellophaga* в отличие от *втор*-бутилдодеканоата.

Мы также предприняли попытку сопоставить возможный ход эволюции половых феромонов у представителей семейства Zygaenidae и некоторых филогенетически близких к нему групп на основе современных данных о систематике Lepidoptera (Kawahara et al., 2019). Мы проанализировали имеющиеся данные о строении половых феромонов и аттрактантов как у Zygaenoidea, так и у систематически близких надсемейств Sesioidea и Cossioidea и взятого в качестве сестринской группы надсемейства Tortricioidea. Оказалось, что сложные эфиры уксусной кислоты и жирных спиртов являются половыми феромонами и аттрактантами как у представителей семейств Sesiidae (Sesioidea) и Cossidae (Cossioidea), так и Tortricidae (Tortricioidea) (El-Sayed, 2021).

Следовательно, указанная группа соединений – эволюционно более древняя, чем сложные эфиры *втор*-бутилового спирта и жирных кислот. Эти данные позволяют с высокой долей вероятности говорить о том, что появление сложных эфиров *втор*-бутилового спирта и жирных кислот в качестве половых феромонов является апоморфным признаком трибы Procradini подсемейства Procridinae. В настоящее время строение аттрактивных молекул у Procridinae известно только для представителей этой трибы (Efetov, Kucherenko, 2020; Chen et al., 2021). Проверки аттрактивности синтезированных нами сложных эфиров *втор*-бутилового спирта и жирных кислот для видов трибы Artonini дали отрицательный результат. С другой стороны, наличие сложных эфиров уксусной кислоты и жирных спиртов как половых аттрактантов – это плезиоморфный признак, который характерен для подсемейства Zygaeninae (Zygaenidae), а также семейств Sesiidae, Cossidae и Tortricidae (Рисунок 3.25).

Внутри надсемейства Zygaenoidea в настоящее время половые феромоны и аттрактанты известны только для некоторых видов семейств Himantopteridae, Phaudidae и Limacodidae. Если у Himantopteridae это также сложные эфиры уксусной кислоты и жирных спиртов, то у Phaudidae и Limacodidae аттрактивные молекулы представлены жирными альдегидами и спиртами (Zheng et al., 2019; El-Sayed, 2021), которые по своей пространственной структуре напоминают сложные эфиры короткоцепочечных кислот и многоатомных спиртов. Иногда сходство конфигураций молекул альдегидных феромонов с длинным радикалом с эфирами жирных спиртов и, например, муравьиной кислоты, может приводить к ошибочному связыванию последних с обонятельными рецепторами самцов и вызывать у них даже более сильную физиологическую и поведенческую реакцию (Xu et al., 2012). У некоторых видов рода *Darna* Walker, 1862 (Limacodidae) в качестве феромонов отмечены сложные эфиры метанола, бутанола и изобутанола (El-Sayed, 2021), но производные *втор*-бутилового спирта отсутствуют.

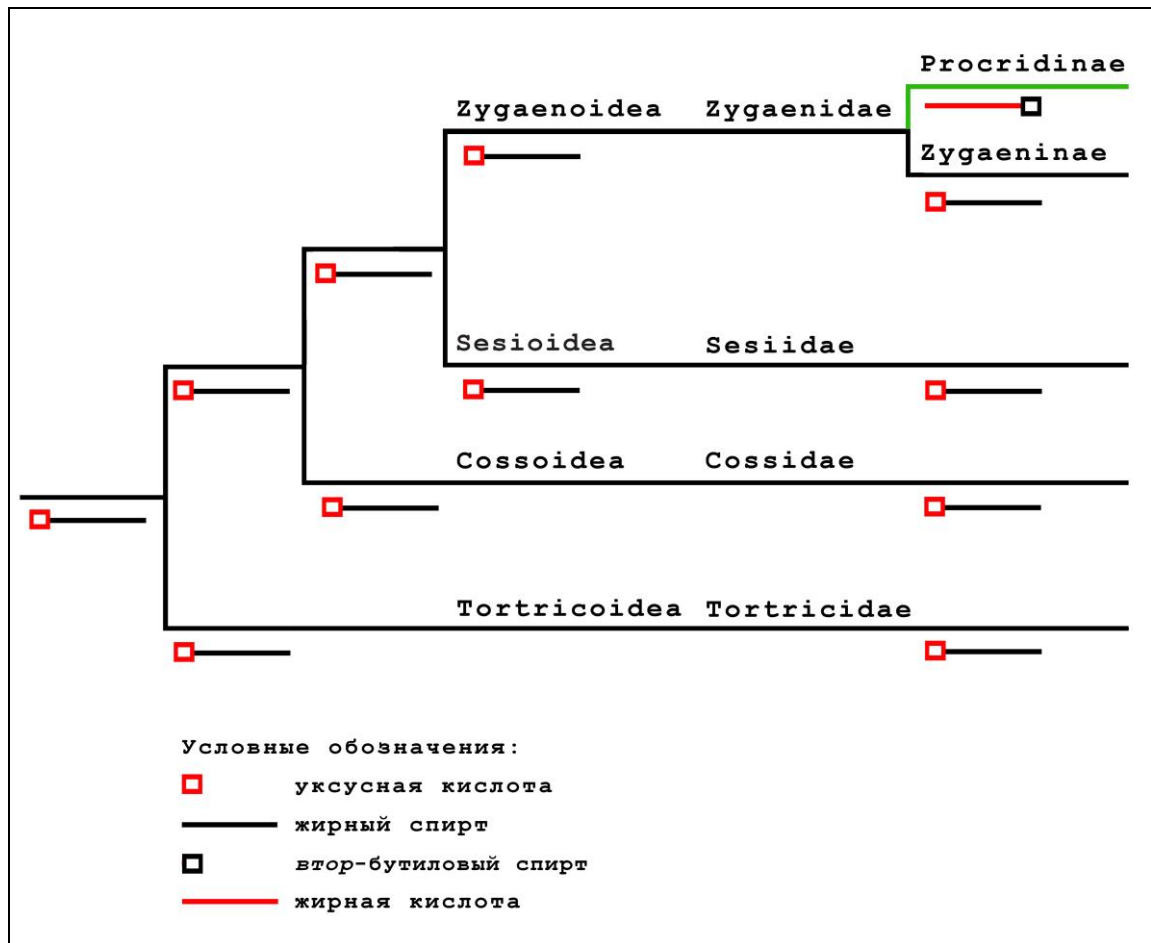


Рисунок 3.25. Схема, отражающая эволюцию строения половых феромонов у *Zygaenidae* и некоторых других семейств *Lepidoptera*. Зелёная ветвь на дендрограмме показывает подсемейство *Procridinae*, у которого феромонами являются сложные эфиры *втор-бутилового* спирта и жирных кислот (но не уксусной кислоты и жирных спиртов, как у всех других приведённых таксонов).

Применение статистического анализа сходства и различия видов по компонентному составу половых феромонов показало таксономическую ценность этого признака для анализа филогенетических взаимоотношений и внутри семейств чешуекрылых (Гричанов, Овсянникова, 2005; Сафонкин, 2007). Например, было показано, что эволюция феромонных систем у видов семейства листовёрток (*Tortricidae*) шла в направлении: 1) увеличения доли *транс*-изомеров веществ, 2) укорочения длины углеродной цепи с шестнадцати до двенадцати

атомов (Сафонкин, 2007). В подсемействе *Zygaeninae* *транс*-изомеры половых аттрактантов встречаются у видов из эволюционно более молодого подрода *Zygaena* (*Zygaena*) Fabricius, 1775, тогда как моноеновые сложные эфиры с *цис*-положением двойной связи характерны для представителей двух других подродов: *Zygaena* (*Mesembrynus*) Hübner, 1819 и *Zygaena* (*Agrumenia*) Hübner, 1819. Самцы двух видов, принадлежащих к архаичным родам *Reissita* Tremewan, 1959 и *Epizygaenella* Tremewan & Povolny, 1968, чувствительны к сложным эфирам с 16-углеродным радикалом и *цис*-изомерией (Таблица 1.1, стр. 28). Перечисленные факты хорошо коррелируют с установленными ранее закономерностями в эволюции феромонов в разных трибах листовёрток (Кучеренко, Ефетов, 2019а).

В целом все эти данные свидетельствуют о том, что молекулярная структура аттрактивных соединений может быть дополнительным признаком для анализа родственных отношений между таксонами и реконструкции эволюции *Lepidoptera*, а выявление закономерностей, лежащих в основе биосинтеза компонентов половых феромонов, – одна из предпосылок успешного синтеза аттрактивных соединений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе исследованы состав и химическое строение половых феромонов и половых аттрактантов, обнаруженных на сегодняшний день у представителей семейства *Zygaenidae* (Insecta, Lepidoptera). Отражено современное состояние изученности химической коммуникации между особями данной группы животных. Показаны перспективы использования аттрактивных молекул в эколого-фаунистических исследованиях, а также в интегрированной защите растений от вредителей.

Сравнение строения известных половых феромонов и аттрактантов *Zygaenidae* позволило выявить особенности молекулярной структуры, которые с большей долей вероятности определяют аттрактивные свойства данных веществ. Было установлено, что общими для абсолютного большинства аттрактивных молекул, встречающихся у представителей семейства *Zygaenidae*, и в частности подсемейства *Procridinae*, являются: принадлежность к классу сложных эфиров, образованных вторичным бутиловым спиртом и ненасыщенной высшей карбоновой кислотой; наличие чётного количества атомов углерода и двойной связи с *цис*-конфигурацией в кислотном радикале; наличие хирального центра в спиртовом радикале. Выявленные закономерности в дальнейшем послужили основой для целенаправленного синтеза половых аттрактантов *Procridinae*, биологическая активность которых в отношении представителей целевой группы была доказана в ходе исследований в десяти странах мира. Всего в экспериментах было привлечено нашими аттрактантами 2960 самцов *Procridinae*. Полученные данные о функционировании и строении аттрактантов *Procridinae* в комплексе с традиционными морфологическими и цитогенетическими подходами были использованы для анализа филогенетических связей *Zygaenidae*.

Основные результаты исследования представлены в следующих **выводах**:

1. Разработана относительно простая, малостадийная схема получения ранее неизвестных половых аттрактантов Zygaenidae, которые представляют собой сложные эфиры бутанола-2, его *R*- и *S*-энантиомеров и додецен-2-овой кислоты. Показано, что прогнозирование молекулярной структуры половых аттрактантов на основе обобщения и систематизации литературных данных о химическом составе и строении природных феромонов является одной из предпосылок их успешного синтеза.

2. В ходе скрининга установлено, что *R*- и *S*-энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата (в смеси и/или по отдельности) являются половыми аттрактантами, привлекающими самцов 17 видов Zygaenidae, относящихся к шести родам: *Illiberis* (1 вид), *Theresimima* (1 вид), *Rhagades* (3 вида), *Adscita* (5 видов), *Jordanita* (6 видов) и *Goazrea* (1 вид). Впервые обнаружены половые аттрактанты для самцов семи видов Procridinae, а именно: *Rhagades (Wiegelia) amasina*, *Rh. (W.) predotae*, *Adscita (Procriterna) subtristis*, *A. (Tarmannita) bolivari*, *Jordanita (Tremewania) splendens*, *J. (Solaniterna) subsolana* и *Goazrea lao*.

3. Выявлено, что *R*- и *S*-энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата и их рацемическая смесь имеют различную биологическую активность для разных видов целевой группы, а наличие двойной связи и хирального центра в молекуле *втор*-бутилдодецен-2-оата определяет её аттрактивные свойства. Статистически подтверждено три разных типа взаимовлияния аттрактивных компонентов для самцов разных видов Procridinae. 1) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата неактивен и не влияет на аттрактивность *R*-энантиомера, находясь в равных с ним соотношениях (*Theresimima ampellophaga* и *J. (Tremewania) notata*). 2) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата неактивен, но полностью или частично ингибирует аттрактивные свойства *R*-энантиомера при совместном действии (*J. (Jordanita) globulariae* и *J. (S.) subsolana*). 3) *S*-энантиомер *втор*-бутилдодецен-2-оата активен, но в соотношении 1:1 с малоактивным *R*-энантиомером аттрактивные свойства *S*-энантиомера резко снижаются (*Rh. (Rh.) pruni*).

4. Аттрактивные свойства *втор*-бутилдодецен-2-оата также доказаны для трёх видов из других семейств Insecta: *Argyresthia semifusca* (Lepidoptera, Yponomeutidae), *Dolicharthria stigmatosalis* (Lepidoptera, Crambidae) и *Tilloidea unifasciata* (Coleoptera, Cleridae). Привлечение нецелевых видов на синтезированные половые аттрактанты Zygaenidae свидетельствует в пользу гипотезы об использовании филогенетически удалёнными группами животных одних и тех же веществ в качестве компонентов половых феромонов вследствие относительно экономного расходования энергетических ресурсов, необходимых для биосинтеза новых соединений.

5. Благодаря использованию синтетических половых аттрактантов из серии «ЕФЕТОВ-2» открыты один новый род и вид Procridinae – *Goazrea lao*; уточнены границы ареалов *Th. ampellophaga*, *Rh. (Rh.) pruni* и *J. (J.) globulariae*.

6. Разработан способ привлечения и отлова самцов вредителя виноградарства *Th. ampellophaga* с помощью синтетического полового аттрактанта ЕФЕТОВ-2. Дополнительно показано, что аттрактивные приманки с энантиомерами *втор*-бутилдодецен-2-оата – эффективное средство для обнаружения и мониторинга сезонной динамики численности таких видов-вредителей, как *Illiberis (Primilliberis) pruni* и *Rh. (Rh.) pruni*.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Разработанный способ привлечения и отлова самцов *Th. ampellophaga* (вредителя виноградарства в Средиземноморском регионе) с помощью адгезивных ловушек, содержащих в качестве действующего активного компонента синтетический половой аттрактант EFETOV-2 рекомендовать для обнаружения вида и контроля его численности, как на территориях агробиоценозов, так и в парковой зоне, например субтропических парках Южного берега Крыма, с целью совершенствования системы защиты сельскохозяйственных и декоративных культур от *Th. ampellophaga*.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

EFETOV-2	<i>втор</i> -бутилдодецен-2-оат (рацемическая смесь <i>R</i> - и <i>S</i> -энантиомеров)
EFETOV-S-2	<i>R</i> -энантиомер <i>втор</i> -бутилдодецен-2-оата
EFETOV-S-S-2	<i>S</i> -энантиомер <i>втор</i> -бутилдодецен-2-оата
12Ac	додецилацетат
2-7Z=12	<i>цис</i> -2-бутилдодецен-7-оат
2-7Z=14	<i>цис</i> -2-бутилтетрадецен-7-оат
2-9Z=14	<i>цис</i> -2-бутилтетрадецен-9-оат
2R-7Z=12	<i>цис</i> -(2 <i>R</i>)-2-бутилдодецен-7-оат
2S-7Z=12	<i>цис</i> -(2 <i>S</i>)-2-бутилдодецен-7-оат
2R-7Z=14	<i>цис</i> -(2 <i>R</i>)-2-бутилтетрадецен-7-оат
2S-7Z=14	<i>цис</i> -(2 <i>S</i>)-2-бутилтетрадецен-7-оат
2R-9Z=14	<i>цис</i> -(2 <i>R</i>)-2-бутилтетрадецен-9-оат
2S-9Z=14	<i>цис</i> -(2 <i>S</i>)-2-бутилтетрадецен-9-оат
5Z=12:Ac	<i>цис</i> -додецен-5-илацетат
7Z=12:Ac	<i>цис</i> -додецен-7-илацетат
8Z=12:Ac	<i>цис</i> -додецен-8-илацетат
8E=12:Ac	<i>транс</i> -додецен-8-илацетат
9Z=12:Ac	<i>цис</i> -додецен-9-илацетат
7Z=14:Ac	<i>цис</i> -тетрадецен-7-илацетат
9Z=14:Ac	<i>цис</i> -тетрадецен-9-илацетат
11Z=14:Ac	<i>цис</i> -тетрадецен-11-илацетат
11E=14:Ac	<i>транс</i> -тетрадецен-11-илацетат
11Z=16:Ac	<i>цис</i> -гексадецен-11-илацетат
5Z=12OH	<i>цис</i> -додецен-5-ол
7Z=12OH	<i>цис</i> -додецен-7-ол

9Z=12OH	<i>цис</i> -додецен-9-ол
7Z=14OH	<i>цис</i> -тетрадецен-7-ол
9Z=14OH	<i>цис</i> -тетрадецен-9-ол
11Z=14OH	<i>цис</i> -тетрадецен-11-ол
11Z=16OH	<i>цис</i> -гексадецен-11-ол
ЭАГ	электроантеннограмма

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акулов, Е. Н. Нецелевые виды плодояжорок *Grapholita* (Lepidoptera, Tortricidae), привлечённые на синтетический феромон восточной плодояжорки на юге Сибири / Е. Н. Акулов, Н. И. Кириченко, В. М. Петько // Карантин растений. – 2014. – Т. 2, № 8. – С. 31–39.
2. Арсланов, И. Г. Прогнозирование химических соединений с комплексом необходимых свойств / И. Г. Арсланов, Г. Ю. Дмитриев, В. М. Гиниятуллин [и др.] // Башкирский химический журнал. – 2015. – Т. 22, № 2. – С. 80–85.
3. Волкова, П. Е. Состав комплекса феромонов чешуекрылых как сообщения в информационном канале / П. Е. Волкова // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 29, № 3–4. – С. 210–214.
4. Гричанов, И. Я. Химическая структура половых феромонов как таксономический признак высших таксонов чешуекрылых / И. Я. Гричанов // Энтомологическое обозрение. – 1993. – Т. 72, № 2. – С. 283–294.
5. Гричанов, И. Я. Эколого-географическая изменчивость видоспецифичности половых аттрактантов чешуекрылых / И. Я. Гричанов, М. А. Булыгинская, О. Н. Букзеева [и др.] // Экология. – 1995. – № 5. – С. 377–380.
6. Гричанов, И. Я. Феромоны для фитосанитарного мониторинга вредных чешуекрылых / И. Я. Гричанов, Е. И. Овсянникова. – СПб. – Пушкин: ВИЗР РАСХН, 2005. – 244 с.
7. Гричанов, И. Я. Научное обоснование использования синтетических половых феромонов вредных чешуекрылых в фитосанитарном мониторинге: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.09 / Гричанов Игорь Яковлевич. – СПб. – Пушкин, 2006. – 340 с.
8. Джекобсон, М. Половые феромоны насекомых / М. Джекобсон; [пер. С. Н. Красновой, Р. И. Лачиновой]. – М.: Мир, 1976. – 391 с.

9. Дмитриева, Т. М. Введение в химическую экологию организмов / Т. М. Дмитриева, Э. П. Зинкевич, Ю. П. Козлов // Инновационная наука. – 2016. – № 5. – С. 24–29.
10. Долидзе, Г. В. Секс-ловушки как возможное средство борьбы с вредителями виноградной лозы и плодовых культур / Г. В. Долидзе, Ц. Л. Ахаладзе, Д. Татишвили [и др.] // Учёные записки Тартуского государственного университета. – 1980. – Т. 545. – С. 88–90.
11. Елизаров, Ю. А. Хеморецепция насекомых / Ю. А. Елизаров. – М.: Московский университет, 1978. – 232 с.
12. Ефетов, К. А. Бабочки Крыма (Высшие разноусые чешуекрылые) / К. А. Ефетов, Ю. И. Будашкин. – Симферополь: Таврия, 1990. – 112 с.
13. Ефетов, К. А. Синтез и биологическая активность вторичного бутилового эфира лауриновой кислоты / К. А. Ефетов, А. А. Бекетов, В. А. Паршиков // Таврический медико-биологический вестник. – 2012. – Т. 15, № 1. – С. 345–347.
14. Ефетов, К. А. Синтез *втор*-бутилдодецен-2-оата, возможного аттрактанта представителей подсемейства Proctridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / К. А. Ефетов, М. Ю. Баевский, А. А. Бекетов [и др.] // Таврический медико-биологический вестник. – 2013. – Т. 16, № 4. – С. 53–57.
15. Ефетов, К. А. Сложный эфир бутанола-2 и додеценовой кислоты: синтез и аттрактивные свойства / К. А. Ефетов, Е. В. Паршкова, М. Ю. Баевский, А. И. Поддубов // Украинский биохимический журнал. – 2014а. – Т. 86, № 6. – С. 175–182.
16. Ефетов, К. А. *Втор*-бутилдодецен-2-оат – новый половой аттрактант для самцов *Tilloidea unifasciata* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Cleridae) / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Е. В. Паршкова // Таврический медико-биологический вестник. – 2014б. – Т. 17, № 4 (68). – С. 17–20.
17. Ефетов, К. А. Закономерности и парадоксы функционирования половых феромонов Lepidoptera / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Е. В. Паршкова // Материалы международной научной конференции, посвящённой 50-летию

Зоологического музея им. М. И. Глобенко Таврической академии Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского (Симферополь, 16–18 сентября 2015). – Симферополь, 2015. – С. 38–40.

18. Ефетов, К. А. Использование рыбьего жира как источника полиненасыщенных жирных кислот для получения полового аттрактанта Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Е. В. Паршкова // Таврический медико-биологический вестник. – 2016а. – Т. 19, № 1. – С. 34–39.

19. Ефетов, К. А. Половой аттрактант *Adscita (Procriterna) subtristis* и *Jordanita (Tremewania) splendens* (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Ж.-М. Дессе // Крымский журнал экспериментальной и клинической медицины. – 2016б. – Т. 6, № 2. – С. 33–36.

20. Ефетов, К. А. Синтез и биологическая активность половых аттрактантов Zygaenidae / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Е. В. Паршкова // Научные труды V Съезда физиологов СНГ, V Съезда биохимиков России, Конференции ADFLIM. – Acta Naturae (Сочи, Дагомыс, 4–8 октября 2016). – Сочи, 2016в. – Т. 1. – С. 208.

21. Ефетов, К. А. Использование синтетических половых аттрактантов для мониторинга и улучшения экологической ситуации в Крыму и Альпах / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Г. М. Тарман // Сборник тезисов участников III научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых учёных «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского» (Симферополь, 1–3 ноября 2017). – Симферополь, 2017. – Т. 6. – С. 58–59.

22. Ефетов, К. А. Прогнозирование химической структуры половых аттрактантов как один из способов их успешного синтеза / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Сборник тезисов участников IV научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых учёных «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского» (Симферополь, 10–12 октября 2018). – Симферополь, 2018а. – Т. 1. – С. 43–44.

23. Ефетов, К. А. Энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата – половые аттрактанты Zygaenidae / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Липиды XXI века. Первая четверть: Конференция к 100-летию со дня рождения Льва Давидовича Бергельсона, основателя науки о липидах в России. Сборник тезисов докладов (Москва, 22–23 октября 2018). – Москва, 2018б. – С. 25.

24. Ефетов, К. А. Синтетические сложные эфиры бутанола-2 и додеценовой кислоты как половые аттрактанты Lepidoptera / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Научные труды II Объединённого научного форума (VI Съезд физиологов СНГ, VI Съезд биохимиков России, IX Российский симпозиум «Белки и пептиды»). – Acta Naturae (Сочи, Дагомыс, 1–6 октября 2019). – Сочи, 2019а. – Т. 1. – С. 120.

25. Ефетов, К. А. Способ привлечения и отлова самцов вредителя *Theresimima ampellophaga* / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Патент № 2701644. РФ. МПК А01М 1/02. – Заявка 2018136414. – Заявл. 15.10.2018. – Оpubл. 30.09.2019б, Бюл. № 28. – С. 1–7.

26. Ефетов, К. А. Сравнительная оценка биологической активности *R*- и *S*-энантиомеров сложного эфира *втор*-бутилдодецен-2-оата – половых аттрактантов Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Липиды 2021. Сборник тезисов докладов (Москва, 11–13 октября 2021). – Москва, 2021а. – С. 19–20.

27. Ефетов, К. А. Энантиомеры *втор*-бутилдодецен-2-оата как половые аттрактанты / К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко // Биоорганическая химия. – 2021б. – Т. 47, № 5. – С. 583–592.

28. Жаркова, Н. С. Токсиколого-гигиеническая характеристика перспективных феромонов: денацила и аценола / Н. С. Жаркова, И. П. Льгова // Научные труды Рязанского мединститута. – 1986. – Т. 89. – С. 113–119.

29. Зинкевич, Э. П. Феромоны и механизмы химической коммуникации млекопитающих: дис. ... д-ра хим. наук в форме науч. доклада: 03.00.16 / Зинкевич Эдуард Петрович. – М., 2003. – 70 с.

30. Иващенко, И. И. Пространственная ориентация некоторых видов жуков-щелкунов (Coleoptera: Elateridae) / И. И. Иващенко, Е. А. Адаменко // В кн.: Феромоны и поведение. – М.: Наука, 1982. – С. 5–8.

31. Ишмуратов, Г. Ю. Синтез 9-оксо-2*E*-деценовой кислоты – многофункционального феромона медоносных пчёл *Apis mellifera* / Г. Ю. Ишмуратов, М. П. Яковлева, Г. Р. Гареева [и др.] // Вестник Башкирского университета. – 2008. – Т. 13, № 3. – С. 466–469.

32. Ишмуратов, Г. Ю. Синтез производных *S*-2-алканолов и алкенолов – компонентов феромонов насекомых – из *S*-(+)-дигидромирцена и этил-3*S*-гидроксипутаноата / Г. Ю. Ишмуратов, Р. Р. Газетдинов, В. А. Выдрина [и др.] // Вестник Башкирского университета. – 2012а. – Т. 17, № 4. – С. 1691–1699.

33. Ишмуратов, Г. Ю. Олеиновая и 10-ундеценовая кислоты в направленном синтезе феромонов насекомых / Г. Ю. Ишмуратов, Р. Р. Газетдинов, В. А. Выдрина [и др.] // Вестник Башкирского университета. – 2012б. – Т. 17, № 4. – С. 1700–1706.

34. Камаев, И. О. Синтетический феромон для чёрных хвойных усачей рода *Monochamus* / И. О. Камаев, В. Л. Пономарёв, Н. Г. Тодоров [и др.] // Карантин растений. Наука и практика. – 2013. – Т. 2, № 4. – С. 10.

35. Киршенблат, Я. Д. Телергоны – химические средства взаимодействия животных / Я. Д. Киршенблат. – М.: Наука, 1974. – 128 с.

36. Князев, С. А. Пестрянки (Lepidoptera, Zygaenidae) Омской области / С. А. Князев, К. А. Ефетов, К. Б. Пономарёв // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94, № 11. – С. 1297–1302.

37. Коншин, В. В. Получение 3,7-диметил-2-оксо-6-октен-1,3-диола – аттрактанта колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) / В. В. Коншин, В. Д. Надыкта, В. Я. Исмаилов [и др.] // Наука Кубани. – 2011. – № 4. – С. 70–72.

38. Кучеренко, Е. Е. Анализ химической структуры половых феромонов и аттрактантов Zygaenidae (Insecta, Lepidoptera) в эволюционном аспекте / Е. Е. Кучеренко, К. А. Ефетов // Сборник тезисов участников V научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава,

аспирантов, студентов и молодых учёных «Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского». Секция молодых учёных. (Симферополь, 31 октября – 1 ноября 2019). – Симферополь, 2019а. – С. 27–28.

39. Кучеренко Е. Е. Возможные пути биосинтеза и эволюции половых феромонов и аттрактантов *Zygaenidae* (Insecta, Lepidoptera) [Электронный ресурс] / Е. Е. Кучеренко, К. А. Ефетов // Сборник трудов V научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов, студентов и молодых учёных «Дни науки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского», Симферополь, 30 октября – 1 ноября 2019 г. – 2019б. – С. 107–112. – Режим доступа: https://science-days.cfuv.ru/sites/default/files/2019-12/PROCEEDING_2019.pdf.

40. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

41. Лебедева, К. В. Феромоны насекомых / К. В. Лебедева, В. А. Миняйло, Ю. Б. Пятнова. – М.: Наука, 1984. – 269 с.

42. Мазохин-Поршняков, Г. А. Руководство по физиологии органов чувств насекомых / Г. А. Мазохин-Поршняков, Ю. А. Елизаров, Р. Д. Жантиев, В. Б. Чернышов. – М.: МГУ, 1977. – 262 с.

43. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр; [пер. с англ. М. В. Миной]. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

44. Милевская, И. А. Полевая оценка эффективности использования различных химических аттрактантов и типов ловушек для отлова карибской плодовой мухи (*Anastrepha suspensa*) в насаждениях цитрусовых на территории шт. Флорида, США / И. А. Милевская // Экологическая безопасность в АПК. – 2009. – № 2. – С. 487.

45. Миняйло, А. К. О механизме изоляции симпатрических видов листовёрток *Archips rosana* и *Archips xylosteana* (Lepidoptera: Tortricidae) / А. К. Миняйло, В. А. Миняйло, А. А. Пойрас // Зоологический журнал. – 1985. – Т. 64, № 2. – С. 300–301.

46. Назаров, В. В. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) / В. В. Назаров,

К. А. Ефетов // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.

47. Одинокоев, В. Н. Синтез феромонов насекомых / В. Н. Одинокоев, Э. П. Серебряков. – Уфа: Гилем, 2001. – 372 с.

48. Остроумов, С. А. Введение в биохимическую экологию / С. А. Остроумов. – М.: Изд-во Московского университета, 1986. – 176 с.

49. Пачкин, А. А. Биологическое обоснование использования синтетических феромонов для нарушения химической коммуникации фитофагов яблоневого сада / А. А. Пачкин, М. В. Пушня, И. Н. Пастарнак и [и др.] // Наука Кубани. – 2016. – № 1. – С. 43–47.

50. Рябчинская, Т. А. Комплексные феромонные композиции / Т. А. Рябчинская, Н. А. Саранцева, Г. Л. Харченко, И. Ю. Бобрешова // Защита и карантин растений. – 2013. – № 4. – С. 26–30.

51. Сафонкин, А. Ф. Роль половых феромонов в межвидовой изоляции листовёрток (Lepidoptera, Tortricidae) / А. Ф. Сафонкин, В. В. Булеза // Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 3. – С. 396–400.

52. Сафонкин, А. Ф. Феромонный фон и его влияние на поведение листовёрток / А. Ф. Сафонкин // Проблемы химической коммуникации животных; под ред. В. Е. Соколова. – М.: Наука, 1991. – С. 147–155.

53. Сафонкин, А. Ф. Феромоны и филогенетические отношения в семействе листовёрток (Lepidoptera, Tortricidae) / А. Ф. Сафонкин // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 12. – С. 1464–1467.

54. Сафонкин, А. Ф. Разнообразие сообщества листовёрток: вклад репродуктивного поведения / А. Ф. Сафонкин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 136 с.

55. Скиржавичус, А. В. Чувствительность насекомых к разным концентрациям феромонов (на примере бабочек яблонной плодоярки *Laspeyresia pomonella* L. Lepidoptera, Tortricidae) / А. В. Скиржавичус, З. С. Скиржавичус // Поведение насекомых как основа разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства: тезисы Всесоюзной конференции. – Минск, 1981. – С. 212–213.

56. Скиркявичус, А. В. Феромонная коммуникация насекомых / А. В. Скиркявичус. – Вильнюс: Мокслас, 1986. – 287 с.
57. Скиркявичус, А. В. Феромоны: справочник / А. В. Скиркявичус. – Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии, 1988. – 368 с.
58. Сметник, А. И. Современное состояние и тенденции в исследованиях феромонов насекомых / А. И. Сметник, Е. М. Шумаков // Химическая коммуникация животных – М.: Наука, 1986. – С. 5–13.
59. Суров, А. В. Анализ химической коммуникации млекопитающих: зоологический и экологический аспекты / А. В. Суров, А. Н. Мальцев // Зоологический журнал – 2016. – Т. 95, № 12. – С. 1449–1458.
60. Тюрина, Л. А. Методы и результаты дизайна и прогноза биологически активных веществ / Л. А. Тюрина, О. В. Тюрина, А. М. Колбин. – Уфа: Гилем, 2007. – 331 с.
61. Уоллинг, Ч. Свободные радикалы в растворе / Ч. Уоллинг. – М.: Иностранная литература, 1960. – 532 с.
62. Феромоны в сельском и лесном хозяйстве: практика и перспективы: информационный бюллетень № 42. – Быково: ФГБУ «ВНИИКР», 2010. – 61 с.
63. Феромоны и поведение: сборник статей. – М.: Наука, 1982. – 328 с.
64. Фёдоров, С. Виноградная пестрянка *Theresia (Procris) ampelophaga* [sic] Baule. Биология виноградной пестрянки по наблюдениям в Крыму / С. Фёдоров // Записки Крымского Общества Естествоиспытателей и Любителей Природы; под ред. Е. В. Вульфа – Симферополь: Крымгосиздат, 1926. – Т. 8. – С. 121–147.
65. Филимонов, Д. А. Компьютерное прогнозирование спектров биологической активности химических соединений: возможности и ограничения / Д. А. Филимонов, Д. С. Дружиловский, А. А. Лагунин и [и др.] // Biomedical Chemistry: Research and Methods. – 2018. – Т. 1, № 1. – С. 1–21.
66. Фильц, О. А. Конструирование молекул с заданными свойствами с использованием библиотек структурных фрагментов / О. А. Фильц, В. В. Поройков // Успехи химии. – 2012. – Т. 81, № 2. – С. 158–174.

67. Хилевский, В. А. Управление численностью яблонной плодовой гнили с помощью феромонов / В. А. Хилевский // Символ науки. – 2016. – № 2–3. – С. 19–23.
68. Шафиков, Р. В. Химико-ферментативный синтез (2*R*,6*R*,10*R*)-6,10,14-триметилпентадекан-2-ола – полового феромона рисовой моли (*Corcyra cephalonica*) и его (2*S*,6*R*,10*R*)-диастереомера / Р. В. Шафиков, А. Ю. Спивак, В. Н. Одиноков // Журнал органической химии. – 2011. – Т. 47, № 2. – С. 296–299.
69. Шумаков, Е. М. 25 лет науке о феромонах насекомых / Е. М. Шумаков // Энтомологическое обозрение. – 1986. – Т. 65, № 4. – С. 859–874.
70. Allison, J. D. Pheromone communication in moth: evolution, behavior and application / J. D. Allison, R. T. Carde. – Berkeley, CA: University of California Press, 2014. – 416 pp.
71. Ando, T. Lepidopteran sex pheromones / T. Ando, Sh. Inomata, M. Yamamoto // Topics in Current Chemistry. – 2004. – V. 239. – P. 51–96.
72. Arn, H. List of sex pheromones of female Lepidoptera and related male attractants [Internet edition] / H. Arn, M. Tóth, E. Priesner – 1996. – Available to: [http://phero.net/iobc/index.html/7\(18\)2018](http://phero.net/iobc/index.html/7(18)2018).
73. Benz, G. Use of synthetic sex attractant of larch bud moth *Zeiraphera diniana* (Gn.) in monitoring traps under different conditions, and antagonistic action of cis-isomer / G. Benz, G. von Salis // Experientia. – 1973. – V. 29. – P. 729–730.
74. Blomquist, G. J. Insect pheromone biochemistry and molecular biology: the biosynthesis and detection of pheromones and plant volatiles / G. J. Blomquist, R. G. Vogt. – London: Elsevier Academic Press, 2003. – 768 pp.
75. Bode, W. Little-known accessory gland in female *Zygaena* moths (Lepidoptera: Zygaenidae) / W. Bode, C. M. Naumann // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1988. – V. 92. – P. 27–42.
76. Boo, S. K. Variation in sex pheromone composition of a few selected Lepidopteran species / S. K. Boo // Journal of Asia-Pacific Entomology. – 1998. – V. 1, № 1. – P. 17–23.

77. Bouwer, M. C. Identification of the sex pheromone of the tree infesting cossid moth *Coryphodema tristis* (Lepidoptera: Cossidae) / M. C. Bouwer, B. Slippers, D. Degefu [et al.] // PLoS ONE. – 2015. – V. 10, № 3. – P. 1–15.

78. Burman, J. Preliminary results of pheromone identification in *Zygaena loti* and the potential for the use of pheromones in burnet moth conservation / J. Burman, A. Skeates, St. Cope [et al.] // XIV International Symposium on Zygaenidae (Tobermory, 17–21 September 2014). – Tobermory, Scotland, 2014. – P. 14–15.

79. Butenandt, A. Über den sexual-lockstoff des seidenspinners *Bombix mori*: reindarstellung und constitution / A. Butenandt, R. Beckmann, D. Stamm, E. Hecker // Zeitschrift für Naturforschung B. – 1959. – V. 14, № 4. – P. 283–284.

80. Byers, J. A. Pheromone component patterns of moth evolution revealed by computer analysis of the *Pherolist* / J. A. Byers // Journal of Animal Ecology. – 2006. – V. 75. – P. 399–407.

81. Can, F. Employing pheromone traps to establish the distribution and seasonal activity of *Theresimima ampellophaga* in Turkey / F. Can, N. Demirel, E. I. Sağıroğlu [et al.] // Phytoparasitica. – 2010. – V. 38, № 3. – P. 217–222.

82. Can, F. Application of sex attractants for investigation of the Procrarinae fauna (Zygaenidae) in the Middle Anatolia Region of Turkey / F. Can, K. A. Efetov, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, Turkey, 1–5 May 2018). – İzmir, 2018a. – P. 22–23.

83. Can, F. Zygaenidae in the Middle Anatolia of Turkey / F. Can, K. A. Efetov, J. Burman, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, Turkey, 1–5 May 2018). – İzmir, 2018b. – P. 27–28.

84. Can, F. A study of the Zygaenidae (Lepidoptera) fauna of Central Anatolia, Turkey / F. Can, K. A. Efetov, J. Burman, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // Turkish Journal of Entomology. – 2019. – V. 43, № 2. – P. 189–199.

85. Can Cengiz, F. Monitoring of Procrarinae (Zygaenidae) by new sex attractants in Thrace Region (European Turkey) / F. Can Cengiz, K. A. Efetov, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // XV International Symposium on Zygaenidae (Mals/Malles, 11–18 September 2016). – Mals/Malles, Südtirol/Alto Adige, Italy, 2016. – P. 4–5.

86. Can Cengiz, F. A study of Procridinae (Zygaenidae) species by new sex attractants in the Middle Anatolia Region of Turkey / F. Can Cengiz, K. A. Efetov, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // 28th International Scientific-Expert Conference of Agriculture and Food Industry (Sarajevo, Bosnia and Herzegovina, 27–29 September 2017). – Sarajevo, 2017a. – P. 84.

87. Can Cengiz, F. Zygaenidae in Thrace Region of Turkey / F. Can Cengiz, K. A. Efetov, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // 20th European Congress of Lepidopterology (Podgora, Croatia, 24–30 April 2017). – Podgora, 2017b. – P. 38.

88. Can Cengiz, F. Zygaenidae (Lepidoptera) of Thrace Region of Turkey / F. Can Cengiz, K. A. Efetov, K. Kaya, E. E. Kucherenko [et al.] // *Nota Lepidopterologica*. – 2018. – V. 41, № 1. – P. 23–36.

89. CAS [Internet edition]. – Available to: [http://www.cas.org/3\(18\)2021](http://www.cas.org/3(18)2021).

90. Chen, R. Z. Use of pheromone timed insecticide applications integrated with mating disruption or mass trapping against *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae) in sweet corn / R. Z. Chen, M. G. Klein, C. F. Sheng [et al.] // *Environmental Entomology*. – 2013. – V. 42, № 6. – P. 1390–1399.

91. Chen, X.-M. Current understanding of the development of sex attractant-based biocontrol in burnet moths / X.-M. Chen, X.-Y. Wang, W. Lu, X.-L. Zheng // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. – 2021. – V. 24. – P. 933–939.

92. Costa, A. Degl'insetti che attaccano l'albero ed il frutto dell'olivo, del ciliegio, del pero, del melo, del castagno e della vite e le semenze del pisello della lenticchia della fava e del grano: Loro descizione e biologia, danni che arrecano e mezzi per distruggerli / A. Costa. – Napoli: Stamperia e Calcographia Vico Freddo Pignasecca, 1857. – 230 pp.

93. Czarnobai De Jorge, B. Novel nanoscale pheromone dispenser for more accurate evaluation of *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) attract-and-kill strategies in the laboratory / B. Czarnobai De Jorge, R. Bisotto-de-Oliveira, C. N. Pereira, J. Sant'Ana // *Pest Management Science*. – 2017. – V. 73, № 9. – P. 1921–1926.

94. Decamps, C. Attraction d'espèces du genre *Zygaena* F. par des substances pheromonales de tordeuses (Lepidoptera, Zygaenidae et Tortricidae) / C. Decamps, P. du Merle, C. Gourio, G. Luquet // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). – 1981. – V. 17, № 4. – P. 441–447.

95. Drouet, E. Un accouplement interspécifique entre *Jordanita* Verity, 1946, et *Zygaena* Fabricius, 1775 (Lepidoptera: Zygaenidae) / E. Drouet // K. A. Efetov, W. G. Tremewan, G. M. Tarmann (Eds). Proceedings of the 7th International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera) (Innsbruck, Austria, 4–8 September 2000). – Simferopol: CSMU Press, 2003. – P. 19–20.

96. Efetov, K. A. An annotated check-list of the Palaearctic Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae), with descriptions of new taxa / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 1995. – V. 46, № 1. – P. 63–103.

97. Efetov, K. A. The description of the female of *Illiberis* (*Alterasvenia*) *yuennanensis* Alberti, 1951 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 1996. – V. 47, № 2. – P. 111–113.

98. Efetov, K. A. Two new species of the genus *Artona* Walker, 1854 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 1997a. – V. 48, № 3. – P. 165–177.

99. Efetov, K. A. Three new species of the genus *Illiberis* Walker, 1854, from Taiwan and Vietnam (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 1997b. – V. 48, № 4. – P. 231–244.

100. Efetov, K. A. A revision of the genus *Goe* Hampson, [1893] (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae), with descriptions of two new species / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 1998. – V. 49, № 1. – P. 49–62.

101. Efetov, K. A. *Inouela* gen. n. from Japan and Taiwan (Lepidoptera: Zygaenidae, Chalcosiinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 1999. – V. 50, № 2. – P. 91–95.

102. Efetov, K. A. Forester Moths. The genera *Theresimima* Strand, 1917, *Rhagades* Wallengren, 1863, *Jordanita* Verity, 1946, and *Adscita* Retzius, 1783

(Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov, G. M. Tarmann. – Stenstrup: Apollo Books, 1999. – 192 pp.

103. Efetov, K. A. A review of the Western Palaearctic Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / K. A. Efetov. – Simferopol: CSMU Press, 2001a. – 328 pp.

104. Efetov, K. A. An annotated check-list of Forester moths (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 2001b. – V. 52, № 3. – P. 153–162.

105. Efetov, K. A. A comparison of the sexual pheromone systems in Forester moths / K. A. Efetov, E. V. Parshkova // XIII European Congress of Lepidopterology (Korsor, 1–6 June 2002). – Copenhagen, Denmark, 2002. – P. 27–28.

106. Efetov, K. A. Forester and Burnet Moths (Lepidoptera: Zygaenidae). The genera *Theresimima* Strand, 1917, *Rhagades* Wallengren, 1863, *Zygaenoprocris* Hampson, 1900, *Adscita* Retzius, 1783, *Jordanita* Verity, 1946 (Procridinae), and *Zygaena* Fabricius, 1775 (Zygaeninae) / K. A. Efetov. – Simferopol: CSMU Press, 2004. – 272 pp.

107. Efetov, K. A. Interspecific mating of *Zygaena* species in the Crimea (Lepidoptera: Zygaenidae, Zygaeninae) / K. A. Efetov, S. K. Efetov // IX International Symposium on Zygaenidae. Biology, phylogeny, molecular biology and genetics of Zygaenidae (Simferopol, 7–10 October 2004). – Simferopol, Ukraine, 2004. – P. 21.

108. Efetov, K. A. The Zygaenidae (Lepidoptera) of the Crimea and other regions of Eurasia / K. A. Efetov. – Simferopol: CSMU Press, 2005. – 420 pp.

109. Efetov, K. A. Nine new species of the genus *Chrysartona* Swinhoe, 1892 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 2006. – V. 57, № 1. – P. 23–50.

110. Efetov, K. A. *Illiberis (Hedina) louisi* sp. nov. (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) from China / K. A. Efetov // Entomologist's Gazette. – 2010. – V. 61, № 4. – P. 235–241.

111. Efetov, K. A. New sex attractant for *Jordanita anatolica* (Naufock) (Lepidoptera: Zygaenidae: Procridinae) / K. A. Efetov, F. Can, T. B. Toshova, M. Subchev // Acta Zoologica Bulgarica. – 2010. – V. 62, № 2. – P. 315–319.

112. Efetov, K. A. Three-dimensional models of pheromone molecules of the family Zygaenidae (Lepidoptera) / K. A. Efetov, A. A. Beketov // XII International Symposium on Zygaenidae (Hatay, 5–9 May 2010). – Hatay, Turkey, 2010. – P. 15.

113. Efetov, K. A. Attraction of *Zygaenoprocris taftana* (Alberti, 1939) and *Jordanita horni* (Alberti, 1937) (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) by synthetic sex pheromones in Armenia / K. A. Efetov, M. A. Subchev, T. B. Toshova, V. M. Kiselev // Entomologist's Gazette. – 2011. – V. 62, № 2. – P. 113–121.

114. Efetov, K. A. A checklist of the Palaearctic Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / K. A. Efetov, G. M. Tarmann. – Simferopol – Innsbruck: CSMU Press: Nata, 2012. – 108 pp.

115. Efetov, K. A. A simple method for synthesizing the sex attractant of *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Zygaenidae: Procridinae) from food oils and 2-butanol / K. A. Efetov, A. A. Beketov, E. V. Parshkova // G. M. Tarmann, W. G. Tremewan, M. R. Young (Eds). XIII International Symposium on Zygaenidae (Innsbruck, 16–23 September 2012). – Innsbruck, Tirol, Austria, 2012. – P. 7–8.

116. Efetov, K. A. *Illiberis (Alterasvenia) cernyi* sp. nov. (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) from northern Thailand / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 2013a. – V. 64, № 1. – P. 33–39.

117. Efetov, K. A. *Chrysartona (Chrystarmanna) mineti* sp. nov. (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) from northern Vietnam / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 2013b. – V. 64, № 3. – P. 197–206.

118. Efetov, K. A. Application of two molecular approaches (use of sex attractants and DNA barcoding) allowed to rediscover *Zygaenoprocris eberti* (Alberti, 1968) (Lepidoptera, Zygaenidae, Procridinae), hitherto known only from the female holotype / K. A. Efetov, A. Hofmann, G. M. Tarmann // Nota Lepidopterologica. – 2014a. – V. 37, № 2. – P. 151–160.

119. Efetov, K. A. Taxonomic comments on the treatment of the Zygaenidae (Lepidoptera) in volume 3 of *Moths of Europe*, Zygaenids, Pyralids 1 and Brachodids (2012) / K. A. Efetov, A. Hofmann, G. M. Tarmann, W. G. Tremewan // Nota Lepidopterologica. – 2014b. – V. 37, № 2. – P. 123–133.

120. Efetov, K. A. *Illiberis (Alterasvenia) banmauka* sp. nov. (Lepidoptera: Zygaenidae, Procrarinae) from China and Myanmar / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 2014a. – V. 65, № 1. – P. 62–70.

121. Efetov, K. A. A new European species, *Adscita dujardini* sp. nov. (Lepidoptera: Zygaenidae, Procrarinae) confirmed by DNA analysis / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 2014b. – V. 65, № 3. – P. 179–200.

122. Efetov, K. A. A new sex attractant for the males of Procrarinae (Zygaenidae) / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, E. V. Parshkova, G. M. Tarmann // XIXth European Congress of Lepidopterology (Radebeul, 27 September – 02 October 2015). – Radebeul, Germany, 2015a. – P. 77.

123. Efetov, K. A. Enantiomers of 2-butyl 7Z-dodecenoate are sex attractants for males of *Adscita mannii* (Lederer, 1853), *A. geryon* (Hübner, 1813), and *Jordanita notata* (Zeller, 1847) (Lepidoptera: Zygaenidae, Procrarinae) in Italy / K. A. Efetov, G. M. Tarmann, T. B. Toshova, M. A. Subchev // Nota Lepidopterologica. – 2015b. – V. 38, № 2. – P. 161–169.

124. Efetov, K. A. *Pseudophacusa multidentata* Efetov & Tarmann, a new genus and species of Procrarini from Myanmar, China and Laos (Lepidoptera: Zygaenidae, Procrarinae) / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // SHILAP Revista de Lepidopterología. – 2016a. – V. 44, № 173. – P. 81–89.

125. Efetov, K. A. A new *Illiberis* species: *I. (Alterasvenia) kislovskyi* (Lepidoptera: Zygaenidae, Procrarinae) from Myanmar / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Entomologist's Gazette. – 2016b. – V. 67, № 2. – P. 137–142.

126. Efetov, K. A. 2-butyl 2-dodecenoate, a new sex attractant for *Jordanita (Tremewania) notata* (Zeller, 1847) and some other Procrarinae species (Lepidoptera: Zygaenidae) / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, E. V. Parshkova, G. M. Tarmann // SHILAP Revista de Lepidopterología. – 2016a. – V. 44, № 175. – P. 519–527.

127. Efetov, K. A. New synthetic sex attractants for Zygaenidae / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, G. M. Tarmann // XV International Symposium on Zygaenidae (Mals/Malles, Italy, 11–18 September 2016). – Mals/Malles, 2016b. – P. 14–15.

128. Efetov, K. A. The study of a new sex attractant for Procridinae (Zygaenidae) in Tajikistan / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, J.-M. Dese // XV International Symposium on Zygaenidae (Mals/Malles, Italy, 11–18 September 2016). – Mals/Malles, 2016c. – P. 12–13.

129. Efetov, K. A. The hypothetical ground plan of the Zygaenidae, with a review of the possible autapomorphies of the Procridinae and the description of the Inouelinae subfam. nov. / K. A. Efetov, G. M. Tarmann // Journal of the Lepidopterists' Society. – 2017. – V. 71, № 1. – P. 20–49.

130. Efetov, K. A. Attraction of the males of *Adscita statices* (Linnaeus, 1758) (Zygaenidae, Procridinae) by synthetic sex attractants EFETOV-2 and EFETOV-S-2 in Sweden / K. A. Efetov, N. Ryrholm, E. E. Kucherenko, E. V. Parshkova // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, 1–5 May 2018). – İzmir, Turkey, 2018a. – P. 4–5.

131. Efetov, K. A. A discovery of the new genus and new species *Goazrea lao* Mollet, 2016 (Zygaenidae, Procridinae) in Laos and Thailand with the help of newly synthesized substances EFETOV-2 and EFETOV-S-S-2 // K. A. Efetov, B. Mollet, E. E. Kucherenko // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, 1–5 May 2018). – İzmir, Turkey, 2018b. – P. 10–11.

132. Efetov, K. A. Attraction of the males of *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905 (Zygaenidae, Procridinae) in Japan by synthetic sex attractant EFETOV-S-2 / K. A. Efetov, C. Koshio, E. E. Kucherenko // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, Turkey, 1-5 May 2018) – İzmir, 2018c. – P. 14–15.

133. Efetov, K. A. Application of sex attractants EFETOV-2, EFETOV-S-2 and EFETOV-S-S-2 for monitoring of the pest *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Zygaenidae, Procridinae) in the Crimea / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, E. V. Parshkova // Abstracts of the XVI. International Symposium on Zygaenidae (İzmir, 1–5 May 2018). – İzmir, Turkey, 2018d – P. 17.

134. Efetov, K. A. A new synthetic sex attractant for males of *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / K. A. Efetov,

C. Koshio, E. E. Kucherenko // SHILAP Revista de Lepidopterología. – 2018e. – V. 46, № 182. – P. 263–270.

135. Efetov, K. A. Attraction of Zygaenidae and some other Lepidoptera by the sex attractants from the series ‘EFETOV-2’ in the Crimea / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko // XXI European Congress of Lepidopterology (Campobasso, 3–7 June 2019). – Campobasso, Italy, 2019. – P. 61.

136. Efetov, K. A. New synthetic sex attractants for the males of two endemic Iberian Procridinae species (Lepidoptera: Zygaenidae) / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko, G. M. Tarmann // SHILAP Revista de Lepidopterología. – 2019. – V. 47, № 186. – P. 307–315.

137. Efetov, K. A. Structural analysis of sex pheromones and attractants in Zygaenidae (Insecta, Lepidoptera): biochemical and evolutionary aspects / K. A. Efetov, E. E. Kucherenko // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. – 2020. – V. 56, № 5. – P. 381–395.

138. El-Sayed, A. M. Potential of mass trapping for long term pest management and eradication of invasive species / A. M. El-Sayed, D. M. Suckling, C. H. Wearing, J. A. Byers // Journal of Economic Entomology. – 2006. – V. 99, № 5. – P. 1550–1564.

139. El-Sayed, A. M. The Pherobase: database of pheromones and semiochemicals [Internet edition] / A. M. El-Sayed // The Pherobase. – 2021. – Available to: [http://www.pherobase.com/05\(18\)2021](http://www.pherobase.com/05(18)2021).

140. Ford, E. B. Zygaenidae attracted by the female of *Lasiocampa quercus* L. / E. B. Ford // Proceedings of the Entomological Society of London. – 1926. – № 1. – P. 20.

141. Francke, W. Pheromones of terrestrial invertebrates / W. Francke, S. Schulz // Comprehensive Natural Products II. – 2010. – V. 4. – P. 153–224.

142. Greenway, A. R. Compounds modifying the activity of two sex attractants for males of the pea moth, *Cydia nigricana* (F.) / A. R. Greenway, C. Wall, J. N. Perry // Journal of Chemical Ecology. – 1982. – V. 8, № 2. – P. 397–408.

143. Gregg, P. C. Advances in attract-and-kill for agricultural pests: beyond pheromones / P. C. Gregg, A. P. Del Socorro, P. J. Landolt // *Annual Review of Entomology*. – 2018. – V. 7, № 63. – P. 453–470.

144. Groot, A. T. Within-population variability in a moth sex pheromone blend: genetic basis and behavioural consequences / A. T. Groot, G. Schofl, O. Inglis [et al.] // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2014. – V. 281. – P. 1–10.

145. Guenin, R. Hybridisation between *Adscita statures* (Linnaeus, 1758) and *A. alpina* Alberti, 1937 in the Alps – an overview (Zygaenidae, Procridinae) / R. Guenin, G. M. Tarmann // XV International Symposium on Zygaenidae (Mals/Malles, 11–18 September 2016). – Mals/Malles, Italy, 2016. – P. 20–21.

146. Hall, D. W. Laurelcherry Smoky Moth, *Neoprocris floridana* Tarmann 1984 (Insecta: Lepidoptera: Zygaenoidea: Zygaenidae: Procridinae) [Internet edition] / D. W. Hall // EDIS – Electronic Data Information Source - UF/IFAS Extension. – 2015. – Available to: [http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/IN/IN110500.pdf/8\(15\)2018](http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/IN/IN110500.pdf/8(15)2018).

147. Hallberg, E. Unusual location and structure of female pheromone glands in *Ino ampelophaga* Bayle (Lepidoptera, Zygaenidae) / E. Hallberg, M. Subchev // *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. – 1997. – V. 25, № 4. – P. 381–389.

148. Hansch, C. Substituent constants for correlation analysis in chemistry and biology / C. Hansch, A. Leo. – New York: Wiley, 1979. – 339 pp.

149. Harizanov, A. *Ino ampellophaga* Bayle (Lep. – Zygaenidae) and its control / A. Harizanov, V. Harizanova // First National Conference of Entomology (Sofia, 28–30 October 1991). – Sofia, Bulgaria, 1991. – P. 101–108.

150. Haynes, K. F. A mutation in pheromonal communication system of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* / K. F. Haynes, R. E. Hunt // *Journal of Chemical Ecology*. – 1990. – V. 16, № 4. – P. 1249–1257.

151. Higbee, B. S. Mating disruption of the navel orangeworm (Lepidoptera: Pyralidae) using widely spaced, aerosol dispensers: is the pheromone blend the most efficacious disruptant? / B. S. Higbee, C. S. Burks, R. T. Cardé // *Journal of Economic Entomology*. – 2017. – V. 110, № 5. – P. 2056–2061.

152. Hofmann, A. Rearing experiences and hybridization experiments in the genus *Zygaena* Fabricius, 1775) (Lepidoptera: Zygaenidae, Zygaeninae) / A. Hofmann // Abstracts of VII International Symposium on Zygaenidae (Innsbruck, 4–8 September 2000). – Innsbruck, Austria, 2000. – P. 12–13.

153. Hofmann, A. Experiments and observations on pheromone attraction and mating in burnet moths (*Zygaena* Fabricius, 1777) (Lepidoptera: Zygaenidae) / A. Hofmann, T. Kia-Hofmann // Entomologist's Gazette. – 2010. – V. 61, № 2. – P. 83–93.

154. Hofmann, A. A revised check-list of the genus *Zygaena* Fabricius, 1775 (Lepidoptera: Zygaenidae, Zygaeninae), based on the biospecies concept / A. Hofmann, W. G. Tremewan // Entomologist's Gazette. – 2010. – V. 61. – P. 119–131.

155. Hofmann, A. F. The Natural History of Burnet Moths (*Zygaena* Fabricius, 1775) (Lepidoptera: Zygaenidae). Part 1 / A. F. Hofmann, W. G. Tremewan. – Munich: Museum Witt, 2017. – 631 pp.

156. Hrdy, I. Sexual pheromone activity of 8-dodecenyl and 11-tetradecenyl acetates for males of several lepidopteran species in field trials / I. Hrdy, J. Marek, F. Krامل // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1979. – V. 76. – P. 65–84.

157. Hrdy, I. New records on sex attractants for males and faunistic comments on moths (Lepidoptera) from Czechoslovakia / I. Hrdy, J. Liska, J. Vrkoc, R. Hochmut // Acta Entomologica Bohemoslovaca. – 1989. – V. 86, № 4. – P. 252–268.

158. Issekutz, L. Der Weinstockschadling *Theresimima ampelophaga* Bayle-Barelle in Ungarn. (Lepidopt., Zygaenidae) / L. Issekutz // Acta Agronomica Academiae scientiarum hungaricae Budapest. – 1957a. – V. 7, № 1–2. – P. 97–123.

159. Issekutz, L. Der Weinstockschadling *Theresimima ampelophaga* Bayle-Barelle in Ungarn. (Lepidopt., Zygaenidae) / L. Issekutz // Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft. – 1957b. – V. 42, № 3. – P. 33–43; V. 42, № 4. – P. 56–61; V. 42, № 5. – P. 75–80.

160. Jacobson, M. Recent progress in the chemistry of the sex attractants / M. Jacobson // Advances in Chemistry Series. – 1963. – № 41. – P. 1–10.

161. Karlson, P. «Pheromones»: a new term for a class of biologically active substances / P. Karlson, M. Lüscher // *Nature*. – 1959. – V. 183, № 4653. – P. 55–56.

162. Kawahara, A. Y. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths / A.Y. Kawahara, D. Plotkin, M. Espeland [et al.] // *PNAS*. – 2019. – V. 116, № 45. – P. 22657–22663.

163. Keil, T. Eine neue Grünwidderchen-Art aus der iranischen Provinz Kerman (Lepidoptera, Zygaenidae, Procridinae) / T. Keil // *Entomologische Nachrichten und Berichte*. – 2016. – V. 60, № 3/4. – P. 201–203.

164. Kemal, M. Illustrated list of the *Zygaena* Fabr. species in Turkey based upon the Info-system of the Cesa (Lepidoptera, Zygaenidae, Zygaeninae) / M. Kemal, A. Ö. Koçak // *Cesa News*. – 2010. – V. 54. – P. 1–35.

165. König, C. Sex pheromone of the rare click beetle *Betarmon bisbimaculatus* / C. König, A. Szallies, J. L. Steidle, T. Tolasch // *Journal of Chemical Ecology*. – 2016. – V. 42, № 1. – P. 55–59.

166. Koshio, C. Reproductive behaviour of the white-tailed zygaenid moth, *Elcysma westwoodii* (Lepidoptera, Zygaenidae) I. Mating sequence / C. Koshio, T. Hidaka // *Journal of Ethology*. – 1995. – V. 13, № 2. – P. 159–163.

167. Koshio, C. Mating behaviour and activity patterns of the Japanese burnet moth *Zygaena nippona* Butler, 1877 (Lepidoptera: Zygaenidae, Zygaeninae) / C. Koshio // K. A. Efetov, W. G. Tremewan, G. M. Tarmann (Eds). *Proceedings of the 7th International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera) (Innsbruck, Austria, 4–8 September 2000)*. – Simferopol: CSMU Press, 2003. – P. 85–98.

168. Lance, D. R. Mating disruption as a suppression tactic in programs targeting regulated Lepidopteran pests in US / D. R. Lance, D. S. Leonard, V. C. Mastro [et al.] // *Journal of Chemical Ecology*. – 2016. – V. 42, № 7. – P. 590–605.

169. Landolt, P. J. Attraction of *Harrisina americana* and *Acoloitus falsarius* males (Lepidoptera: Zygaenidae) to (*R*)-(-)-2-butyl-(*Z*)-tetradecenoate / P. J. Landolt, R. R. Heath, P. E. Sonnet, K. Matsumoto // *Environmental Entomology*. – 1986. – V. 15, № 4. – P. 959–962.

170. Landolt, P. J. Seasonal and diel patterns of sex attraction of male *Harrisina americana* and *Acoloithus falsarius* (Lepidoptera: Zygaenidae) / P. J. Landolt, R. R. Heath // Florida Entomologist. – 1987. – V. 70, № 3. – P. 392–396.
171. Landolt, P. J. Zygaenidae trapped with enantiomers of 2-butyl (Z)-7-tetradecenoate / P. J. Landolt, R. R. Heath, G. Tarmann // The Journal of the Lepidopterists' Society. – 1991. – V. 45, № 1. – P. 63–65.
172. Landolt, P. J. N-butyl sulfide as an attractant and coattractant for male and female codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) / P. J. Landolt, B. Ohler, P. Lo [et al.] // Environmental Entomology. – 2014. – V. 43, № 2. – P. 291–297.
173. Larsen, T. Intergeneric matings of *Zygaena* and *Procris* in Morocco (Lepidoptera: Zygaenidae) / T. Larsen // Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society. – 1980a. – № 13. – P. 32–33.
174. Larsen, T. B. The Zygaenidae of Lebanon (With notes on their parasites) (Lepidoptera) / T. B. Larsen // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. – 1980b. – V. 70. – P. 95–117.
175. Larsson, M. C. Pheromones and other semiochemicals for monitoring rare and endangered species / M. C. Larsson // Journal of Chemical Ecology. – 2016. – V. 42, № 9. – P. 853–868.
176. Lassance, J.-M. Allelic variation in a fatty-acyl reductase gene causes divergence in moth sex pheromones / J.-M. Lassance, A. T. Groot, M. A. Lienard [et al.] // Nature. – 2010. – V. 466. – P. 486–488.
177. Law, J. H. Pheromones / J. H. Law, F. E. Regnier // Annual Review of Biochemistry. – 1971. – V. 40. – P. 533–548.
178. Li, D. Studies on the sex pheromone of the pear leaf borer, *Illiberis pruni* Dyar I – calling behaviour / D. Li, L. Li, Z. Ren [et al.] // Journal of Shanxi Agricultural Science. – 1996. – V. 24. – P. 47–50.
179. Li, D. Studies on the sex pheromone of the pear leaf borer, *Illiberis pruni* Dyar. I – identification of sex pheromone / D. Li, J. Li, L. Li // Journal of Shanxi Agricultural Science. – 1997. – V. 25. – P. 63–66.

180. Linn, C. E. Male moth sensitivity to multicomponent pheromones: critical role of female-released blend in determining the functional role of components and active space of the pheromone / C. E. Linn, M. G. Campbell, W. L. Roelofs // *Journal of Chemical Ecology*. – 1986. – V. 12, № 3. – P. 659–668.

181. Linn, C. E. Response specificity of male moths to multicomponent pheromones / C. E. Linn, W. L. Roelofs // *Chemical Senses*. – 1989. – V. 14, № 3. – P. 421–437.

182. Liu, H. Field trials of synthetic sex attractants of *Illiberis pruni* in China / H. Liu, Sh. Xu, R. Dou [et al.] // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2021. – V. 169, № 7. – P. 640–645.

183. Löfstedt, C. Population variation and genetic control of pheromone communication systems in moths / C. Löfstedt // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1990. – V. 54. – P. 199–218.

184. Löfstedt, C. Moth pheromone genetics and evolution / C. Löfstedt // *Philosophical Transactions of the Royal Society B* – 1993. – V. 340, № 1292. – P. 167–177.

185. Meier, L. R. Synergism between enantiomers creates species-specific pheromone blends and minimizes cross-attraction for two species of cerambycid beetles / L. R. Meier, Y. Zou, J. G. Millar [et al.] // *Journal of Chemical Ecology*. – 2016. – V. 42, № 11. – P. 1181–1192.

186. Millar, J. G. Sex attractant pheromone of the luna moth, *Actias luna* (Linnaeus) / J. G. Millar, K. F. Haynes, A. T. Dossey [et al.] // *Journal of Chemical Ecology*. – 2016. – V. 42, № 9. – P. 869–876.

187. Mollet, B. Contribution à la connaissance des Procridinae de Turquie et des îles grecques de l'est de la mer Egée (Lepidoptera: Zygaenidae) / B. Mollet // *Linneana Belgica*. – 1995. – V. 15, № 3. – P. 127–136.

188. Mollet, B. A new genus and a new species of Procridini from Laos (Lepidoptera Zygaenidae Procridinae) / B. Mollet // *Antenor*. – 2016. – V. 3. – P. 33–38.

189. Myerson, J. Sec-butyl (Z)-7-tetradecenoate. A novel sex pheromone component from the western grapeleaf skeletonizer, *Harrisina brillians* / J. Myerson, W. F. Haddon, E. L. Soderstrom // *Tetrahedron Letters*. – 1982. – V. 23, № 27. – P. 2757–2760.

190. Nahirnić, A. Using pheromone traps for the detection and monitoring of the seasonal flight of the vine bud moth *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) in Serbia / A. Nahirnić, S. Petrović, Z. Krivošej [et al.] // *Entomologist's Gazette*. – 2015. – V. 66. – P. 175–181.

191. Naumann, C. M. The Western Palaearctic Zygaenidae (Lepidoptera) / C. M. Naumann, G. M. Tarmann, W. G. Tremewan. – Stenstrup, 1999. – 304 pp.

192. Niehuis, O. Evolutionary history of the burnet moth genus *Zygaena* Fabricius, 1775 (Lepidoptera: Zygaenidae) inferred from nuclear and mitochondrial sequence data: phylogeny, host-plant association, wing pattern evolution and historical biogeography / O. Niehuis, A. Hofmann, C. M. Naumann, B. Misof // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2007. – V. 92. – P. 501–520.

193. Nishihara, K. The biology and early stages of the apple moth *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar, 1905 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) in Japan / K. Nishihara, W. Wipking // K. A. Efetov, W. G. Tremewan, G. M. Tarmann (Eds). *Proceedings of the 7th International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera)* (Innsbruck, Austria, 4–8 September 2000). – Simferopol: CSMU Press, 2003. – P. 109–126.

194. Oleander, A. The effect of exposure to synthetic pheromone lures on male *Zygaena filipendulae* mating behaviour: implications for monitoring species of conservation interest / A. Oleander, D. Thackery, J. Burman // *Journal of Insect Conservation*. – 2015. – V. 19, № 3. – P. 539–546.

195. Oleander, A. 'Fool me once, but rarely fool me twice': Recapture rates and the effect of lure-ageing in pheromone traps for the burnet moth *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Zygaenidae) / A. Oleander, J. Burman, V. Buswell // *Entomologist's Gazette*. – 2018. – V. 69, № 1. – P. 31–42.

196. Percy-Cunningham, J. E. Biology and ultrastructure of sex pheromone-producing glands / J. E. Percy-Cunningham, J. A. MacDonald // G. D. Prestwich, G. J. Blomquist (Eds). *Pheromone Biochemistry*. – Orlando: Academic Press, 1987. – P. 27–75.

197. Pinero, J. C. Mass trapping designs for organic control of the Japanese beetle, *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) / J. C. Pinero, A. P. Dudenhoeffer // *Pest Management Science*. – 2018. – V. 74, № 7. – P. 1687–1693.

198. Priesner, E. Specificity of synthetic sex-attractants in *Zygaena* moths / E. Priesner, C. Naumann, J. Stertenbrink // *Zeitschrift für Naturforschung*. – 1984. – V. 39, № 7–8. – P. 841–844.

199. Priesner, E. Synergism of positional isomers in sex-attractant systems of clearwing moths (Sesiidae) / E. Priesner, G. Dobler, S. Voerman // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1986. – V. 41, № 3. – P. 311–313.

200. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. Vienna, Austria [Internet edition] – Available to: [http://www.r-project.org/index.html/9\(10\)2020](http://www.r-project.org/index.html/9(10)2020).

201. Ray, A. M. 2,3-hexanediols as sex attractants and a female-produced sex pheromone for cerambycid beetles in the Prionine genus *Tragosoma* / A. M. Ray, J. D. Barbour, J. S. McElfresh [et al.] // *Journal of Chemical Ecology*. – 2012. – V. 38, № 9. – P. 1–13.

202. Ray, A. M. (*R*)-desmolactone is a sex pheromone or sex attractant for the endangered valley elderberry longhorn beetle *Desmocerus californicus dimorphus* and several congeners (Cerambycidae: Lepturinae) / A. M. Ray, R. A. Arnold, I. Swift [et al.] // *PLoS ONE*. – 2014. – V. 9, № 12. – P. 1–18.

203. Razov, J. The application of sex pheromone traps for recording the Procrinae fauna (Lepidoptera: Zygaenidae) in Croatia / J. Razov, K. A. Efetov, K. Franin [et al.] // *Entomologist's Gazette*. – 2017. – V. 68, № 1. – P. 49–53.

204. Rebel, H. Lepidopteren aus der Umgebung Ankaras. II. Teil / H. Rebel // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. – 1936. – V. 47. – P. 43–58.

205. Roelofs, W. L. Chemistry of sex attraction / W. L. Roelofs // PNAS. – 1995. – V. 92. – P. 44–49.
206. Roelofs, W. L. Molecular genetics and evolution of pheromone biosynthesis in Lepidoptera / W. L. Roelofs, A. P. Rooney // PNAS. – 2003. – V. 100, № 16. – P. 9179–9184.
207. Ryrholm, N. Sexual pheromones as a method for monitoring *Zygaena* populations in deteriorating Scandinavian landscapes / N. Ryrholm // XIV International Symposium on Zygaenidae (Tobermory, 17–21 September 2014). – Tobermory, Scotland, 2014. – P. 20.
208. Ryrholm, N. *Zygaena* pheromones, a simple system? / N. Ryrholm // XV International Symposium on Zygaenidae (Mals/Malles, 11–18 September 2016). – Mals/Malles, Italy, 2016. – P. 36.
209. Schneider, D. Insect antennae / D. Schneider // Annual Review of Entomology. – 1964. – V. 9. – P. 103.
210. Shorey, H. H. Animal communication by pheromones / H. H. Shorey. – Riverside: Academic Press, 1976. – 176 pp.
211. Soderstrom, E. L. Sex pheromone for attracting western grapeleaf skeletonizer (Lepidoptera: Zygaenidae) / E. L. Soderstrom, D. G. Brandl, J. Myerson [et al.] // Journal of Economic Entomology. – 1985. – V. 78, № 4. – P. 799–801.
212. Steck, W. Structure-activity relationships in sex attractants for north American noctuid moths / W. Steck, E. W. Underhill, M. D. Chisholm // Journal of Chemical Ecology. – 1982. – V. 8, № 4. – P. 731–754.
213. Stelinski, L. Female moth calling and flight behavior are altered hours following pheromone autodetection: possible implications for practical management with mating disruption / L. Stelinski, R. Holdcraft, C. Rodriguez-Saona // Insects. – 2014. – V. 5. – P. 459–473.
214. Stelinski, L. L. An attempt to increase efficacy of moth mating disruption by co-releasing pheromones with kairomones and to understand possible underlying mechanism of this technique / L. L. Stelinski, L. J. Gut, J. R. Miller // Environmental Entomology. – 2013. – V. 42, № 1. – P. 158–166.

215. Subchev, M. Sex pheromone communication in *Ino (Procris) ampelophaga* (Lepidoptera: Zygaenidae) / M. Subchev, A. Harizanov // Pheromones in Mediterranean pest management. OILB-SROP/IOBC-WPRS, Working group «Use of pheromones and other semiochemicals in integrated control» (Granada, 10–15 September 1990). – Granada, Spain, 1990. – P. 44.

216. Subchev, M. Sex pheromone of female vine bud moth, *Theresimima ampellophaga* comprises (2*S*)-butyl (7*Z*)-tetradecenoate / M. Subchev, A. Harizanov, W. Francke [et al.] // Journal of Chemical Ecology. – 1998. – V. 24, № 7. – P. 1141–1151; Journal of Chemical Ecology. – 1999. – V. 25, № 5. – P. 1203: erratum, i.e. corrected to (2*R*)-butyl (7*Z*)-tetradecenoate.

217. Subchev, M. An unusual pheromone system in *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) – a separate pathway in the evolution of the sex pheromone communication system in Lepidoptera / M. Subchev // K. A. Efetov, W. G. Tremewan, G. M. Tarmann (Eds). Proceedings of the 7th International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera) (Innsbruck, Austria, 4–8 September 2000). – Simferopol: CSMU Press, 2003. – P. 145–150.

218. Subchev, M. Catches of vine bud moth *Theresimima ampellophaga* (Lep., Zygaenidae: Procridinae) males in pheromone traps: effect of the purity and age of baits, design, colour and height of the traps, and daily sexual activity of males / M. Subchev, T. Toshova, M. Tóth [et al.] // Journal of Applied Entomology. – 2004. – V. 128. – P. 44–50.

219. Subchev, M. Distribution and seasonal flight of *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) in Greece estimated by pheromone traps / M. Subchev, T. Toshova, J. A. Tsitsipis [et al.] // Acta Zoologica Bulgarica. – 2006. – V. 58, № 3. – P. 345–354.

220. Subchev, M. Identification and biological activity of sex pheromone components from females of the plum moth *Illiberis rotundata* Jordan (Lepidoptera: Zygaenidae: Procridinae) / M. Subchev, T. Toshova, C. Koshio [et al.] // Chemoecology. – 2009. – V. 19. – P. 47–54.

221. Subchev, M. New sex attractants for species of the zygaenid subfamily Procridinae (Lepidoptera: Zygaenidae) / M. Subchev, K. A. Efetov, T. Toshova [et al.] // *Entomologia Generalis*. – 2010. – V. 32, № 4. – P. 243–250.

222. Subchev, M. (2*R*)-butyl (7*Z*)-dodecenoate, a main sex pheromone component of *Illiberis (Primilliberis) pruni* Dyar (Lepidoptera: Zygaenidae: Procridinae)? / M. Subchev, C. Koshio, T. Toshova [et al.] // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2013. – V. 65, № 3. – P. 391–396.

223. Subchev, M. Sex pheromone communication in the family Zygaenidae (Insecta: Lepidoptera): a review / M. Subchev // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2014. – V. 66, № 2. – P. 147–157.

224. Subchev, M. A. Recent records of *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) in Romania / M. A. Subchev, T. B. Toshova, S. Drosu [et al.] // *Actes du X^e Symposium International sur les Zygaenidae* (Lyon, 27 September – 1 October 2006). – Lyon, France, 2008a. – P. 59–63.

225. Subchev, M. A. Recent distribution of *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) in Europe estimated by pheromone traps / M. A. Subchev, T. B. Toshova, K. A. Efetov, G. M. Tarmann // *Actes du X^e Symposium International sur les Zygaenidae* (Lyon, 27 September – 1 October 2006). – Lyon, France, 2008b. – P. 65–76.

226. Subchev, M. A. *Illiberis (Primilliberis) rotundata* Jordan (Lepidoptera: Zygaenidae: Procridinae) male sex attractant: Optimization and use for seasonal monitoring / M. A. Subchev, C. Koshio, T. B. Toshova, K. A. Efetov // *Entomological Science*. – 2012. – V. 15. – P. 137–139.

227. Subchev, M. A. Sex pheromones as isolating mechanisms in two closely related *Illiberis* species – *I. (Primilliberis) rotundata* Jordan, 1907, and *I. (P.) pruni* Dyar, 1905 (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / M. A. Subchev, K. A. Efetov, T. B. Toshova, C. Koshio // *Entomologist's Gazette*. – 2016. – V. 67, № 1. – P. 51–57.

228. Suckling, D. M. Pheromones, sex attractants and kairomones in weed and insect biological control: an emerging frontier of tools to manage risk and reward / D. M. Suckling // G. P. Mason, D. R. Gillespie, Ch. Vincent (Eds). *Proceedings of the*

Third International Symposium on Biological Control of Arthropods. – Christchurch, New Zealand, 2008. – P. 30–38.

229. Suckling, D. M. Communication disruption of guava moth (*Coscinoptycha improbana*) using a pheromone analog based on chain length / D. M. Suckling, J. J. Dymock, K. C. Park [et al.] // *Journal of Chemical Ecology*. – 2013. – V. 39. – P. 1161–1168.

230. Suckling, D. M. Spatial analysis of mass trapping: how close is close enough? / D. M. Suckling, L. D. Stringer, J. M. Kean [et al.] // *Pest Management Science*. – 2015. – V. 71, № 11. – P. 1452–1461.

231. Suckling, D. M. Is the combination of insecticide and mating disruption synergistic or additive in lightbrown apple moth, *Epiphyas postvittana*? / D. M. Suckling, G. Baker, L. Salehi [et al.] // *PLoS ONE*. – 2016. – V. 11, № 8. – P. 1–16.

232. Sutton, G. P. Zygaenidae attracted by *Lasiocampa quercus* female / G. P. Sutton // *Entomologist*. – 1922. – № 55. – P. 280.

233. Svensson, G. P. Chemical ecology and insect conservation: optimising pheromone-based monitoring of the threatened saproxylic click beetle *Elater ferrugineus* / G. P. Svensson, C. Liedtke, E. Hedenström [et al.] // *Journal of Insect Conservation*. – 2012. – V. 16, № 4. – P. 549–555.

234. Symonds, M. Pheromone production, male abundance, body size, and the evolution of elaborate antennae in moths / M. Symonds, T. L. Johnson, M. A. Elgar // *Ecology and Evolution*. – 2012. – V. 2, № 1. – P. 227–247.

235. Tanaka, Y. Activity pattern and reproductive behavior of the plum moth *Illiberis rotundata* Jordan (Lepidoptera: Zygaenidae: Procridinae) / Y. Tanaka, C. Koshio // *Japanese Journal of Entomology*. – 2002. – V. 5. – P. 70–80.

236. Tarmann, G. M. Zygaenidae as pest species / G. M. Tarmann // K. A. Efetov, G. M. Tarmann, W. G. Tremewan (Eds). *Proceedings of the 7th International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera)* (Innsbruck, Austria, 4–8 September 2000). – Simferopol: CSMU Press, 2003. – P. 151–229.

237. Tarmann, G. M. Calling female of *Acoloithus rectarius* Dyar, 1898, distributing sex pheromone by exposing the dorsal segments of the abdomen / G. M. Tarmann // XIII International Symposium on Zygaenidae (Innsbruck, 16–23 September 2012). – Innsbruck, Tirol, Austria, 2012. – P. II.

238. Tarmann, G. M. A second generation of *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) discovered by using the sex attractant EFETOV-2 on the Kassandra peninsula (Halkidiki) in Greece / G. M. Tarmann, K. A. Efetov, E. E. Kucherenko // Entomologist's Gazette. – 2019. – V. 70, № 1. – P. 19–26.

239. Tarmann, G. M. Zygaenids do not lie – the fatal impact of wind-transported pesticides on biodiversity / G. M. Tarmann // XXI European Congress of Lepidopterology (Campobasso, 3–7 June 2019). – Campobasso, Italy, 2019. – P. 63.

240. Thackery, D. The effect of synthetic pheromone exposure on female oviposition and male longevity in *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Zygaenidae, Zygaeninae) / D. Thackery, J. Burman // Entomologist's Gazette. – 2016. – V. 67, № 4. – P. 249–256.

241. Tillman, J. A. Insect pheromones – an overview of biosynthesis and endocrine regulation / J. A. Tillman, S. J. Seybold, R. A. Jurenka, G. J. Blomquist // Insect Biochemistry and Molecular Biology. – 1999. – V. 29. – P. 481–514.

242. Toshova, T. Calling behaviour of *Zygaena niphona* Butler, 1887 females and male electroantennographic response to synthetic pheromone compounds / T. Toshova, M. Subchev, T. Yano [et al.] // Abstracts of the XI International Symposium on Zygaenidae (Lepidoptera) (Sofia, 17–21 September 2008). – Sofia, Bulgaria, 2008. – P. 16.

243. Toshova, T. B. Role of olfactory and visual stimuli in the mating behaviour of male vine bud moths, *Theresimima ampellophaga* (Lepidoptera: Zygaenidae) / T. B. Toshova, M. A. Subchev, M. Tóth // European Journal of Entomology. – 2007. – V. 104. – P. 57–65.

244. Toshova, T. B. New data on the distribution and seasonal flight of the vine bud moth *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) in Bulgaria –

Investigations by pheromone-baited traps / T. B. Toshova, D. Y. Atanasova, B. S. Stalev, A. Nahirnić // *Ecologia Balkanica*. – 2017. – V. 9, № 1. – P. 79–89.

245. Tóth, M. Sex attractants for male microlepidoptera found in field trapping tests in Hungary / M. Tóth, G. Szöcs, G. Sziráki, W. Sauter // *Journal of Applied Entomology*. – 1992. – V. 113. – P. 342–355.

246. Tremewan, W. G. An interspecific ‘pairing’ between *Tyria jacobaeae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Arctiidae) and *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Zygaenidae) / W. G. Tremewan // *Entomologist’s Gazette*. – 2005. – V. 56, № 4. – P. 223–224.

247. Tremewan, W. G. Ecology, phenotypes and the Mendelian genetics of Burnet moths (*Zygaena* Fabricius, 1775) / W. G. Tremewan. – Wallingford: Gem Publishing Company, 2006. – 390 pp.

248. Van der Pers, J. N. C. A portable electroantennogram sensor for routine measurements of pheromone concentrations in greenhouses / J. N. C. Van der Pers, A. K. Minks // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1998. – V. 87. – P. 209–215.

249. Vrenozi, B. The first well-documented record of the vine bud moth *Theresimima ampellophaga* (Bayle-Barelle, 1808) in Albania established by field screening of sex pheromone and sex attractant traps (Lepidoptera: Zygaenidae, Procridinae) / B. Vrenozi, T. B. Toshova, K. A. Efetov, E. E. Kucherenko [et al.] // *SHILAP Revista de Lepidopterología*. – 2019. – V. 47, № 187. – P. 567–576.

250. Vrenozi, B. The application of sex attractant traps for studying the Zygaenidae (Lepidoptera) fauna of Albania / B. Vrenozi, J. Burman, T. B. Toshova, G. M. Tarmann // *Entomologist’s Gazette*. – 2020. – V. 71, № 2. – P. 135–138.

251. Wilson, B. E. Monitoring Mexican rice borer (Lepidoptera: Crambidae) populations in sugarcane and rice with conventional and electronic pheromone traps / B. E. Wilson, J. M. Beuzelin, M. T. VanWeelden [et al.] // *Journal of Economic Entomology*. – 2017. – V. 110, № 71. – P. 150–156.

252. Wilson, E. O. Chemical communication among animals / E. O. Wilson, W. H. Bossert // *Recent Progress in Hormone Research*. – 1963. – V. 19. – P. 673–716.

253. Wilson, E. O. Pheromones / E. O. Wilson // *Scientific American*. – 1963. –

V. 208, № 5. – P. 100–114.

254. Witzgall, P. Pheromones – future techniques for insect control? / P. Witzgall // Pheromones for Insect Control in Orchards and Vineyards IOBC wprs Bulletin. – 2001. – V. 24, № 2. – P. 114–122.

255. Witzgall, P. Sex pheromones and their impact on pest management / P. Witzgall, P. Kirsch, A. Cork // Journal of Chemical Ecology. – 2010. – V. 36, № 1. – P. 80–100.

256. Wyatt, T. D. Introduction to chemical signaling in vertebrates and invertebrates: chapter [eBook] / T. D. Wyatt // Neurobiology of Chemical Communication. – 2014a. – Ch. 1. – Available to <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK200995/>.

257. Wyatt, T. D. Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures / T. D. Wyatt. – sec. ed. – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2014b. – 420 pp.

258. Wyatt, T. D. How animals communicate via pheromones / T. D. Wyatt // American Scientist. – 2015. – V. 103. – P. 114–121.

259. Xu, P. Moth sex pheromone receptors and deceitful parapheromones / P. Xu, S. F. Garczynski, E. Atungulu [et al.] // PLoS ONE. – 2012. – V. 7, № 7. – P. 1–9.

260. Yan, Q. Female sex pheromones of two Japanese saturniid species, *Rhodinia fugax* and *Loepa sakaei*: identification, synthesis, and field evaluation / Q. Yan, A. Kanegae, T. Miyachi [et al.] // Journal of Chemical Ecology. – 2015. – V. 41, № 1. – P. 1–8.

261. Young, M. R. Hybrid matings between *Zygaena filipendulae* (Linnaeus, 1758) and *Z. viciae* ([Denis & Schiffermüller], 1775) (Lepidoptera: Zygaenidae) in Scotland in 2006 / M. R. Young, S. Grounds, E. A. Jones // Entomologist's Gazette. – 2007. – V. 58, № 3. – P. 185–187.

262. Zagatti, P. Les pheromones sexuelles des zygènes. Le comportement de *Zygaena filipendulae* L. (Lepidoptera, Zygaenidae) / P. Zagatti, M. Renou // Annales de la Société Entomologique de France. – 1984. – V. 20, № 4. – P. 439–454.

263. Zagrobelny, M. Volatiles from the burnet moth *Zygaena filipendulae*

(Lepidoptera) and associated flowers, and their involvement in mating communication / M. Zagrobelny, H. T. Simonsen, C. E. Olsen [et al.] // *Physiological Entomology*. – 2015. – V. 40, № 4. – P. 284–295.

264. Zheng, X.-L. Diel rhythms of sexual behavior and pheromone responses in *Phauda flammans* Walker (Lepidoptera: Zygaenidae) / X.-L. Zheng, J.-Y. Liu, Z.-L. Zhang [et al.] // *Pest Management Science*. – 2019. – V. 75, № 11. – P. 3070–3075.

СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Таблицы

Таблица 1.1. Половые аттрактанты Zygaeninae. Стр. 28.

Таблица 1.2. Половые аттрактанты Procridinae. Стр. 31.

Таблица 3.1. Сравнительная эффективность полового аттрактанта EFETOV-2 по привлечению видов Procridinae (результаты экспериментов 2014 года в Крыму). Стр. 51.

Таблица 3.2. Результаты сравнительного полевого скрининга полового феромона и полового аттрактанта *Theresimima ampellophaga* в Албании в 2017 году. Стр. 57.

Таблица 3.3. Результаты тестирования половых аттрактантов EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 в Крыму в 2015–2017 годах. Стр. 66.

Таблица 3.4. Привлечение самцов *Tilloidea unifasciata* энантиомерами втор-бутилдодецен-2-оата в Крыму. Стр. 79.

Таблица 3.5. Сравнительная привлекательность приманок с разными дозами аттрактанта для самцов *Theresimima ampellophaga*. Стр. 87.

Таблица 3.6. Количество привлечённых самцов *Theresimima ampellophaga* в ловушки с аттрактантом EFETOV-2, установленные в разных биотопах Крыма. Стр. 88.

Рисунки

Рисунок 2.1. (а) – (*R*)-втор-бутилдодецен-2-оат (аттрактант EFETOV-S-2); (б) – (*S*)-втор-бутилдодецен-2-оат (аттрактант EFETOV-S-S-2). Модель молекул построена с помощью компьютерной программы «VChemLab8» (МФТИ, Россия). Красным цветом выделены атомы кислорода. Стр. 40.

Рисунок 2.2. Дизайн пластиковой адгезивной дельта-ловушки с приманкой. Стр. 41.

Рисунок 2.3. Карта Крыма с указанием биотопов, исследованных с помощью синтетических половых аттрактантов. Стр. 44.

Рисунок 3.1. Самцы *Theresimima ampellophaga*, привлечённые к аттрактанту EFETOV-2 на переносных приманках (а) и в стационарной ловушке с клеевым вкладышем (б). Стр. 52.

Рисунок 3.2. Ловушка с аттрактантом EFETOV-2 с 56 отловленными самцами *Jordanita notata*. Крым, биотоп 4, окр. г. Белогорск, гора Сары-Кая, 01.06.2014. Стр. 54.

Рисунок 3.3. Среднее количество привлечённых самцов *Theresimima ampellophaga* на одну ловушку EFETOV-2 в неделю ($X \pm Sx$) в разных биотопах Крыма в 2014 г. Стр. 56.

Рисунок 3.4. Клеевый вкладыш с 34 привлечёнными самцами *Adscita statices drenowskii*. Турция, Восточная Фракия, провинция Текирдаг, 08–10.06.2016. Стр. 60.

Рисунок 3.5. Клеевый вкладыш с 49 привлечёнными самцами *Jordanita anatolica*. Турция, Центральная Анатолия, провинция Караман, 17–23.06.2017. Стр. 60.

Рисунок 3.6. Самцы *Adscita statices statices*, привлечённые переносной приманкой с аттрактантом EFETOV-2. Швеция, провинция Сконе, 19–21.07.2016. Стр. 62.

Рисунок 3.7. Окр. г. Старый Крым, гора Агармыш (красная точка) – самая северная точка распространения *Theresimima ampellophaga* в Крыму, зафиксированная с помощью полового аттрактанта EFETOV-S-2. Ранее вид регистрировался только на Южном берегу Крыма (чёрные точки) (Efetov, 2005). Стр. 67.

Рисунок 3.8. Клеевый вкладыш ловушки с аттрактантом EFETOV-S-2 с привлечёнными самцами *Jordanita globulariae* (36 ♂) и *Jordanita subsolana* (3 ♂). Крым, биотоп 7б, гора Чатыр-Даг, 05.07.2016. Стр. 67.

Рисунок 3.9. Распространение *Theresimima ampellophaga* в Восточной Фракии (Турция) с новыми данными (жёлтые точки), полученными при тестировании полового аттрактанта EFETOV-S-2. Карта построена с помощью

программного обеспечения BioOffice database (Tiroler Landesmuseen, Innsbruck, Austria). Стр. 70.

Рисунок 3.10. Распространение *Rhagades pruni* (красный цвет) и *Rhagades amasina* (синий цвет) в Восточной Фракии (Турция) с новыми данными, полученными с помощью аттрактанта EFETOV-S-2 (отмечены квадратами). Карта построена с помощью компьютерной программы BioOffice (Tiroler Landesmuseen, Innsbruck, Austria). Стр. 71.

Рисунок 3.11. Самец *Rhagades predotae* (показан стрелкой), привлечённый к приманке с аттрактантом EFETOV-S-S-2. Испания, Кастилия-Ла-Манча, провинция Куэнка, 13.07.2018. Стр. 72.

Рисунок 3.12. Возбуждённый самец *Goazrea lao*, привлечённый к приманке с аттрактантом EFETOV-S-S-2. Таиланд, провинция Чиангмай, май 2017. Стр. 73.

Рисунок 3.13. Карта Крыма с локалитетами, исследованными с помощью аттрактивных ловушек. Биотопы, где были привлечены *Tilloidea unifasciata*, отмечены кругами, биотопы, где вид не был обнаружен – треугольниками. Стр. 80.

Рисунок 3.14. Привлечение самцов *Theresimima ampellophaga* к аттрактивным ловушкам с ClOil 135° в окр. г. Судака (биотоп 3а) и г. Алушты (биотоп 8а). Стрелками указаны начало и конец наблюдений. Стр. 82.

Рисунок 3.15. Общее количество самцов *Theresimima ampellophaga*, привлечённых к аттрактантам EFETOV-S-2 и EFETOV-2, тестируемых в дозах 100 мкл (а) и 50 мкл (б) в 2015 (а) и 2017 (б) годах в Крыму. Стр. 84.

Рисунок 3.16. Результаты экспериментов по привлечению самцов *Theresimima ampellophaga* к аттрактантам EFETOV-2 и EFETOV-S-2, тестируемых в дозах 100 мкл (а) и 50 мкл (б) в 2015 (а) и 2017 (б) годах в Крыму. Стр. 85.

Рисунок 3.17. Результаты эксперимента по привлечению самцов *Theresimima ampellophaga* к аттрактанту EFETOV-2, тестируемому в различных дозах в 2015 году в Крыму. Стр. 87.

Рисунок 3.18. Количество привлечённых самцов *Jordanita notata* в ловушки с аттрактантами EFETOV-2 (красный цвет) и EFETOV-S-2 (синий цвет) по датам учёта в 2015 году в Крыму. Стр. 91.

Рисунок 3.19. Результаты эксперимента по привлечению самцов *Jordanita notata* к аттрактанту EFETOV-S-2, тестируемому в различных дозах в 2016 году в Крыму. Стр. 92.

Рисунок 3.20. Количество привлечённых самцов *Jordanita globulariae* и *Jordanita subsolana* в ловушки с аттрактантами EFETOV-2 (красный цвет) и EFETOV-S-2 (синий цвет) по датам учёта в 2015 году в Крыму. Стр. 94.

Рисунок 3.21. Различия в привлечении самцов *Jordanita globulariae* (а) и *Jordanita subsolana* (б) к аттрактантам EFETOV-2 и EFETOV-S-2, тестируемых в дозе 100 мкл в 2015 году в Крыму. Стр. 95.

Рисунок 3.22. Количество привлечённых самцов *Rhagades pruni* на аттрактант EFETOV-S-2 (синий цвет) и EFETOV-S-S-2 (зелёный цвет) за сезон в разных биотопах Крыма в 2016 году. Стр. 98.

Рисунок 3.23. Результаты сравнительных испытаний аттрактантов EFETOV-S-2 и EFETOV-S-S-2 по привлечению *Rhagades pruni* в 2016 году в Крыму. Стр. 98.

Рисунок 3.24. Возможные пути биосинтеза мононенасыщенных компонентов половых феромонов Lepidoptera. Красным цветом выделены варианты длинноцепочечных углеводородных радикалов, известных в аттрактивных молекулах Zygaenidae. Стр. 102.

Рисунок 3.25. Схема, отражающая эволюцию строения половых феромонов у Zygaenidae и некоторых других семейств Lepidoptera. Зелёная ветвь на дендрограмме показывает подсемейство Proctridinae, у которого феромонами являются сложные эфиры втор-бутилового спирта и жирных кислот (но не уксусной кислоты и жирных спиртов, как у всех других приведённых таксонов). Стр. 105.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Список латинских названий биологических таксонов,
упомянутых в основном тексте диссертации

Родовые и подродовые названия Zygaenidae

Acoloithus Clemens, 1861
Adscita Retzius, 1783
Agrumenia Hübner, 1819
Elcysma Butler, 1881
Epizygaenella Tremewan & Povolny, 1968
Goazrea Mollet, 2016
Harrisina Packard, 1864
Illiberis Walker, 1854
Jordanita Verity, 1946
Mesembrynus Hübner, 1819
Molletia Efetov, 2001
Naufockia Alberti, 1954
Neoalbertia Tarmann, 1984
Neoilliberis Tarmann, 1984
Neoprocris Jordan, 1915
Praviela Alberti, 1954
Primilliberis Alberti, 1954
Procriterna Efetov & Tarmann, 2004
Pyromorpha Herrich-Schäffer, 1854
Reissita Tremewan, 1959
Rhagades Wallengren, 1863
Rjabovia Efetov & Tarmann, 1995
Roccia Alberti, 1954
Solaniterna Efetov, 2004
Tarmannita Efetov, 2000

Theresimima Strand, 1917
Tremewania Efetov & Tarmann, 1999
Triprocris Grote, 1873
Wiegelia Efetov & Tarmann, 1995
Zygaena Fabricius, 1775
Zygaenoprocris Hampson, 1900

Видовые названия Zygaenidae

Procridinae Boisduval, 1828
Acoloithus falsarius Clemens, 1861
Acoloithus novaricus Barnes & McDunnough, 1913
Acoloithus rectarius Dyar, 1898
Neoilliberis fusca (H. Edwards, 1885)
Neoalbertia constans (H. Edwards, 1881)
Neoprocris aversa (H. Edwards, 1884)
Pyromorpha (Pyromorpha) dyari (Jordan, 1913)
Triprocris cyanea Barnes & McDunnough, 1910
Harrisina americana (Guérin-Méneville, 1844)
Harrisina coracina (Clemens, 1861)
Harrisina guatemalena (Druce, 1884)
Harrisina metallica Stretch, 1885 (синоним *Harrisina brillians* Barnes & McDunnough, 1910)
Illiberis (Primilliberis) rotundata Jordan, 1907
Illiberis (Primilliberis) pruni Dyar, 1905
Goazrea lao Mollet, 2016
Theresimima ampellophaga (Bayle-Barelle, 1808)
Rhagades (Naufockia) brandti (Alberti, 1938)
Rhagades (Wiegelia) amasina (Herrich-Schäffer, 1851)
Rhagades (Wiegelia) predotae (Naufock, 1930)
Rhagades (Wiegelia) tarmanni Keil, 1999
Rhagades (Rhagades) pruni ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Zygaenoprocris (Zygaenoprocris) chalcochlora Hampson, 1900

Zygaenoprocris (Zygaenoprocris) eberti (Alberti, 1968)

Zygaenoprocris (Molletia) taftana (Alberti, 1939)

Adscita (Procriterna) subtristis (Staudinger, 1887)

Adscita (Adscita) statices (Linnaeus, 1758)

Adscita (Adscita) statices statices (Linnaeus, 1758)

Adscita (Adscita) statices drenowskii (Alberti, 1939)

Adscita (Adscita) obscura (Zeller, 1847)

Adscita (Adscita) geryon (Hübner, 1813)

Adscita (Adscita) albanica (Naufork, 1926)

Adscita (Tarmannita) mannii (Lederer, 1853)

Adscita (Tarmannita) bolivari (Agenjo, 1937)

Jordanita (Roccia) budensis (Speyer & Speyer, 1858)

Jordanita (Tremewania) notata (Zeller, 1847)

Jordanita (Tremewania) splendens (Staudinger, 1887)

Jordanita (Tremewania) ambigua (Staudinger, 1887)

Jordanita (Jordanita) graeca (Jordan, 1907)

Jordanita (Jordanita) chloros (Hübner, 1813)

Jordanita (Jordanita) globulariae (Hübner, 1793)

Jordanita (Praviela) anatolica (Naufock, 1929)

Jordanita (Solaniterna) subsolana (Staudinger, 1862)

Jordanita (Rjabovia) horni (Alberti, 1937)

Chalcosiinae Walker, 1865

Elcysma westwoodii (Snellen van Vollenhoven, 1863)

Zygaeninae Latreille, 1809

Reissita simonyi (Rebel, 1899)

Epizygaenella caschmirensis (Kollar, 1844)

Zygaena (Mesembrynus) tamara Christoph, 1889

- Zygaena (Mesembrynus) minos* ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Zygaena (Mesembrynus) purpuralis* (Brünnich, 1763)
- Zygaena (Mesembrynus) favonia thevestis* Staudinger, 1887
- Zygaena (Mesembrynus) sarpedon* (Hübner, 1790)
- Zygaena (Agrumenia) fausta* (Linnaeus, 1767)
- Zygaena (Agrumenia) hilaris* Ochsenheimer, 1808
- Zygaena (Agrumenia) carniolica* (Scopoli, 1763)
- Zygaena (Agrumenia) exulans* (Hohenwarth, 1792)
- Zygaena (Agrumenia) viciae* ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Zygaena (Agrumenia) niphona* Butler, 1877
- Zygaena (Zygaena) anthyllidis* Boisduval, 1828
- Zygaena (Zygaena) nevadensis gallica* Oberthür, 1898
- Zygaena (Zygaena) osterodensis* Reiss, 1921 (синоним *Z. scabiosae* sensu auctorum (nec Scheven, 1777))
- Zygaena (Zygaena) ephialtes* (Linnaeus, 1767)
- Zygaena (Zygaena) transalpina splugena* Burgeff, 1926
- Zygaena (Zygaena) transalpina hippocrepidis* (Hübner, 1799)
- Zygaena (Zygaena) angelicae* Ochsenheimer, 1808
- Zygaena (Zygaena) filipendulae* (Linnaeus, 1758)
- Zygaena (Zygaena) lonicerae* (Scheven, 1777)
- Zygaena (Zygaena) trifolii* (Esper, 1783)

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Копия акта о внедрении результатов исследования

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор филиала «Алушта»
 ФГУП «ПАО «Массандра»
 Управления делами
 Президента Российской Федерации»

_____ М. С. Глебова

« 12 » _____ 2015 г.

А К Т

внедрения в работу

филиала «Алушта» ФГУП «ПАО «Массандра» Управления делами
 Президента Российской Федерации»

**способа мониторинга и отлова самцов *Пестрянки виноградной* –
Theresimima ampellophaga (Bayle-Barelle, 1808) на основе синтетических
 половых аттрактантов**, разработанного на кафедре биохимии
 Медицинской академии имени С. И. Георгиевского ФГАОУ ВО «Крымский
 федеральный университет имени В. И. Вернадского»
 (зав. кафедрой – профессор К. А. Ефетов).
 Авторы разработки: К. А. Ефетов, Е. Е. Кучеренко, Е. В. Паршкова.

Мы, нижеподписавшиеся, комиссия в составе:
 председателя – главного агронома филиала «Алушта» Ковалёва С. А.
 и членов комиссии:
 агронома по защите растений филиала «Алушта» Бейзеля П. В.,
 начальника бригады № 5 филиала «Алушта» Семенюк Т. В.

подтверждаем, что способ мониторинга и отлова самцов вредителя
 винограда – *Пестрянки виноградной* – *Theresimima ampellophaga* (Bayle-
 Barelle, 1808) (на основе синтетических половых аттрактантов),
 разработанный на кафедре биохимии Медицинской академии
 имени С. И. Георгиевского ФГАОУ ВО «Крымский федеральный
 университет имени В. И. Вернадского», успешно используется на территории
 промышленных виноградников филиала «Алушта» ФГУП «ПАО
 «Массандра» Управления делами Президента Российской Федерации».

Председатель _____ Ковалёв С. А.
 (подпись)

Члены комиссии: 1. _____ Бейзель П. В.
 (подпись)

2. _____ Семенюк Т. В.
 (подпись)

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Копия патента Российской Федерации на изобретение

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

**ПАТЕНТ**

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2701644

**СПОСОБ ПРИВЛЕЧЕНИЯ И ОТЛОВА САМЦОВ
ВРЕДИТЕЛЯ THERESIMIMA AMPELLOPHAGA**

Патентообладатель: *Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования "Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского" (ФГАОУ ВО "КФУ им. В.И. Вернадского") (RU)*

Авторы: *Ефетов Константин Александрович (RU),
Кучеренко Елена Евгеньевна (RU)*

Заявка № 2018136414

Приоритет изобретения 15 октября 2018 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 30 сентября 2019 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 15 октября 2038 г.

Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев Г.П. Ивлиев



РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА
ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СОБСТВЕННОСТИ

(19) **RU** (11) **2 701 644**⁽¹³⁾ **C1**(51) МПК
A01M 1/02 (2006.01)(12) **ФОРМУЛА ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**(52) СПК
A01M 1/02 (2019.05); A01M 1/10 (2019.05); A01M 1/14 (2019.05); A01M 1/16 (2019.05); A01M 5/06 (2019.05)

(21)(22) Заявка: 2018136414, 15.10.2018

(24) Дата начала отсчета срока действия патента:
15.10.2018Дата регистрации:
30.09.2019

Приоритет(ы):

(22) Дата подачи заявки: 15.10.2018

(45) Опубликовано: 30.09.2019 Бюл. № 28

Адрес для переписки:

295051, Респ. Крым, г. Симферополь, б-р
Ленина, 5/7, ФГАОУ ВО "КФУ им. В.И.
Вернадского", Медицинская академия имени
С.И. Георгиевского, Плотниковой М.А.

(72) Автор(ы):

Ефетов Константин Александрович (RU),
Кучеренко Елена Евгеньевна (RU)

(73) Патентообладатель(и):

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего
образования "Крымский федеральный
университет имени В.И. Вернадского"
(ФГАОУ ВО "КФУ им. В.И. Вернадского")
(RU)(56) Список документов, цитированных в отчете
о поиске: ЕФЕТОВ К.А., ПАРШКОВА Е.В.,
БАЕВСКИЙ М.Ю., ПОДДУБОВ А.И.
Сложный эфир бутанола-2 и додеценовой
кислоты: синтез и аттрактивные свойства//
Украинский биохимический журнал, 2014, том
86, №6. RU 2188546 C1, 10.09.2002. US
20100192452 A1, 05.08.2010. US 4400903 A1,
30.08.1983. RU 114588 U1, 10.04.2012.

(54) СПОСОБ ПРИВЛЕЧЕНИЯ И ОТЛОВА САМЦОВ ВРЕДИТЕЛЯ THERESIMIMA AMPELLOPHAGA

(57) Формула изобретения

Способ привлечения и отлова самцов вредителя *Theresimima ampellophaga* путем использования синтетического полового аттрактанта втор-бутилдодецен-2-оата, наносимого на резиновые диспенсеры, размещаемые в адгезивных дельта-ловушках со сменными липкими пластинами, отличающийся тем, что в качестве действующего активного компонента применяют концентрат синтетического полового аттрактанта втор-бутилдодецен-2-оата с содержанием основного вещества 87% в дозе 100 мкл, который наносят однократно на диспенсеры в виде резиновых пробок с лункой с внутренним диаметром 1 см и глубиной 0,5 см, выдерживают при комнатной температуре в течение 72-96 часов, далее закрепляют в картонные прямоугольные полоски размером 25×70 мм и фиксируют в адгезивные дельта-ловушки на высоте 4-5 см от липкой пластины.

RU 2 701 644 C 1

RU 2 701 644 C 1