

Влияние теплового стресса на активность щелочной фосфатазы у короедов *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) и *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae)

Effect of heat stress on alkaline phosphatase activity in bark beetles *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) and *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae)

Е.В. Бурдина*, И.А. Керчев**,***, Н.А. Смирнов**, Н.Е. Грунтенко*
E.V. Burdina*, I.A. Kerchev**,***, N.A. Smirnov**, N.E. Gruntenko*

* Институт цитологии и генетики СО РАН, просп. Академика Коптюга 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: bella79@list.ru.

* Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Prosp. Akademika Koptuga 2, Novosibirsk 630090 Russia.

** Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Академический просп. 10/3, Томск 634055 Россия.

** Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Akademicheskii Prosp. 10/3, Tomsk 634055 Russia.

*** Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия.

*** Institute of Systematic and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: щелочная фосфатаза, тепловой стресс, *Ips amitinus*, *Polygraphus proximus*.

Key words: Alkaline phosphatase, heat stress, *Ips amitinus*, *Polygraphus proximus*.

Резюме. Щелочные фосфатазы широко распространены в природе и обнаружены среди разнообразных групп организмов. У насекомых этот фермент участвует в регуляции синтеза дофамина, являющегося элементом нейроэндокринной системы, которая контролирует поведение, размножение и способность к адаптации. Данная статья посвящена исследованию активности щелочной фосфатазы у имаго двух экономически значимых чужеродных для Западной Сибири видов короедов, *Ips amitinus* (Eichh.) и *Polygraphus proximus* Blandf. Измерение активности фермента проведено в нормальных условиях и при воздействии теплового стресса (+38°C) различной продолжительности. Установлено, что через час после начала теплового воздействия активность щелочной фосфатазы повышается у особей обоих изученных видов, однако выраженность реакции на тепловой стресс у *P. proximus* значительно выше, чем у *I. amitinus*, что может объясняться различиями в выборе микростадий этими видами.

Abstract. Alkaline phosphatases are widespread in nature and can be found in various groups of organisms. In insects, this enzyme is involved in synthesis regulation of dopamine, an element of the neuroendocrine system, which controls behaviour, reproduction and adaptation. This research is devoted to the study of the alkaline phosphatase activity in imagoes of two economically important bark beetle species alien to Western Siberia, *Ips amitinus* (Eichh.) and *Polygraphus proximus* Blandf. Enzyme activity was measured under normal conditions and heat stress (+38°C) of various durations. It was found that an hour into the heat exposure, the activity of alkaline phosphatase increased in individuals of both species. However, the amplitude of the heat stress response in

P. proximus was significantly higher than in *I. amitinus*, which could probably be explained by differences in the choice of microhabitat.

Введение

Короеды (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) — одна из наиболее значимых для лесных экосистем групп жесткокрылых, способных образовывать очаги массового размножения и приводить к гибели обширные площади древостоев [Kirkendall et al., 2015]. Наиболее вредоносными на территории Западной Сибири на данный момент являются два инвазионных вредителя темнохвойных насаждений — союзный (многоходый) короед *Ips amitinus* (Eichh.) европейского происхождения [Kerchev et al., 2019; Kerchev, Krivets, 2021; Musolin et al., 2022], и уссурийский (белопихтовый) полиграф *Polygraphus proximus* Blandf., проникший из дальневосточного региона [Kerchev, 2014; Musolin et al., 2022].

Как и большинство стволовых вредителей оба вида основную часть своей жизни проводят под корой кормовых растений, прокладывая маточные и личиночные галереи во время питания в верхней заболони и тканях луба дерева [Kerchev, 2014; Kerchev et al., 2019; Musolin et al., 2022]. В инвазионном ареале новой кормовой породой уссурийского полиграфа стала пихта сибирская *Abies sibirica*

Ledeb., на которой он повреждает надкомлеву часть ствола. Союзный короед в Сибири стал агрессивным вредителем сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour, повреждающим преимущественно зону тонкой коры в вершинной части кроны на старых и стволов на молодых деревьях [Musolin et al., 2022].

Важным вопросом в инвазионной биологии является адаптивная способность чужеродных видов к новым условиям, позволяющая не только формировать устойчивые самовоспроизводящиеся популяции, но и становиться доминантами в аборигенных сообществах [Kirpotin et al., 2021]. Преимущественно исследования проводятся на уровне функционального взаимодействия чужеродного вида с новой средой, фауной и флорой [Kerchev, 2014; Kirpotin et al., 2021], в то же время совершенно ничего не известно относительно многих биохимических и физиологических и нейрогуморальных особенностей, ставших предпосылками успешности чужеродных видов в инвазионном ареале.

Щелочные фосфатазы (ЩФ; КФ 3.1.3.1) широко распространены в природе и обнаружены во многих организмах от бактерий до человека [McComb et al., 1979; Trowsdale et al., 1990; Eguchi, 1995]. ЩФ особенно активна в тканях с активным мембранным транспортом, таких как эпителиальные клетки кишечника [Eguchi, 1995] и мальпигиевых канальцев [Khoja, 1991]. Например, ЩФ присутствует в пищеварительном канале тутового шелкопряда *Bombix mori* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera; Bombycidae) [Eguchi et al., 1990], в слюнной железе белокрылки *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera; Aleyrodidae) [Funk, 2001], в мозге и мальпигиевых сосудах *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) (Diptera; Drosophilidae) [Yang et al., 2000]. Фермент также обнаружен у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera; Chrysomelidae) [Yi, Adams, 2001] и у нескольких видов комаров [Igboke, Mills, 1982; Houk, Hardy, 1984]. За немногими исключениями, ЩФ являются гомодимерными ферментами, и каждый каталитический центр содержит три иона металла, два Zn и один Mg, которые необходимы для ферментативной активности. Ферменты катализируют гидролиз моноэфиров фосфорной кислоты, а также катализируют реакцию трансфосфорилирования в присутствии больших концентраций акцепторов фосфатов.

У насекомых ЩФ наиболее хорошо изучена у *Drosophila melanogaster*, у которых этот фермент играет существенную роль в регуляции синтеза дофамина (ДА), поскольку от его синтеза в значительной степени зависит уровень предшественника ДА — тирозина, так как ЩФ превращает инертный конъюгат тирозина, тирозин-О-фосфат, в тирозин [Wright, 1987]. Эта реакция позволяет быстро повышать концентрацию тирозина и, соответственно, ДА в критические периоды развития и жизнедеятельности насекомых [Wright, 1987].

У насекомых ДА играет три различные роли: нейрого르몬, нейромедиатора и нейромодулятора. Он участвует в формировании кутикулы [Kim et al., 2000; Watanabe et al., 2013] и в регуляции синтеза других гормонов [Pendleton et al., 2002; Bogomolova et al., 2009]. Кроме того, ДА задействован в поведенческих реакциях, контроле репродуктивной и двигательной активности [Neckameyer et al., 2001; Pendleton et al., 2002; Kume et al., 2005; Akasaka et al., 2010]. ДА способен регулировать половое поведение насекомых [Harris, Woodring, 1992; Sasaki, Nagao, 2001; Harano et al., 2008]. Показано, что ДА способен влиять на интенсивность такой поведенческой реакции как груминг, который является одним из способов защиты насекомых от паразитов и патогенов [Zhukovskaya et al., 2013; Libersat, Gal, 2013, 2014]. Ранее было показано, что у насекомых ДА является гормоном стресса [Harris, Woodring, 1992; Hirashima, Eto, 1993]. Так, было обнаружено, что различные экологические стрессоры [Rauschenbach et al., 1993; Hirashima et al., 2000; Rauschenbach et al., 2001; Neckameyer, Weinstein, 2005] способны приводить к повышению уровня ДА. Причём, как показали исследования на *Drosophila virilis* (Sturtevant, 1916), уже через 15 мин после начала действия стрессора (+38 °C) содержание ДА резко повышается [Rauschenbach et al., 1993; Hirashima et al., 2000]. ДА повышается и при поражении насекомых инфекциями различной природы [Noguchi et al., 1995; Alekseev et al., 2007].

Было показано, что у *Drosophila* в регуляции уровня ДА щелочной фосфатазой существует обратная связь: повышение уровня ДА приводит к ингибированию активности ЩФ [Rauschenbach et al., 1993; Hirashima et al., 2000]. Данный эффект был показан при выбросе ДА из депо при тепловом стрессе (+38 °C) [Sukhanova et al., 1996] и при повышении уровня амина в результате мутации при фармакологической обработке мух [Bogomolova et al., 2010]. Таким образом, по изменениям в активности ЩФ можно судить об изменении уровня ДА.

Исследований по ЩФ у жесткокрылых крайне мало, одно из них было проведено на колорадском жуке, *L. decemlineata* (Say, 1824) [Yi, Adams, 2001], который является наиболее опасным вредителем картофеля во всем мире [Ferro, Voss, 1996]. В этом исследовании была впервые установлена взаимосвязь между активностью ЩФ в пищеварительной и выделительной системах и стадией развития насекомого. Также отмечалось увеличение активности ЩФ у диапаузирующих жуков в период индукции диапаузы и выхода из этого состояния под действием ювенильного гормона и активатора его синтеза — аллатотропина [Yi, Adams, 2001].

Целью данной работы было изучение физиологической стрессоустойчивости инвазионных видов, оценённой посредством измерения активности одного из ключевых ферментов синтеза ДА, ЩФ, при тепловом стрессе. В статье приводятся данные, про-

ливающие свет на участие системы метаболизма ДА в развитии нейрогормональной стресс-реакции у представителей Scolytinae.

Материалы и методы

Для исследования использовались имаго дочернего поколения *I. amitinus* и *P. proximus* 1–2 недельного возраста. Отрезки снеголомных ветвей *P. sibirica*, заселённые союзным короедом, были собраны 8 мая 2021 г. в Лучаново-Ипатовском кедровнике в Томском районе Томской области. Отрезок ствола *A. sibirica*, заселённый уссурийским полиграфом, был взят в Заварзинской лесной даче близ г. Томск 11 мая 2021 г. Видовая идентификация собранных жуков проводилась по характерным морфологическим признакам [Krivolutskaya, 1996; Douglas et al., 2019].

Отрезки были разделены на две части, одна из которых использовалась для контроля стадии развития насекомых. Выращивание насекомых проводилось в 60-литровых пластиковых контейнерах, при температуре +22 °С. Контейнеры сверху закрывались мельничным газом, для предупреждения выпревания отрезков. Через 20 дней было отмечено массовое отрождение имаго. Насекомые, использованные в эксперименте, были извлечены из ходов непосредственно перед стресс-тестами.

Для изучения уровня активности ЩФ у взрослых особей *I. amitinus* и *P. proximus* в нормальных условиях и при тепловом стрессе (+38 °С) различной продолжительности была адаптирована методика, ранее использованная при работе с дрозофилой [Sukhanova et al., 1996]. Ранее на *D. melanogaster* и *D. virilis* было показано, что степень устойчивости насекомого к тепловому стрессу коррелирует с его размером. Более мелкие особи *D. melanogaster* прогреваются быстрее, чем более крупные особи *D. virilis*, и, вследствие этого, выживаемость у них снижается меньшей длительностью теплового стресса [Gruntenko et al.,

2004]. Поэтому в настоящем исследовании мы использовали разную продолжительность стрессирования для более крупного *I. amitinus* и более мелкого *P. proximus*.

Активность ЩФ определяли спектрофотометрическим методом с использованием α -нафтилфосфата в качестве субстрата и соли прочного синего RR в качестве красителя, описанным ранее для *D. melanogaster* [Sukhanova et al., 1996] и модифицированным для имаго *I. amitinus* и *P. proximus*. Непосредственно перед измерением активности ЩФ жуков замораживали в жидком азоте (–195,75 °С) и затем удаляли элитры. Каждое насекомое по отдельности гомогенизировалось на льду в 0,1 М трис-фосфатном буфере, pH 8,60 (Sigma, Сент-Луис, США). В связи с большим весом жуков по сравнению с дрозофилой, мы увеличили количество раствора, используемого для гомогенизации индивидуальной особи. Калибровочная кривая зависимости активности ЩФ от количества особей в единице объёма раствора для гомогенизации (120 мкл 0,1 М трис-фосфатного буфера, pH 8,60) имеет линейный характер (рис. 1). При выборе объёма раствора для гомогенизации, необходимого для одного измерения, мы также руководствовались тем, насколько полно проходит гомогенизация. Таким образом, были выбраны следующие количества раствора для гомогенизации: 40 мкл в случае уссурийского полиграфа и 60 мкл в случае союзного короеда. Гомогенаты центрифугировали 5 мин при 12000 об/мин. После центрифугирования супернатант переносили в пробирки Эппендорфа 1,5 мл, в которые добавляли 1 мл реакционной смеси. Использовали реакционную смесь, модифицированную Бекманом и Джонсоном [Beckman, Johnson, 1964], которая содержала (на 100 образцов): 100 мл 0,1 М Трис-буфера pH 8,60 (Sigma, Сент-Луис, США), 100 мг α -нафтилфосфата (ICN, Москва, Россия), 100 мг соли прочного синего РР (Олдрич, Милуоки, США), 230 мкл 10 % MnCl (ЗАО «Реахим», Россия), 230 мкл 10 % MgCl (ЗАО

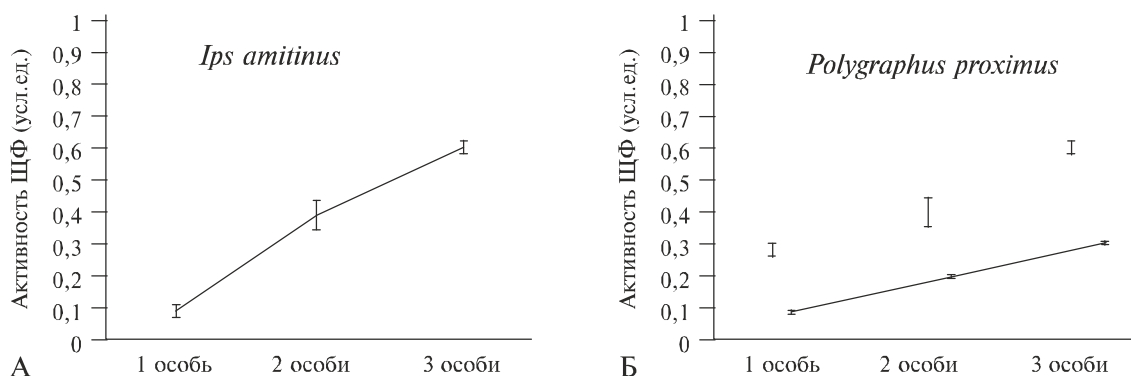


Рис. 1. Кривая зависимости активности щелочной фосфатазы (ЩФ) от количества особей в единице объёма раствора для гомогенизации у особей союзного короеда (А) и уссурийского полиграфа (Б).

Fig. 1. Curve of dependence of alkaline phosphatase (ALP) activity on the number of *I. amitinus* (A) or *P. proximus* (B) individuals per volume of homogenizing solution.

«Реахим», Россия), 0,5 г поливинилпирролидона (ICN, Москва, Россия), 2 г NaCl (ЗАО «Реахим», Россия). Инкубацию проводили при комнатной температуре в темноте в течение 25 мин (в течение 40 мин, как мы показали ранее [Sukhanova et al., 1996], реакция шла линейно во времени) и реакцию останавливали добавлением 3 мл ледяной дистиллированной воды. Оптическую плотность полученного продукта реакции измеряли при 470 нм на спектрофотометре SmartSpecTPlus (Bio-Rad, Филадельфия, Пенсильвания, США). Активность ЩФ представлена в относительных единицах (оптическая плотность $\times 100$). Размер выборки варьировал от 10 до 15 особей в каждой группе.

Стресс-реактивность ЩФ рассчитывали, как процент повышения активности фермента у каждой подвергнутой тепловому воздействию особи относительно среднего значения для данной группы в нормальных условиях.

Достоверность различий между группами оценивали, используя t -критерий Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Данные измерения активности ЩФ в нормальных условиях и после теплового стресса ($+38^\circ\text{C}$) у союзного короеда продолжительностью 1–3 часа, показывают повышение активности ЩФ (отличия от контроля $p < 0,001$ для 1–2,5 ч и $p < 0,01$ для 3 ч, соответственно). При более длительном воздействии стресса активность ЩФ возвращается в норму (рис. 2).

У уссурийского полиграфа в аналогичном эксперименте под действием теплового стресса продолжительностью 1–2 часа активность ЩФ по сравнению с контролем возрастает ($p < 0,001$ для 1 ч и $p < 0,01$ для 2 ч, соответственно). При этом более краткий тепловой стресс длительностью 0,5 часа не отражается на активности фермента (рис. 3).

Мы также рассчитали интенсивность ответа ЩФ на тепловой стресс (стресс-реактивность) для обоих исследованных видов (рис. 4). Хорошо видно, что уровень стресс-реактивности ЩФ уссурийского полиграфа намного выше по сравнению с союзным короедом ($p < 0,001$) у групп, подвергавшихся действию термического стресса, как в течение 1 часа, так и в течение 2 часов.

Ранее было установлено, что у насекомых ЩФ как фермент, регулирующий уровень ДА [Wright, 1987], задействована в нейроэндокринной стресс-реакции: активность ЩФ резко падает под действием теплового стресса [Sukhanova et al., 1996].

Примечательно, что в отличие от полученных ранее на дрозофиле результатов, активность ЩФ при тепловом стрессе у обоих изученных видов короедов (рис. 2, 3) повышается. Возможно, это может быть связано с разницей в поведенческих стратегиях дрозофил и короедов при стрессе, так как ЩФ является ферментом, регулирующим уро-

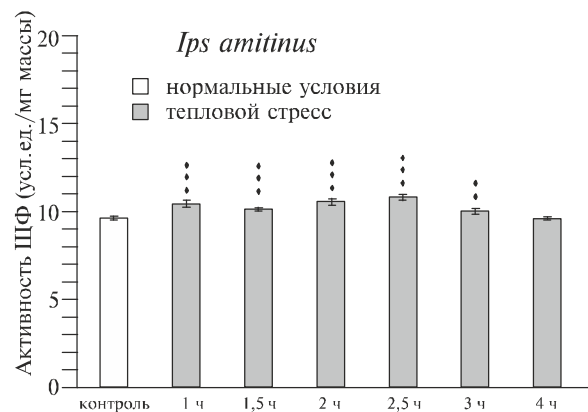


Рис. 2. Активность ЩФ при кратковременном тепловом стрессе ($+38^\circ\text{C}$) различной продолжительности (два ромба: $p < 0,01$; три ромба: $p < 0,001$) у особей союзного короеда.

Fig. 2. ALP activity under short-term heat stress ($+38^\circ\text{C}$) of various duration (two diamonds: $p < 0,01$; three diamonds: $p < 0,001$) in *I. amitinus* individuals.

вень ДА [Wright, 1987], участвующего в регуляции двигательной активности [Neckameyer, 2001; Pendleton et al., 2002; Kume et al., 2005; Akasaka et al., 2010].

Необходимо отметить, что у *Drosophila* через некоторое время после начала теплового стрессирования снизившаяся под его действием активность ЩФ снова повышается, возвращаясь к своим показателям в нормальных условиях [Sukhanova et al., 1996]. Наше исследование показало, что у союзного короеда изменённая в результате стрессирования активность ЩФ через четыре часа после начала стресса также возвращается к показателям, характерным для нормальных условий.

Можно предположить, что различные поведенческие стратегии могут потребовать различных

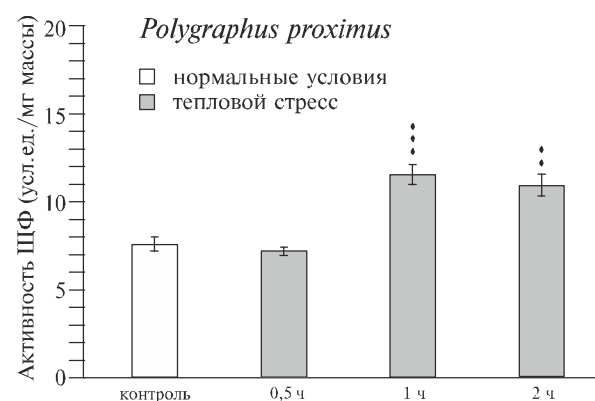


Рис. 3. Активность ЩФ при кратковременном тепловом стрессе ($+38^\circ\text{C}$) различной продолжительности (два ромба: $p < 0,01$; три ромба: $p < 0,001$) у особей уссурийского полиграфа.

Fig. 3. ALP activity under short-term heat stress ($+38^\circ\text{C}$) of various duration (two diamonds: $p < 0,01$; three diamonds: $p < 0,001$) in *P. proximus* individuals.

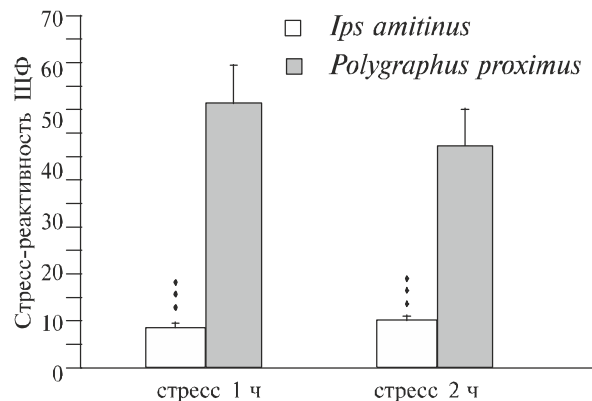


Рис. 4. Стресс-реактивность ЩФ при кратковременном тепловом стрессе (+38 °C) различной продолжительности у особей союзного короеда и уссурийского полиграфа (три ромба: $p < 0,001$).

Fig. 4. ALP stress reactivity under heat stress (+38 °C) of various duration in *I. amitinus* and *P. proximus* individuals (three diamonds: $p < 0,001$).

уровней ДА и, соответственно, различной активности регулирующего его фермента. Возможно, у дрозифил тепловой стресс вызывает череду физиологических процессов и нейроэндокринных реакций, направленных на избегание стрессорирующего термического воздействия путём активации локомоторной деятельности для того, чтобы покинуть неблагоприятное место. У короедов в той же ситуации могут работать другие механизмы. За исключением периода массового лёта и выбора благоприятной микростанции для образования гнезда под корой дерева, короеды ведут оседлый образ жизни и в основном ограничены в перемещении пространством внутри ходов под корой [Kirkendall et al., 2015]. Более высокий уровень стресс-реактивности, обнаруженный нами у уссурийского полиграфа по сравнению с союзным короедом, может быть связан с тем, что уссурийский полиграф поселяется и зимует в надкомлевой части дерева, менее подверженной нагреву [Kerchev, 2014], где температуры соответствуют температуре воздуха. В то же время союзный короед более теплолюбивый вид и живёт в хорошо прогреваемых вершинах деревьев, а зимовку проводит преимущественно в лесной подстилке при меньших колебаниях температуры [Witrylak, 2008; Kerchev et al., 2019; Musolin et al., 2022]. Эта гипотеза согласуется с предположением, высказанным недавно Люпи с соавторами [Lupi et al., 2021]: они рассматривают повышение ЩФ у имаго *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera; Apidae) в конце сезона как прогностический сигнал снижения выживаемости в зимний период, поскольку для подготовки к зимовке пчелы должны снижать, а не интенсифицировать свой метаболизм. Однако для того, чтобы подтвердить или опровергнуть данную гипотезу, необходимы дополнительные исследования.

Заключение

Установлено, что у имаго *P. proximus* и *I. amitinus* через час после начала теплового воздействия активность ЩФ в отличие от дрозифилы повышается, что вероятно может быть связано с разницей в поведенческих стратегиях.

Выявлено, что стресс-реактивность ЩФ при действии теплового стресса у уссурийского полиграфа, предпочитающего для поселения более затенённые и прохладные микростанции, намного выше, чем у более теплолюбивого союзного короеда.

Благодарности

Анализ активности ЩФ проведён при поддержке бюджетного проекта FWNR-2022-0019.

Литература

- Akasaka S., Sasaki K., Harano K., Nagao T. 2010. Dopamine enhances locomotor activity for mating in male honeybees (*Apis mellifera* L.) // *Journal of Insect Physiology*. Vol.56. No.9. P.1160–1166. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.03.013>.
- Alekseev A.A., Serebrov V.V., Gerber O.N., Ushakova M.A., Komarova T.N., Chentsova N.A., Rauschenbach I.Yu. 2007. Changes in the rate of hydrolysis of juvenile hormone and the level of dopamine in the hemolymph of caterpillars of the bee moth *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera; Pyralidae) during mycosis // *Doklady Akademii Nauk*. Vol.412. No.5. P.707–709. [In Russian].
- Beckman L., Johnson F.M. 1964. Variations in larval alkaline phosphatase controlled by *Aph* alleles in *Drosophila melanogaster* // *Genetics*. Vol.49. No.5. P.829–835.
- Bogomolova E.V., Adon'eva N.V., Alekseev A.A., Gruntenko N.E., Rauschenbach I.Y. 2009. Effect of gonadotropins on dopamine metabolism in mature *Drosophila* females // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. Vol.427. P.179–181. <https://doi.org/10.1134/S1607672909040036>.
- Bogomolova E.V., Rauschenbach I.Yu., Alekseev A.A., Faddeev N.V., Gruntenko N.E. 2010. The effect of dopamine on alkaline phosphatase activity in *Drosophila* is mediated by D2-like receptors // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. Vol.431. P.87–89. <https://doi.org/10.1134/S1607672910020092>.
- Douglas H.B., Cognato A.I., Grebennikov V., Savard K. 2019. Dichotomous and matrix-based keys to the *Ips* bark beetles of the World (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) // *Canadian Journal of Arthropod Identification*. Vol.38. P.1–234.
- Eguchi M. 1995. Alkaline phosphatase isozymes in insects and comparison with mammalian enzyme // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. Vol.111. No.2. P.151–162. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(94\)00248-s](https://doi.org/10.1016/0305-0491(94)00248-s).
- Eguchi M., Azuma M., Yamamoto H., Takeda S. 1990. Genetically defined membrane-bound and soluble alkaline phosphatases of the silkworm: their discrete localization and properties // *Progress in Clinical and Biological Research*. Vol.344. P.267–287.
- Ferro D.N., Voss R.H. 1996. Pest status and control strategies of the Colorado potato beetle // *Proceedings of the Symposium on the Colorado Potato Beetle, the 18th International Congress of Entomology*. Vol.704. P.1–18.
- Funk C.J. 2001. Alkaline phosphatase activity in whitefly salivary glands and saliva // *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. Vol.46. No.4. P.165–174. <https://doi.org/10.1002/arch.1026>.

- Gruntenko N., Chentsova N.A., Bogomolova E.V., Karpova E.K., Glazko G.V., Faddeeva N.V., Monastiriotti M., Rauschenbach I.Yu. 2004. The effect of mutations altering biogenic amine metabolism in *Drosophila* on viability and the response to environmental stresses // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. Vol.55. No.2. P.55–67. <https://doi.org/10.1002/arch.10123>.
- Harano K.I., Sasaki K., Nagao T., Sasaki M. 2008. Influence of age and juvenile hormone on brain dopamine level in male honeybee (*Apis mellifera*): association with reproductive maturation // Journal of Insect Physiology. Vol.54. No.5. P.848–853.
- Harris J.W., Woodring J. 1992. Effects of stress, age, season and source colony on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the honeybee (*Apis mellifera* L.) // Journal of Insect Physiology. Vol.38. P.29–35.
- Hirashima A., Eto M. 1993. Effect of stress on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the American cockroach (*Periplaneta americana* L.) // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology. Vol.105. No.2. P.279–284. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(93\)90208-3](https://doi.org/10.1016/0742-8413(93)90208-3).
- Hirashima A., Sukhanova M.Jh., Rauschenbach I.Yu. 2000. Biogenic amines in *Drosophila virilis* under stress conditions // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. Vol.64. No.12. P.2625–2630. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.2625>.
- Houk E.J., Hardy J.L. 1984. Alkaline phosphatases of the mosquito, *Culex tarsalis* Coquillett // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. Vol.78. No.2. P.303–310. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(84\)90034-8](https://doi.org/10.1016/0305-0491(84)90034-8).
- Igbokwe E.C., Mills M. 1982. Electrophoretic variability in the phosphatase system of the yellow-fever mosquito, *Aedes aegypti* // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. Vol.73. No.3. P.457–458. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(82\)90058-x](https://doi.org/10.1016/0305-0491(82)90058-x).
- Kerchev I.A. 2014. Ecology of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the West Siberian region of invasion // Russian Journal of Biological Invasion. Vol.5. No.3. P.176–185. <https://doi.org/10.1134/S2075111714030072>.
- Kerchev I.A., Krivets S.A. 2021. An attack of *Ips amitinus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) on arboretum in West Siberia: New host of invasive bark beetle among exotic conifers // Journal of Asia-Pacific Entomology. Vol.24. No.2. P.148–152.
- Kerchev I.A., Mandelstam M.Yu., Krivets S.A., Ilinsky Yu.Yu. 2019. Small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): a new alien species in Western Siberia // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.98. No.3. P.592–599. <https://doi.org/10.1134/S0367144519030092>. [In Russian].
- Khoja S.M. 1991. Alkaline phosphatase from the excretory system of the grasshopper, *Poeciloceris bufonius* // Insect Biochemistry and Molecular Biology. Vol.21. P.239–242.
- Kim M.H., Joo C.H., Cho M.Y., Kwon T.H., Lee K.M., Natori S., Lee T.H., Lee B.L. 2000. Bacterial-injection-induced syntheses of N- α -alanyldopamine and dopa decarboxylase in the hemolymph of coleopteran insect, *Tenebrio molitor* larvae // European Journal of Biochemistry. Vol.267. No.9. P.2599–2608. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.2000.01271.x>.
- Kirkendall L., Biedermann P.H.W., Jordal B. 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles // Vega F.E., Hofstetter R.W. (Eds): Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Oxford: Academic Press of Elsevier. P.85–56.
- Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregon A.M., Babenko A.S., Berman D.I., Bulakhova N.A., Byzaakay A.A., Chernykh T.M., Chursin V., Interesova E.A., Gureev S.P., Kerchev I.A., Kharuk V.I., Khovaly A.O., Kolpashchikov L.A., Krivets S.A., Kvasnikova Z.N., Kuzhevskaia I.V., Merzlyakov O.E., Nekhoroshev O.G., Popkov V.K., Pyak A.I., Valevich T.O., Volkov I.V., Volkova I.I. 2021. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // Ambio. Vol.50. P.1926–1952. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01570-6>.
- Krivoluckaya G.O. 1996. Sem. Scolytidae — Koroedi // Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. Vol.3. Zhestkokrylye, ili zhuki. Pod obschej redakciej P.A. Lera. Vladivostok: Dalnauka. P.312–373. [In Russian].
- Kume K., Kume S., Park S.K., Hirsh J., Jackson F.R. 2005. Dopamine is a regulator of arousal in the fruit fly // The Journal of Neuroscience. Vol.25. No.32. P.7377–7384.
- Libersat F., Gal R. 2013. What can parasitoid wasps teach us about decision-making in insects? // The Journal of Experimental Biology. Vol.216. No.1. P.47–55.
- Libersat F., Gal R. 2014. Wasp voodoo rituals, venom-cocktails, and the zombification of cockroach hosts // Integrative and Comparative Biology. Vol.54. No.2. P.129–142. <https://doi.org/10.1093/icb/icu006>.
- Lupi D., Palamara Mesiano M., Adani A., Benocci R., Giacchini R., Parenti P., Zambon G., Lavazza A., Boniotti M.B., Bassi S., Colombo M., Tremolada P. 2021. Combined effects of pesticides and electromagnetic-fields on honeybees: multi-stress exposure // Insects. Vol.12. No.8. P.716. <https://doi.org/10.3390/insects12080716>.
- McComb R.B., Bowers G.N.Jr., Posen S. 1979. Alkaline phosphatase. New York: Plenum. 917 p.
- Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelstam M.Y., Vasaitis R., Volkovitch M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. 2022. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: origin, pathways, damage, and management // Forests. Vol.13. P.521. <https://doi.org/10.3390/f13040521>.
- Neckameyer W., O'Donnell J., Huang Z., Stark W. 2001. Dopamine and sensory tissue development in *Drosophila melanogaster* // Journal of Neurobiology. Vol.47. No.4. P.280–294.
- Neckameyer W.S., Weinstein J.S. 2005. Stress affects dopaminergic signaling pathways in *Drosophila melanogaster* // Stress: The International Journal on the Biology of Stress. Vol.8. No.2. P.117–131.
- Noguchi H., Hayakawa Y., Downer R.G.H. 1995. Elevation of dopamine levels in parasitized insect larvae // Insect Biochemistry and Molecular Biology. Vol.25. No.2. P.197–201.
- Pendleton R.G., Rasheed A., Sardina T., Tully T., Hillman R. 2002. Effects of tyrosine hydroxylase mutants on locomotor activity in *Drosophila*: a study in functional genomics // Behavior Genetics. Vol.32. No.2. P.89–94.
- Rauschenbach I.Y., Gruntenko N.E., Chentsova N.S., Hirashima A., Sukhanova M.Z., Andreenkova E.V., Glazko G.V. 2001. Regulation of reproductive function in *Drosophila* females due to hormonal interaction under stress is genetically determined // Russian Journal of Genetics. Vol.37. No.9. P.1041–1048.
- Rauschenbach I.Y., Serova L.I., Timochina I.S., Chentsova N.A., Schumnaja L.V. 1993. Analysis of differences in dopamine content between two lines of *Drosophila virilis* in response to heat stress // Journal of Insect Physiology. Vol.39. No.9. P.761–767. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(93\)90051-R](https://doi.org/10.1016/0022-1910(93)90051-R).
- Sasaki K., Nagao T. 2001. Distribution and levels of dopamine and its metabolites in brains of reproductive workers in honeybees // Journal of Insect Physiology. Vol.47. No.10. P.1205–1216.
- Sukhanova M.Jh., Grenback L.G., Gruntenko N.E., Khlebodarova T.M., Rauschenbach I.Yu. 1996. Alkaline phosphatase in *Drosophila* under heat stress // Journal of Insect Physiology. Vol.42. P.161–165.
- Trowsdale J., Martin D., Bicknell D., Campbell I. 1990. Alkaline phosphatases // Biochemical Society Transactions. Vol.18. No.2. P.178–180. <https://doi.org/10.1042/bst0180178>.

- Watanabe T., Sadamoto H., Aonuma H. 2013. Molecular basis of the dopaminergic system in the cricket *Gryllus bimaculatus* // Invertebrate Neuroscience. Vol.13. P.107–123.
- Witrylak M. 2008. Studies of the biology, ecology, phenology and economic importance of *Ips amitinus* (Eichh.) (Col., Scolytidae) in experimental forests of Krynica (Beskid Sadecki, Southern Poland) // Acta Scientiarum Polonorum. Silv Colendar Rat Ind Lignar. Vol.7. No.1. P.75–92.
- Wright T.R. 1987. The genetics of biogenic amine metabolism, sclerotization, and melanization in *Drosophila melanogaster* // Advances in Genetics. Vol.24. P.127–222.
- Yang M.Y., Wang Z., MacPherson M., Dow J.A., Kaiser K. 2000. A novel *Drosophila* alkaline phosphatase specific to the ellipsoid body of the adult brain and the lower Malpighian (renal) tubule // Genetics. Vol.154. No.1. P.285–297.
- Yi S.X., Adams T.S. 2001. Age- and diapause-related acid and alkaline phosphatase activities in the intestine and malpighian tubules of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. Vol.46. No.3. P.152–163.
- Zhukovskaya M., Yanagawa A., Forschler B.T. 2013. Grooming behavior as a mechanism of insect disease defense // Insects. Vol.4. P.609–630.

Поступила в редакцию 20.5.2022