

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ УКРАИНЫ
Харьковский национальный педагогический университет
имени Г.С. Сковороды

На правах рукописи

МАРКИНА ТАТЬЯНА ЮРЬЕВНА

УДК [574.3+591.5]:595.7.082

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ГОМЕОСТАЗА
ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ И СПОСОБЫ
УПРАВЛЕНИЯ ИХ СОСТОЯНИЕМ**

Специальность 03.00.16 – экология

диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант: –
Злотин Аврам Зиновьевич
доктор биологических наук,
профессор

ХАРЬКОВ – 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ.....	7
ВВЕДЕНИЕ	9
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМ ПОДДЕРЖАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ И УПРАВЛЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ НАСЕКОМЫХ.....	18
1.1. Анализ механизмов поддержания популяционного гомеостаза	20
1.2. Сравнительная характеристика основных структурно- функциональных единиц природных и искусственных популяций насекомых	26
1.3. Жизнеспособность, как интегральный показатель состояния популяций насекомых.....	35
1.4. Контроль качества культур насекомых при разведении.....	38
1.5. Оптимизация культивирования искусственных популяций насекомых	42
1.6. Возможности использования искусственных популяций насекомых в решении практических задач.....	51
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	58
2.1. Объекты исследования	58
2.2. Материалы и методика проведения работ.....	59
2.3. Особенности методики проведения отдельных исследований	67
2.3.1. Изучение пространственной структуры популяций	67
2.3.2. Изучение возрастной структуры популяций.....	68
2.3.3. Изучение половой структуры популяций под действием стресс-факторов.....	70
2.3.4. Изучение динамика жизнеспособности популяций	71
2.3.5. Изучение особенностей хеморецепции	72

2.3.6. Изучение зависимости интенсивности трофотаксиса от жизнеспособности насекомых	73
2.3.7. Разработка способов контроля качества культур насекомых	76
2.3.8. Определения гетерозиготности популяций насекомых.....	78
2.3.9. Разработка нового экспресс-метода оценки жизнеспособности непарного шелкопряда.....	78
2.3.10. Биоиндикация состояния окружающей среды с использованием гусениц-мурашей тутового шелкопряда.....	80
ГЛАВА 3. МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО ГОМЕОСТАЗА ПРИ РЕГУЛИРОВАНИИ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ	86
3.1. Динамика пространственно-этологической структуры искусственных популяций насекомых и механизмы её саморегуляции.....	86
3.2. Механизмы поддержания гомеостаза искусственных популяций при повышенной плотности содержания насекомых	98
3.3. Роль хеморецепции в поддержании пространственно- этологической структуры искусственных популяций насекомых.....	109
3.4. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза при изменении возрастной структуры	119
3.5. Изменения половой структуры популяции под действием стресс-факторов (на примере тутового шелкопряда).....	128
3.6. Динамика жизнеспособности популяций под действием отбора (на примере тутового шелкопряда).....	140
3.7. Изменения структурных параметров популяций при оптимизации культивирования.....	150
3.8. Выводы к главе	158
ГЛАВА 4. НОВЫЕ ПОДХОДЫ К КОНТРОЛЮ КАЧЕСТВА КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ ПРИ РАЗВЕДЕНИИ	161
4.1. Интенсивность проявления таксисов и жизнеспособность	

насекомых: общебиологические закономерности	161
4.2. Новый подход к методам оценки качества культур насекомых (на примере тутового шелкопряда)	168
4.3. Использование показателя интенсивности хемотаксиса насекомых в оценке жизнеспособности гибридов и пород тутового шелкопряда	171
4.4. Использование показателя интенсивности хемотаксиса при отборе исходного материала для создания искусственных популяций насекомых	175
4.5. Интенсивность хемотаксиса насекомых и гетерозиготность популяций	179
4.6. Прогнозирование жизнеспособности популяций по интенсивности хемотаксиса (на примере непарного шелкопряда)	182
4.7. Новый способ прогнозирования жизнеспособности популяций насекомых (на примере <i>Bombyx mori</i> L.).....	189
4.8. Выводы к главе	192
ГЛАВА 5. РАЗРАБОТКА СПОСОБОВ ОПТИМИЗАЦИИ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ ПРИ РАЗВЕДЕНИИ.....	194
5.1. Способы управления пространственной структурой культур насекомых для повышения их жизнеспособности и продуктивности	197
5.1.1. Оптимизация пространственной структуры культуры тутового шелкопряда	198
5.1.2. Оптимизация пространственной структуры лабораторной культуры непарного шелкопряда по плотности содержания и пространственному распределению особей.....	208
5.1.3. Оптимизация лабораторной культуры зерновой моли по плотности содержания и пространственному распределению особей в субстрате	212
5.2. Способы управления половой структурой популяций (на	

примере тутового шелкопряда)	218
5.2.1. Оптимизация половой структуры путем воздействия на грену паров эфира	219
5.2.2. Оптимизация половой структуры путем отбора особей по интенсивности хемотаксиса.....	223
5.2.3. Оптимизация половой структуры путем дифференцированного отбора гусениц по скорости развития.....	225
5.2.4. Оптимизация половой структуры путем отбора бабочек-самок по продолжительности жизни.....	228
5.3. Способы оптимизации возрастной структуры.....	229
5.3.1. Оптимизация возрастной структуры культуры тутового шелкопряда путем отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц.....	230
5.3.2. Оптимизация возрастной структуры культуры путем отбора бабочек-самок по продолжительности жизни.....	237
5.4. Способы управления экологической структурой популяции тутового шелкопряда	242
5.4.1. Оптимизация путем отбраковки гусениц первого возраста по реакции на нетипичный кормовой раздражитель.....	243
5.4.2. Оптимизация путем воздействия низких температур.....	248
5.4.3. Оптимизация экологической структуры путем отбора гусениц по интенсивности фототаксиса	252
5.5. Обоснование использования приемов оптимизации генетической структуры популяций (на примере чешуекрылых насекомых).....	254
5.5.1. Оптимизация генетической структуры культуры тутового шелкопряда путем межпородных и разносезонных скрещиваний	256
5.5.2. Влияние скрещивания линий зерновой моли разного происхождения на их жизнеспособность и продуктивность.....	261
5.6. Выводы к главе.....	264

ГЛАВА 6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ КАК БИОИНДИКАТОРОВ СОСТОЯНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ.....	267
6.1. Биологическая оценка загрязнения окружающей среды инсектицидами	269
6.2. Способ биологической оценки загрязнения воды солями тяжелых металлов	272
6.3. Способ биологической оценки загрязнения почв солями тяжелых металлов	274
6.4. Определение порогов чувствительности насекомых-биоиндикаторов к действию стрессоров (на примере инсектицидов) при различных температурных условиях	278
6.5. Жизнеспособность популяций насекомых как показатель уровня загрязнения окружающей среды.....	289
6.6. Выводы к главе	295
ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ РАЗВЕДЕНИЯ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ.....	297
7.1. Отбор исходного материала для создания лабораторных культур поликсены и грушевой сатурнии	298
7.2. Влияние гигротермических факторов на биологические показатели лабораторной культуры поликсены и грушевой сатурнии.....	299
7.3. Влияние корма, как фактора среды, при разведении насекомых	302
7.4. Влияние плотности содержания на жизнеспособность культур поликсены и грушевой сатурнии.....	304
7.5. Выводы к главе	306
ВЫВОДЫ	307
РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ	310
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	312

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Гомеостаз популяционный – состояние динамического равновесия популяции как целостной биологической системы со средой обитания, при котором обеспечивается стабильное поддержание жизнеспособности и воспроизводства в отдельных группах особей путем функционирования сложных адаптивных систем, действующих по принципу обратной связи [419].

Грена – яйца тутового шелкопряда.

Гусеницы-разведчики – личинки тутового шелкопряда, отродившиеся первыми, до начала дня массового выхода из яйца.

Гусеницы-мураши – личиночная фаза тутового шелкопряда с момента выхода из грены и до начала питания.

Искусственные популяции насекомых (культуры насекомых) – искусственно созданные человеком, экологически изолированные группы особей одного вида (породы, лабораторные линии), приспособленные к длительному существованию в условиях техноценоза имеющие свою структурную и функциональную организацию и заданные устойчиво наследуемые свойства [130].

Кокон-глухарь – дефектный кокон с внутренним пятном, не выступающим на поверхность оболочки, куколка, присохшая к оболочке, разложившаяся. При встряхивании не издает характерного звука.

Кокон-карапачах – дефектный, недовитый кокон с ярко выраженными черными или грязно-коричневыми сквозными пятнами и деформированной оболочкой.

ОПФ – оптимальный фон выкормки; условия при которых наблюдается минимальная смертность, минимальная вариабельность всех стадий развития насекомых и максимальная плодовитость особей т.е. условия, в которых срабатывают компенсаторные механизмы,

поддерживающие популяцию на уровне оптимальной интенсивности жизнедеятельности [370]. Для каждого вида устанавливается экспериментально.

ПФ – пессимальный фон выкормки условия неблагоприятные для длительного существования популяции, но позволяющие особям осуществить полный цикл развития (снижение температуры содержания насекомых, недостаток корма).

Техноценоз (экспериментальный) – ограниченная во времени и пространстве, искусственно созданная человеком система, состоящая из определенной культуры разводимых насекомых, других организмов (бактерий, вирусов, грибов) и факторов данной среды обитания. Взаимоотношения между отдельными компонентами техноценоза формируются при непосредственном участии экспериментатора [130; 370].

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Исследование структурно-функциональной организации популяций является важной задачей современной теоретической экологии. Они могут быть основой для решения практических вопросов, связанных с массовым разведением насекомых, всестороннее использование которых в мире в последнее время возрастает [555]. По данным МОБЗР (Международная организация биологической защиты растений) в настоящий момент около 230 видов насекомых-энтомофагов разводят в искусственных условиях и успешно используют для защиты растений в открытом и закрытом грунте [539]. Важным направлением природоохранной деятельности является разведение редких и исчезающих видов [235; 376]. Насекомых все чаще рассматривают как ценный кормовой ресурс для животных и человека [482; 579]. Не теряют актуальности и программы разведения насекомых – продуцентов сырья и продуктов питания (пчела и тутовый шелкопряд).

Успешная реализация всех программ технической энтомологии должна базироваться на фундаментальных исследованиях экологических закономерностей функционирования искусственных популяций насекомых. Ранее считали [128; 130; 278; 371; 404; 591], что созданные человеком искусственные популяции даже при длительном существовании не способны к саморегуляции. Это объясняли тем, что в условиях техноценоза оптимизацию культивирования осуществляет экспериментатор, что приводит к уменьшению гетерогенности, жизнеспособности и продуктивности биоматериала. Выполненные нами комплексные исследования, направленные на оптимизацию структурных параметров искусственных популяций насекомых в зависимости от цели разведения дали основания усомниться в этих положениях.

Идея поддержания устойчивости популяций за счет оптимизации взаимодействия внутрипопуляционных группировок привлекает внимание

многих исследователей [91; 119; 429; 505; 506; 609; 610]. В то же время специфические процессы в искусственных популяциях насекомых изучены недостаточно для успешной реализации программ их разведения. По нашему мнению, эффективное производство насекомых возможно лишь с учетом механизмов, обеспечивающих популяционный гомеостаз – стабильное поддержание жизнеспособности и воспроизводства в отдельных группах особей [136; 484; 242].

Таким образом, актуальным является проведения комплексных исследований механизмов поддержания гомеостаза в искусственных популяциях насекомых, как фундаментальной основы функционирования биологических систем любого уровня. Изучение этих процессов позволит целенаправленно оптимизировать структурные параметры в соответствии с целями программ разведения и существенно повысит эффективность культивирования насекомых, избегая неуправляемых ситуаций.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Работа выполнена в рамках научно-исследовательских тем кафедры зоологии естественного факультета Харьковского национального педагогического университета имени Г. С. Сковороды: «Разработка теоретических основ оптимизации структуры искусственных популяций насекомых в зависимости от цели разведения» (2003-2005 гг., ГР № 0103U000498) «Изучение механизмов саморегулирования структур искусственных популяций насекомых при разведении» (2006-2008 гг., ГР № 0106V003406) «Биологическое обоснование и разработка экспресс-методов мониторинга жизнеспособности популяций насекомых в экосистемах» (2012-2014 гг., ГР № 0112U002661). Экспериментальные исследования проведены на базе Института шелководства НААН Украины (с 2008 гг. – отдел шелководства и технической энтомологии Национального научного центра «Институт экспериментальной клинической и ветеринарной медицины» (ННЦ "ИЭКВМ") в рамках государственной научно-технической программы «Тутоводство»: «Система создания высокопродуктивных пород и гибридов

тутового шелкопряда, сортов и гибридов шелковицы», «Разработать теоретические принципы и практические приемы оптимизации жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда и снижение себестоимости продуктов шелководства» (ГР № 0101U001851).

Цель и задачи исследования. Цель исследования заключается в теоретическом и экспериментальном обосновании механизмов поддержания гомеостаза искусственных популяций насекомых, разработке способов оптимизации структурных параметров культур и контроля качества биоматериала в соответствии с целями программы разведения.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Установить особенности структурной организации искусственных популяций насекомых в условиях техноценоза.

2. Экспериментально обосновать существование гомеостатических свойств искусственных популяций насекомых и раскрыть механизмы поддержания гомеостаза при оптимизации культивирования и под действием стресс-факторов.

3. Проанализировать влияние направленного отбора по жизнеспособности и его последствие на динамику структурных параметров и биологические показатели культуры тутового шелкопряда.

4. Установить зависимость между интенсивностью таксисов насекомых и показателем жизнеспособности культур на примере модельных объектов (*Bombyx mori* Linnaeus, 1758, *Lymantria dispar* Linnaeus, 1758, *Sitotroga cerealella* Olivier, 1789).

5. Обосновать новый подход, разработать новые и усовершенствовать существующие способы контроля качества культур насекомых и прогнозирования жизнеспособности исходного материала при создании искусственных популяций.

6. Разработать и апробировать способы оптимизации пространственной, половой, возрастной и экологической структур культур

насекомых в зависимости от цели программы разведения с учетом механизмов поддержания популяционного гомеостаза.

7. Проанализировать взаимозависимость жизнеспособности популяций насекомых и степени техногенного загрязнения окружающей среды и разработать способы биоиндикации с использованием гусениц-мурашей тутового шелкопряда.

8. Обосновать возможность использования приемов оптимизации при разведении редких и исчезающих видов насекомых (на примере чешуекрылых) для решения природоохранных задач.

Объект исследования: структурная организация искусственных популяций насекомых, их гомеостатические свойства.

Предмет исследования: механизмы саморегуляции структурных параметров искусственных популяций насекомых, их значение при культивирования.

Методы исследования: Общепринятые в популяционной экологии и технической энтомологии экспериментальные методы работы с культурами насекомых [130; 131; 136; 371]. Определение количественных и качественных экологических характеристик объектов исследования (параметров популяций). Статистические методы оценки значимости полученных данных, функциональных зависимостей между различными факторами и процессами (описательная статистика, корреляционный, регрессионный, дисперсионный анализ).

Научная новизна полученных результатов.

Впервые:

- всесторонне изучены механизмы поддержания популяционного гомеостаза во время экспериментального регулирования структурных параметров искусственных популяций насекомых;

- доказано, что длительная оптимизация культур насекомых при разведении в искусственных условиях вызывает негативные изменения структурных параметров популяций и нарушения гомеостаза;

- показана возможность восстановления оптимальных структурных параметров популяций насекомых после прекращения направленного воздействия на их пространственную, половую, возрастную и экологическую структуры;

- определены ведущая роль показателя жизнеспособности в устойчивом функционировании искусственных популяций;

- экспериментально доказано правило прямой зависимости интенсивности таксисов насекомых от уровня жизнеспособности их популяций;

- на основе установленного правила раскрыт механизм поддержания стабильности пространственно-экологической структуры искусственных популяций насекомых;

- доказана целесообразность использования интенсивности проявления таксисов как критерия жизнеспособности популяции для контроля качества культур насекомых при реализации программ технической энтомологии;

- разработаны методы оптимизации искусственных популяций с учетом механизмов поддержания популяционного гомеостаза за счет регулирования структурных параметров культур насекомых.

Получили дальнейшее развитие:

- представления о существовании механизмов саморегуляции в искусственных популяциях насекомых, за счет поддержания разнокачественности отдельных внутрипопуляционных групп;

- теоретические представления о существовании обратной связи между уровнем загрязнения биоценозов и жизнеспособностью популяций насекомых, подтверждены экспериментально.

усовершенствованы:

- способы использования тутового шелкопряда в качестве универсального тест-объекта для биоиндикации токсикантов в окружающей среде;

- способы оптимизации биоматериала при разведении редких и исчезающих видов насекомых;

- способы отбора исходного материала для создания лабораторных культур насекомых и выбора перспективных пород тутового шелкопряда для промышленного производства.

Практическое значение полученных результатов. Предложен комплекс практических приемов, включающий 6 основных направлений оптимизации культур насекомых. Разработанные способы повышения жизнеспособности и продуктивности биоматериала путем оптимизации пространственной, возрастной, половой, экологической и генетической структуры популяций позволяют значительно повысить эффективность реализации программ разведения насекомых с учетом поставленных задач. Апробированные способы отбора исходного материала по показателю интенсивности таксисов насекомых позволяют формировать высокожизнеспособные лабораторные культуры и прогнозировать динамику численности как искусственных, так и естественных популяций. Предложенные способы защищены патентами Украины.

Установлено, что в системе комплексной оценки экологического состояния окружающей среды гусеницы-мураши тутового шелкопряда могут быть успешно использованы для определения наличия инсектицидов и солей тяжелых металлов в почве и воде на всей территории Украины в период вегетации шелковицы. Разработанные экспресс-методы мониторинга изменений жизнеспособности насекомых в экосистемах позволяют на научной основе планировать мероприятия по сохранению биоразнообразия насекомых и прогнозировать возможные вспышки численности насекомых-вредителей сельского и лесного хозяйств.

Предложенный способ прогнозирования жизнеспособности насекомых внедрен в отделе шелководства и технической энтомологии ННЦ «Институт экспериментальной и клинической ветеринарной медицины» для поддержания коллекции пород и линий тутового шелкопряда, составляющих

«Национальное достояние Украины» (акт о внедрении № 00497087 от 15.02.2014 г.). Материалы работы нашли практическое применение при подготовке специалистов и магистров в университетах, педагогических и сельскохозяйственных вузах в курсах «Экология», «Охрана природы», «Техническая энтомология», «Шелководство».

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является самостоятельным исследованием. Соискателем разработана программа, осуществлены экспериментальные работы и анализ результатов, их статистическая обработка и обобщение, сформированы основные теоретические положения работы и выводы. Некоторые публикации, отражающие рассмотренные в диссертации вопросы, подготовлены в соавторстве, где автором осуществлено теоретическое обоснование исследования, участие в экспериментах, анализ полученных данных и формирование выводов.

Апробация результатов диссертации. Результаты исследований прошли широкую апробацию на научных съездах и конференциях различного уровня, основными из которых являются: энтомологические конференции УЭО (Львов 2005; Умань, 2010), XII-XIV съезды РЭО (Санкт-Петербург, 2002, 2012; Краснодар, 2007); VI-VIII съезды Украинского энтомологического общества (Белая Церковь, 2003; Нежин, 2007; Киев, 2013); VIII Международная научная экологическая конференция «Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем» (Белгород, 2004); III Международная научная конференция «Биоразнообразие и роль зооценозов в природных и антропогенных экосистемах» (Днепропетровск, 2005); II Всероссийский съезд по защите растений «Фитосанитарное оздоровление экосистем», (Санкт-Петербург, 2005); IX Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы популяционной экологии» (Белгород, 2006); X Международная научно-практическая экологическая конференция «Живые объекты в условиях антропогенного пресса» (Белгород, 2008); XI Международная научно-практическая

конференция «Видовые популяции и группировки в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики» (Белгород, 2010); Международная научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие экосистем и современная стратегия защиты растений» (Харьков, 2011); Международная научная конференция «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011); II Международная научно-практическая конференция «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (Симферополь, 2012); XII Международная научно-практическая конференция «Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки» (Белгород, 2012); Международная конференция, посвященная 25-летию основания НПП «Синевир» (2014) Международная научно-практическая конференция «Достижения и перспективы энтомологических исследований» (Киев, 2014); Научно-практическая конференция «Региональные аспекты флористических и фаунистических исследований» (НПП «Черемошский», 2015); I Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы энтомологии Восточной Европы» (Минск, 2015).

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 59 научных статей, в том числе 39 статей в профильных научных журналах и сборниках научных трудов, рекомендованных ГАК Украины, из них – 4 в изданиях, включенных в международные наукометрические базы. Кроме того, 41 научная публикация содержится в материалах и тезисах конференций. Материалы диссертации использованы в трех подготовленных с участием диссертанта учебных пособиях и одном учебнике с грифом МОН. Получено 16 патентов Украины.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из перечня условных обозначений, введения, 7 глав, заключения, списка использованных источников. Работа иллюстрирована 85 таблицами и 57 рисунками. Материалы диссертации изложены на 384 страницах, из которых

основного текста – 312 страниц. Список использованных источников содержит 618 ссылок, среди которых 182 – латиницей.

Благодарности. Автор безгранично благодарен своему Учителю - д. б. н., проф. А. З. Злотину за консультации, ценные советы и возможность работать вместе. Искренняя благодарность д. б. н. А. В. Пучкову, д. с-х. н., проф. В. Л. Мешковой, д. б. н. Г. В. Беньковской за консультации и поддержку, моим соавторам к. с-х. н. Я. А. Бачинской, к. с-х. н. О. В. Галановой, к. с-х. н. О. А. Пальчик, к. с-х. н. Н. В. Исиченко, О. А. Егоровой, к. с-х. н. Н. М. Коваленко-Рудай за помощь в организации и проведении экспериментальных работ.

ГЛАВА 1

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМ ПОДДЕРЖАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ И УПРАВЛЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ НАСЕКОМЫХ

Интерес к проблеме устойчивости живых систем обусловлен задачами сохранения устойчивого развития биосферы, и возможностями управления, искусственно созданными биосистемами различного уровня организации.

Известно, что характерным свойством всех живых систем является их динамичность, непостоянство, изменчивость [84]. Биологические системы не равновесны и лишь в локальных интервалах времени и пространства приближаются к равновесию или к стационарности. В то же время любой биологический объект это открытая система, поглощающая энергию, вещество и информацию извне, что и обеспечивает ее устойчивость [338].

Изучение проблем устойчивости и стабильности биологических систем разного уровня связано с непрерывно возрастающим прессом на них хозяйственной деятельности человека. В современной биологической литературе этому вопросу уделяется достаточно много внимания. В настоящее время под устойчивостью понимают внутреннюю способность системы пребывать в состоянии близком к равновесию, и возвращаться к нему после различных нарушений [362]. Р. Риклефс [348] термином устойчивость обозначает способность системы выдерживать изменения, вызванные внешним влиянием, и, в дальнейшем, возобновляться, а термином стабильность – меру изменчивости системы. По мнению В.С. Шарашовой [413] устойчивость – это способность естественных сообществ к саморегуляции, которая обеспечивает их существование на структурно динамической основе, она базируется не на способности противостоять различным влияниям, а на возможности адаптироваться к ним.

В современной экологии выделяют две формы устойчивости: упругую устойчивость, обозначающую меру скорости возврата системы в исходное

состояние и устойчивость сопротивления – способность системы избегать изменений [42; 96].

М.А. Голубец указывает [83], что каждая живая система способна к саморегуляции. Следовательно, и стабильность и устойчивость – это свойства живых систем, связанные с их кибернетическими особенностями. Отсюда следует, что стабильными могут быть только те системы, которые устойчивы во времени к разнообразным внешним возмущениям. В то же время И.И. Шмальгаузен [424] отмечает, что стабильность и устойчивость – два различных понятия. Стабильность – обобщенное свойство живой системы, характеризующее ее нормальное, по заданной генетической программе, развитие в конкретных экологических условиях. Устойчивость – частное свойство живой системы, характеризующее ее способность противостоять неблагоприятным влияниям того или иного фактора. Стабильность связана с общей структурно-функциональной организацией системы на протяжении всего времени ее существования, устойчивость – с отдельными ее структурно-функциональными показателями и преимущественно непродолжительными отрезками времени.

По нашему мнению выход современной биологии на системный уровень предполагает возможность решения проблем управления искусственно созданными биологическими системами с учетом, действующих в них механизмов самосохранения, поддержания устойчивости и стабильности. Что подтверждается появлением целого ряда работ [90; 94; 117; 170; 338; 395].

Популяционный уровень общепризнано является необходимым и достаточным уровнем интеграции систем для изучения проблем устойчивости. Изучению взаимоотношений вида со средой обитания на популяционном уровне посвящено много обзорных работ [414; 415; 419; 429]. Остается практически не изученным вопрос поддержания устойчивости искусственных популяций насекомых разводимых человеком в рамках программ технической энтомологии.

1.1. Анализ механизмов поддержания популяционного гомеостаза

Согласно современным представлениям всякая популяция является генетически и функционально структурированной системой. Она занимает определенное положение в пространстве. Характер ее пространственной структуры определяет возможность наиболее эффективного использования среды и устойчивого осуществления внутрипопуляционных взаимодействий особей [9; 42; 420]. Постоянный обмен информацией между особями входящими в состав популяции инициируют специфический механизм формирования и поддержания целостности популяции как системы. Таким образом, популяция обладает системой авторегуляции на популяционном уровне, определяющей ее устойчивость.

Устойчивость популяции, ее относительная самостоятельность зависят от того насколько структура, и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. В этом заключается принцип гомеостаза популяции как целостной системы.

К идее гомеостаза впервые пришел Клод Бернар, понимая под этим стабильность физико-химических условий внутренней среды живых организмов под воздействием факторов внешней среды (цит.по Шилов, [419]. Впоследствии Уолтер Кеннон в 1929 году вводит термин «гомеостаз» в обиход, понимая под ним способность организма, как целостной системы, поддерживать постоянство внутренней среды [86; 470]. В современной биологии и медицине концепция гомеостаза занимает прочное место среди фундаментальных понятий. Методологически она тесным образом связана с общесистемными понятиями самосохранения, устойчивости, целостности. На каждом уровне организации биосистем гомеостаз имеет свои особенности и механизмы.

В настоящее время гомеостаз рассматривается как состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность к существованию жизненных

функций на фоне меняющихся внешних условий. Гомеостаз достигается в результате функционирования сложных адаптивных систем, действующих по принципу обратных связей. Именно в таком понимании принцип гомеостаза можно рассматривать как общее свойство биологических систем различного уровня [419]. По мнению ряда авторов [84; 282; 429] гомеостаз, это поддержание не только постоянства параметров, а и выполнение системных функций на всех ступенях иерархии. Предлагается различать два уровня гомеостаза: параметрический – поддержание постоянства параметров и функциональный – поддержание постоянства функционирования при изменении условий среды. При этом параметрический гомеостаз является результатом функционального (принцип обратной связи). Для обеспечения существования систем оба уровня равнозначны.

Таким образом, на организменном, популяционном, биогеоценотическом и биосферном уровнях организации жизни параллельно основным функциям действует комплекс механизмов гомеостазирования, обеспечивающий устойчивость системы и непрерывность ее функционирования в условиях нестабильной среды.

Формы поддержания гомеостаза на популяционном уровне весьма разнообразны. Однако механизмы поддержания гомеостаза обнаруживают общность. Наблюдается их подразделенность на стабильные, обуславливающие приспособленность системы к наиболее устойчивым средним характеристикам среды и лабильные (функциональные), возникающие, в ответ на конкретное состояние условий в каждый данный момент [416; 417]. Данные механизмы действуют совместно и обеспечивают приспособленность системы в меняющихся условиях обитания. Именно это позволяет системе эффективно функционировать. Как отмечают авторы [415; 420; 435], устойчивость популяционных систем зависит от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования.

Принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы

заключается в поддержании динамического равновесия со средой.

И.А. Шилов [419] предлагает сгруппировать механизмы популяционного гомеостаза в три важнейшие функциональные категории: 1) поддержание адаптивного характера пространственной структуры популяции; 2) поддержание генетической структуры; 3) регуляция плотности населения.

Гомеостатические функции свойственны популяциям всех групп живых организмов. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза часто становились предметом исследований [39; 85; 189; 282; 420; 429; 463; 464; 460; 471; 479; 483; 503; 520]. Одним из основных положений популяционной экологии является представление о том, что формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным эколого-физиологическим свойствам. Благодаря этому особи и их группировки служат источниками неодинаковой информации, по-разному реагируют на одни и те же условия, а общий ответ популяции не представляет собой простой суммы ответов отдельных особей. Физиология и поведение осуществляется на уровне отдельных организмов, как ответ на полученную информацию. Поэтому в отличие от организма – морфофизиологически структурированной системы, популяция может рассматриваться, как система информационно-структурированная [416].

С позиции теории информации, феномен структурированности популяции в ходе эволюции – почти аксиоматический, т.к. связывается с повышением устойчивости за счет уменьшения случайных ошибок [338].

Связь разнообразия вообще и биологического в частности с функционированием систем широко обсуждались в литературе [50; 117; 362; 386]. У.Р. Эшби [434] сформулировал закон необходимого разнообразия, из которого следует, что пропускная способность любого канала связи прямо определяется возможным разнообразием его состояний. С точки зрения популяционной экологии это может трактоваться следующим образом:

1) группы особей, некоторый класс или состояние множества реагирует и преобразует сигналы вполне определенной природы;

2) чем больше разнообразие, тем полнее преобразуется все существующее множество сигналов.

Именно такое разнообразие может рассматриваться как фактор, обеспечивающий стабильность функционирования во времени и пространстве.

Если разнообразие структурных группировок с разными реакциями на изменение среды достаточно высоко, то для широкого диапазона изменяющихся внешних условий с высокой вероятностью найдется эффективно функционирующая группа особей. Подобное регулирование показано в работах Ю.Г. Пузаченко [338], на примере растительности при изучении функциональной роли видового разнообразия.

Наиболее четко функциональная значимость популяционных структур проявляется в критических ситуациях, которые изучены С.А.Шиловой [421; 422; 423] Н.А. Щипановым [429] и другими авторами.

Искусственные популяции насекомых дают широкие возможности для проведения такого рода исследований. Под термином искусственные популяции мы понимаем искусственно созданные, экологически изолированные группы особей одного вида, приспособленные к длительному существованию в условиях техноценоза имеющие свою структурную и функциональную организацию и заданные устойчиво наследуемые свойства. Искусственные популяции насекомых издавна используются человеком для получения продуктов питания, промышленного сырья, лекарственных препаратов [130; 144;]. Развитие биологических методов борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства предполагает создание и длительное поддержание культур насекомых [12; 148]. Катастрофические темпы исчезновения редких видов требуют разработки методик содержания их популяций в условиях техноценоза [143]. Таким образом, необходимость массового разведения насекомых, длительного эффективного поддержания

таких культур в условиях техноценоза должна быть связана с изучением механизмов поддержания функциональной устойчивости в искусственных популяциях насекомых.

Условия техноценоза, хотя и считаются оптимальными для вида, тем не менее, могут быть экстремальными для выживания популяции в силу значительного снижения гетерогенности исходного материала.

Знание общих принципов и конкретных механизмов популяционной авторегуляции открывает новые пути в разработке подходов, к направленному воздействию на популяционные структуры, с целью использования естественных популяционных механизмов при проведении плановых мероприятий по регуляции численности важных для человека видов [416; 418; 421]. Вышесказанное обуславливает актуальность изучения гомеостатических свойств искусственных популяций насекомых.

Возможность продолжительного существования искусственных популяций насекомых доказана многовековым опытом успешного культивирования тутового шелкопряда, медоносной пчелы, трихограммы и других хозяйственно ценных видов [128; 130].

Благодаря успехам популяционной экологии и генетики стали понятны механизмы поддержания устойчивости природных популяций. Исследования проводились преимущественно на мелких грызунах [290; 407; 417] и насекомых [85; 95; 454]. В результате были сформулированы положения о способности популяций к саморегуляции численности. В лабораторных условиях на насекомых и ракообразных была раскрыта роль генотипической структуры популяции в поддержании её гомеостатических свойств [6; 10; 91; 186; 285; 288; 431; 485; 605]. Однако механизмы поддержания гомеостаза в искусственных популяциях насекомых при длительном культивировании в программах технической энтомологии их структурная организация, роль отдельных структурных параметров в поддержании гомеостаза остаются не изученными.

В технической энтомологии долгие годы общепринятым считалось

положение о том, что искусственные популяции насекомых даже при длительном поддержании культур не способны к саморегуляции [128]. Это объяснялось обеднением генофонда вследствие незначительного количества особей-основателей данной культуры и ее дальнейшей гомозиготизацией, приводящей к потере изменчивости, ослаблению и вырождению культуры [136; 370]. С другой стороны, искусственная популяция содержит ограниченный набор генотипов, а, как известно [278; 415], уменьшение гетерогенности популяции приводит к снижению жизнеспособности особей. Именно поэтому оптимизация культур по жизнеспособности и продуктивности всегда являлась неотъемлемым и обязательным элементом производства. Это была своего рода «компенсация» за нарушение обратной связи в данной искусственной системе.

В то же время существовало мнение, что культуры не обязательно подвержены вырождению [408]. Работы популяционных генетиков также показали устойчивое поддержание в популяциях из поколения в поколение коадаптивных генетических систем, как проявление генетического гомеостаза на популяционном уровне основанного на явлении полиморфизма. В работах по изучению мутационного и инверсионного полиморфизма [480; 481; 578; 584; 592], биохимического полиморфизма, полиморфизма генетических систем, влияющих на поведение, показана относительная стабильность частот полиморфных аллелей, как в популяциях, так и в отдельных линиях [214; 457].

Таким образом, было установлено, что популяции не просто насыщены различными аллельными вариантами, но, в большинстве случаев, сохраняют установившееся равновесие, образуя клинальную изменчивость и возвращаясь к равновесному состоянию за короткий срок после его нарушения [196; 457; 551].

В последующие годы, проводимые нами комплексные исследования по оптимизации структурных параметров искусственных популяций в зависимости от цели программы разведения позволили усомниться в

отсутствии у них процессов саморегуляции. Наблюдения за популяциями после приостановки действия на них направленного отбора показали возможность возврата к оптимальной для культуры структурированности [23; 224–229; 238; 262], что ранее наблюдалось для природных популяций [282; 419].

Исходя из выше сказанного, возникла необходимость теоретического обоснования и экспериментального доказательства существования механизмов устойчивости и способности к адаптивной регуляции в искусственно созданных популяциях при длительном культивировании. Сохранение структурной и функциональной организации в искусственной популяции насекомых предполагает существование механизмов поддержания целостности и устойчивости данных систем. С экологической точки зрения это пути осуществления адаптации биологической системы к внешним по отношению к ней условиям.

1.2. Сравнительная характеристика основных структурно-функциональных единиц природных и искусственных популяций насекомых

Как отмечалось ранее, разнокачественность – одно из важнейших свойств обеспечивающих успех существования популяций. Именно она лежит в основе поддержания популяционного гомеостаза [228; 429]. Наличие в искусственных популяциях насекомых отдельных структурно-функциональных групп, безусловно, способствует поддержанию гомеостатических свойств данных систем. Под структурой понимают неоднородность объекта, наличие в нем различий по ряду аргументов и существование неизменного, инвариантного аспекта в системах [201].

Рассматривая культуры насекомых как искусственные популяции, можно выделить экологическую структуру культуры, т.е. подразделенность на группы особей, находящихся в специфических связях с био- и

абиотическими факторами среды (подразделения в экологических условиях техноценоза) и генетическую структуру [128; 129; 130; 136; 435]. По мнению этих авторов, подразделения искусственных популяций всегда имеет определенный экологический смысл. В обзоре А.З. Злотина и В.А. Головки [136] дан сравнительный анализ основных структурных параметров и популяционных характеристик природных и искусственных популяций насекомых. Авторы приходят к выводу о том, что искусственные популяции, не смотря на их упрощенность, все же сохраняют свою структурированность.

В рамках экологической структуры в популяциях и культурах насекомых можно выделить четко различимые возрастные, половые, пространственные, этологические группировки особей, формирующие определенную популяционную структуру и выполняющие адаптивные изменения при изменениях факторов среды.

Половая структура природных популяций насекомых определяется первичным (зигота), вторичным (отродившиеся личинки) и третичным (половозрелые имаго) соотношением полов. В культурах насекомых наблюдается такое же закономерное распределение соотношения полов [441; 500; 545]. Этот показатель определяется численным соотношением самцов и самок на разных стадиях развития насекомого в момент учета. Первичное соотношение полов определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно близко 1:1 как в природных, так и в искусственных популяциях. Однако необходимо отметить существование факта многообразия внутривидовых различий в первичном определении полов [76; 78; 266; 404; 458].

Вторичное соотношение полов у насекомых варьирует в зависимости от различных экологических факторов, действующих в период развития яиц. Этот показатель может существенно зависеть от плодовитости самок, полового отбора по жизнеспособности у самцов, плотности популяции и зараженности самок внутриклеточными паразитами, обуславливающими дифференциальную гибель женских эмбрионов [435; 523; 598].

Изменение вторичного соотношения полов в зависимости от экологических условий развития яиц доказано при культивировании тутового шелкопряда [139]. У пород тутового шелкопряда отмечены различия в эмбриональной смертности яиц меченых по полу на стадии яйца. Показанно, что самки отличаются большей смертностью, чем самцы [130; 367]. Лабораторное разведение *Lucilia sericata* Meigen, 1826 показало, что при выращивании этих насекомых в помещении развивается больше мужских особей [587; 595]. В естественных популяциях часто отмечается сильное увеличение доли самок (например, у колониальной пчелы, в популяции которой выход самцов и самок из гнезда перекрывается во времени). У трех видов ос родов *Blastofaga* и *Tetrapus*, соотношение полов в потомстве зависит от интенсивности конкуренции самцов при спаривании и уровня инбридинга [514; 529; 557; 570]. Аномальное соотношение полов наблюдается в одной из трех пар *Ostrinia orient* Walker, 1859, при этом все особи таких пар имеют женский пол [569].

Таким образом, искусственные популяции насекомых (так же, как и природные) характеризуются разной жизнеспособностью мужских и женских особей на ранних этапах онтогенеза. Широко распространенный механизм определения (переопределения) пола в зависимости от условий развития на ранних стадиях онтогенеза делает вторичное соотношение полов лабильным показателем [136; 435].

Третичное соотношение полов, прежде всего, зависит от различий выживаемости на разных стадиях развития самцов и самок в меняющихся экологических условиях среды обитания.

У многих видов насекомых в пессимальных условиях выживают преимущественно самцы, зато самки, у большинства видов, более устойчивы к возбудителям инфекционных заболеваний и инсектицидов [26]. Отмечена гибель лабораторной культуры кожееда *Trogoderma glabrum* Herbst., которым дали кусочки яблок, содержащих остатки инсектицидов. В результате пострадали только самцы [404]. Опыты по изучению различий между полами

по чувствительности к инсектицидам, проведенные на гусеницах-мурашах тутового шелкопряда подтверждают тот факт, что самцы более чувствительны к действию инсектицидов, чем самки [26]. В токсикологических опытах с комнатной мухой, дрозофилой, тараканами, комарами было наглядно показано, что самцы отличаются более высокой чувствительностью к токсикантам, чем самки [74; 368].

Таким образом, половая структура популяции и культур насекомых – не просто численное соотношение особей мужского и женского пола в разные периоды онтогенеза, а один из показателей состояния популяций и культур насекомых в конкретных условиях существования и их реакция на изменения. Особенно четко это прослеживается в условиях культивирования. Различные адаптивные способности особей разного пола в условиях техноценоза дают возможность управления процессом культивирования с целью повышения эффективности программ разведения.

Возрастная структура популяций является традиционным аспектом в изучении биосистем. Этот параметр, в конечном итоге, характеризует продуктивные свойства популяции. Определяется она соотношением различных возрастных групп в популяции. Возрастная структура популяций отражает интенсивность воспроизводства особей, уровень смертности, скорость смены поколений и дает возможность определить дальнейшие перспективы динамики численности данной популяции. Под возрастным составом популяций насекомых, по мнению В.Б. Чернышева [404], следует понимать соотношение численности насекомых на различных стадиях развития или имаго разных возрастов в определенный момент времени. Принято выделять пререпродуктивную, репродуктивную и пострепродуктивную возрастные группы [327; 420].

В природных популяциях насекомых возрастная структура определяется генетическими особенностями видов и действием на них экологических факторов. У моновольтинных видов с одногодичной диапаузой соотношение возрастных групп зависит от степени гетерогенности

популяции по темпам развития, условий обитания, длительности жизненного цикла [136]. У насекомых с би- и поливольтинным циклом одновременно могут быть представлены все стадии вида и особи разных поколений.

При длительном выращивании насекомых в условиях техноценоза соотношение особей разных возрастных категорий является показателем состояния культуры. В техноценозе зачастую наблюдается нарушение возрастной структуры популяции, особенно у видов подвергавшихся многовековой доместики [521]. Это связано с уменьшением степени гетерогенности культур насекомых, а также с направленной оптимизацией на получение однородной по возрасту культурой. Тем не менее, в культурах насекомых присутствуют все возрастные категории, обеспечивающие их устойчивость и способствующие естественному воспроизводству особей [128; 136].

Под пространственной структурой популяции понимают характер распределения особей в пределах ареала [201; 435]. Особое место при изучении пространственной структуры занимает исследование агрегированности особей [296]. Пространственная структура популяции зависит от степени подвижности особей и способности к созданию внутривидовых группировок. Эта структура обеспечивает минимальную конкуренцию между особями в данных условиях при сохранении необходимого контакта между ними. Она способствует, с одной стороны разобщению особей, а с другой – поддержанию информационных и функциональных контактов [109].

В техноценозе пространственная структура культуры претерпевает существенные изменения:

- исчезает возможность сохранения пространственной разобщенности в связи с большой плотностью посадки особей;
- возникает дискомфортная ситуация в сфере информационных и функциональных контактов.

В результате, если пластичность популяции достаточно высока,

устанавливается некоторое приемлемое равновесие, обеспечивающее существование популяции. Как следствие изменений пространственной структуры возникают изменения в этологической структуре, от которой зависят лабильные авторегуляторные процессы, обеспечивающие гомеостаз популяции. В результате изменяется гормональная деятельность, интенсивность выделения сигнальных веществ, что, в конечном счете, приводит к изменению поведения и синхронизации деятельности особей [136].

Любые явления, происходящие с популяциями во времени формируют, по словам А.П. Левича [201] «временную структуру» популяции, что в экологии принято рассматривать как динамику системы. В искусственных популяциях насекомых одним из факторов оптимизации является плотность посадки особей. Экономическая эффективность производства предполагает сочетание минимальной площади посадки особей с максимальной продуктивностью. Как следствие может происходить плотностно-зависимая трансформация структуры популяций влияющая на общую численность особей.

По мнению многих авторов, численность является основным интегрированным параметром, характеризующим состояние популяций животных [61; 382; 420]. В настоящее время не вызывает сомнения, что периодические изменения численности популяций различных видов обусловлены совместным действием совокупности эндо- и экзогенных факторов [61; 120; 205; 407; 415; 420; 534; 614]. Однако наряду с ведущими механизмами контроля динамики численности, основывающимися на экологических взаимодействиях, определенная роль в этом процессе отводится и механизмам, базирующимся на селективном плотностно-зависимом преобразовании генотипической структуры популяций [89; 329; 407; 415; 532]. Особенно это характерно для искусственных популяций насекомых. Однако роль плотностно-зависимого отбора в определении закономерностей функционирования популяций остается недостаточно

изученной и дискуссионной [89; 91; 94; 120; 125; 166; 205; 208; 561; 575; 613].

Исследования Г. В. Гречаного показали, что плотность популяции является фактором регуляции генетической структуры и численности в культуре дрозофилы [91; 92; 93]. Н.Е. Волковой [68] установлено, что фактор плотности культуры оказывает статистически значимое влияние на половое поведение дрозофилы как сам по себе, так и в комбинации с другими генетическими факторами.

В процессах активной регуляции плодовитости и смертности в животном мире большое значение имеет химическая регуляция [8]. Хеморецепция у насекомых играет первостепенную роль при поиске пищи, половых партнеров, являясь основным средством коммуникации [211; 212; 462; 558].

Изучение пространственной структуры популяций насекомых напрямую затрагивает вопросы пространственной ориентации, связанной с таксисами [211; 212; 453]. Механизмы их возникновения и проявления всесторонне изучались [160; 410; 522; 524; 525; 527; 560; 573; 600; 607].

Тутовый шелкопряд – единственное полностью одомашненное насекомое, которое в результате многовекового отбора на снижение двигательной активности утратило способность к расползанию даже при отсутствии корма. Гусеницы второго-пятого возрастов продолжают голодать даже при наличии корма на расстоянии всего 10 см. И только гусеницы-мураши (в момент выхода из яиц) еще способны к некоторому перемещению в поисках корма, ориентируясь по его запаху. Однако эта способность значительно ослаблена в сравнении с таковой у диких видов чешуекрылых [127]. Этот факт был отмечен для многих лабораторных культур. Так, в совместных исследованиях американских и новозеландских энтомологов [461] чувствительность новорожденных гусениц яблоневого плодового жука лабораторной линии (160 поколений культивирования) к фарензину (аттрактант гусениц) оказалась значимо ниже, чем у дикой линии (три

поколения культивирования). По нашему мнению, это связано с уменьшением в лабораторных условиях содержания давления отбора по чувствительности к привлекающему веществу корма. Аналогичные данные были получены и в исследованиях других авторов [453; 554].

Вышесказанное свидетельствует о необходимости постоянного контроля пространственно-этологической структуры популяции при массовом разведении насекомых, для прогнозирования возможного влияния этих изменений на качество биоматериала в соответствии с целями программы разведения.

При рассмотрении структурных параметров популяций, в рамках экологической структуры необходимо выделить, группировки особей по спектрам питания, по особенностям двигательной активности, по фенологии, по реакции на действие биотических и абиотических факторов. Их роль в поддержании популяционного гомеостаза изучена фрагментарно [21; 136; 419]. Для искусственных популяций насекомых, где условия техноценоза стандартизированы и соблюдается оптимальные для вида гидротермический режим и фотопериод, особое значение приобретает фактор корма. В последнее время значительное внимание ученых привлекает проблема приспособления растительноядных насекомых к не свойственному корму, его влиянию на развитие при культивировании [5; 72; 110; 284; 339]. При культивировании насекомых регулирующая роль кормового фактора испытывает ряд существенных изменений. В связи с тем, что в большинстве случаев при круглогодичном разведении полезных насекомых используют искусственные питательные среды или природные кормовые субстраты (заменители основного кормового растения), на первый план выступает проблема адаптации отдельных особей к новому корму [109; 110]. Вопросы динамики структурных параметров в таких ситуациях остались не изученными.

Известно, что при разведении фитофагов на естественных кормовых субстратах, заменителях основного кормового растения, снижается

устойчивость насекомых к бактериальным и вирусным инфекциям [1; 280; 355; 387; 531]. В настоящее время вопрос заменителей основных кормовых растений полезных насекомых еще далек от решения. В последнее время наблюдался положительный эффект при использовании заменителей при выращивании дубового и тутового шелкопрядов [28; 110; 293; 303; 593], а также насекомых, используемых в биометодe [29; 31; 278; 303; 549; 553].

Любая популяция насекомых – это сложная генетическая система, имеющая определенный уровень стабильности и динамизма, характеризующаяся определенным уровнем жизнеспособности. Вопросам изучения устойчивости и динамики генетической структуры популяции посвящено довольно много работ [91; 119; 186]. До настоящего времени не раскрыты механизмы наследственной детерминации биологических признаков, дающих ключ к пониманию процессов отбора [76; 118; 489; 490]. Исследование полиэнзимных локусов позволило установить разнокачественность популяции по признакам, напрямую не связанным с выживанием [6; 10; 202]. Применение экологического подхода показало, что поддержание высокого уровня гетерозиготности, являющегося фактором устойчивости популяции, обеспечивается комплексом специфических взаимоотношений, основывающихся на этологической структуре популяции [359; 419]. Установлено что изменение фенотипической структуры популяции по количественным признакам у различных видов животных есть результат влияния экологических факторов на генетическую гетерогенность популяции [10; 89; 104; 186; 444; 447; 456; 476; 476; 495; 504; 519]. Показана существенная роль отбора по количественным признакам в поддержании гомеостаза численности природных и лабораторных популяций дрозофилы [91; 186].

По мнению С.С. Шварца [414; 415], все факторы, меняющие возрастную структуру популяции, автоматически приводят к изменениям ее генетической структуры. Этот факт открывает возможность влияния на генетическую структуру популяций при культивировании насекомых.

Анализ генетической структуры искусственных популяций насекомых показал их меньшую, по сравнению с природными популяциями, генетическую гетерогенность, зависящую от объема исходного материала, взятого для закладки культуры и изменение характера отбора в условиях разведения. Как установлено, в искусственных популяциях мы можем наблюдать циклическую форму отбора (уравновешивающий отбор), позволяющую поддерживать внутрипопуляционный полиморфизм [15]. Циклическая форма отбора включает частотно-зависимый отбор, явление адаптационного полиморфизма, плотностно-зависимый отбор и межвидовую конкуренцию. По мнению Е.Л. Ермакова [119], циклическая форма отбора в большей степени, чем какая-либо иная ответственна за поддержание популяционного гомеостаза при наличии хронологической гетерогенности условий среды. Для успешного решения задач разведения насекомых в рамках конкретной программы важнейшим условием является осуществление контроля генетической структуры культур насекомых.

1.3. Жизнеспособность, как интегральный показатель состояния популяций насекомых

Какие бы свойства систем (в данном случае популяционных систем) нас не интересовали, необходим правильный выбор адекватных параметров, которые позволят судить о проявлении и состоянии тех или иных структур в популяции [201]. По мнению ряда авторов в качестве базовых свойств популяций можно считать численность и изменчивость популяции [119; 186]. Однако, для искусственных популяций насекомых, разводимых для решения конкретных программ технической энтомологии, численность не может быть параметром, характеризующим состояние популяций животных, так как регулируется экспериментатором и соответствует технологии содержания насекомых и целям программ разведения. Проблема поиска биомаркеров состояния систем разного уровня интеграции очень сложна и требует

дальнейшей разработки [395].

Одним из интегральных параметров, характеризующим состояние искусственной популяции при разведении, по нашему мнению, является жизнеспособность. Известно, что именно жизнеспособностью особей, входящих в состав популяции, определяется эффективность адаптивных процессов, проходящих в популяции в целом [128; 130].

Этот критерий обоснованно используется для характеристики биоценологических систем [170; 171].

Под жизнеспособностью популяций понимают их способность сохранять существование в меняющихся условиях среды. Как отмечает М. Сулей [121], жизнеспособность, это выживание популяции в состоянии, обеспечивающем сохранение её жизненной силы и возможности эволюционного становления адаптаций.

Проблема жизнеспособности популяции впервые достаточно остро возникла в связи с необходимостью сохранения биоразнообразия экосистем в связи с усиливающимся антропогенным прессом [121]. В дальнейшем пришло понимание, что жизнеспособность систем обусловлена жизнеспособностью входящих в их состав популяций. Претерпели изменения и понимание самого термина. Первоначальное понимание жизнеспособности, как способности к выживанию на определенном этапе жизненного цикла (самоподдержанию), трансформировалось.

Этот показатель нашел широкое применение в практике технической энтомологии. Под жизнеспособностью искусственных популяций понимают возможность (степень возможности) выжить в меняющихся условиях среды и оставить потомство [128]. Жизнеспособность связана с генетическими особенностями формирующих популяцию особей и является одной из компонент генетической приспособленности популяции [392]. Это адаптивный резерв популяции, контролируемый генетическими механизмами. Из этого следует, что популяции обладают некоторым полиморфизмом по показателю жизнеспособности за счет чего и происходит

их выживание в меняющихся условиях среды.

Одним из механизмов адаптивной эволюции видов является отбор. Культивирование насекомых сопровождается постоянным воздействием на них направленного отбора со стороны экспериментатора. В то же время известно, что именно направленный отбор имеет большое значение для выживания природных популяции в экстремальных условиях существования [15]. И, хотя, в искусственных популяциях насекомых действие отбора ограничено оптимальными условиями содержания насекомых, неконтролируемый отбор по жизнеспособности все же осуществляется. Это связано с тем, что даже в оптимальных условиях наблюдается процесс различной выживаемости особей на разных стадиях жизненного цикла. У насекомых с полным превращением происходит отбор по жизнеспособности яиц, личинок, куколок и взрослых особей до спаривания. Таким образом, даже в искусственных популяциях создаются предпосылки для сохранения гетерогенности и устойчивости системы во времени. Исследования Л.А. Васильевой [54], П.Ф. Рокицкого [351], В.К. Савченко и др. [353], проведённые на дрозофиле, показали, что общая приспособленность популяций снижается под действием интенсивного искусственного или жесткого естественного отбора. Однако это снижение может носить временный характер, пока не будет достигнуто новое равновесие. Показано [54], что снижение генетической приспособленности сопровождается снижением жизнеспособности и плодовитости особей. Отрицательная корреляция между различными компонентами отбора (когда один из аллелей данного локуса повышает плодовитость и понижает жизнеспособность), называемая плейотропным антагонизмом, считается механизмом поддержания генетической изменчивости [392; 475; 476]. Такие явления часто наблюдаются и при разведении насекомых, как результат селекции по определённым признакам [363]. Однако, поддержание внутрипопуляционного полиморфизма таким путем оспаривается рядом авторов [502].

Несмотря на неоднозначность в решении вопросов о механизмах поддержания внутривидового полиморфизма [363; 392; 502; 542], в искусственных популяциях насекомых, так же, как и в природных, существует определённый адаптивный резерв, связанный с генетической разнокачественностью особей.

Под адаптивным резервом искусственных популяций А.З. Злотин [136] понимает её способность поддерживать нормальный уровень жизнеспособности, а также наличие генетической изменчивости, достаточной для того, чтобы посредством искусственного отбора оптимизированная культура сохраняла заданные, наследуемые признаки.

Таким образом, в технической энтомологии показатель жизнеспособности может выступать показателем качества культур насекомых. Этот термин мы употребляем как норму реакции, присущую популяции на долгосрочной основе, стабильно наследуемую в пределах конкретных условий обитания. Механизмы поддержания оптимального уровня жизнеспособности в культурах насекомых остаются не изученными.

1.4. Контроль качества культур насекомых при разведении

Неоспоримо, что контроль качества массовых культур насекомых является важнейшим условием эффективности производства. Он включает проверку соответствия выращиваемых насекомых требованиям стандарта, а также специальный контроль [130]. В настоящий момент, несмотря на имеющийся арсенал методов контроля качества культур насекомых, эти вопросы в технической энтомологии остаются наименее разработанными [136; 472; 473; 541].

Исходя из того, что программы массового разведения насекомых можно разделить на несколько категорий [130], контроль качества, по мнению авторов, должен учитывать их целевое назначение [401]. Составляющей каждой из этих программ являются два технологических

процесса – производство насекомых для целевого использования (массовая культура) и для воспроизводства (маточная культура) [130; 278]. В этой связи, критерии контроля качества, используемые в настоящий момент, также делятся на общие и целевые. Общие критерии оценивают степень приспособленности культуры к искусственным условиям разведения (техноценозу) и возможность ее воспроизводства, а целевые – степень эффективности культуры при её применении [82].

В отечественной и зарубежной литературе отражены попытки создания методов контроля, которые позволили бы непрерывно следить за качеством культур насекомых [98–103; 128; 130; 131; 213; 399; 400; 465; 466; 510; 511; 472; 473]. Однако, необходимо отметить отсутствие общих подходов к решению данной проблемы.

Правильный выбор оценочного параметра качества культуры обеспечивает успешность исследования и эффективность разведения насекомых. Для оценки качества маточных и промышленных культур предлагается учитывать показатель общей жизнеспособности, включающий в себя выживаемость культуры на всех этапах её разведения. К целевой группе критериев относят показатели, отвечающие целевому назначению культуры [82; 130; 371].

В 1994 г. А.З. Злотиным и Н.П. Чепурной были сформулированы биологические основы контроля качества и предложен индекс общей жизнеспособности разводимых культур, как важнейший показатель, определяющий качество всех культур при реализации большинства программ разведения. Использование данного подхода позволяет оценить качество культуры по результатам выкормки, а также уменьшить количество контролируемых параметров [155].

В настоящее время для контроля качества культур насекомых при их массовом производстве более широко используют традиционные методы, при которых главным условием объективности критериев, взятых для оценки качества, является глубокое и всестороннее знание биологических

особенностей видов, как в искусственных, так и в естественных условиях.

При этом большое значение имеет контроль качества полученного биоматериала, в частности, его жизнеспособность, во многом определяющая продуктивность культуры [82; 128; 209; 361].

В технической энтомологии разработаны методы оценки жизнеспособности культур насекомых на разных стадиях развития. Так, в культуре тутового шелкопряда на стадии яйца оценивают жизнеспособность по массе тела [190], по количеству отрожденных личинок [108], по глубине диапаузы [73].

На стадии личинки используют методы оценки жизнеспособности культуры тутового шелкопряда по состоянию гемолимфы [80], по устойчивости к инфекционным заболеваниям [333], по интенсивности хемотаксиса [157; 159; 301].

На стадии куколки оценивают жизнеспособность по максимальным и минимальным показателям массы куколки [174; 356]. Н.В.Петровой [326] был разработан метод оценки жизнеспособности по количеству коконов-глухарей в партии.

На стадии имаго жизнеспособность оценивают по показателям массы тела [131], по продолжительности жизни имаго [427], по чувствительности к запаху полового феромона самок [47; 133]. В работе Т.В. Сафоновой [361] убедительно показано, что объективная оценка жизнеспособности пород и гибридов, возможна только при параллельном проведении выкормки на оптимальном и пессимальном агрофоне. Это связано с тем, что при благоприятных факторах среды, обеспечивающих оптимальную жизнедеятельность организма, меняется характер стабилизирующего отбора [73; 129; 172], в связи с чем, жизнеспособность культур потенциально падает.

Но, несмотря на разработанные методы оценки жизнеспособности культуры насекомых, большинство из них трудоемки или имеют ряд ограничений в применении.

В последние годы в шелководстве нашел широкое применение способ

отбора высокожизнеспособного материала, разработанный Л.Н. Остапенко и А.З. Злотиным [301], основанный на прямой зависимости между реакцией хемотаксиса гусениц-мурашей и их жизнеспособностью и продуктивностью. Данная методика предусматривает отбор гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса на запах листа шелковицы в течении 30 минут и не требует проведения выкормок биоматериала.

Имеются немногочисленные данные, связанные с особенностями технологического процесса производства зерновой моли и путями повышения ее качества [3; 4; 19; 69; 97; 103; 105; 304]. Разработан экспресс-метод оценки технологического процесса производства зерновой моли [98].

Ш.М. Гринбергом с соавторами [98–101] предложен обобщенный критерий качества трихограммы, установлен стандарт, разработан экспресс-метод и устройство для определения качества разводимых насекомых [406].

К критериям, по которым оценивают степень приспособленности культуры к искусственным условиям разведения и возможность ее воспроизводства, можно отнести структурные параметры искусственных популяций насекомых. Особое значение для контроля качества имеет оценка пространственно-этологической, фенотипической, а также анализ генетической структур популяции [130; 393; 406; 591]. Для решения этих задач имеют значение биохимические исследования динамики активности жизненно важных ферментов в зависимости от физиологического состояния особей, режимов и сроков хранения биоматериалов [35; 200; 277].

Методы оценки адаптивного поведения насекомых разработаны слабо. Могут быть использованы половые феромоны и другие привлекающие вещества, антифеданты, репелленты, паразиты или жертвы [402]. Заслуживают внимания биофизические и биохимические методы контроля качества культур насекомых [328], контроль по гемолимфе с использованием ионного анализатора [75], исследование динамики активности тирозиназы (АТ) и дофаоксидазной активности (ДОА) в онтогенезе комнатной мухи и медоносной пчелы [33; 34; 183; 269].

На модельной выборке имаго *Leptinotarsa decemlineata* показана возможность комплексного применения молекулярно-биологического (двунаправленная аллельспецифичная полимеразная цепная реакция) фенетического и токсикологического методов для анализа популяционной структуры вида [32].

Применение методов контроля генетической структуры лабораторной популяции затруднено и требует использования специального оборудования.

Существует несколько методов контроля генетической структуры популяции насекомых. Наиболее простой — это контроль по фенотипическим признакам, обусловленным генотипом, проводимый на основе карт-диаграмм [370]. Он дает довольно приблизительное представление о соотношении генотипов в популяции.

Метод гибридологического анализа предусматривает введение маркера при скрещиваниях, позволяющего точно определить соотношение генотипов в популяции. Гибридологический анализ широко используется в шелководстве [174; 363; 367; 508]. Анализ по электрофоретическим спектрам белков позволяет судить о степени гетерозиготности отдельных генотипов и их соотношении в культуре [389].

По нашему мнению, поиск новых эффективных способов контроля культур насекомых и разработка экспресс-методов определения их состояния являются актуальными вопросами, требующими новых подходов.

1.5. Оптимизация культивирования искусственных популяций насекомых

Интенсивное развитие технической энтомологии в 70–80-х годах прошлого века, связано с активным развитием шелководства и биологического метода защиты растений. Именно в это время появляются работы по теоретическому обоснованию массового разведения насекомых [128–130; 278; 371]. Одним из этапов создания и поддержания культур

насекомых авторы выделяют оптимизацию культивирования по основным параметрам содержания. Главным условием оптимизации культур является повышение их жизнеспособности и продуктивности [185; 187; 300]. В этой связи был разработан целый арсенал методов и способов оптимизации, который по предложенной классификации [260] был разделен на три группы с учетом характера реакции тест-объекта на факторы оптимизации, и механизма проявления эффектов:

1. Стимулирование, связанное с отбором наиболее жизнеспособной части популяции насекомых.
2. Стимулирование, связанное с оптимизацией условий содержания культуры насекомых по основным параметрам культивирования.
3. Стимулирование активности жизнедеятельности, связанное с действием на насекомых:
 - а) биостимуляторов разного механизма действия;
 - б) физических факторов разной природы.

Остановимся на них более детально. Так в шелководстве для отбора высокожизнеспособных гусениц прибегают к созданию провокационного фона и интенсивному отбору по фактической жизнеспособности семей. Установленная прямая зависимость между устойчивостью гусениц к охлаждению и их жизнеспособностью позволила проводить отбор на повышение жизнеспособности популяций методом выделения гусениц устойчивых к низким температурам [7]. Доказана возможность отбора наиболее жизнеспособного материала по действию на гусениц тутового шелкопряда сублетальных высоких температур [425]. Известен способ отбора семей по составу гемолимфы, [130], по чувствительности к половому феромону [133; 157; 158], по максимальным показателям массы куколок и имаго при культивировании тутового шелкопряда, дрозофилы и медоносной пчелы [174; 356]. Селекция по массе тела также была успешна в работах с хрущом (*Tenebrio molitor*L.) [537] и рисовым долгоносиком [474].

Представляет интерес отбор высокожизнеспособного биоматериала на

стадии имаго. В шелководческой практике наиболее широко применяется отбраковка кладок бабочек, погибших ранее 10-го дня после откладки яиц [360; 427]. Такой способ не всегда эффективен. Предложен способ отбора высокожизнеспособных самок по длительности сопротивления парам ДЦВФ [425]. В результате, слабые особи гибнут первыми, сильные – последними.

На основе существующего в природе эффекта избирательности в оплодотворении разработан способ многократного осеменения самок тутового шелкопряда несколькими самцами [576].

Предложены способы улучшения качества биоматериала связанные с подбором условий содержания и кормления в определенные периоды развития [81; 151; 158; 162; 278; 279].

В связи с необходимостью завершения адаптации насекомых к условиям техноценоза основное внимание при оптимизации уделяют выбору пищевого субстрата, обеспечивающего физиологические потребности насекомых, созданию оптимальных гигротермических и световых условий, оптимальной плотности содержания, удовлетворению специфических потребностей вида в укрытиях, местах откладки яиц, окукливания, спаривания и т.д. [62; 130; 330; 583].

С целью повышения жизнеспособности и продуктивности культур насекомых оптимизация осуществляется путем воздействия на насекомых переменных температур [48; 399; 451], снижения влажности воздуха в период инкубации яиц, повышения выше оптимума температуры при кормлении, введения температуросменного режима выращивания насекомых [48; 63; 67; 373; 492]. Доказано, что лучшие показатели в культуре тутового шелкопряда получают при комбинированном скрещивании охлажденных имаго-самцов и имаго-самок [158].

Свет как фактор оптимизации успешно применяется при разведении разных видов насекомых. Установлено прямое влияние длины светового дня на интенсивность дыхания, динамику яйцекладки, плодовитость и качество яиц у тутового шелкопряда [194], лугового мотылька [297]. Исследования

А. Борческу (Borcescu) [459] показали, что в фазе яйца после предварительного содержания их в темноте, когда развитие частично приостанавливается, свет играет роль стимулятора и выход гусениц почти полностью, заканчивается на протяжении одного дня.

Для осуществления подавляющего большинства программ разведения требуется максимальное количество насекомых [374]. Это возможно при переходе популяции на питание искусственным кормом. Подбор оптимального состава искусственных питательных сред (ИПС) — сложный и трудоемкий процесс, основанный на глубоком знании требований насекомых к биохимическому составу корма [372; 426; 445; 446; 430]. Изучены потребности фитофагов в основных группах питательных веществ [409; 411; 412; 493] и установлены их оптимальные соотношения, а также роль в развитии отдельных видов и групп насекомых [127; 370; 437; 440; 455; 507; 546; 590].

Показана возможность применения биологически активных веществ в качестве подкормок [60; 111; 283], а также терапевтических средств, с целью повышения устойчивости культур насекомых к микроорганизмам [331; 487; 488]. Все это позволяет успешно проводить оптимизацию пищевого субстрата с целью повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых в соответствии с целями программ разведения [450; 486; 518].

Изучение потребности отдельных видов и групп насекомых в основных компонентах питательных веществ, установление их оптимальных соотношений [436; 577] позволяет целенаправленно применять биостимуляторы для регуляции жизнедеятельности насекомых в соответствии с целями программ разведения.

В настоящее время сформулированы биологические основы применения биостимуляторов при культивировании насекомых [137; 283]. Предложенный авторами подход позволяет эффективно использовать вещества, имеющие разный механизм действия.

В качестве обогащающих корм добавок, в настоящее время

используются белки, углеводы, витамины, микроэлементы [312; 313]. Пищевая ценность белков зависит от их аминокислотного состава и скорости гидролиза в кишечнике насекомых. Добавление в пищу заменимых аминокислот способствует ускоренному росту и развитию насекомых. Т. Ито (Ito) [517] показал, что добавка глютаминовой кислоты ускоряет развитие гусениц тутового шелкопряда. Аминокислотный состав ИПС должен максимально соответствовать составу естественного корма насекомых и является специфичным для конкретного вида насекомого [396].

В пищевом рационе многих насекомых важную роль играют углеводы. [77]. Углеводы обязательно должны присутствовать в пище специализированных фитофагов, у которых недостаточно выражена способность к синтезу углеводов и липидов из аминокислот [383]. Все грызущие фитофаги одинаково хорошо развиваются на средах, в которых источником углеводов является сахароза [430].

Существенное влияние на обмен веществ насекомых оказывают минеральные соли. Показано положительное влияние марганцовокислого калия на жизнеспособность и однородность развития гусениц тутового, дубового и непарного шелкопрядов [126; 152; 153]. Во многих работах продемонстрирована перспективность использования на выкормках тутового шелкопряда кобальта [197; 563; 564], меди [215], хлорида кальция и нитрат калия стимулирующих рост гусениц и репродуктивную активность самок.

Потребность насекомых в минеральных солях варьирует для различных видов. Так, гусеницы непарного шелкопряда нуждаются в больших количествах фосфорных солей [430].

Витамины являются важными элементами пищи насекомых. Листогрызущие виды и виды, поселяющиеся на плодах плодовых культур, нуждаются в среднем в 0,4—0,8 %-ном растворе аскорбиновой кислоты в среде [430]. Авторы указывают, что витамин С как пищевая добавка существенно повышает содержание ювенильного гормона [494].

Важную роль в жизнедеятельности насекомых играет витамин Е. [390].

В настоящее время в культивировании насекомых широко применяются премиксы – комплексные препараты в состав которых входят витамины, микро-, макроэлементы и глюкоза и др. [292].

Особую группу биостимуляторов составляют гормональные и нейротропные препараты, регулирующие эндокринные процессы [43; 65; 106; 283; 403; 572].

В этой связи аналоги ювенильного гормона нашли широкое применение в практике шелководства с целью увеличения продуктивности и жизнеспособности насекомых [88; 131; 355; 439].

М. И. Нуманов [295] отмечал, что комбинированная стимуляция тутового шелкопряда фитоэкдистероном и метопреном особенно перспективна в условиях Узбекистана.

Показано повышение биологических показателей культур насекомых при комбинированном воздействии гормональных препаратов АЮГ-1 и СИЛК со стимуляторами других групп [243; 216].

В технической энтомологии широкое применение находят физические методы стимулирования жизнеспособности насекомых.

Установлено, что воздействие магнитного поля в период эмбрионального развития зародыша тутового шелкопряда повышает его жизнеспособность и процент отрождения гусениц [165; 391; 585].

Отмечен положительный эффект инфракрасного [46], ультрафиолетового излучения [107].

Исследования В. Ф. Дрозда и др. [114] по изучению особенностей оогенеза и формированию половых продуктов у самок трихограммы, развивающихся в яйцах дубового шелкопряда, с использованием искусственно генерированных аэроионов показали, что это воздействие приводит к увеличению количества ооцитов в яйцевых трубках. Аэроионы активировали метаболические процессы имаго трихограммы, что приводило к 1—3 дополнительным пикам яйцепродукции.

Отмечено стимулирующее действие на насекомых ионизирующего

излучения [295; 556; 566].

Анализ научной литературы свидетельствует о том, что в настоящий момент существует огромное количество методов оптимизации культур насекомых. Практически не изученными остаются процессы, происходящие в популяциях в ходе оптимизации и их влияние на эффективность программ технической энтомологии.

Оптимизация структурных параметров искусственных популяций насекомых одно из наименее разработанных направлений технической энтомологии. Однако отдельные работы все же имеются.

Основателем этого направления исследований можно считать А.А. Тихомирова, которым в 1886 году на тутового шелкопряда было открыто явление партеногенеза. Академиком Б.Л. Астауровым [17] был успешно решен вопрос управления полом. Он разработал способ термического амейотического партеногенеза, позволяющий получать самок, с закрепленными гетерозисными свойствами. Позже им было обосновано и экспериментально получены андрогенетические самцы тутового шелкопряда [16; 18]. В 1975 году этот метод был усовершенствован В.А. Струнниковым [367], и позволил путем индуцированного мейотического партеногенеза, получать партеногенетических самцов гомозиготных по всем генам. Выведена порода тутового шелкопряда, в которой жизнеспособными были только яйца мужского пола. Эти два метода успешно применяются в селекционной работе и сейчас.

В основе разработки методов оптимизации половой структуры культур насекомых могут лежать экологические и поведенческие и физиологические различия между особями мужского и женского пола [419]. Существуют сведения о разной глубине и продолжительности диапаузы самцов и самок некоторых видов чешуекрылых насекомых, в частности, непарного шелкопряда [181]. Этот факт лежит в основе разработки способа реактивации диапаузы насекомых..

Для некоторых видов насекомых характерно явление опережающего

выхода имаго-самцов при определенных температурах, что также может быть использовано как прием разделения популяции по полу [136]. Интересным и достаточно эффективным оказалась система автоматического разделения полов или так называемый «сексинг» [534]. Существует положительный опыт применения сексинга при реализации целевых программ со средиземноморской плодовой мухой [615].

Отбор особей по продолжительности жизни приводит к изменению соотношения полов [53; 167; 281; 291; 293; 365; 533; 542; 616; 617; 618]. Разработка приемов оптимизации возрастной структуры культур насекомых всегда связана с изучением генетических корреляции между скоростью индивидуального развития и биологическими и технологическими показателями культур, для установления баланса показателей в соответствии с задачами разведения [568; 604]. Имеются данные, свидетельствующие о существовании положительной корреляции между продолжительностью развития насекомых и весом тела, резистентностью к голоданию и содержанием жира. При этом, наблюдается отрицательная корреляция между продолжительностью развития насекомых и репродуктивным успехом самок [542; 582; 617; 618]. Также отмечено наличие взаимосвязи между продолжительностью жизни, параметрами инверсионного полиморфизма и морфометрической вариабельностью [442; 603].

М.Б. Удаловым и Г.В. Беньковской [384] представлены данные, свидетельствующие о проявлении эффекта гермезиса, выраженного в увеличении жизни имаго колорадского жука под влиянием доз инсектицидов, летальных для чувствительных особей. Одним из регулирующих продолжительность жизни факторов также является плотность содержания насекомых. Так, уплотненное содержание взрослых особей в течение трех дней уменьшало продолжительность жизни насекомых [195; 293; 582; 605].

Были выведены породы тутового шелкопряда с ускоренными темпами развития. Их гусеницы характеризуются более короткой гусеничной стадией развития, высокой дружностью завивки коконов, но низкой урожайностью

[174].

В 1971г. А.З. Злотиным с соавторами [141] было установлено, что отбор 75% гусениц, которые первыми перелиняли на второй возраст, сокращает продолжительность гусеничной стадии развития.

Направленный отбор способствовал более раннему выходу из яиц личинок растительноядных насекомых, в связи с лучшей обеспеченностью кормом [544].

Показана роль корма как фактора оптимизации возрастной структуры популяций насекомых [586]. В лабораторных условиях продолжительность жизни жуков семиточечной коровки зависит от предложенного корма. При кормлении жуков тлями одного вида средняя продолжительность жизни от яйца до имаго длилась в два раза дольше, чем при кормлении одновременно обоими видами тлей [526]. Кормления гусениц тутового шелкопряда в I-III возрастах листьями диких сортов шелковицы, а IV-V – листьями шелковицы культурных сортов, способствует однородности развития гусениц [174; 276].

Было доказано, что личинкам лабораторной популяции зеленой мясной мухи необходим определенный уровень кормления, чтобы окуклиться и превратиться во взрослую особь [567].

При работе с медоносными пчелами показана возможность отбора насекомых по продолжительности жизни. Уже во втором поколении пчелы двух линий значительно различались по изучаемому признаку [533]. А.М. Сафоновой [360] разработан способ отбора тутового шелкопряда по продолжительности жизни бабочек-самцов, приводящий к повышению жизнеспособности и продуктивности потомства.

Анализ существующих способов оптимизации свидетельствует о том, что их длительное применение может привести к нарушению других структурных параметров искусственных популяций насекомых в силу проявления гомеостатических свойств системы. В результате будет наблюдаться снижение биологических показателей культуры и эффективности программы разведения.

По нашему мнению разработка новых методов оптимизации структурных параметров культур насекомых должна базироваться на комплексном изучении механизмов поддержания популяционного гомеостаза.

1.6. Возможности использования искусственных популяций насекомых в решении практических задач

В настоящее время расширяется спектр возможностей для использования культур насекомых. И если традиционно продуцентами сырья и продуктов питания считались тутовый шелкопряд, медоносная пчела и кошениль, то в последнее время появилось много работ, где насекомых рассматривают как ценный кормовой ресурс не только для животных, но и для человека [206; 443; 448; 491]. По данным ФАО, насекомые уже являются частью традиционного рациона питания, по меньшей мере, 2-х миллиардов человек. Список видов, выращиваемых как ценный кормовой ресурс, увеличивается, проводятся биохимические исследования пищевой ценности насекомых [271]. Установлено, что многие насекомые богаты белком и полезными жирами, а также характеризуются высоким содержанием железа, кальция и цинка [550; 579].

Массовое разведение насекомых может решить проблему истощения ресурсов мирового океана, выступая в качестве заменителей рыбной муки мукой из насекомых [309; 482; 491; 515; 608].

Необходимо отметить большие успехи по поддержанию и сохранению ценных видов насекомых проводимые в зоологических парках всего мира. Программы разведения редких и исчезающих насекомых способствуют сохранению биоразнообразия планеты [122; 123; 376; 379].

Одним из его важных аспектов является разведение насекомых, численность которых в природе постоянно уменьшается [37; 38; 432; 499]. Среди них можно выделить 2 категории – эстетические для человека объекты

(в основном это ярко окрашенные тропические и субтропические виды насекомых) [547; 548] и виды, подлежащие охране [298; 299]. Одним из эффективных путей восстановления популяций исчезающих видов является разработка методов их лабораторного культивирования [40; 41; 299; 345; 377; 378; 380; 501]. Использование зоокультуры редких насекомых перспективно также в целях поддержания устойчивого состояния естественных популяций в резерватах и переселения этих видов в восстанавливаемые биотопы. Получаемый биоматериал дополнительно может быть использован для пополнения музейных коллекций и изготовления наглядных пособий, необходимых при подготовке специалистов природоохранного профиля.

Известны работы по разведению исчезающих видов пчелиных [87] и малой сатурнии (*Eudia pavonia* L.) [298]. В.А. Барсов и Е.Л. Воробейчик показали возможность разведения жуков-ксилофагов, занесенных в Красную книгу Украины в категории исчезающие [20]. Это – жук-олень (*Lucanus cervus* L.), жук-отшельник (*Osmoderma eremita* Scop.), усач большой дубовый западный (*Cerambyx cerdo* L.). Опубликованы положительные результаты культивирования некоторых бабочек: дубового бражника (*Marumba quercus* L.), бражника мертвая голова (*Acherontia atropos* L.) [122; 377; 606]. Известна методика разведения орденской ленты малиновой (*Catocala sponsa* L.) и некоторых других редких и исчезающих видов [365]. Разработана методика непрерывного культивирования павлиноглазки-артемиды (*Actias artemis* Brem.), являющейся реликтовым видом Дальнего Востока [198].

С 2003 г. инсектарий Московского зоопарка проводит научные исследования по теме: «Разработка методов содержания и разведения в культуре редких видов насекомых» [55; 123; 376], направленные на создание лабораторных популяций редких европейских видов насекомых: степной дыбки (*Saga pedo*), гладкой бронзовки (*Netocia aeruginosa*). В 2005 г. были получены два редких вида жуков, разведение которых с целью сохранения вида в условиях европейских зоопарков осуществляется в соответствии со специальными международными программами и Племенными книгами. Это

– эндемики островов Малого Антильского архипелага: жук-геркулес (*Dynastes hercules hercules*) и пальмовый жук (*Polposipus herculeanus*) с Сейшельских островов (остров Фрегат), включенные в Красную книгу МСОП.

Разведение насекомых является неотъемлемой частью биологического метода защиты растений [204; 207; 325; 438; 580; 589]. Постепенное вытеснение химических средств биологическими обусловлено значительным загрязнением агроценозов планеты. Разрабатываются промышленные биотехнологии для производства энтомологических препаратов [335]. Особое внимание при этом уделяется влиянию различных факторов на онтогенез разводимых видов [342–344]. В настоящее время значительно увеличиваются объемы применения биометода в закрытом грунте. В отдельных землях Германии его удельный вес составляет 97% [531]. Это целенаправленное использование энтомофагов – личинок златоглазки (*Chrysopa*), наездников [336; 357; 358]. Повсеместно в тепличных хозяйствах широко используется клоп *Orius laevigatus*, предназначенный для борьбы с трипсами [303].

В последние годы усилия многих научных учреждений направлены на разработку методов биологической индикации токсикантов в окружающей среде, связанные с интенсификацией и глобализацией загрязнения [44; 51; 163; 203; 248; 302; 350; 394; 513]. Насекомые являются одной из наиболее эффективных для подобного рода исследований группой животных [147; 150; 180; 337]. Широкую известность получили работы по оценке состояния окружающей среды, основанные на: показателях биоразнообразия энтомофауны и динамики численности отдельных видов в экосистемах [530; 581; 597]; изучении накопления загрязнителей в организме насекомых, оценке их физиологических, биохимических и цитогенетических характеристик [52; 192; 193; 352; 467]. Разработан способ биоиндикации, основанный на использовании различных морфо-анатомических аномалий у насекомых [332].

Разработанные нами методы получения высокожизнеспособного

биоматериала тутового шелкопряда позволяют использовать его для решения различных задач, в том числе и проблем связанных с охраной природы. В последние годы тутовый шелкопряд нашел применение как тест-объект для определения токсичности остаточных количеств инсектицидов. Для детальной сравнительной токсикологической оценки инсектицидов трудно найти более подходящий объект, который позволит получить максимально полную картину испытаний [74; 368; 468; 509; 516; 528; 535; 536; 552; 596; 611]. Известные современные методики для определения токсичности воды с использованием в качестве тест-объектов инфузорий и ракообразных [59; 138; 289; 349; 364; 425] не всегда удовлетворяют требованиям биоиндикации..

Из всех представителей чешуекрылых насекомых фитофагов только разведение тутового шелкопряда позволяет получить не только одновозрастной, и даже одночасовой биоматериал нужного пола (благодаря использованию меченых по полу пород), находящийся в нужном физиологическом состоянии (до или после линьки, до начала питания и др.) [341]. Тутовый шелкопряд - идеальный объект для выяснения механизмов овицидного действия инсектицидов, так как позволяет получать яйца в необходимом количестве и нужного возраста [140]. Куколки в коконах – удобный объект для оценки действия фумигантов.

В настоящее время, возможно его применение для определения остаточных количеств инсектицидов в продуктах питания [45; 134]. Преимущество метода в том, что определение проводят на гусеницах-мурашах, которые в ходе определения не требуют кормления. Тутовый шелкопряд является удобным объектом изучения механизма действия хемотростероидов, а также других биологически активных веществ [130]. Необходима детальная разработка и расширение спектра возможностей использования данного вида в качестве тест-объекта биоиндикации.

Кроме того, культура тутового шелкопряда широко используется в экспериментальной эмбриологии, цитологии и генетике [16; 18; 538; 601;

602], генной инженерии [559]. Наряду с дрозофилой тутовый шелкопряд является одним из наиболее изученных в генетическом отношении объектов. Создана карта хромосом тутового шелкопряда [601], что позволяет изучать влияния мутагенов на его хромосомный аппарат [602].

Примеры действия химических соединений разных групп на организмы животных и человека отражены в литературе [138; 270; 562]. Однако сведения о влиянии техногенного загрязнения биосферы на жизнеспособность насекомых довольно разноречивы [405; 497; 588]. В этом плане интересен анализ, проведенный В.Б. Чернышевым [404]. Исследуя влияние загрязнения на насекомых, он подчеркивает первостепенную роль его воздействия на кормовые растения, от полной их гибели до ослабления и существенного изменения химизма листа и его кормовой ценности. Автор отмечает более интенсивное влияние загрязнения на листогрызущих насекомых (в связи с загрязнением листовой поверхности) и практически полное отсутствие влияния на сосущих насекомых и минеров. По мере ослабления растений под действием загрязнителей отмечено значительное увеличение численности ксилобионтов [275]. При высоком уровне загрязнения отмечается снижение численности чешуекрылых (Голутвин, 1983, цит. по [404; 405]. Анализ публикаций, касающихся изменения видового состава доминирующих видов вредителей сада за последние 50 лет, показывал, что такие виды как боярышница, златогузка, кольчатый шелкопряд, в современных садах практически полностью исчезли, уступив место минерам (в основном молям) и сосущим насекомым [272; 273]. Сознвая многофакторный характер причин таких изменений (смена ассортимента сортов плодовых насаждений, новое поколение используемых инсектицидов, интенсивные технологии и др.), мы считаем, что техногенное загрязнение экосистем имеет несомненное влияние на смену видового состава вредителей.

Список видов насекомых, выращиваемых в лабораторных условиях, чрезвычайно велик, а история использования насекомых в качестве объектов

экспериментальных исследований в разных областях современной энтомологии и смежных дисциплин насчитывает многие десятилетия [142]. В своей работе А.Н. Князев [173] указывает только некоторые из широко используемых видов: *Acheta domesticus* L., *Apis mellifera* L., *Barathra brassicae* L., *Bombyx mori* L., *Calliphora vicina* R.-D., *Drosophila melanogaster* Mg., *Gryllodes supplicans* Walk., *Gryllus argentinus* Sauss., *G.bimaculatus* De Geer, *G. campestris* L., *Lasius niger* L., *Liris niger* Fabr., *Locusta migratoria* L., *Musca domestica* L., *Periplaneta americana* L., *Phaeophilacris bredoides* Kalt., *Pyrrhocoris apterus* L., *Schistocerca gregaria* Forskal, *Tenebrio molitor* L., *Trichogramma principium* Sug. et Sor.

Успешное развитие перечисленных направлений практического использования культур насекомых требует стабильной наработки большого количества биоматериала и, следовательно, организации массового производства насекомых

Таким образом, анализ современного состояния, затронутых выше проблем, показал не достаточный уровень изученности гомеостатических свойств искусственных популяций насекомых используемых в программах технической энтомологии. Необходимо теоретическое обоснование и экспериментальное доказательство существования механизмов устойчивости и способности к адаптивной регуляции в искусственно созданных популяциях при длительном культивировании. Комплексный подход к изучению динамики структурных параметров культур насекомых во время оптимизации процесса культивирования позволит повысить эффективность целевых программ массового разведения насекомых.

До наших исследований не были разработаны целевые программы оптимизации структурных параметров насекомых при разведении, не достаточно разработан арсенал способов контроля качества культур. По нашему мнению необходим новый подход к разработке экспресс-методов контроля жизнеспособности насекомых, а также способов контроля структурных параметров популяций, базирующийся на знаниях механизмов

гомеостазирования данных систем.

Все это вызвало необходимость проведения комплексных исследований приведенных в данной диссертации, имеющих несомненную актуальность.

ГЛАВА 2

ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты исследования

Для проведения экспериментальных работ были выбраны объекты одного из наиболее многочисленных по видовому составу отрядов насекомых – чешуекрылых (Lepidoptera). Исследования проводили на трех видах – тутовом шелкопряде (*Bombyx mori* L., Bombycidae), непарном шелкопряде (*Lymantria dispar* L., Lymantriidae) и зерновой моли (*Sitotroga cerealella* Oliv., Gelechiidae). Выбор объектов обусловлен значительным хозяйственным значением изучаемых видов, их широким распространением, достаточной изученностью биологии и экологии, специфичностью технологии их разведения для задач практического использования, что позволяет наиболее полно изучить затронутые в работе вопросы и достичь поставленных целей.

Тутовый шелкопряд – основной продуцент сырья для шелкоперерабатывающей промышленности, единственный полностью одомашненный вид среди насекомых, который не может развиваться без опеки человека и в диком виде не встречается. Непарный шелкопряд – один из самых распространенных и опасных вредителей сельского и лесного хозяйства [287; 305]. Его выращивание в лабораторных условиях необходимо для решения задач биометода путем наработки и использования энтомопатогенных препаратов. Зерновая моль – широко распространенный полевой и амбарный вредитель. В промышленных масштабах культивируется для нужд биометода для получения яиц, используемых для разведения трихограммы.

Для установления общебиологического характера выявленных нами закономерностей в работе были использованы данные сравнительного анализа результатов отбора по признаку продолжительности жизни в

культуре тутового шелкопряда и лабораторной популяции комнатной мухи (Diptera, Muscidae: *Musca domestica* Linneus, 1758) на начальных стадиях селекции (совместная работа с Беньковский Г. В. Маркина, Беньковская, 2015).

Для исследования влияния приемов оптимизации на биологические показатели при разведения редких и исчезающих видов насекомых было использовано два вида бабочек, занесенных в Красную книгу Украины (категория «уязвимые») – *Zerynthia polyxena* Denis et Schiffermuller, 1775 (Papilionidae) и *Saturnia pyri* Schrank, 1802 (Saturniidae). Отбор исходного материала проведено в естественных условиях. Яйца Поликсены было собрано на *Aristolochia clematitis* L. в Харьковской области, коконы грушевой сатурнии – на Крымском полуострове (окрестности г. Керчь) в 2007 году. Насекомых удерживали в садах при оптимальных гигротермических условиях на естественном корме.

Таким образом, для экспериментального анализа механизмов поддержания гомеостаза были выбраны модельные объекты, которые позволяют наиболее полно исследовать процессы, происходящие в искусственных популяциях насекомых во время длительного культивирования, разработать новые приемы оптимизации структурных параметров культур насекомых, как для программ биологического метода защиты растений, так и программ разведения насекомых – продуцентов сырья и продуктов питания, с целью повышения их жизнеспособности и продуктивности.

2.2. Материалы и методика проведения работ

Исследования проводились в 2001-2015 гг. на кафедре зоологии Харьковского национального педагогического университета им. Г.С. Сковороды и на экспериментальной базе Института шелководства НААН Украины в лаборатории технологии производства коконов и грены тутового

шелкопряда (г. Мерефа, Харьковской области).

При работе с тутовым шелкопрядом были использованы породы, районированные в Украине, характеризующиеся стабильными породными показателями (табл.2.1) и гибриды на их основе.

Таблица 2.1

**Основные биологические характеристики использованных в
экспериментах пород тутового шелкопряда**

Порода, гибрид	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса кокона, г	Урожай коконов с 1 г гусениц, кг
Белококонная-1 улучшенная (Б-1 ул.)	92,5	1,9	4,3
Белококонная-2 учшенная (Б-2 ул.)	93,0	1,9	4,4
Советская 5	73,1	1,6	2,6
Украинская 11	94,4	2,0	4,6
Украинская 12	79,85	2,0	3,7
Украинская 13	68,9	1,7	3,6
Украинская 14	68,5	2,0	3,2
Украинская 17	69,4	2,1	3,8
Украинская 19	70,6	2,0	3,6
Украинская 20	74,6	2,2	3,6
Украинская 21	79,5	1,9	3,3
Украинская 26	76,1	1,9	79,5
Мерефа 6	95,2	2,1	4,6
Мерефа 7	92,0	2,1	4,7
Мерефа 8	85,75	2,0	3,64
Скороспелая 2	79,3	1,8	3,62

Для экспериментов с непарным шелкопрядом использовали биоматериал, полученный в лаборатории защиты леса УкрНИИ лесного

хозяйства и агролесомелиорации им. Г.М. Высоцкого. Исходным материалом служили гусеницы непарного шелкопряда, собранные в Великобурлукском лесничестве Купянского лесхоза Харьковской области (фаза подъема численности), в Цюрюпинском лесничестве Херсонской области (фаза кризиса). Отдельные эксперименты были проведены с Алуштинской, Волынской и Керченской популяциями непарного шелкопряда.

В опытах с зерновой молью использовали культуру, разводимую на ячмене, полученную путем скрещивания Харьковской и Белгородской линий. Условия культивирования соответствовали рекомендованным [428].

Исследования с тутовым шелкопрядом проводили в весенний и летний сезоны выкормки, в большинстве опытов – на оптимальном и пессимальном агрофонах. Гигротермические условия содержания и режим кормления соответствовали действующим в Украине рекомендациям [80; 132; 346; 347; 425]. В оптимальных условиях гигротермической режим в помещении и качество корма соответствовали стандартным нормам, которые действуют на территории Украины [346; 347]. При выкормке гусениц на пессимальном фоне температура воздуха в помещении была ниже оптимальной на 2-3⁰С, влажность на 8-10%, а частота кормления в 2 раза ниже стандартных норм в третьем и в 3 раза в четвертом, пятом возрастах. Инкубацию грен, выкормку гусениц, папильонаж, а также хранение грен в период летне-осеннего покоя и зимовки, проводили согласно стандартным методикам разведения шелкопряда [276; 346; 347; 425]. При проведении исследований в соответствии с общепринятыми методиками [333; 151] учитывали и определяли такие биологические и хозяйственно ценные показатели тутового шелкопряда [425]:

- Количество гусениц в 50, 100 мг, шт.;
- Жизнеспособность гусениц, %;
- Жизнеспособность яиц, %;
- Жизнеспособность куколок, %;
- Среднюю массу кокона, г;

- Урожай коконов с 1 г гусениц, кг;
- Сортвой состав коконов, %;
- Общее количество яиц в кладке, шт.;
- Индивидуальная средняя плодовитость самок, шт.;
- Соотношение полов, %;
- Масса куколок, г;
- Шелконосность, % ;

Кроме того, учитывали: интенсивность хемотаксиса гусениц-мурашей (шт.); количество самцов, которые прореагировали на запах раствора бомбиколла, (%); интенсивность фототаксиса, (%); продолжительность периода выкормки (в днях).

Жизнеспособность (Ж) – одна из характеристик популяции, довольно стабильно наследуемая в пределах конкретных условий обитания [425], это способность особей выживать до определенного момента жизненного цикла. Определяли по формуле:

$$Ж = \frac{K_{\text{выживших}}}{K_{\text{исходных}}} \times 100, \quad (2.1)$$

где $K_{\text{выживших}}$ – количество выживших на определенной стадии особей, шт.; $K_{\text{исходных}}$ – исходное количество особей данной стадии развития, шт.

Жизнеспособность определяли для каждой стадии (яйца, гусеницы, куколки, имаго) или, в целом, в зависимости от эксперимента.

Урожай коконов ($У_k$) – масса сырых коконов (кг), полученных в результате выкормки тутового шелкопряда, определяли по формуле:

$$У_k = \frac{K \cdot M}{3}, \quad (2.2)$$

где K – количество гусениц в 1 г навески, шт.; M – масса полученных коконов в единице навески, г, 3 – количество гусениц в навеске.

Среднюю массу коконов определяли по формуле:

$$СМК = M / N, \quad (2.3)$$

где, СМК - средняя масса кокона (учитывали сортовые коконы); M – вес сортовых коконов, г; N – количество сортовых коконов, шт. Для определения

средней массы кокона во всех повторностях общий вес сортовых коконов делили на их количество.

Для определения пола (по морфологическим признакам), оболочку кокона в верхней части взрезали и извлекали куколку. Расчеты соотношения полов проводили по формуле:

$$\text{Соотношение полов} = \frac{Лс}{Л} ; \frac{Лс-к}{Л} , \quad (2.4)$$

где, Лс - количество куколок-самцов, шт.; Лс-к - количество куколок-самок, шт.; Л - количество здоровых куколок, шт.

Шелконосность коконов самок и самцов определяли как отношение массы оболочки к массе кокона, выраженное в процентах.

$$Ш_k = (M_o / M_k) \times 100\% \quad (2.5)$$

где M_o – масса оболочки; M_k – масса кокона.

Среднюю индивидуальную плодовитость самок тутового шелкопряда определяли путем подсчета количества яиц в выборке из 20-25 самок, откладывающих яйца, причем отдельно по каждой породе. При этом фиксировали количество оплодотворенной, неоплодотворенной и дефектной грены (сухой, деформированной и т.д.).

Процент отрождения гусениц определяли по количеству оживших и не оживших яиц. Образцы грены брали в трехкратной повторности с дальнейшим определением среднего значения показателя. Вычисления проводили по формуле:

$$\text{Отрождение(\%)} = \frac{A - H}{A} \times 100\% , \quad (2.6)$$

где, A – количество яиц в инкубированном образце, шт.; H – количество не оживших (темных) яиц, шт.

Для определения сортового состава коконов (отношение их количества к общему количеству всех коконов), образцы сортировали в соответствии с требованиями ГОСТа 3707-55 (действие ГОСТа продлено в Украине). Процент сортовых коконов вычисляли по формуле:

$$C_c = (K_c / K_z) \times 100, \quad (2.7)$$

где, Сс - сортовой состав коконов, %; Кс - количество сортовых коконов, шт.; Кз - общее количество коконов, шт.

Во время проведения выкормок использовали кладки семей, в каждой из которой насчитывалось 600–700 яиц с долей отрождения гусениц не ниже 91–93 %. В остальных вариантах на выкормки набирали по 50–100 мг гусениц-мурашей с помощью весового метода в трехкратной повторности с параллельной фиксацией навесок спиртом.

Куколок собирали и взвешивали на 4–5-е сутки после окукливания. Затем их разделяли по полу и инкубировали при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$ и относительной влажности воздуха 70–80 % в течение 10–16 суток до вылета имаго. Количество мертвых коконов (глухарей) выражали в процентах (соотношение глухарей к общему количеству здоровых коконов).

При проведении выкормок без диапаузы для ряда исследований осуществляли солянокислое оживление грены (предупреждение диапаузы) по определенной методике [425].

Устойчивость биоматериала к низким температурам определяли на стадии имаго с экспозицией времени – 6 минут и температуры – 17°C . Скрещивание с самками проводили после проявления двигательной активности в течение первых 30 минут.

В связи с тем, что в энтомологических исследованиях ряд показателей (отрождение гусениц, жизнеспособность и другие) принято подавать в процентах к исходному количеству взятого биоматериала, в таблицах основной части работы приведены результаты статистической обработки не абсолютных чисел, а их процентное отображение. Такой прием в биометрии допустим, так как исходное количество биоматериала в каждом из вариантов равно [199].

Для определения исходного количества гусениц-мурашей использовали весовой метод. На торсионных весах отбирали навески по 50 мг гусениц-мурашей в трехкратной повторности. Каждую навеску фиксировали в отдельной пробирке с 70% спиртом, а затем в чашке Петри подсчитывали

количество гусениц. Среднее количество гусениц-мурашей принимали за исходное количество личинок. Общее количество яиц в кладке определяли путем подсчета их в каждой индивидуальной кладке и выведения их среднего значения. Учитывали кладки десяти имаго-самок.

Выращивание культуры непарного шелкопряда проводили в оптимальном для вида гигротермическом режиме. Гусениц выращивали на искусственной питательной среде (ИПС), предложенной Л.А. Дубко [115]. Готовую среду стерилизовали на водяной бане 40 минут. После охлаждения смеси до $+55^{\circ}\text{C}$ к ней добавляли аскорбиновую кислоту и метабен, растворенные в этиловом спирте, а также 3 мл ветеринарного тривитамина. Среду хранили при температуре $(+2\text{--}+5)^{\circ}\text{C}$. Инкубацию яиц и воспитание всех стадий непарного шелкопряда проводили при температуре $+23\pm 2^{\circ}\text{C}$ и влажности воздуха $80\pm 5\%$, освещение осуществлялось круглосуточно лампами дневного света. Перед инкубацией яйца обеззараживали 6 %-ной перекисью водорода в течение 15 минут. Выращивание гусениц осуществляли в чашках Петри по 20 в младших и по 10 штук – в старших возрастах.

С учетом разницы в отрождении гусениц непарного шелкопряда из яиц и отставания их в развитии, варианты закладывали в 1-й день появления третьего возраста, что в значительной мере повышало однородность состава гусениц.

Бабочек непарного шелкопряда содержали без доступа прямых солнечных лучей, поскольку установлено, что свет отрицательно влияет на частоту спариваний и откладку яиц. Субстратом для откладки яиц служила фильтровальная бумага. Хранение яиц осуществляли в первые 30 дней после откладки при температуре $23\pm 1^{\circ}\text{C}$, а в дальнейшие 3–4 месяца при температуре $2\pm 1^{\circ}\text{C}$, что обеспечивало благоприятные условия для прохождения видом эмбриональной диапаузы [286]. В ходе исследований с непарным шелкопрядом учитывали следующие показатели: жизнеспособность гусениц (%); среднюю массу куколок самцов и самок (мг);

среднюю плодовитость самок (шт.); продолжительность жизни самок (дни); отрождение гусениц из яиц (%), которые определяли по формулам, представленным выше.

Культивирование зерновой моли проводили при оптимальных для вида условиях – температуре +23–25°C, относительной влажности воздуха 15 – 16 %%. Весь цикл развития проходит за 30 – 45 дней, что позволяет получать за год 8 – 12 поколений. Как правило, в одном зерне пшеницы, ржи, ячменя поселяется одна гусеница, в зернах кукурузы – по две – три . Установлено, что питание зерновой моли на высоколизиновой кукурузе ускоряет развитие особей, повышает плодовитость самок [428]. Гусениц привлекают зерна кукурузы с высоким содержанием амилопектина, а бабочки более охотно откладывают яйца на высоколизиновые зерна кукурузы, чем на обычные.

С момента внедрения гусениц до вылета имаго развитие проходит в пищевом субстрате. Оптимальная температура для откладки яиц – 21–25°C [428]. Период яйцекладки растянут – 4–12 дней [433]. Основную массу яиц бабочки откладывают за первые пять дней.

В ходе исследований с зерновой молью учитывали следующие показатели: жизнеспособность гусениц (%); среднюю массу куколок самцов и самок (мг); среднюю плодовитость самок (шт.); среднюю массу яиц (мг); продолжительность жизни самок (дни); отрождение гусениц из яиц (%). Жизнеспособность личиночной стадии зерновой моли определяли по проценту зараженных зерен ячменя, отбирая четыре повторности по 100 зерен в каждой на 20-й день после начала заражения, анализируя их путем вскрытия зерен.

Статистическую обработку результатов исследования, корреляционный и дисперсионный анализы проводили по общепринятым методикам [199; 258] с использованием компьютерной программы MS Excel 2010 и с помощью пакета прикладных статистических программ Statistica 6,0.

2.3. Особенности методики проведения отдельных исследований

Изучение динамики структурных параметров популяций насекомых (на примере всех исследуемых видов чешуекрылых) в зависимости от пространственного распределения проводили в нескольких направлениях.

2.3.1. Изучение пространственной структуры популяций

Исследования приуроченности насекомых по расположению особей в пространстве техноценоза (верхней и нижней частях коконника) проводили путем разделения и отбора коконов в ряду поколений в следующих вариантах:

1. Отбор на протяжении четырех поколений особей тутового шелкопряда, завивающих коконы в верхней части коконника.
2. Отбор на протяжении четырех поколений особей тутового шелкопряда, завивающих коконы в нижней части коконника.
3. Последствие отбора по месту расположения на коконниках (верх, низ).

Каждому варианту соответствовал контроль, где воздействие на насекомых не производилось и они культивировались в обычных для вида условиях.

Для изучения влияния повышенной плотности содержания гусениц (на примере тутового шелкопряда) на биологические показатели потомства изучены следующие варианты:

1. Контроль – выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, рекомендованной агроправилами.
2. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, меньше рекомендованной в два раза.
3. Выкормка гусениц тутового шелкопряда на площади, меньше рекомендованной в три раза.

Изменение площади содержания проводили, начиная с третьего возраста, руководствуясь принятыми в шелководстве нормами [347]. Данные исследования проводились на оптимальном (ОПФ) и пессимальном (ПФ) агрофонах.

2.3.2. Изучение возрастной структуры популяций

Изучение возрастной структуры (на примере тутового шелкопряда) проводили путем отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц в течение 5-и поколений по следующей схеме

1. Выкормка гусениц тутового шелкопряда без применения отбора (контроль);
2. Отбор 75% первоперелинявших гусениц II возраста (75%);
3. Отбор 50% первоперелинявших гусениц II возраста (50%);
4. Отбор 25% первоперелинявших гусениц II возраста (25%).

Опыт по отбору бабочек-самок по продолжительности жизни (в течение пяти поколений) включал следующие варианты:

1. Отбор бабочек-самок с максимальной продолжительностью жизни («Мах»);
2. Отбор бабочек-самок с минимальной продолжительностью жизни («Мин»).

Для отбора потомства от самок-долгожителей, индивидуальные пакеты с бабочками, проверяли через 10 дней после откладывания яиц. При этом, для следующей выкормки, отбирали только потомство от живых особей. Объем выкормки составлял 50 мг гусениц-мурашей на вариант в трехкратной повторности.

Дополнительно проводили изучение динамики параметров половой структуры, при оптимизации позволяющей отобрать наиболее жизнеспособный материал. Использовали метод отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц [168] и отбор на нетипичный кормовые

раздражители. Эксперимент проводили на меченной по полу породе Советская 5 и он включал следующие варианты:

- культивирование без оптимизации 100% самцов.
- культивирование без оптимизации 100% самок.
- культивирование 100% самцов после отбора по интенсивности хемотаксиса на шелковицу.
- культивирование 100% самок после отбора по интенсивности хемотаксиса на шелковицу.
- культивирование 100% самцов после отбора по интенсивности хемотаксиса на одуванчик.
- культивирование 100% самок после отбора по интенсивности хемотаксиса на одуванчик.
- культивирование 100% самцов после отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.
- культивирование 100% самок после отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.
- совместное культивирование 50% самцов и 50% самок без оптимизации.
- совместное культивирование 50% самцов и 50% самок после отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.
- совместное культивирование 75% самцов и 25% самок без оптимизации.
- совместное культивирование 75% самцов и 25% самок после отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.
- совместное культивирование 25% самцов и 75% самок без оптимизации.
- совместное культивирование 25% самцов и 75% самок после отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.

Все варианты включали по три повторности, по 50 мг (120 шт.) гусениц-мурашей в каждой.

2.3.3. Изучение половой структуры популяций под действием стресс-факторов

Исследования проводили на породах тутового шелкопряда – Советская 5, Белококонная-1 улучшенная и Белококонная-2 улучшенная. Породу Советская 5 (меченная по полу порода) использовали в качестве теста для определения изменений соотношения полов в культуре тутового шелкопряда.

В качестве факторов влияния выбраны низкие температуры и пары сернистого эфира. Целью эксперимента было установление отличий в жизнеспособности самцов и самок при охлаждении (содержание при температуре $+2^{\circ}\text{C}$), а также изучение динамики соотношения полов на всех этапах онтогенеза насекомых.

Существование экологических, поведенческих и физиологических различий между особями мужского и женского пола [174; 390; 540] под действием стресс-факторов, послужили основанием для использования в экспериментах пары сернистого эфира для исследования динамики соотношения полов в ходе онтогенеза. Обработку грены парами эфира проводили во время наивысшей интенсивности внешнего газообмена – перед массовым выходом гусениц-мурашей. Опыт включал такие варианты:

1. Выкормка гусениц первого массового дня выхода, без обработки грены парами эфира («Контроль»).
2. Выкормка гусениц первого массового дня выхода, из грены обработанной парами эфира («Эфир»).

Каждый вариант включал три повторности, по 50 мг гусениц в каждой. Обработку грены парами эфира проводили в стеклянном эксикаторе с притертой крышкой на протяжении 30 минут. Учитывали все вышеприведенные в подразделах 2.2.1 и 2.3.2 показатели.

Анализ влияния низких температур на половую структуру проводили на всех стадиях развития тутового шелкопряда

В первый массовый день выхода гусениц-мурашей из яиц их помещали в холодильник ($t = + 2\text{ }^{\circ}\text{C}$). Каждый день проводили учет количества живых и погибших гусениц. В опыте было по три повтора для каждого варианта. По результатам учета, в соответствии вариантов опыта, рассчитывали жизнеспособность гусениц-мурашей самцов и самок по дням охлаждения и соотношение полов для породы Советская-5. Использовали грену зимнего хранения и грену после солянокислого оживления. Для дальнейших исследований использовали гусениц V возраста. Отдельно гусениц-самцов и гусениц-самок (деление по морфологическим признакам) помещали в пакеты по 10 шт. В каждом варианте соответственно породы и пола было по 10 повторностей. Пакеты находились в холодильнике, при $t = + 2\text{ }^{\circ}\text{C}$. Каждый день проводили учет живых и погибших гусениц в каждом пакете соответственно вариантов опыта. Учитывали жизнеспособность гусениц каждого варианта. Виценаведений режим охолодження було застосовано також на стады лялечки та ымаго.

2.3.4. Изучение динамика жизнеспособности популяций

Исследования проводили с породой Б-2 улучшенная. На протяжении шести поколений была проведен отбор в противоположных направлениях на повышение и понижение жизнеспособности. Изучены следующие варианты:

- выкормка породы Б-2 улучшенная на протяжении 6-ти поколений без отбора (контроль);
- отбор на повышение жизнеспособности на протяжении 6-ти поколений на оптимальном фоне (ОПФ);
- отбор на повышение жизнеспособности на протяжении 6-ти поколений на пессимальном фоне (ПФ);
- отбор на понижение жизнеспособности на протяжении 6-ти поколений на оптимальном фоне (ПФ);
- отбор на понижение жизнеспособности на протяжении 6-ти

поколений на пессимальном фоне (ПФ).

Каждый вариант включал 3 повторности по 100 мг гусениц-мурашей (220 шт.) Учитывали следующие показатели: жизнеспособность гусениц, %; разность между показателем жизнеспособности в контроле и в варианте отбора того же поколения (например $F_{1 \text{ контроль}} - F_{1 \text{ отбор}}$); индивидуальную плодовитость самок, шт; соотношение полов. Селекцию наиболее жизнеспособного материала осуществляли, используя известные в шелководстве методики:

- отбор высокожизнеспособных особей гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса на традиционный кормовой раздражитель – шелковицу белую (*Morus alba* L.) [301];

- отбор первоперелинявших на второй возраст гусениц [140];

- отбор коконов первых 2-х дней завивки [425];

- отбор бабочек первых 3-х дней лёта [151; 425;].

Отбор наименее жизнеспособного материала на стадии гусениц-мурашей, проводили на нетрадиционный кормовой раздражитель – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Webb. ex Wigg.) [71; 72].

2.3.5. Изучение особенностей хеморецепции

Анализ структурных параметров в отношении ольфакторной ориентации насекомых проводили, используя известный в шелководстве прием отбора гусениц-„мурашей” по интенсивности хемотаксиса согласно методике О.З. Злотина, Л.М. Остапенко [301]. Отбор гусениц на нетипичный кормовой раздражитель, был предложен исходя из анализа биохимического состава листа шелковицы и изучения потребностей гусениц в основных группах питательных веществ. Для эксперимента были отобраны растения, наиболее сходные по химическому составу с листвой шелковицы, привлекающие гусениц, но не являющиеся полноценными заменителями традиционного корма [71]. Опыт включал следующие варианты:

1. Контроль – отбор гусениц-мурашей по реакции на запах листвы шелковицы (*Morus alba* L.).

2. Отбор гусениц-мурашей по реакции на запах листвы одуванчика лекарственной (*Taraxacum officinal* Wigg).

3. Отбор гусениц-мурашей по реакции на запах листвы скорцонеры испанской (*Scorzonera hispanica* L.).

4. Отбор гусениц-мурашей по реакции на запах листьев маклюры (*Maclura pomifera* RAF.).

Данные исследования проводились на оптимальном (ОПФ) и пессимальном (ПФ) агрофонах. При этом (на протяжении трех поколений) отбраковывали гусениц-мурашей, привлеченных запахом нетрадиционных кормовых раздражителей в течение 40 минут, а основную массу особей (после отбраковывания) выкармливали для контрольной проверки их жизнеспособности и продуктивности.

В целях оптимизации культуры тутового шелкопряда, путем отбраковки гусениц первого возраста на нетипичный кормовой раздражитель, поставлены эксперименты со следующими вариантами:

1. Контроль – отбор гусениц-мурашей по реакции на запах листьев шелковицы.

2. Выкормка оставшихся гусениц-мурашей после отбраковки на запах листьев одуванчика лекарственного.

3. Выкормка оставшихся гусениц-мурашей после отбраковки на запах листьев скорцонеры.

4. Выкормка оставшихся гусениц-мурашей после отбраковки на запах листьев маклюры.

2.3.6. Изучение зависимости интенсивности трофотаксиса от жизнеспособности насекомых

Исследования проводили с использованием культуры тутового

шелкопряда (порода Б-2 улучшенная), популяций непарного шелкопряда, собранных в природе из очагов разной фазы градации, а также двухлетней лабораторной культуры зерновой моли.

Биоматериал, отобранный из очага, где фиксировалось начало роста численности, имел следующие биологические параметры: вес куколок – 1,6-3,4 г; число яиц в яйцекладках – 1000-1200 шт., отрождение гусениц – 96%. Биоматериал из очага находящегося в фазе кризиса имел вес куколок – 0,38-0,62, число яиц в яйцекладке насчитывало 10-150 шт., отрождение гусениц – 32%.

Каждый вариант опытов насчитывал три повторности по 50 мг гусениц для тутового шелкопряда и зерновой моли (110 штук на 1 повторность) или десять повторностей по 25 штук для гусениц для непарного шелкопряда.

1. Изучение трофотаксиса тутового и непарного шелкопрядов. Для установления связи между интенсивностью трофотаксиса и уровнем жизнеспособности особей изучаемых видов, был использован способ отбора гусениц после выхода из яйца на пергаментную бумагу, натертую кормовым растением [301]. Для тутового шелкопряда, как привлекающий сигнал, использовали листья шелковицы белой, для непарного шелкопряда – дуба обыкновенного. На выкормку отбирали гусениц, которые на протяжении 30 минут переползли на не натертую сторону бумаги (ослабление интенсивности привлечения), как наиболее чувствительных. В контрольном варианте отбирали гусениц перешедших на натертую сторону бумаги. За 30 минут это составляло 100% особей. Отбор экспериментального материала проводили с 6 до 8 часов утра. Для натирания бумаги использовали зрелый лист шелковицы и дуба, срезанный в естественных условиях произрастания непосредственно перед экспериментом.

2. Изучение фототаксиса тутового и непарного шелкопрядов. Для установления связи показателя жизнеспособности популяции [155] и интенсивности проявления фототаксиса использовали известный в шелководстве способ отбора гусениц после инкубации с затемнением [425].

На выкормку отбирали гусениц, вышедших в первые 40 минут после начала освещения яиц. Освещение проводили люминисцентными лампами дневного света с 16 до 18 часов. (Лампа OSRAM L 18Вт/72-965 BIOLUX, световой поток – 1050-1100 лм.)

3. Изучение чувствительности самцов к половому феромону самок тутового и непарного шелкопрядов. До начала работ готовили экстракт полового аттрактанта самок тутового и непарного шелкопрядов согласно принятой методике [116]. В качестве растворителя использовали метиленхлорид. Концентрация экстракта составляла – в 1см³ растворителя 5 желез вергильных самок. Методом разведения активность полученного экстракта была доведена до $1 \cdot 10^{-12}$ – $1 \cdot 10^{-14}$ для экспериментов с тутовым шелкопрядом и $1 \cdot 10^{-6}$ – $1 \cdot 10^{-10}$ для экспериментов с непарным шелкопрядом. Самцов переносили в помещение в котором до этого никогда не было самок, рассаживали на листы бумаги (4 повторности по 100 шт) на расстоянии 5 см друг от друга. Далее к антеннам самца (на расстоянии 2 см) подносили кончик стеклянной палочки, предварительно погруженный в экстракт полового аттрактанта самок с активностью $1 \cdot 10^{-12}$ для тутового и $1 \cdot 10^{-10}$ для непарного шелкопрядов. Для предотвращения полета самцов, непарного шелкопряда фиксировали на листьях энтомологических булавками за одно крыло. Тестирование проводили через два часа после выхода самцов в утреннее время (с 8 до 10). О наличии ответной реакции самца судили по тестовым признакам – движение антенн, передних лапок, подгибание брюшка, «танец ухаживания». Самцов реагировавших на аттрактант спаривали. Потомство самок, спаренных с самцами контроля (без отбора на аттрактант) и варианта в котором производили отбор, выращивали отдельно по стандартной для вида методике. Для тутового шелкопряда на выкормку брали по 100 мг гусениц-мурашей (220 шт.) в 3-кратной повторности. Для непарного шелкопряда отбирали 10 повторностей по 25 штук гусениц 1-го возраста.

4. Изучение трофотаксиса зерновой моли. Нами было показано, что

гусеницы зерновой моли из нижних слоев субстрата более жизнеспособны. Это дало основание предположить, что именно у этих особей интенсивность проявления трофотаксиса будет выше. Отбор гусениц проводили следующим образом. В контроле, зерна ячменя, перед выходом гусениц из яиц, смачивали водой (25 мл на 1 кг ячменя). Во втором варианте, зерна ячменя смачивали (опрыскивали распылителем во время перемешивания) отваром молотых зерен кукурузы (25 мл на 1 кг зерна) для увеличения привлекательности субстрата (Злотин и др., 1976). Температура отвара +20° С. Зерно разных вариантов засыпали в ёмкости, сконструированные таким образом, чтобы после выхода из яиц гусеницы имели свободный доступ к любому варианту корма (рис.1).

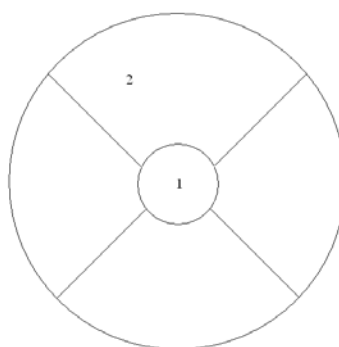


Рис. 2.1. Емкость с кормовым субстратом.

1 – место размещения яиц зерновой моли; 2 – отделения для кормового субстрата.

Через 20 дней отбирали пробы зерна, (5 повторностей по 100 зерен), определяя его зараженность, и жизнеспособность гусениц (в %). В данном случае зараженность зерна является свидетельством о интенсивности хемотаксиса. Интенсивность фототаксиса гусениц зерновой моли (вид характеризуется отрицательным фототаксисом) определяли по количеству зараженного зерна верхних и нижних слоев субстрата [23].

2.3.7. Разработка способов контроля качества культур насекомых

Экспериментальное обоснование способа оценки жизнеспособности

пород и гибридов тутового шелкопряда при отборе гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса в течении 15 мин. после 12-ти часового голодания проводили на оптимальном и пессимальном агрофонах в весеннюю и летнюю выкормки.

Суть метода определения качества культуры на стадии гусеницы, заключалась в тестировании гусениц-мурашей в день массового выхода из грены по интенсивности хемотаксиса на запах кормового растения. Опыт включал такие варианты:

1. Контроль – выкормка породы и гибрида тутового шелкопряда с отбором по хемотаксису гусениц-мурашей в течении 30 мин (по стандартной методике).

2. Выкормка породы и гибрида тутового шелкопряда с отбором по хемотаксису гусениц-мурашей в течении 15 мин (без предварительного голодания).

3. Выкормка породы и гибрида тутового шелкопряда с отбором по хемотаксису гусениц-мурашей в течении 15 мин после 12-ти часового голодания.

Каждый вариант включал 3 повторности по 50 мг каждая. Для ослабления сигнала (при отборе наиболее жизнеспособных особей), пергаментный лист накладывали натертым боком кверху. Отбор проводили на протяжении 30 (контроль) и 15 минут.

В ходе экспериментов учитывали следующие показатели: жизнеспособность грены, %; жизнеспособность гусениц, %; жизнеспособность куколок, %; общую жизнеспособность, %; урожай коконов, кг с 1г гусениц; интенсивность хемотаксиса, %. Общую жизнеспособность (V) определяли по формуле [155]:

$$V = V_1 \times V_2 \times V_3 \times 100\% \quad (2.9)$$

где V_1 – жизнеспособность грены, V_2 – жизнеспособность гусениц, V_3 – жизнеспособность куколок (абсолютные единицы).

2.3.8. Определения гетерозиготности популяций насекомых

Способ определения гетерозиготности, основывался на зависимости между интенсивностью проявления хемотаксиса и уровнем жизнеспособности (соответственно – гетерозиготности) популяций насекомых.

Для проведения эксперимента было использовано три искусственных популяции шелкопряда с разным уровнем гетерозиготности на базе породы Белококонная -2 улучшенная (Б-2 ул.):

1. Б-2 ул. – партеногенетическая линия (особи которой несут только наследственные признаки матери) – гомозиготная линия;
2. Б-2 ул. – чистая порода, как искусственно созданная человеком группа особей, биологические признаки которой передаются потомкам (потомки имеют признаки обоих родителей) – условно гетерозиготная;
3. Межвидовой гибрид Б-2 ул. х Б-1 ул. – гетерозиготные особи, имеющие гибридную силу – высокая гетерозиготность.

Образцы грены каждого варианта (по 2 г в трех повторностях) инкубировали в одинаковых по размеру емкостях при +24⁰С на основе методики [425], описанной выше. Утром, после выхода гусениц из яиц (обычно на 11-й день) на них клали бумажные листки (на 30 минут), которые заранее (за час) были натерты листвой шелковицы для привлечения гусениц-мурашей. Листки бумаги клали обратной (не натертой) стороной для ослабления привлекающего запаха. Параллельно на выкормку отбирали гусениц в 3-х повторностях по 50 мг (108 шт.) каждая из гусениц-мурашей.

2.3.9. Разработка нового экспресс-метода оценки жизнеспособности непарного шелкопряда

При подборе исходного материала для опыта была использована установленная Б.М. Кондорським зависимость между размером яйцекладки и

жизнеспособностью яиц непарного шелкопряда [182]. Были отобраны кладки с различным содержанием яиц (от 10 до 1020) для обеспечения разного уровня жизнеспособности исходного материала. Яйца очищали от волосков, делали средний образец смеси в каждой категории кладок, откуда выбирали по три образца (100 шт. яиц в каждом) для тестирования по интенсивности хемотаксиса. Яйца инкубировали в термостате при температуре $- + 23^{\circ}\text{C}$, относительной влажности воздуха - 75% и 16-ти часовом световом дне. Параллельно формировали варианты из каждой категории кладок для выкормки гусениц и определения их жизнеспособности. Выкормку гусениц непарного шелкопряда проводили в чашках Петри на искусственной питательной среде [115] по 10 особей в 10 повторностях каждого варианта.

В основу разработки нового экспресс-метода оценки жизнеспособности непарного шелкопряда было положено установленную зависимость между интенсивностью проявления хемотаксиса гусеницами тутового шелкопряда (способность выползать на запах листьев кормового растения), что только что вышли из яиц, и их жизнеспособностью. А также сведения о связи степени ольфакторной ориентации насекомых с их биологическими показателями [159; 301].

Проверку возможности использования установленной зависимости для оперативного прогноза массовых размножений непарного шелкопряда было проведено путем анализа материала с различных по состоянию популяций вида. В эксперименте были использованы выборки из двух популяций непарного шелкопряда - Волынской и Керченского. Материал был собран летом 2006 года. Кладки непарного шелкопряда были обработаны 6% раствором перекиси водорода и, после вывода из диапаузы, культивировались в лабораторных условиях при оптимальном гидротермическом режиме и постоянном кормлении искусственной питательной средой. Для определения состояния исследуемых популяций были определены следующие популяционные характеристики: жизнеспособность яиц,%; жизнеспособность гусениц,%; жизнеспособность

куколок,%; индивидуальная плодовитость самок, шт.; количество неоплодотворенных яиц,%. Интенсивность хемотаксиса определяли вышеуказанным способом.

2.3.10. Биоиндикация состояния окружающей среды с использованием гусениц-мурашей тутового шелкопряда

Первым требованием для такого рода исследований должно быть наличие однородности исходного биоматериала по всем биологически значимым показателям (одинаковое происхождение, генетическая и физиологическая однородность).

Опыты по биоиндикации базово состояли из следующих вариантов:

1. Контроль – содержание биоиндикаторов (тест-объектов) в условиях идентичных с другими вариантами, но с гарантированным отсутствием загрязнителя.

2. Эталон – содержание биоиндикаторов в аналогичных условиях, но с влиянием на него токсиканта в концентрациях, обеспечивающих гибель в пределах 10-100% (смертность в пределах до 10% возможна в контрольном варианте и рассматривается как естественная).

3. Влияние на биоиндикатор действительного техногенного загрязнения во время его экспонирования в зоне действия загрязнителя в течение суток. В это время контрольный вариант и эталон экспонируются в тех же условиях, но расположенных в специальных устройствах, которые гарантируют отсутствие нахождения токсиканта извне.

При невозможности предварительного определения природы загрязнителя, эталонный вариант должен состоять из нескольких составляющих, имитирующих возможные токсиканты.

В качестве тест-объекта для биоиндикации брали гусениц-мурашей тутового шелкопряда чувствительных пород Б-1 ул. И Б-2 ул. Гусениц отбирали для тестирования весовым методом по 50 мг.

Определение инсектицидов. Опыты по биоиндикацией загрязнения окружающей среды инсектицидами проводили на гусеницах-мурашах тутового шелкопряда одного времени выхода из яиц в день их отрождения по следующей схеме.

1. Контроль – кормление гусениц-мурашей листьями шелковицы с плантаций, где попадание инсектицидов было невозможным.
2. Кормление гусениц-мурашей листьями шелковицы с плантаций с различной степенью загрязнения инсектицидами.

При исследованиях использовали существующие методы определения количественных показателей токсичности (СК – смертельная концентрация), путем установления доз инсектицида, вызывающих определенный эффект на тест-объекте по средней для популяции дозе (СК50%, СК90% и т.д.). Для этого токсичность определяли экспериментально, выделяя группы тест-объекта, на которые воздействовали разными дозами инсектицида и через определенное время (в зависимости от группы инсектицида) определяли эффект, выражая его показатели по отношению к контролю. Был получен определенный статистический ряд, в котором эффект возрастал в зависимости от концентрации инсектицида. Для получения прямой линии зависимости эффекта действия от дозы, использовали метод пробит-анализа, переводя проценты в условные единицы – пробиты, приведенные в специальных таблицах. Этот способ нами взят в качестве прототипа для дальнейших разработок.

В течение 2009-2010 годов было проведено 3 серии опытов. Брали широкий диапазон концентраций фосфорорганического инсектицида фосфамида (от 0 до 0,1 мг / л) - что вызывало гибель гусениц от 0 до 100%. Каждая концентрация испытывалась в 5-ти кратной повторности (по 30 гусениц в повторности). Для определения практических пределов чувствительности биоиндикаторы гусениц-мурашей использовали метод сухой пленки [74]. Наблюдение за гибелью гусениц-мурашей проводили до начала гибели гусениц в контроле. Во время проведения опыта освещения

было естественным, температура воздуха в термостате 25°C, влажность воздуха – 90%. Учет погибших гусениц проводили ежедневно. Результаты наблюдений обрабатывали статистически (значимость различий определяли с помощью t-критерия Стьюдента) [199]. Полученные результаты (значение процента погибших) переводили в пробиты, условные единицы, для установления линейной зависимости и определения эффекта (смертности) от определенной дозы инсектицида. По полученной корреляционной зависимости определяли границы чувствительности биоиндикаторы дозе инсектицида.

В дальнейшем (2011 год) была проведена серия опытов, в которых дозы (концентрации) фосфамида отвечали дозам в предыдущих исследованиях (от 0% до 0,1 мг / л -8 концентраций), а температурный режим менялся. Было проверено действие более высокой – + 30 ° С, и более низкой – + 20 ° С по отношению к оптимальной температуре содержания насекомых. Каждый вариант опыта насчитывал 5 повторностей. Определялись средние данные по каждой концентрации. Выбор фосфамида как токсиканта связан с установленной зависимостью повышения токсичности данного препарата при повышении температур в пределах + 20-30° С [9]. Учет гибели гусениц проводили ежедневно в течение 4-х суток. Для определения зависимости эффекта от концентрации токсиканта полученные результаты гибели гусениц были переведены в пробиты и статистически обработанные [199].

С целью изучения возможного загрязнения пестицидами отдельных биотопов, листья с шелковиц, расположенных рядом с полем, обработанным инсектицидом Marshal (Маршал) 250ЕС (в концентрации 0,01% по действующему веществу), давали гусеницам-мурашам один раз и наблюдали за их гибелью. Параллельно брали три раствора препарата Marshal (Маршал) 250ЕС (0,01%, 0,001%, 0,0001%) и также скармливали гусеницам для определения количества инсектицида, попавший на лист шелковицы при обработке. Повторность опыта 3-кратная по 58 гусениц-мурашей в каждой. В контроле использовали чистые листья шелковицы (опрыснутые кипяченой

водой). Учет гибели по вариантам проводили до начала гибели гусениц в контроле. Гусениц-мурашей содержали при +25° С и влажности воздуха – 75%.

Определение солей тяжелых металлов в воде. В связи с тем, что при оценке качества воды учитывается принцип аддитивности (однонаправленности действия), в опытах использованы пробы воды из источников, содержащих соли тяжелых металлов: кобальт, цинк, кадмий, медь, а также образец с содержанием смеси этих солей. В контроле использовали очищенную воду.

В колбы наливали по 1 л воды и помещали по 3 облиственных побега шелковицы (35-40 см длиной) на 2 суток. Гусениц-мурашей тутового шелкопряда в течение трех последующих суток (раз в сутки) кормили листьями шелковицы из соответствующих вариантов. Повторность опыта трехкратная, по 58 гусениц в повторности. После чего гусениц не кормили и помещали в холодильную камеру, при 5°С. Ежедневно проводили учет погибших особей, начиная с первого дня кормления. Опыты включали три последовательные серии. Содержание солей тяжелых металлов в листьях шелковицы и воде определено на рентген-флюорисцентном спектрофотометре СР-25.

Определение солей тяжелых металлов в почве.

В качестве тест-объектов были взяты лабораторные культуры двух видов насекомых: тутового шелкопряда и непарного шелкопряда. Оценку загрязнения почв солями тяжелых металлов проводили в двух направлениях:

1. Однолетние побеги шелковицы высаживали в ящики с образцом грунта, взятого для биоиндикации, до появления на них настоящих листьев. Этими листьями ежедневно кормили гусениц-мурашей (по разу в день), до полной их гибели.

Для лабораторных опытов были отобраны образцы песка (по 1 кг) из карьера (в трех повторностях на вариант). Каждый образец помещали в деревянные ящики. Содержание солей тяжелых металлов (в образцах песка)

в пределах ПДК (фоновое значение) оказалось: для никеля – 2 мг / кг, кобальта – 2мг/кг, цинка – 4 мг/кг. Контроль увлажняли дистиллированной водой. Почву в других вариантах увлажняли из расчета 400 мл раствора солей тяжелых металлов, содержавших никель, кобальт, цинк, кадмий. На кормление отбирали по 58 штук гусениц-мурашей породы Б-1 ул. на каждую повторность.

2. Для исследований были выбраны четыре биоценоза со следующими уровнями загрязнения: нормальный (условный контроль), субнормальный, неблагоприятный, крайне неблагоприятный. Для объективной характеристики состояния техногенного загрязнения выбранных биоценозов был взят наиболее стабильный показатель загрязнения — содержание солей тяжелых металлов (СТМ) в верхнем слое почвы (20 см). Содержание СТМ определяли с помощью рентген-флуоресцентного спектрометра СРМ – 25 в Институте монокристаллов НАН Украины (г. Харьков) по принятой методике [49].

В качестве тест-объекта были выбраны гусеницы тутового и непарного шелкопрядов. Для кормления гусениц тутового шелкопряда использовали листья шелковицы белой, а непарного шелкопряда — листья дуба черешчатого, накапливающие продукты техногенного загрязнения в листе. Лист для каждого варианта заготавливали на соответствующем по уровню техногенного загрязнения участке. На выкормку отбирали гусениц одного дня выхода из яиц (по 100 штук для каждого варианта), в трех повторностях. По результатам выкормки учитывали жизнеспособность гусениц (%), как отношение количества выживших особей к взятым на выкормку [81]. Для проверки возможности биотестирования уровней загрязнения биоценозов параллельно была изучена интенсивность таксисов у потомства предложенных тест-объектов. При этом, мы руководствовались установленным нами правилом зависимости интенсивности проявления таксисов от уровня жизнеспособности популяций насекомых [145]. Были сформированы и изучены следующие варианты:

1. Контроль — плантации шелковицы в долине р. Ржавчик (правый берег) и дубовый лес на левом берегу р. Ржавчик — район с незначительным техногенным загрязнением (2-й уровень – нормальный).

2. Посадки шелковицы и дуба в парке Артема (г. Харьков) — (3-й субнормальный уровень загрязнения).

3. Посадки деревьев шелковицы и насаждения дуба вдоль автотрассы Москва – Симферополь в районе п. Высокий (Харьковский район, Харьковская область). Район с 4-м неблагоприятным уровнем техногенного загрязнения.

4. Посадки шелковицы и дуба рядом с цементным заводом г. Балаклея Харьковской области. (5-й крайне неблагоприятный уровень техногенного загрязнения).

Особенности проведения отдельных экспериментов представлены в соответствующих главах работы.

ГЛАВА 3

МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО ГОМЕОСТАЗА ПРИ РЕГУЛИРОВАНИИ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ

В практике лабораторного и технологического разведения насекомых вопрос о стабильности воспроизводства культур и линий имеет первостепенное значение.

Знание общих принципов и конкретных механизмов популяционной авторегуляции дает возможность разработать новые подходы к направленному воздействию на популяционные структуры при проведении плановых мероприятий по регуляции численности важных для человека видов.

В этой связи основной целью наших исследований было изучение механизмов поддержания популяционного гомеостаза в искусственно созданных популяциях насекомых. В работе был использован предложенный И.А. Шиловым [419] подход, согласно которому выделяются важнейшие функциональные категории: поддержание адаптивного характера пространственной структуры популяции; регуляция плотности населения; поддержание генетической структуры популяции.

3.1. Динамика пространственно-этологической структуры искусственных популяций насекомых и механизмы её саморегуляции

Наиболее показательными критериями пространственно-этологической структуры популяций являются общий характер видоспецифических местообитаний, степень привязанности к территории, наличие и характер агрегации. Формы пространственного размещения могут меняться во времени и зависят от наличия пищевых ресурсов, микроклимата, сезонных явлений, а также динамики численности. Возникающие при этом различия

физиологических и поведенческих показателей особей или их отдельных групп представляют собой адаптивные варианты видового типа пространственной структуры популяций.

Разведение насекомых в техноценозе сопровождается нарушением характера пространственной структуры популяции, свойственной данному виду в природе. Повышение плотности содержания особей отрицательно влияет на интенсивность эндокринных процессов у насекомых, их поведенческие реакции и общую жизнеспособность культур. Поэтому разработка приемов оптимизации пространственной структуры культур насекомых – важнейшая из задач технической энтомологии [130; 190; 218; 244; 261]. Считается, что длительное культивирование зачастую приводит к вырождению и гибели культуры. Это объясняется, с одной стороны, тем, что выращивание насекомых осуществляется в зоне оптимума, где действие факторов естественного отбора ослабевает. Именно поэтому современная техническая энтомология располагает целым арсеналом методов оптимизации искусственных популяций насекомых, разработанных в соответствии с целями программ разведения и особенностями биологии и экологии культивируемых видов [130; 191]. Однако, ни один из предлагаемых методов не учитывает структурную организацию культивируемой популяции.

Нами рассмотрена возможность оптимизации искусственных популяций насекомых с учетом их структурной организации. Разработана комплексная программа, позволяющая всесторонне изучить эти вопросы [218; 244]. Учтено, что срабатывание механизмов саморегуляции при разведении может существенно снизить эффективность разрабатываемых методов оптимизации биоматериала. Поэтому мы сочли целесообразным изучить пространственную структуру культур насекомых и механизмы её поддержания.

Заданная экспериментатором, либо техническими условиями культивирования, пространственная однородность техноценоза при

выращивании тутового шелкопряда, приводит к достаточно равномерному распределению особей на коконниках в период окукливания. Это создает впечатление, что особи не отдают определенного предпочтения месту окукливания на коконнике. Нами была изучена пространственная структура экспериментальных культур насекомых путем деления и отбора в ряду поколений особей, имеющих приуроченность к определенному месту окукливания в пространстве техноценоза.

Опыты включали следующие варианты:

1. Отбор на протяжении четырех поколений особей тутового шелкопряда, завивающих коконы в верхней части коконника.
2. Отбор на протяжении четырех поколений особей тутового шелкопряда, завивающих коконы в нижней части коконника.
3. Последствие отбора тутового шелкопряда по месту расположения на коконниках (верх, низ).
4. Отбор на протяжении шести поколений особей непарного шелкопряда в зависимости от места окукливания (верх, дно инсектария).
5. Последствие отбора по месту окукливания непарного шелкопряда.
6. Отбор на протяжении шести поколений зерновой моли по глубине проникновения в кормовой субстрат (до 1 см – верхний слой, 3–4 см – нижний слой).
7. Последствие отбора зерновой моли по глубине проникновения в кормовой субстрат (до 1 см – верхний слой, 3–4 см – нижний слой).

Каждому варианту соответствовал контроль, где на насекомых не воздействовали, а культивировали в оптимальных для вида условиях.

Оптимизация пространственной структуры популяции тутового шелкопряда показала, что под действием направленного отбора по пространственному предпочтению формируются генотипы, имеющие разные биологические показатели. Так, в четвертом поколении отбора по расположению коконов на коконнике отмечена значимая разница ($p < 0,001$) в жизнеспособности между особями, завивающими коконы в верхней и

нижней частях коконника (на 6 %). Средняя масса коконов из верхней части коконника превысила на 10 % среднюю массу коконов из нижней части коконника (Бачинская, Маркина, 2002). Популяция демонстрировала быстрый ответ на отбор, изменяя пространственную структуру. К четвертому поколению 97 и 98 % особей завивали коконы в нижней и, соответственно верхней частях коконника при отборе в заданном направлении (рис. 3.1). Среди потомства отбираемых в каждом поколении росла доля особей с соответствующим признаком. Это свидетельствует о сохранении высокого уровня изменчивости и, следовательно, гетерогенности популяции по этому признаку.

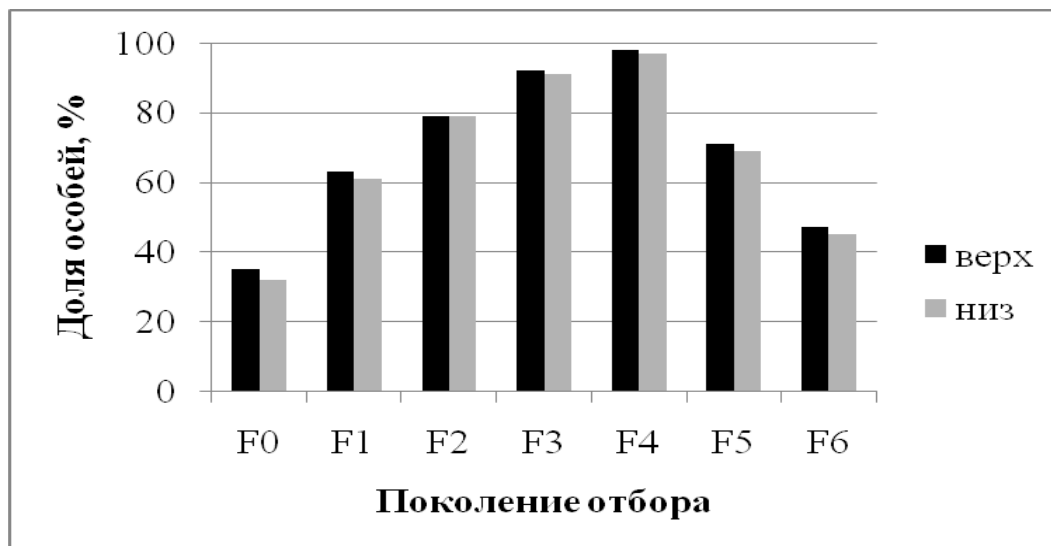


Рис. 3.1. Изменение пространственной структуры культуры тутового шелкопряда в ряду поколений (по распределению завиваемых коконов)

Объективным показателем состояния культуры в исследованной ситуации является динамика ответа на отбор по показателю жизнеспособности, вычисленному с поправкой на контроль.

Представленные данные свидетельствуют о снижении жизнеспособности по отношению к родительскому поколению в обоих вариантах отбора (рис. 3.2).



Рис. 3.2. Динамика жизнеспособности популяции тутового шелкопряда при оптимизации пространственной структуры и после её прекращения

Снижение показателя массы коконов происходило по-разному в вариантах отбора (рис. 3.3). Отбор особей из нижней части коконников приводил к равномерному снижению массы кокона. При отборе особей из верхней части коконника данный показатель колебался.

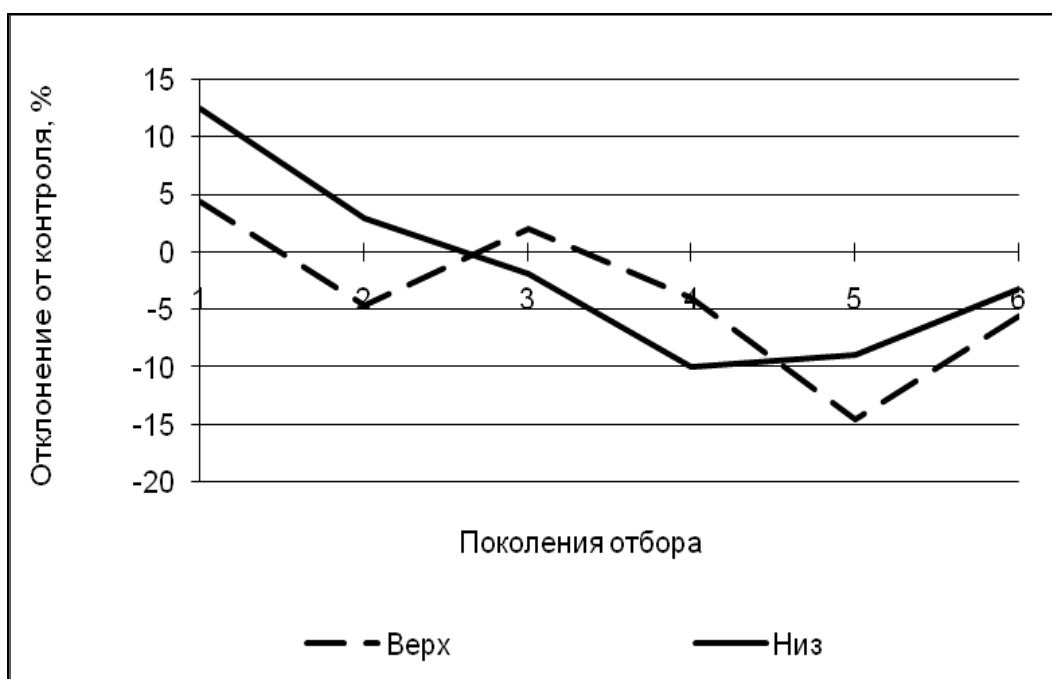


Рис. 3.3. Динамика массы кокона тутового шелкопряда, вычисленной с поправкой на контроль при оптимизации пространственной структуры по месту завивки коконов

По нашему мнению, поддействием отбора происходит снижение степени адаптированности популяции. После прекращения давления отбора анализ показателей в варианте последействия показал стремление популяции к восстановлению исходной пространственной структуры (рис. 3.1). По-видимому, это связано со стремлением популяции к более рациональному использованию пространства, что обеспечивает успешное выживание особей. Происходит восстановление прежнего генотипического состава, и гусеницы оптимально используют коконник для завивки коконов. Отмечается выравнивание биологических показателей культуры в двух вариантах и значимое увеличение жизнеспособности особей по сравнению с контролем. Возврат к оптимальным структурным параметрам связан с проявлением гомеостатических свойств популяции.

Для анализа механизмов данного явления была изучена динамика половой структуры популяции при регулировании пространственных параметров. Полученные данные свидетельствуют о значимых изменениях соотношения полов в ходе отбора (табл. 3.1). С увеличением его давления к третьему поколению, в варианте верхнего расположения коконов, значимо возрастает доля самок.

В четвертом поколении повышается показатель жизнеспособности (до контрольного уровня) в верхней части коконника. По-видимому, увеличение общей численности популяции (за счет размножения большего количества самок) приводит к увеличению гетерогенности, и, как следствие, повышению жизнеспособности популяции. Поэтому после прекращения отбора отмечается быстрый возврат к средним для культуры показателям. В варианте, где особи предпочитали нижнее расположение коконов, доля самок уменьшалась, но возврат к исходным показателям после прекращения отбора все же происходил.

Таблица 3.1

**Соотношения полов в популяции тутового шелкопряда в опыте по
регулированию пространственной структуры в ряду поколений**

Поколение	Вариант расположения на коконнике	Соотношение полов, %	
		самки	самцы
F ₀	Верхняя часть	51,2 ± 1,12	48,9 ± 0,65
	Нижняя часть	49,4 ± 0,93	50,6 ± 0,47
F ₁	Верхняя часть	42,7 ± 2,65	57,4 ± 2,65
	Нижняя часть	47,0 ± 0,6	53,0 ± 0,62
F ₂	Верхняя часть	49,2 ± 1,28	50,8 ± 1,15
	Нижняя часть	38,2 ± 1,85*	61,7 ± 1,43*
F ₃	Верхняя часть	64,4 ± 1,24*	35,6 ± 1,87*
	Нижняя часть	55,6 ± 0,89	44,4 ± 1,96
F ₄	Верхняя часть	40,7 ± 1,31	59,3 ± 1,14
	Нижняя часть	32,1 ± 1,72	67,9 ± 1,37
F ₅	Верхняя часть	38,2 ± 1,31	61,9 ± 0,96
	Нижняя часть	46,8 ± 1,14	53,2 ± 1,32
F ₆	Верхняя часть	48,5 ± 0,95	51,5 ± 1,42
	Нижняя часть	46,7 ± 1,54	53,4 ± 1,61

Примечание: * $p < 0,01$ (различия значимы относительно F₀); F₀ – ; F₁–F₆ – поколения.

Для подтверждения общебиологического характера полученных закономерностей был проведен анализ изучаемых показателей на культуре непарного шелкопряда (рис. 3.4).

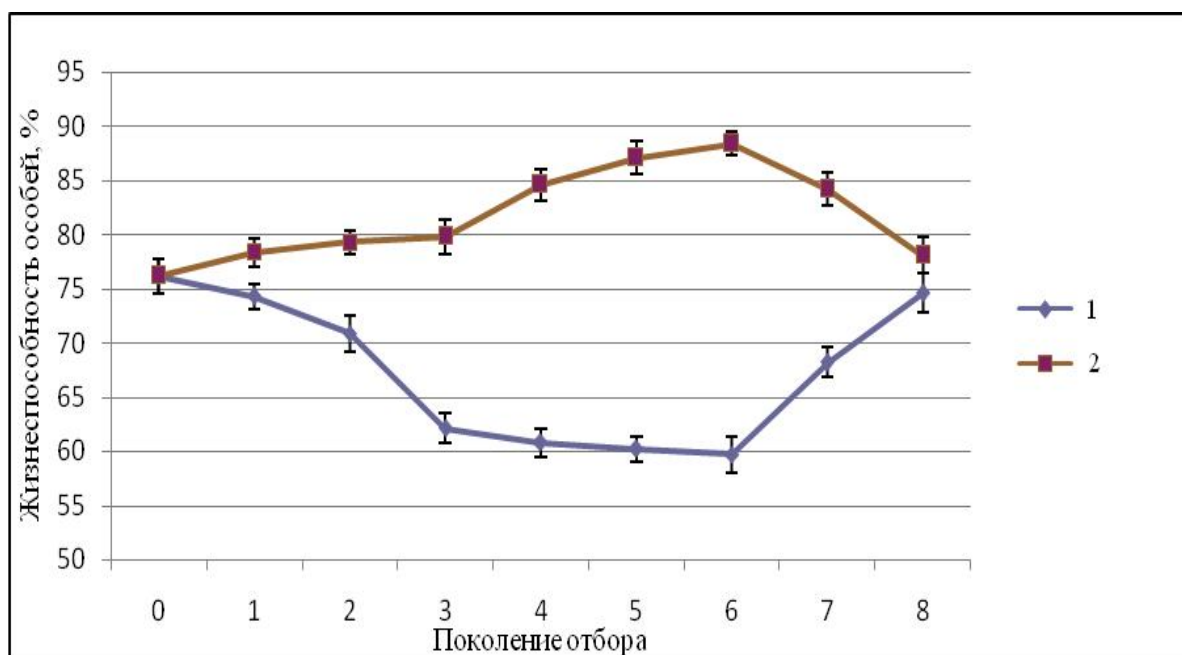


Рис. 3.4. Динамика жизнеспособности гусениц непарного шелкопряда при регулировании пространственной структуры популяции и после прекращения отбора (1 – верхняя часть сосуда, 2 – нижняя часть сосуда)

Регулирование пространственной структуры непарного шелкопряда проводили на основании предположения о существовании прямой связи между двигательной активностью гусениц и их жизнеспособностью, что было показано ранее для тутового шелкопряда [388]. Особи, полученные в результате отбора на протяжении 6-ти поколений гусениц, окукливающихся на крышках (большая двигательная активность гусениц), имели более высокие показатели жизнеспособности, чем потомство особей, окукливающихся на дне банки (меньшая двигательная активность гусениц). Ранее было показано существование прямой связи между двигательной активностью гусениц и жизнеспособностью потомства у непарного шелкопряда [23].

Следует отметить, что популяции непарного и тутового шелкопрядов по-разному реагировали на отбор в зависимости от места окукливания. Жизнеспособность культуры непарника постоянно увеличивалась или уменьшалась в зависимости от направления отбора, а с третьего поколения значительно отличалась от контроля в обоих вариантах. Это свидетельствует о

высоком уровне изменчивости популяции и устойчивости вида, обитающего в природе, к меняющимся факторам среды.

Прекращение отбора особей непарного шелкопряда по месту окукливания привело к восстановлению показателей жизнеспособности до контрольного уровня (7 и 8 поколения). Значимых изменений в половой структуре сформированных генотипов не отмечено. К шестому поколению значительно возросла масса куколки и индивидуальная плодовитость самок в варианте отбора особей, окуклившихся вверху (табл. 3.2).

Таблица 3.2

Биологические показатели непарного шелкопряда из разных мест окукливания при оптимизации пространственной структуры и после её прекращения

Поколение отбора	Место окукливания	Индивидуальная плодовитость, шт. яиц	Средняя масса куколок, мг	
			самки	Самцы
F ₀	верх	384 ± 25	775 ± 4,28	388 ± 1,14
	низ	378 ± 17	832 ± 5,81	365 ± 1,35
F ₆	верх	864 ± 13*	1341 ± 3,32 *	849 ± 1,18 *
	низ	347 ± 21	789 ± 7,13	603 ± 1,81
F ₇ последствие отбора	верх	589 ± 16	975 ± 3,32	667 ± 2,72
	низ	387 ± 15	728 ± 3,25	458 ± 1,98
F ₈ последствие отбора	верх	432 ± 31	759 ± 3,15	373 ± 2,43
	низ	391 ± 26	781 ± 2,85	368 ± 3,18

Примечание: *p<0,01 (различия значимы относительно F₀); F₀ – F₈ – поколения.

Это способствовало восстановлению пространственных структурных параметров и биологических показателей культуры после прекращения отбора. Полученные данные согласуются с жизненной стратегией вида в

природе, согласно которой, наиболее подвижные и жизнеспособные особи мигрируют и расширяют ареал вида, способствуя его сохранению [169].

Дополнительно, данное явление было изучено и на лабораторной культуре зерновой моли (ситотроги), разводимой на ячмене и полученной путем скрещивания двух культур – Харьковской и Белгородской линий. По существующей технологии производства яиц ситотроги, при ее культивировании на ячмене, четко прослеживается нерациональность использования гусеницами пищевого субстрата, а именно – сосредоточение основной части гусениц в верхних слоях зерна. Это происходит потому, что гусеницы, отродившиеся в первый день, заселяют верхние слои зерна.

Гусеницы, отродившиеся в последующие дни, пытаются повреждать уже пораженные зерна, что заканчивается их гибелью или отпором со стороны предыдущих «хозяевам» и заселением ближайших зерен. Только незначительная часть гусениц проникает в более глубокие слои, а большая часть зерна остается неиспользованной. Перемешивание зерна в период перед выходом гусениц приводит к более равномерному распределению зараженных (заселенных) зерен в общей массе зерна, но не к повышению его заселенности [512; 612].

Для анализа гомеостатических характеристик культуры ситотроги был использован прием регулирования пространственной структуры культуры, основанный на разной двигательной активности особей, определяющей проникновение в субстрат. Анализ динамики пространственного распределения особей в ряду поколений проводили, определяя заселение зерен ячменя верхних (до глубины 1 см) и нижних (3–4 см) слоев. На протяжении шести поколений для заражения зерна использовали гусениц двух вариантов, – отбираемых из верхних и нижних слоев субстрата, а в 7-м и 8-м поколениях проводили контрольные выкормки, без отбора (табл. 3.3).

В результате отбора в течение 6-и поколений жизнеспособность ситотроги из нижних слоев субстрата значительно превышала контроль и жизнеспособность ситотроги из верхнего слоя.

Таблица 3.3

**Биологические показатели ситотроги после отбора в ряду поколений
по пространственному расположению в субстрате**

Слой субстрата, поколения	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса самки, мг	Средняя плодовитость самки, шт. яиц	Продолжительность жизни самок, дней	Доля яиц, из которых вышли гусеницы, %
Контроль, F ₀	85,2±1,3	8,2±3,4	21,5±2,1	17,0±1,3	82,3±3,3
Верхний (после 3-х поколений отбора)	83,4±1,2	8,2±3,1	19,3±4,7	16,8±1,6	80,1±4,1
Нижний (после 3-х поколений отбора)	88,4±1,1 *	9,4±3,0	24,2±3,1	18,1±1,4	85,7±3,8
Верхний (после 6-ти поколений отбора)	83,8±1,4	8,1±3,7	19,4±3,0	17,0±1,9	81,0±3,9
Нижний (после 6-ти поколений отбора)	94,9±1,6 *	9,6±3,3	28,3±3,3	19,6±2,0	89,9±2,0 *
F ₇ – последствие отбора	87,3±1,1	8,7±3,0	21,4±4,1	18,1±1,1	82,1±1,8
F ₈ – последствие отбора	84,7± 1,3	8,6±2.9	20,8±5,1	18,1±1,7	81,6±1,4

*Примечание:** – $p < 0,01$ (различия значимы относительно F₀); F₀ – F₈ – поколения.

Значимо выше оказался и показатель отрождения гусениц из яиц нижнего слоя. Прослеживается тенденция повышения массы самок бабочек, их средней плодовитости и продолжительности жизни особей.

После прекращения отбора в течение двух последующих поколений отмечено восстановление показателей до уровня контроля. В ходе отбора

отмечено изменение пространственной структуры популяции зерновой моли. Прекращение отбора способствовало восстановлению исходной структуры в течение двух поколений (рис. 3.5). Это связано, как и у непарного шелкопряда, прежде всего с изменением индивидуальной плодовитости самок.

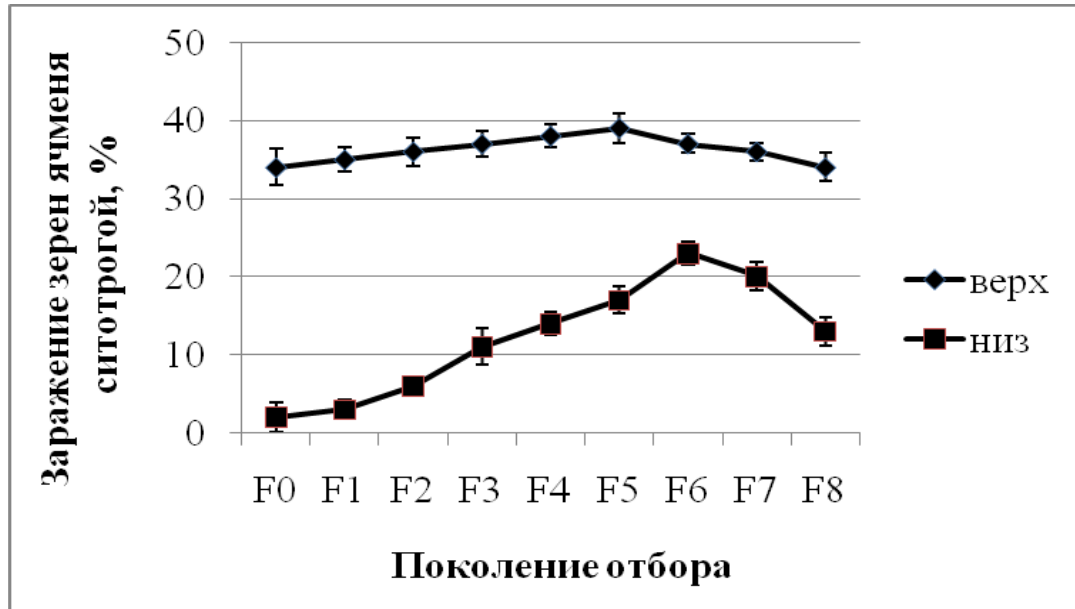


Рис. 3.5. Динамика пространственной структуры культуры зерновой моли под действием отбора (верх – верхняя часть зернового субстрата, низ – нижние слои субстрата)

Таким образом, оптимизация пространственной структуры искусственных популяций насекомых, способствует формированию генотипа, отвечающего целям программ разведения, а также – приводит к нарушению оптимальных структурных параметров популяции. При прекращении действия направленного отбора отмечается восстановление структурных параметров и биологических показателей до исходного уровня. При этом механизм поддержания гомеостатических свойств у исследованных видов отличался. У адаптированного к условиям техноценоза тутового шелкопряда саморегуляция происходит за счет изменения половой структуры (изменения доли самок), что отражается на общей численности особей в следующем поколении. У непарного шелкопряда и зерновой моли

(виды встречающиеся в природе) восстановление оптимальной структурной организации осуществляется за счет увеличения индивидуальной плодовитости самок. Таким образом, культуры достаточно быстро начинают увеличивать гетерогенность.

Поэтому, любое изменение структурных параметров популяции снижает уровень их адаптированности к изменяющимся условиям среды. Это может снизить выживание вида в кризисной ситуации. Однако, за счет преадаптивных свойств генотипа популяции, срабатывают механизмы ее возврата к оптимальной структурной полиморфности.

3.2. Механизмы поддержания гомеостаза искусственных популяций при повышенной плотности содержания насекомых

Ранее нами изучены вопросы изменения характера пространственной структурированности искусственных популяций в условиях техноценоза [25; 244; 261]. Установлено, что увеличение плотности содержания насекомых отрицательно сказывается на жизнеспособности культуры. Это связано с нарушением характера эндокринных процессовежима содержания культур, недостатком корма при переуплотнении, ранениями, наносимыми особями друг другу. Плотность культивирования остается наиболее значимым и чаще всего оптимизируемым фактором. Механизмы, а также роль структурных параметров в поддержания устойчивости искусственных популяций насекомых в условиях повышения плотности содержания остаются слабо изученными.

Целью дальнейших исследований являлось изучение механизмов функционирования искусственных популяций насекомых (на примере тутового шелкопряда) в условиях повышенной плотности содержания насекомых, а также выяснение роли половых и возрастных структурных параметров в поддержании устойчивости популяций в условиях техноценоза.

Эксперименты проводили на оптимальном (ОПФ) и пессимальном

(ПФ) агрофоне. Опыт включал следующие варианты выкормки гусениц тутового шелкопряда:

- на площади, рекомендованной агроправилами – контроль;
- на площади, меньше рекомендованной в два раза;
- на площади, меньше рекомендованной в три раза.

Для изучения влияния содержания гусениц тутового шелкопряда при повышенной плотности на биологические показатели потомства (последействие) были сформированы следующие варианты:

– выкормка на площади, рекомендованной агроправилами, после содержания родительского поколения на $\frac{1}{2}$ площади на протяжении трех поколений;

– выкормка на площади, рекомендованной агроправилами, после содержания родительского поколения на $\frac{1}{3}$ площади на протяжении двух и трех поколений.

Одним из основных биологических показателей, отражающих состояние культуры тутового шелкопряда, является жизнеспособность гусениц. Она напрямую связана с урожаем коконов, получаемых с одного грамма гусениц, взятых на выкормку, поэтому имеет большое экономическое значение. В этой связи нами была изучена динамика показателя жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда в ряду поколений при сокращении выкормочных площадей в 2 и 3 раза (табл. 3.4).

Отмечено, что в варианте культивирования тутового шелкопряда при повышенной плотности содержания ($\frac{1}{2}$ оптимальной) формируется генотип, адаптированный к экстремальным условиям. В оптимальных условиях выкормки, потомки таких особей характеризуются повышенными показателями жизнеспособности и продуктивности. На основании этого предложен прием уплотненной выкормки для использования в селекционной работе, как способ повышения жизнеспособности биоматериала (Бачинская, [25; 22]).

Таблица 3.4

**Динамика показателя жизнеспособности гусениц
тутового шелкопряда в ряду поколений (ОПФ)**

Вариант	Жизнеспособность гусениц, %			
	Поколения			
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	81,1±1,46	91,8±1,95	66,9±1,36	91,3±1,45
1/2S	82,4±1,84	84,6±1,61*	60,7±1,98	—
1/3S	62,8±1,62**	68,4±1,91**	39,7±1,30***	—
РП после 1/2S	—	—	—	90,04±1,57
РП после 1/3S	—	—	72,1±1,21*	91,9±1,56

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами.; РП – рекомендованная площадь.

Результаты проведенных нами исследований свидетельствуют о том, что при содержании гусениц на площади, в два раза меньшей рекомендованной, показатели жизнеспособности значительно снижались по сравнению с контролем (на 7,26 и 6,3 % во втором и третьем поколениях отбора соответственно). Наблюдается формирование генотипа адаптированного к повышенной плотности содержания.

В связи с тем, что плотность содержания является одним из стрессовых факторов, для понимания механизмов структурного преобразования популяции тутового шелкопряда необходим детальный анализ происходящих в популяции изменений. Это даст возможность более корректно использовать предложенные приемы оптимизации. Изменение генетической структуры популяции, обуславливающей изменение биологических показателей культуры, особенно убедительно показано в варианте сокращения

выкормочной площади в три раза. Дело в том, что за многовековую историю одомашнивания тутовый шелкопряд адаптирован к содержанию на большей площади, и уменьшение ее в два раза приводит к незначительным изменениям показателей жизнеспособности. Выкормка в резко выраженной стресс ситуации дает возможность проследить, за счет чего происходит адаптация и собственно выживание популяции.

Установлено, что уже в первом поколении жизнеспособность гусениц была на 18,29 % ($p < 0,01$) ниже в варианте содержания на площади, в три раза меньше рекомендованной по сравнению с контролем. Эта тенденция сохранялась и в третьем поколении отбора и был ниже контрольного уже на 27,23 % ($p < 0,001$).

У потомков особей, подвергшихся плотностно зависимому отбору на протяжении трех поколений, при содержании в оптимальных условиях наблюдается восстановление показателя жизнеспособности до контрольного уровня. В случае применения уплотненного способа содержания на протяжении двух поколений, жизнеспособность потомства при оптимальной плотности (1-е поколение последствий) возросла на 5,15 % ($p < 0,05$) по отношению к контролю. Полученные результаты во многом подтверждают вывод, что восстановление показателей жизнеспособности после прекращения отбора, является адаптивной реакцией популяции как целостной системы на интегральное действие фактора плотности [91; 93; 136].

По-видимому, экологический механизм данного процесса связан с наличием в популяции тутового шелкопряда особей, характеризующихся сильной и слабой степенью понижения плодовитости при увеличении плотности содержания. Резкое снижение жизнеспособности особей в уплотненных условиях свидетельствует об элиминации особей, адаптированных к низкой плотности содержания. В то же время, повышение показателя жизнеспособности в первом поколении после прекращения отбора является результатом выживания высоко жизнеспособных особей с

низкой плодовитостью. Анализ индивидуальной плодовитости самок в ряду поколений подтвердил наличие связи между плотностно зависимым отбором с изменением структуры популяции (рис. 3.6).

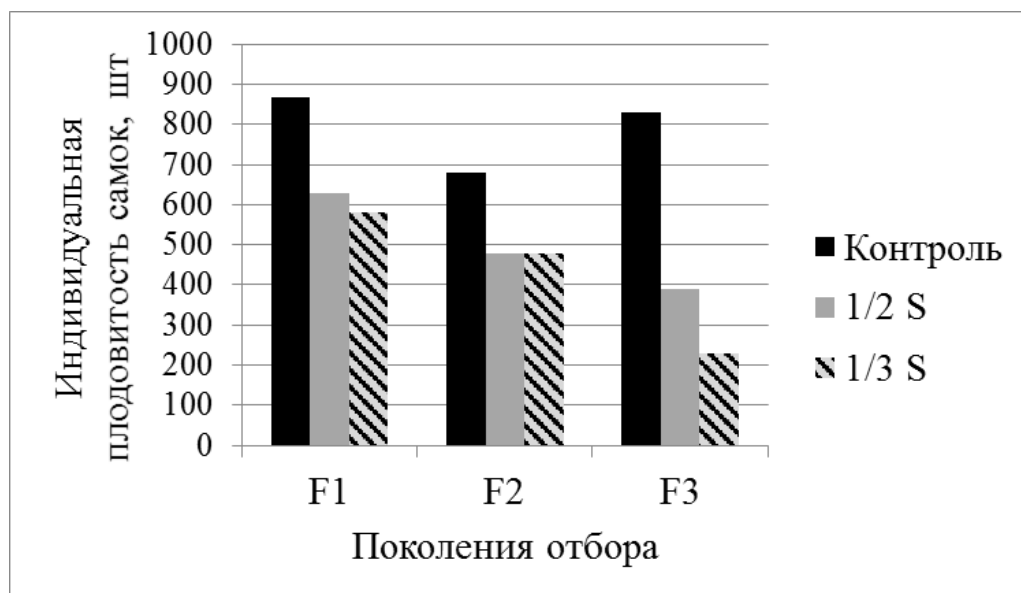


Рис. 3.6. Динамика индивидуальной плодовитости самок тутового шелкопряда в ряду поколений при нарушении пространственной структуры (1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами).

Полученные нами данные свидетельствует, что в популяции тутового шелкопряда происходят зависимые от плотности изменения генетической структуры. Подобные изменения отмечены и другими исследователями [91; 93; 196]. Ими установлена генетическая гетерогенность популяций дрозофилы в отношении реакции некоторых компонент приспособленности на изменение плотности. По данным И.Ю. Раушенбах [340], выжившие в условиях личиночного перенаселения особи дрозофилы обладают измененным гормональным балансом, что, по-видимому, представляет адаптацию к специфическим условиям разведения. Подобные факты позволяет говорить о всеобщности данных процессов для искусственных популяций насекомых.

Для выяснения адаптивных изменений, происходящих в искусственных популяциях при нарушении пространственной структуры, была изучена динамика половой и возрастной структуры культуры тутового шелкопряда. Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что при уменьшении площади выкормки в три раза, значимо ($p < 0,01$) изменяется соотношение полов и самцы преобладают над самками (табл. 3.5).

Таблица 3.5

Динамика параметров половой структуры культуры тутового шелкопряда при различной плотности содержания (ОПФ)

Варианты	Соотношение полов на стадии куколки, % (числитель – самцы, знаменатель самки)			
	поколения			
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	<u>57,6±1,23</u>	<u>50,9±1,45</u>	<u>51,8±5,24</u>	<u>49,6±10,17</u>
	42,4±1,2	49,1±1,45	48,2±5,24	50,5±10,17
1/2S	<u>58,8±1,24</u>	<u>54,1±3,33</u>	<u>56,3±4,26</u>	—
	41,2±1,2	45,9±3,33	43,7±4,26	
1/3S	<u>63,2±1,68</u>	<u>60,1±1,14**</u>	<u>64,8±1,79**</u>	—
	38,9±1,6	39,9±1,14**	35,2±1,79**	
РП после 1/2S	—	—	—	<u>59,9±1,70**</u>
				40,2±1,70**
РП после 1/3S	—	—	<u>59,3±1,40*</u>	<u>64,6±3,86*</u>
			40,8±1,40*	35,4±3,86*

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами; РП – рекомендованная площадь.

Было установлено, что выживаемость самцов выше, так как они требуют меньше корма. При этом обеспечивается селекционно-генетическая адаптация популяции в изменяющихся условиях среды. В то же время

преимущество получают наименее плодовитые самки (скорее всего, в результате отбора на минимальную потребность в корме, необходимую для выживания) (рис. 3.7). По-видимому, в стрессовой ситуации, в искусственных популяциях срабатывают механизмы зависящего от плотности отбора как регуляторы контроля динамики численности.

Значимых изменений в соотношении возрастных групп из поколения в поколение не отмечено. Наибольшее количество гусениц погибало в IV возрасте при уменьшении площади содержания в 2 и в 3 раза.

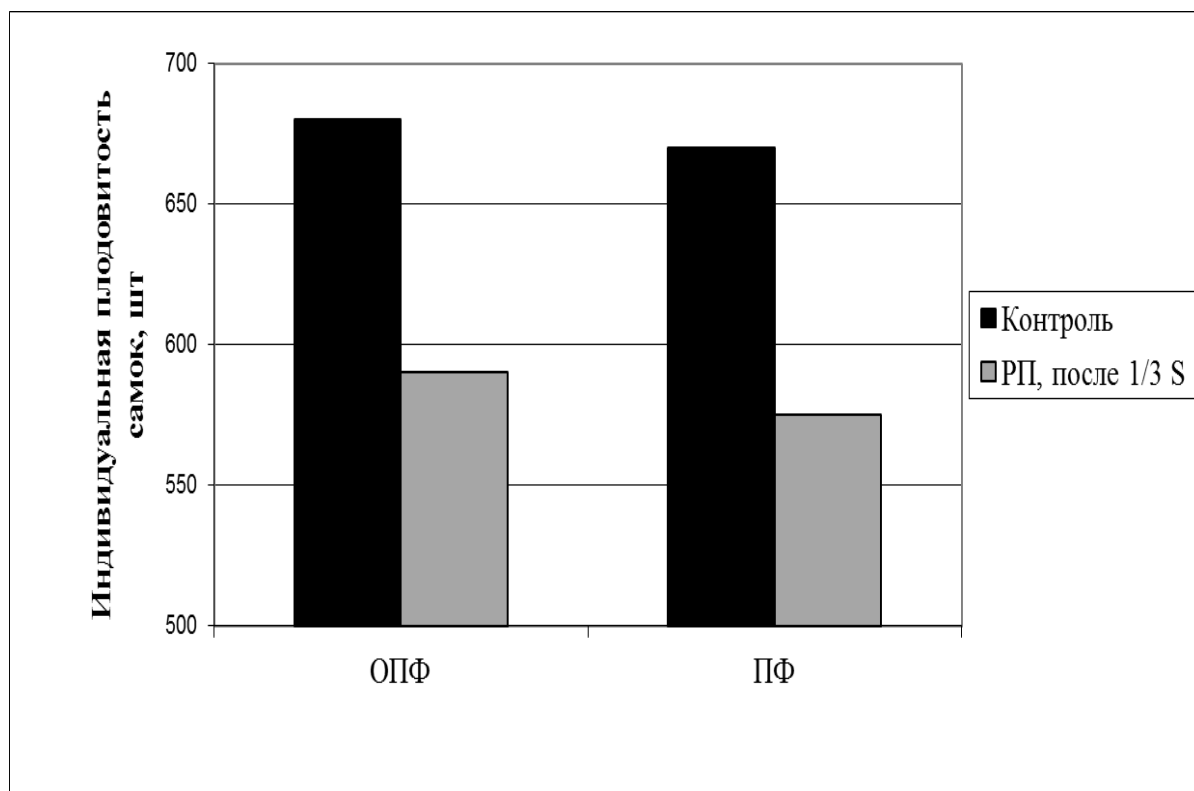


Рис. 3.7. Индивидуальная плодовитость тутового шелкопряда после двух поколений отбора по плотности. ОПФ – оптимальный агрофон; ПФ – пессимальный агрофон

Дальнейшее содержание насекомых в условиях оптимальной площади ведет к постепенному возврату популяции к исходным, генетически обусловленным характеристикам. Необходимо было исследовать дополнительно динамику показателей индивидуальной плодовитости и соотношения полов после прекращения отбора. В результате нами было

показано, что в первом поколении после прекращения действия отбора в популяции (на оптимальном фоне) преобладают низкопродуктивные самки (см. рис. 3.7), а количество самцов выше, чем самок (см. табл. 3.5).

В то же время, в варианте, где отбор продолжался в течение трех поколений, индивидуальная плодовитость самок была близка к показателям контроля (рис. 3.8). На основании полученных данных, становится очевидным, что чем жестче отбор, тем быстрее восстанавливаются оптимальные параметры структуры при нормализации условий среды.

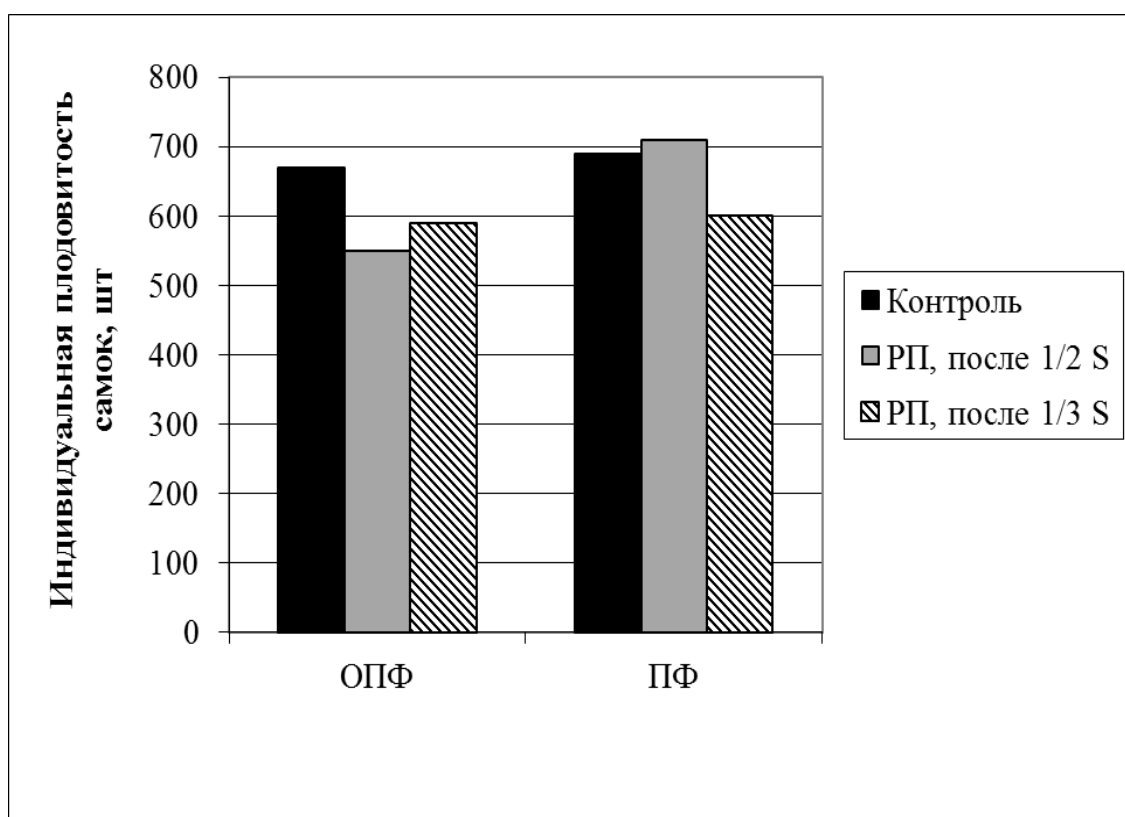


Рис. 3.8. Индивидуальная плодовитость тутового шелкопряда после трех поколений отбора по плотности (ОПФ – оптимальный фон; ПФ – пессимальный фон; 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза, по сравнению с рекомендованной агроправилами; РП – рекомендованная площадь).

В литературе имеются данные о том, что при нехватке корма механизмы зависящего от плотности контроля динамики численности не

срабатывают. Анализ данного положения был проведен нами на примере выкормки тутового шелкопряда в пессимальных условиях, что позволило проследить динамику изучаемых показателей (табл. 3.6).

Таблица 3.6

**Динамика показателя жизнеспособности гусениц
тутового шелкопряда в ряду поколений (ПФ)**

Вариант	Жизнеспособность гусениц, %			
	поколения			
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	60,2±1,69	82,8±1,22	76,8±1,71	89,7±2,00
1/2S	59,3±1,58	82,2±1,25	68,5±1,57*	—
1/3S	55,2±1,27	56,5±1,25***	49,1±1,26***	—
РП после 1/2S	—	—	—	92,0±1,67
РП после 1/3S	—	—	82,4±1,58*	94,9±1,66*

Примечание: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$; 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами.; РП – рекомендованная площадь.

На пессимальном агрофоне было отмечено снижение показателя жизнеспособности гусениц. После трех поколений содержания на площади, меньшей рекомендованной в два и три раза, жизнеспособность гусениц снизилась на 8,34 и 27,68 % соответственно, что оказалось значимо ниже контроля. Содержание насекомых в оптимальных условиях, после уплотненного способа выкормки на протяжении двух и трех поколений, привело к существенному повышению жизнеспособности до уровня контроля.

В то же время, соотношение полов в условиях пессимального содержания закономерно не изменяется (табл. 3.7). Дефицит корма и снижение температуры содержания являются дополнительным стресс-фактором, «подталкивающим» популяцию к самосохранению.

Таблица 3.7

Динамика параметров половой структуры культуры тутового шелкопряда при разной плотности содержания (ПФ)

Варианты	Соотношение полов (числитель – самцы, знаменатель – самки) на стадии куколки, %			
	поколения			
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	<u>66,2±2,00</u> 33,8±2,00	<u>41,1±3,10</u> 58,9±3,10	<u>47,1±4,06</u> 52,9±4,06	<u>46,2±2,93</u> 53,8±1,93
1/2S	<u>67,5±2,14</u> 32,5±2,14	<u>54,0±1,20***</u> 45,9±1,20***	<u>58,3±1,37**</u> 41,7±1,37**	—
1/3S	<u>62,9±5,30</u> 37,0±5,30	<u>59,1±1,46***</u> 40,9±1,46***	<u>61,2±1,21***</u> 38,8±1,21***	—
РП после 1/2S	—	—	—	<u>47,8±2,60</u> 52,2±2,60
РП после 1/3S	—	—	<u>53,5±0,89**</u> 46,5±0,89**	<u>57,4±1,83**</u> 42,6±1,83**

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами; РП – рекомендованная площадь.

Об этом свидетельствуют быстро восстанавливающаяся индивидуальная плодовитость самок, которая уже в первом поколении последствия отбора в трех поколениях превосходит или равна контролю (см. рис. 3.7).

Анализ показателя индивидуальной плодовитости самок свидетельствует о давлении плотностно зависимого отбора на индивидуальную плодовитость самок (рис. 3.9).

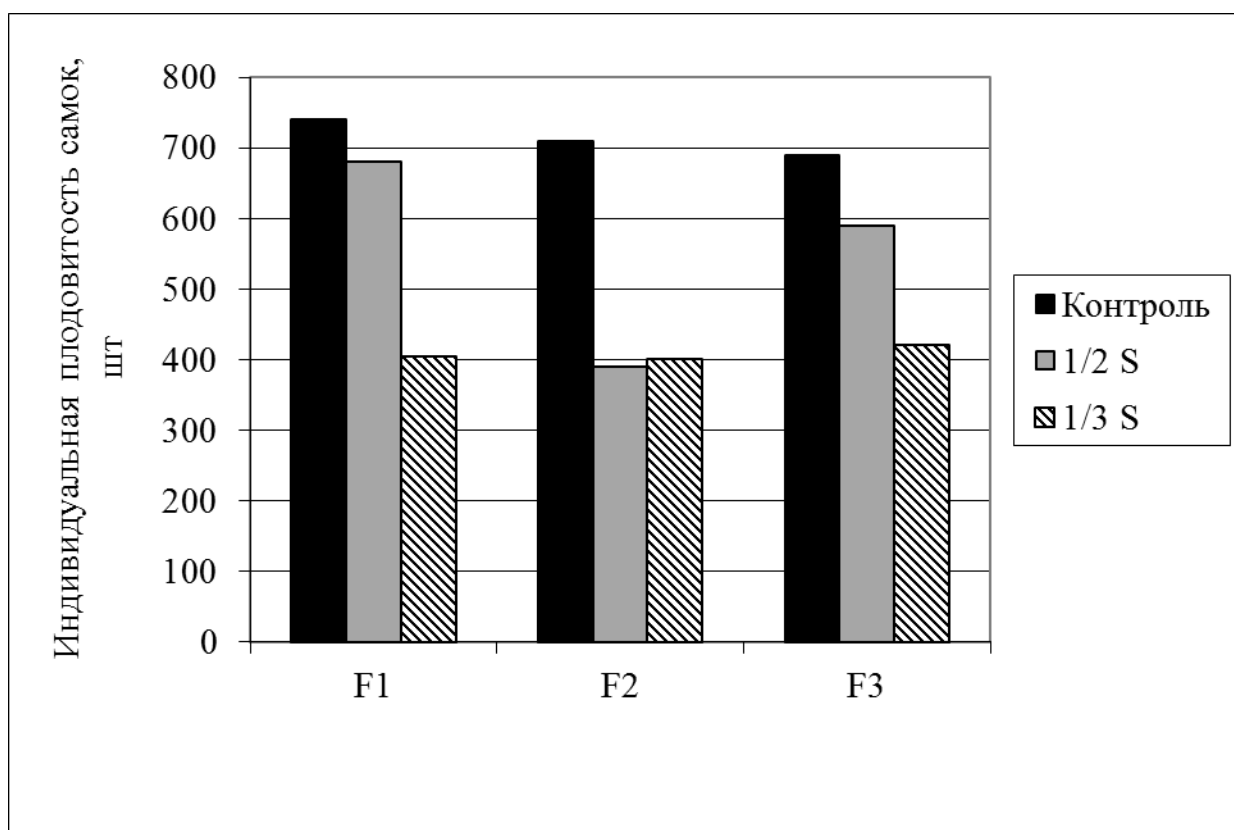


Рис. 3.9. Динамика индивидуальной плодовитости самок при нарушении пространственной структуры популяции (пессимальный фон). 1/2S – 1/3S – уменьшение площади содержания в 2 и 3 раза по сравнению с рекомендованной агроправилами.

Полученные выше данные, могут свидетельствовать о генетической гетерогенности культуры тутового шелкопряда по реакции на изменения плотности популяции. Наличие в популяциях разнокачественных особей, адаптированных к разным условиям, позволяет им быстрее и эффективнее реагировать на изменяющиеся условия среды.

В условиях повышения плотности содержания в культурах насекомых, под действием зависящего от плотности отбора, включаются механизмы саморегуляции численности за счет изменения соотношения полов и индивидуальной плодовитости самок. Изучение динамики структурных параметров искусственных популяций насекомых дает возможность раскрыть механизмы поддержания популяционного гомеостаза, разрабатывать на этой основе оптимальные приемы разведения полезных

видов насекомых, а также решать природоохранные вопросы.

3.3. Роль хеморецепции в поддержании пространственно-этологической структуры искусственных популяций насекомых

Изменение пространственно-этологической организации является основным инструментом активного реагирования популяции на изменение условий существования, поэтому детальное изучение данного вопроса в условиях культивирования является актуальным.

Одним из наиболее древних химических коммуникативных средств насекомых является ольфакторная ориентация – ориентация по пахучему стимулу, позволяющая организму насекомого находить объект поиска на расстоянии. Изучение пространственной структуры популяций насекомых напрямую затрагивает вопросы пространственной ориентации, связанные с таксисами.

Так как проявление таксисов – это комплекс генетически обусловленных физиологических, биохимических реакций организма, то в силу разнокачественности особей разумно предположить, что внутри популяции существует полиморфизм по показателю интенсивности проявления таксисов. Данное явление изучено нами на примере трюфотаксиса тутового шелкопряда. Во-первых, необходимо было исследовать, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. Это подтвердило бы выводы о том, что в популяциях тутового шелкопряда сохранились механизмы гомеостазирования, и их наличие необходимо учитывать при оптимизации культивирования искусственных популяций насекомых.

Специальных исследований на тутовом шелкопряде по данному вопросу не проводили, ввиду невозможности сравнения с диким предком. Однако, несмотря на монофагию данного вида, известны случаи

выкармливания гусениц на скорцонере и одуванчике до 4-го возраста. Это дает основание предположить, что в популяции тутового шелкопряда сохранился адаптивный потенциал, свойственный диким предкам и позволяющий выживать в изменяющихся условиях среды.

Для доказательств выдвинутых положений был проведен эксперимент, в котором анализ структурных параметров в отношении ольфакторной ориентации вида проводили, используя известный в шелководстве прием отбора гусениц на выкормку по интенсивности хемотаксиса (см. главу 2). Были сформированы варианты с тремя нетипичными кормовыми растениями (раздражителями) – скорцонерой испанской (*Scorzonera hispanica* L.), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale* Webb) и маклюрой яблоконосной (*Maclura pomifera* L.).

Количественная оценка нетрадиционной реакции на не типичный для тутового шелкопряда корм показала наличие в популяции гетерогенности по хемотаксису на запах кормового растения (рис.3.10).

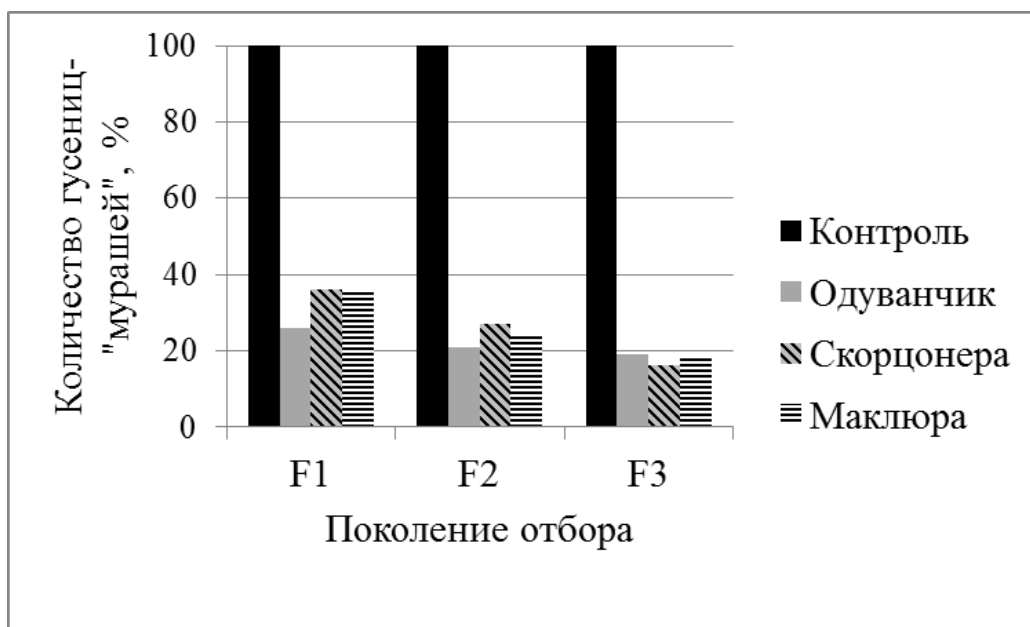


Рис. 3.10. Количество гусениц-мурашей, реагирующих на запах нетрадиционных кормовых раздражителей

В среднем 32 % особей реагировали на нетипичный корм. Полученные

данные в варианте с использованием в качестве привлекающего вещества одуванчика в течение нескольких поколений свидетельствуют о том, что с каждым последующей отбраковкой в популяции тутового шелкопряда уменьшается количество особей, реагирующих на нетипичный кормовой раздражитель. Аналогичная картина прослеживается при отбраковке гусениц-мурашей по реакции на запах скорцонери и маклюры.

Необходимо отметить, что преимуществом среди предложенных растений пользовалась маклюра, как представитель семейства Тутовых. Это свидетельствует в пользу возможной узкой олигофагии даже такого консервативного монофага как тутовый шелкопряд. За пять тысяч лет одомашнивания гусеницы не утратили гетерогенности по данному признаку.

Отбор и освобождение популяции от таких особей на протяжении трех поколений привели к значимому уменьшению их количества в среднем до 18%. Анализ коэффициента селекции по данному признаку свидетельствует о достаточно высокой устойчивости данного показателя и крайней важности как показателя адаптивного потенциала для популяции в целом.

Известно, что корм оказывает существенное влияние на динамику физиологических процессов насекомых, а также определяет требования некоторых видов к его качеству [578; 584; 592]. Показано, что жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда во многом зависят от качества корма и способности гусениц его различать [301].

Учитывая вышеотмеченное, было предположено, что гусеницы, реагирующие на нетипичные кормовые раздражители, должны быть менее жизнеспособны. Нами проведена выкормка и определены жизнеспособность и индивидуальная плодовитость самок тутового шелкопряда, отобранных на нетипичные кормовые раздражители.

Полученные данные подтвердили наше предположение. Жизнеспособность гусениц, реагирующих на одуванчик, была на 12,4 % меньшей, чем в контроле (рис. 3.11).

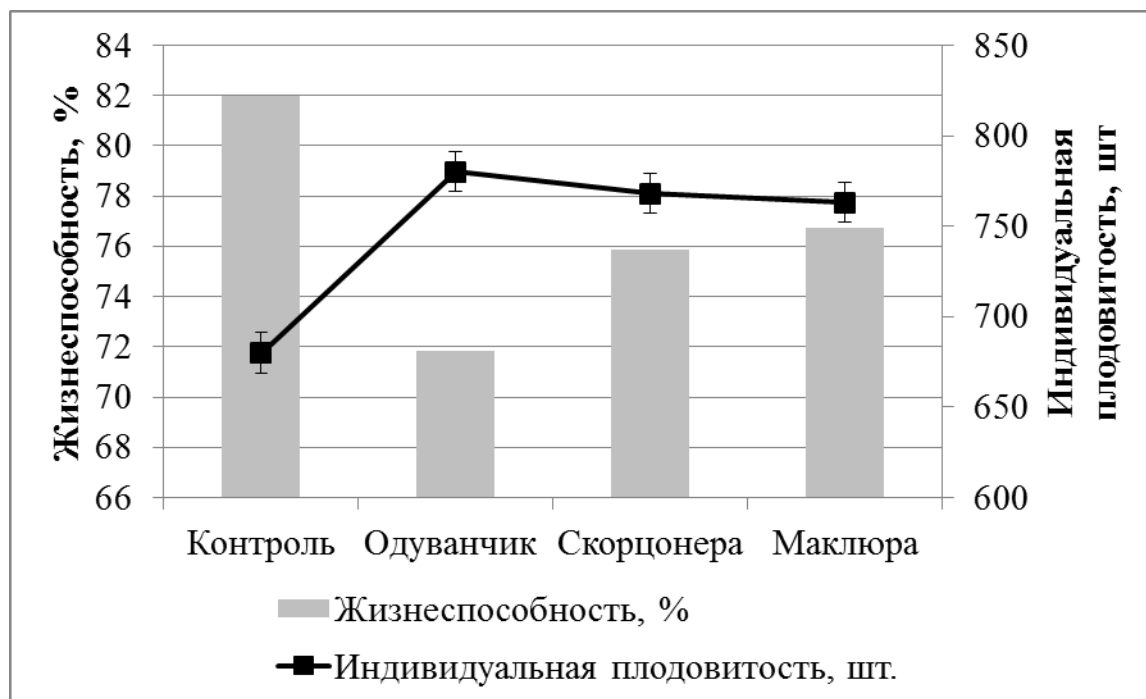


Рис. 3.11. Жизнеспособность и индивидуальная плодовитость гусениц при отборе на разные кормовые раздражители

В других вариантах также отмечалось значимое ($p > 0,05$) снижение жизнеспособности особей – на 7,5 и 6,4 % по отношению к контролю. Таким образом, гусеницы, реагирующие на нетипичные кормовые раздражители, оказались наиболее ослабленными. В то же время, индивидуальная плодовитость самок во всех вариантах значимо превышала показатели контроля.

Вторая серия опытов была посвящена изучению динамики биологических показателей культуры тутового шелкопряда в течение трех поколений при отбраковке низкожизнеспособной части популяции предложенным выше способом. Полученные результаты свидетельствовали, что при отбраковке гусениц-мурашей по реакции на запах нетрадиционных кормовых раздражителей биологические и хозяйственно ценные показатели улучшаются (табл. 3.8).

Таблица 3.8

**Влияние отбраковки гусениц-мурашей по хемотаксису на
жизнеспособность и продуктивность на протяжении трех поколений**

Вариант отбора	ЖГ, %	УК, кг	КСК, %	ККГ, %
F₁				
Контроль – отбор на запах шелковицы	94,5±0,92	4,1±0,17	91,9±1,15	2,8±0,25
Выкормка остатка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	95,4±0,57	4,8±0,12*	92,1±0,51	3,5±0,86
– скорцонеры	94,1±0,38	4,3±0,05	89,0±0,66	4,6±1,12
– маклюры	97,4±0,53*	4,5±0,06*	94,0±0,65	2,1±0,31
F₂				
Контроль – отбор на запах шелковицы	85,4±0,59	3,7±0,03	85,8±0,65	4,3±1,75
Выкормка остатка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	82,1±0,89	2,7±0,06	83,8±2,36	4,0±0,56
– скорцонеры	88,4±0,51*	3,8±0,06	91,3±0,97*	5,9±0,79
– маклюры	90,8±0,49*	3,6±0,01	91,9±0,78**	4,5±0,82
F₃				
Контроль – отбор на запах шелковицы	89,7±1,34	3,7±0,06	83,9±0,79	7,1±1,02
Выкормка остатка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	94,8±0,46*	4,1±0,03**	87,8±0,19**	3,4±0,29**
– скорцонеры	96,1±1,28*	4,6±0,56**	87,2±0,13*	3,0±1,03*
– маклюры	94,2±1,34*	4,1±0,11*	87,6±1,01*	3,4±0,40**

Примечание * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; ЖГ – жизнеспособность гусениц; УК – урожай коконов; КСК – количество сортовых коконов; ККГ – количество коконов-глухарей.

Анализ данных, приведенных в табл. 3.8 показал, что в варианте с маклюрой в первом поколении отмечено значимое ($p < 0,05$) повышение жизнеспособности тутового шелкопряда на 2,84 %, а также увеличение урожая коконов на 0,40 кг ($p < 0,05$) в сравнении с контрольным вариантом.

В варианте с одуванчиком урожай коконов увеличился на 0,70 кг ($p < 0,05$), а также отмечено незначительное повышение основных биологических показателей.

Во втором поколении в варианте с скорцонерой отмечено повышение жизнеспособности особей на 2,98 % ($p < 0,05$). Кроме того, увеличилась на 5,53 % ($p < 0,05$) доля сортовых коконов по отношению к контролю.

В варианте с маклюрой отмечено повышения жизнеспособности особей на 5,36 % ($p < 0,05$), и на 6,21 % ($p < 0,01$) увеличилась доля сортовых коконов.

Аналогичная картина по уровню основных биологических и хозяйственно ценных признаков отмечена и в третьем поколении. В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей на запах одуванчика отмечено повышение показателя жизнеспособности на 5,12 % ($p < 0,05$), увеличение урожая коконов на 0,40 кг ($p < 0,05$), доли сортовых коконов – на 3,92 % ($p < 0,01$), а также снижение доли коконов-глухарей на 3,72 % ($p < 0,01$). В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей на запах скорцонеры жизнеспособность особей повысилась на 6,41 % ($p < 0,01$), урожай коконов – на 0,90 кг ($p < 0,01$), доля сортовых коконов – на 3,36 % ($p < 0,05$), а доля коконов-глухарей снизилась на 4,04 % ($p < 0,05$) по сравнению с контролем.

В варианте с маклюрой жизнеспособность особей повысилась на 4,5 % ($p < 0,05$), урожай коконов – на 0,44 кг ($p < 0,05$), доля сортовых коконов – на 3,71 % ($p < 0,05$), а доля коконов-глухарей уменьшилась на 3,65 % ($p < 0,05$).

В результате проведенных исследований показана этологическая разнокачественность популяции тутового шелкопряда, связанная с хеморецепцией особей. Отмечено, что гусеницы, реагирующие на нетипичный кормовой раздражитель, имеют более низкую жизнеспособность, однако развивающиеся из них самки значимо более

плодовиты, что очень важно для поддержания численности популяции в изменяющихся условиях среды.

В течение двух поколений нами были изучены биологические показатели культуры тутового шелкопряда, в которой ранее отбраковывали особей, реагирующих на нетипичные кормовые раздражители. Прекращение действия отбора (табл. 3.9) привело к восстановлению изученных показателей.

Таблица 3.9

Влияние отбраковки гусениц на жизнеспособность и продуктивность потомства (1-е поколение, последствие отбора)

Вариант отбора	ЖГ, %	УК, кг	КСК, %	ККГ, %
Контроль – отбор на запах шелковицы	78,0±0,95	2,5±0,03	82,7±0,24	6,5±0,48
Отобранные на запах: – одуванчика	80,6±1,32	3,3±0,06	85,8±0,79*	7,3±2,39
– скорцонеры	86,1±1,21**	3,1±0,03	88,6±0,49***	6,9±1,29
– маклюры	81,4±0,89	3,4±0,01	87,8±0,53***	5,1±1,87

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; ЖГ – жизнеспособность гусениц; УК – урожай коконов; КСК – количество сортовых коконов; ККГ – количество коконов-глухарей.

Это согласуется с полученными нами и другими исследователями ранее данными о том, что после прекращения отбора по определенным признакам, популяция стремится к равновесному оптимальному состоянию. Биологическая сущность этого явления заключается в неисчерпаемости генома тутового шелкопряда, что способствует восстановлению исходного, оптимального состояния популяции по признакам, имеющим существенное значение для выживания вида [71; 145; 404].

После прекращения отбора по интенсивности хемотаксиса, популяция должна восстановить присущую ей гетерогенность по чувствительности к различным нетипичным кормовым раздражителям. В условиях возможной экологической нестабильности это должно способствовать выживанию популяции в случае необходимости перехода на другие кормовые культуры.

Во втором поколении последствия прослеживается постепенное приближение показателей жизнеспособности гусениц во всех вариантах к значениям контроля (табл. 3.10).

Таблица 3.10

Влияние отбраковки гусениц на жизнеспособность и продуктивность потомства (2-е поколение, последствия отбора)

Вариант отбора	ЖГ, %	УК, кг	КСК, %	ККГ, %
Контроль – отбор на запах шелковицы	90,3±1,14	4,6±0,10	84,1±1,03	6,4±0,19
Отобранные на запах:– одуванчика	91,2±1,68	4,2±0,07	92,2±1,11**	3,6±0,54**
– скорцонеры	93,4±1,21	4,2±0,05	90,5±1,02*	4,0±0,51*
– маклюры	91,7±0,54	4,1±0,49	89,4±1,05*	3,9±0,56*

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; ЖГ – жизнеспособность гусениц; УК – урожай коконов; КСК – количество сортовых коконов; ККГ – количество коконов-глухарей.

Таким образом, наше предположение о стремлении популяции к восстановлению исходного состояния экспериментально подтвердилось.

Результаты дисперсионного анализа (табл. 3.11) свидетельствуют о том, что в опыте по выявлению влияния отбраковки гусениц-мурашей по реакции на нетипичные кормовые раздражители в течение нескольких поколений и в двух поколениях последствия показатели жизнеспособности тутового шелкопряда были выше, чем в контрольных вариантах.

Таблица 3.11

**Результаты дисперсионного анализа влияния отбраковки
гусениц по хемотаксису на жизнеспособность тутового шелкопряда**

Источник варьирования	SS	df	MS	F	P- значения	F табл. (05)
Фактор А (поколение)	1090,707	4	272,677	64,218	7,12E ⁻¹⁷	2,606
Фактор Б (кормовые растения)	139,707	3	46,569	10,967	2,17E ⁻⁰⁵	2,839
Взаимодействие АБ	132,535	12	11,045	2,601	1,17E ⁻⁰²	2,003
Вариативный остаток	169,845	40	4,246	—	—	—
Всего	1532,794	59	—	—	—	—

Также были проанализированы результаты влияния взаимодействия (поколение-вариант) нетрадиционных кормовых раздражителей на жизнеспособность тутового шелкопряда (табл. 3.12).

Таблица 3.12

**Результаты воздействия отбраковки гусениц по хемотаксису
на жизнеспособность тутового шелкопряда**

Поколения	Варианты				Всего НСР(05)=1,700
	контроль	одуванчик	скорцо- нера	маклюра	
F1	94,5	95,4	94,1	97,4	95,4
F2	86,7	87,7	87,1	91,4**	88,2***
F3	89,7	94,9**	96,1***	94,2*	93,7
Последствие 1- F4	78,0	85,8***	86,1***	83,6**	83,4***
Последствие 2 F5	90,3	91,2	93,4	91,7	91,6***
Всего НСР(05)=1,521	87,9	90,9***	91,4***	91,7***	Хср=90,466 Sx=0,841

Примечание: 1. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

2. НСР(05) для АБ=3,4.

В эксперименте учитывались три поколения отбраковки гусениц по

реакции на запах нетрадиционных кормовых растений, два последствия отбраковки и все варианты контролей. При этом, была обнаружена разница на уровнях значимости $p < 0,05$, $p < 0,01$ и $p < 0,001$, соответственно во втором, третьем поколениях экспериментальных вариантов и в первом поколении последствия по показателю жизнеспособности.

Для исследования дальнейшего поведения популяции в течение двух поколений была проведена выкормка биоматериала, подвергавшегося отбраковке особей, реагирующих на нетипичные кормовые раздражители. Полученные данные (рис. 3.12) свидетельствуют о том, что в исследуемых вариантах в первом поколении последствия отбора (F_4) количество особей, реагирующих на нетипичные кормовые раздражители, незначительно выше, чем в поколении F_3 .

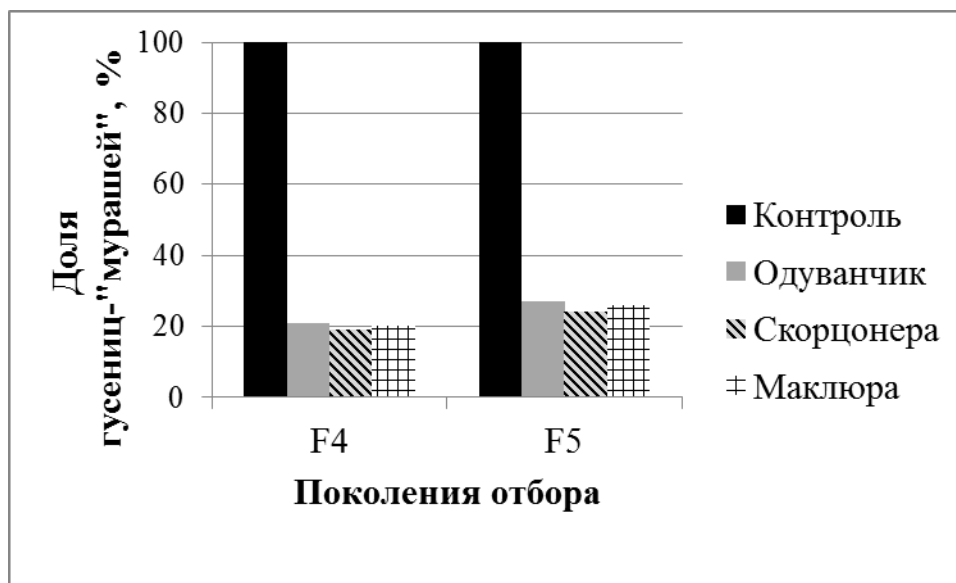


Рис. 3.12. Соотношение особей, реагирующих на нетипичные кормовые раздражители, после прекращения отбора

Во втором поколении после прекращения отбраковки (F_5) постепенно восстановилась первоначальная структура популяции. Доля гусениц, реагирующих на нетипичный кормовой раздражитель, возросла в среднем до 26 %. Это явление свидетельствует о проявления популяционного гомеостаза.

3.4. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза при изменении возрастной структуры

Сохранение оптимальной численности – один из механизмов поддержания популяционного гомеостаза. В технической энтомологии численность потомства имеет, прежде всего, экономическое значение, как показатель, отвечающий целям программ разведения. Причем это актуально как для программ разведения продуцентов сырья и продуктов питания, так и для программ биометода. Обеспечение возможной максимальной численности потомства в условиях техноценоза связано с поддержанием оптимальных параметров возрастной и половой структуры искусственной популяции. Постоянно проводимая оптимизация культур насекомых может привести к непредсказуемым и нежелательным результатам. До настоящего времени эти вопросы остаются мало изученными.

Возрастная структура – один из наиболее динамических показателей состояния популяции насекомых. Доказанное С.С. Шварцом [415] положение, что все экологические факторы, изменяющие возрастную структуру популяции, автоматически приводят к изменению генетической структуры, использовано нами как основа при разработке новых приемов оптимизации возрастной структуры культур насекомых.

Целью наших исследований являлся сравнительный анализ стратегий поддержания гомеостаза (в данном случае отбора по признаку продолжительности жизни) в лабораторных популяциях тутового шелкопряда *Bombyx mori* и комнатной мухи *Musca domestica* – модельных объектов большинства лабораторных исследований по генетике, биохимии, иммунологии. Культуры обоих видов, имеют сниженную гетерогенность, в силу ограниченного количества особей основателей и высокооднородны по возрастному составу, что позволяет установить механизмы поддержания гомеостаза на начальных этапах селекции. Инструментом, позволяющим оценить структуру популяций насекомых, выявить механизмы ее изменений

и роль отдельных внутрипопуляционных групп особей в поддержании гомеостаза был искусственный отбор по продолжительности жизни. Однако, отбор по продолжительности жизни в лабораторных популяциях насекомых имеет ряд особенностей. Как правило, повышенная продолжительность жизни ассоциируется с повышенной жизнеспособностью потомства и с высокой плодовитостью. Сокращение продолжительности жизни имаго, должно сопровождаться снижением плодовитости, низкому уровню устойчивости к стрессорам и уменьшению выживаемости потомства.

Отбор имаго-самок с максимальной и минимальной продолжительностью жизни осуществляли на протяжении пяти поколений методом индивидуального отбора. На инкубацию отбирали яйца от наиболее долго- и короткоживущих особей. В эксперименте было проведено сравнение эффекта отбора на протяжении 5 последовательных поколений этих двух видов насекомых.

Первым показателем эффективности отбора по выбранному признаку являлось изменение продолжительности жизни (ПЖ) имаго в дочерних поколениях. Все показатели для более адекватного сравнения приведены для самок. Тенденции изменения средней продолжительности жизни тутового шелкопряда и комнатной мухи приведены в табл. 3. 13.

Как свидетельствуют полученные данные, общие для двух объектов процессы различаются в зависимости от направленности отбора. Если при отборе на повышенную продолжительность жизни к пятому поколению этот показатель значимо повышается по сравнению со значениями для F_2 как у *B. mori*, так и у *M. domestica*, то при отборе на снижение продолжительности жизни для F_5 и F_2 значимых различий нет.

Видимо, генетически определенные границы допустимого сокращения жизни поддерживаются скрытыми компенсаторными механизмами, не сразу вступающими в действие.

Таблица 3.13

Влияние отбора по продолжительности жизни самок тутового шелкопряда и комнатной мухи на среднюю продолжительность жизни в дочерних поколениях

Вариант отбора по продолжительности жизни	Средняя продолжительность жизни самок, дни			
	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
Повышенная <i>B. mori</i>	13,4 ± 0,53	13,4 ± 1,32	13,6 ± 0,66	14,6 ± 0,61
Пониженная <i>B. mori</i>	11,9 ± 0,56	8,7 ± 1,19*	10,4 ± 1,24*	12,2 ± 0,81*
Повышенная <i>M. domestica</i>	28,0 ± 0,57	39,0 ± 6,08*	38,7 ± 5,17*	46,0 ± 2,18*
Пониженная <i>M. domestica</i>	21,8 ± 5,2	14,4 ± 2,94*	18,2 ± 4,96*	17,0 ± 1,32*

Примечание: *значимое различие между вариантами отбора, $p < 0,05$

Об этом свидетельствуют факты, зарегистрированные для обоих объектов: если в F₃ при отборе на снижение продолжительности жизни значения ниже, чем в F₂, и кажется, что дальнейшее снижение значений реально, то уже в последующих поколениях значения продолжительность жизни опять становятся выше.

Интересны изменения размаха изменчивости в продолжительности жизни, оцениваемые с помощью коэффициента вариации C_v , происходящие в популяциях *B. mori* и *M. domestica* при всех вариантах отбора (табл. 3.14).

Значения C_v значимо повышаются на протяжении первых трех поколений отбора и заметно снижаются только к пятому поколению.

Таблица 3.14

Влияние отбора по продолжительности жизни самок тутового шелкопряда и комнатной мухи на уровень изменчивости показателей продолжительности жизни в дочерних поколениях

Варианты отбора	Вид	Коэффициент вариации для средних значений (C_v), %			
		F2	F3	F4	F5
Отбор на повышенную продолжительность жизни	<i>B. mori</i>	3,95	9,82*	4,85	4,19
	<i>M. domestica</i>	2,0	15,59*	13,37*	4,74
Отбор на пониженную продолжительность жизни	<i>B. mori</i>	4,69	13,63*	11,91*	6,66
	<i>M. domestica</i>	23,85*	16,94	27,25*	7,76

Примечание. * – $p < 0,05$ (отличие от среднего значения для исходной популяции).

Скрытый компенсаторный механизм, запрещающий неограниченное снижение продолжительности жизни, можно представить как повышение уровня изменчивости в ответ на действие отбора и нарушение определенного генетического баланса, сложившегося в исходной лабораторной популяции к началу эксперимента. Отмеченные изменения можно считать наглядной демонстрацией комплементарности отбора и изменчивости, результатом чего становится рост изменчивости в популяциях, что также было продемонстрировано в некоторых работах [20; 381].

Как показали результаты, полученные в серии длительных селекционных экспериментов с лабораторными популяциями комнатной мухи [32; 33; 36], осязаемое снижение уровня разнообразия, оцениваемого по фенотипическим характеристикам, отмечалось в течение первых 10–15

поколений селекции, независимо от типа воздействия селектирующего фактора. С учетом этих данных мы можем видеть, что же происходит на самых начальных этапах действия отбора.

Для выяснения этого вопроса, следует внимательно рассмотреть уровень вариабельности показателей в пятом поколении селекции, сравнивая варианты отбора (табл. 3.15).

Таблица 3.15

Вариабельность демографических показателей при отборе на повышенную и пониженную продолжительность жизни в лабораторных популяциях тутового шелкопряда и комнатной мухи

Варианты отбора	Вид	Коэффициент вариации для средних значений (Cv), %						
		1	2	3	4	5	6	7
Отбор на повышенную продолжительность жизни	<i>B. mori</i>	2,9	1,9	1,4	1,9	2,8	3,7	2,7
	<i>M. domestica</i>	0,9	5,1	12,6	5,3	0,7	17,8	17,1
Отбор на пониженную продолжительность жизни	<i>B. mori</i>	4,4*	1,5	1,3	3,4*	4,3*	3,1	2,7
	<i>M. domestica</i>	15,0*	16,4*	10,6	7,7*	4,4*	12,5	12,3

Примечание: 1 – продолжительность жизни самок для 5 поколения, суток; 2 – продолжительность развития личинок, суток; 3 – продолжительность развития на стадии пупария, суток; 4 – выживаемость на стадии личинки, %; 5 – выживаемость на стадии пупария, %; 6 – масса куколки (пупария), мг; 7 – количество яиц в кладке. * – $p < 0,05$ (отличие от среднего значения для другого варианта отбора)

Показатели продолжительности жизни имаго, выживания на стадии личинки и пупария (куколки у шелкопряда) сильнее варьируют при отборе на

пониженную продолжительность жизни в лабораторных популяциях как *B. mori*, так и *M. Domestica* [242].

Если согласиться с тем, что отбор на пониженную продолжительность жизни имаго приводит в действие конфликт интересов особи и популяции, то отмеченные значимо более высокие значения размаха изменчивости в вариантах с отбором на понижение продолжительности жизни могут считаться демонстрацией работы механизма обратной связи, необходимого для поддержания гомеостаза в популяциях.

Полученные результаты иллюстрируют действие разных форм отбора: в популяции *B. mori* постоянно действует стабилизирующий отбор, обусловленный контролем качества гены и шелконосности тутового шелкопряда. В исходной популяции *M. domestica* отсутствие стабилизирующего отбора проявляется в более выраженных колебаниях всех регистрируемых показателей, в том числе и сроков развития личинок, что позволило отметить и для этого показателя реакцию в виде повышения значений коэффициента вариации при отборе на понижение продолжительности жизни [242].

Говоря о связи продолжительности жизни с другими компонентами приспособленности, мы не упомянули такой показатель, как продолжительность развития на преимагинальных стадиях. Этот показатель может существенно изменяться, и не всегда снижение скорости развития либо ее повышение совпадает с направлением изменения общего адаптивного потенциала лабораторной популяции насекомых [36]. Данные о продолжительности развития тутового шелкопряда и комнатной мухи на личиночной и куколочной стадиях демонстрируют общие тенденции и различия между объектами. Как показывают наши результаты, отбор быстро приводит к значимым различиям по признаку продолжительности жизни между отбираемыми на повышение и понижение продолжительности жизни группами насекомых. Продолжительность жизни долгоживущих самок тутового шелкопряда на 2,56 дня значимо ($p < 0,001$) превосходила

продолжительность жизни короткоживущих особей ($13,75 \pm 0,4$ и $11,19 \pm 0,49$ соответственно). На 1 день значимо ($p < 0,05$) уменьшился срок инкубации грены тутового шелкопряда в варианте отбора на пониженную продолжительность жизни.

У комнатной мухи отбор привел к увеличению продолжительности жизни долгоживущих самок на 15,95 дня ($p < 0,01$) по сравнению с короткоживущими ($39,75 \pm 0,35$ и $23,8 \pm 3,57$ соответственно). На скорость развития личинок до наступления стадии куколки отбор не повлиял. Сроки развития куколок тутового шелкопряда в разных группах различаются значимо на 0,87 дня ($p < 0,05$), в то время как для комнатной мухи таких значимых различий после 4-х поколений селекции мы не обнаружили. Вероятно, в этом случае большое значение имеет история популяции: в популяциях тутового шелкопряда отбор всегда проводили на стадии куколки, чего нельзя сказать о комнатной мухе. Итак, если сравнивать все тенденции, то нужно отметить, что на скорости развития отбор по продолжительности жизни самок отражается далеко не сразу. Очевидно, что изменения этого показателя могут свидетельствовать о серьезных перестройках фенетической и генетической структур популяций и о нарушении их гомеостаза.

Тенденции к изменению показателей приспособленности на преимагинальной стадии онтогенеза в лабораторных популяциях тутового шелкопряда и комнатной мухи очень сходны, о чем можно судить по жизнеспособности личинок и некоторым параметрам куколок, приведенным в табл. 3.16.

Значимо более высокая жизнеспособность личинок отмечена в вариантах с отбором на повышение продолжительности жизни для обоих объектов. Жизнеспособность коконов тутового шелкопряда также была выше в варианте повышения продолжительности жизни, в то время как значимых отличий в жизнеспособности пупариев комнатной мухи не отмечалось.

Таблица 3.16

**Влияние отбора самок тутового шелкопряда и комнатной мухи
по показателю продолжительности жизни
на биологические показатели потомства**

Показатели		Отбор на продолжительность жизни	
		повышенную	пониженную
Жизнеспособность, личинки, %	<i>B. mori</i>	91,1 ± 1,79	80,4 ± 2,72**
	<i>M. domestica</i>	95,0 ± 5,0	86,7 ± 6,7*
Средняя масса, г	коконов <i>B. mori</i>	1,9 ± 0,07	1,9 ± 0,06
	пупариев <i>M. domestica</i>	11,9 ± 2,12	15,6 ± 1,95
Жизнеспособность, %	коконов <i>B. mori</i>	86,0 ± 2,39	77,1 ± 3,33*
	пупариев <i>M. domestica</i>	62,6 ± 0,44	65,4 ± 2,9

Примечание: *значимое различие между вариантами отбора, $p < 0,05$;

** $p < 0,001$.

При этом мы обнаружили общие тенденции изменения средней массы кокона *B. mori* и пупария *M. domestica*: средняя масса кокона и пупария в вариантах с отбором на повышенную продолжительность жизни оказалась несколько ниже, хотя статистически значимого отличия нет.

Очевидно, что отбор на повышение или понижение продолжительности жизни имаго сопряжен с проявлением различных эффектов на стадии личинки. Снижение жизнеспособности личинок при отборе на понижение продолжительности жизни имаго насекомых, вероятно, могло бы свидетельствовать о проявлении нарушений в онтогенетической программе, однако в таком случае нет объяснения высокой жизнеспособности на стадии куколки, обычно наиболее легко уязвимой и легко реагирующей на любые изменения условий. Скорее всего, это следствие различий в стратегии

реализации онтогенетической программы между долго- и короткоживущими особями.

Данные различия касаются и такого компонента приспособленности как плодовитость. Различия в количестве яиц, откладываемых самками из групп с различной продолжительностью жизни, незначимы. У комнатной мухи долгоживущие самки откладывали $30,48 \pm 5,2$, а короткоживущие – $36,74 \pm 4,5$ яйца.

Для популяции тутового шелкопряда заметна тенденция большей плодовитости самок с повышенной продолжительностью жизни. Она составляет $698,96 \pm 18,8$ яиц в кладке долгоживущих самок и $659,52 \pm 17,7$ – короткоживущих, но при этом колебания количества отложенных яиц значительны. Комнатная муха откладывает за 1 раз на порядок меньше яиц. Отмечено, что продолжительность репродуктивного периода самок с пониженной продолжительностью жизни значительно короче [33]. Возможно, что компенсация этих эффектов сводится к большей суммарной плодовитости. Это отчасти объясняет пониженную выживаемость личинок в линиях с меньшей продолжительностью жизни.

Отбор на повышенную продолжительность жизни основан на том, что в воспроизводстве потомства будут участвовать особи, способные к репродукции достаточно долгое время. Период репродукции у таких особей должен быть сильно растянут либо сдвинут на более позднюю часть имагинального периода жизни. В данной лабораторной популяции комнатной мухи отмечено именно такое расхождение пиков плодовитости.

Отбор в лабораторных популяциях насекомых на повышенную и пониженную продолжительность жизни направлен на выделение сосуществующих групп особей, различающихся стратегиями реализации жизненной программы. Полученные нами результаты позволяют считать действие отбора на первых поколениях селекции дестабилизирующим. Всплеск изменчивости, отмеченный нами в лабораторных популяциях тутового шелкопряда и комнатной мухи во 2–3 поколениях при селекции по

признаку продолжительности жизни, можно считать подтверждением этой гипотезы. Сдвиг нормы реакции, зарегистрированный нами при селекции на пониженную продолжительность жизни, оказался временным. Эти данные свидетельствуют о проявлении компенсаторной реакции популяции в ответ на стресс, обусловленный давлением отбора.

Выживаемость потомства, повышенная в условиях нашего эксперимента, может считаться показателем того, что увеличение генетического разнообразия в сочетании с продолжающимся давлением отбора, т.е. со стрессом экологического характера, открывает возможности для более эффективного использования ресурсов биоценоза – эксплуатации дифференцированных экологических ниш [308; 565]. В случае с лабораторными популяциями насекомых отбор на различную продолжительность жизни, сопряженный с расхождением пиков плодовитости и, соответственно, с дифференцированным по времени развитием потомства, создает возможность временной дифференциации ниш.

Пространственные ограничения, постоянная изоляция и направленный отбор являются факторами, лимитирующими возможности лабораторных популяций насекомых в части сохранения высокого уровня полиморфизма и адаптивного потенциала. Тем не менее, гомеостаз в таких популяциях поддерживается за счет компенсаторных эффектов. Одним из механизмов, обеспечивающих эти эффекты, является дифференциация экологических ниш во времени, базирующаяся на реализации различных репродуктивных стратегий при сохранении достаточно высокого уровня воспроизводства численности популяции.

3.5. Изменения половой структуры популяции под действием стресс-факторов (на примере тутового шелкопряда)

В естественных условиях существования популяции насекомых постоянно подвергаются действию разнообразных стресс-факторов.

Особенно этот процесс усиливается с ростом антропогенной нагрузки на экосистемы. Адаптационный резерв популяций позволяет им в определенной мере выдерживать такие влияния, а одним из существенных факторов поддержания высокой приспособленности популяций является их способность сохранять популяционный гомеостаз на структурном уровне [415].

Успех многих программ разведения зависит от решения вопросов регуляции соотношения полов в культурах насекомых. Программы биометода, связанные с размножением яйцеедов на яйцах хозяина, а также программы племенного шелководства предусматривают разведение преимущественно особей женского пола [130]. Таким образом, изучение механизмов поддержания оптимальной половой структуры имеет большое практическое значение в решении вопросов управления искусственными популяциями насекомых, а также понимания механизмов поддержания популяционного гомеостаза для разработки эффективных природоохранных мероприятий.

Половая структура природных и искусственных популяций насекомых определяется численным соотношением самцов и самок. Соотношение полов в популяции является характеристикой ее состояния. Для насекомых, как и для многих других животных, соотношение полов хотя и приближается к 1:1, но во многих случаях нарушается.

В настоящее время очевидно, что половая структура популяций является достаточно стабильной характеристикой, не изученными остаются особенности поддержания гомеостаза структурных параметров под действием факторов разной природы. Искусственные популяции насекомых являются удобным объектом для исследования данных процессов

Целью наших исследований было изучение динамики параметров половой структуры искусственных популяций тутового шелкопряда (порода Советская 5, Б-1 ул., Б-2 ул.) под действием стресс-факторов – паров эфира и низких температур.

В данных исследованиях мы исходили из известных фактов:

– существует зависимость между устойчивостью гусениц к охлаждению и их жизнеспособностью [496], а также позитивная корреляция между жизнеспособностью гусениц и других стадий онтогенеза [155];

– существуют экологические, поведенческие и физиологические различия между особями мужского и женского пола в реакции на действие стресс-факторов [174; 390; 540].

Изучение жизнеспособности особей тутового шелкопряда на стадии яйца после обработки грены парами эфира показало, что жизнеспособность самцов значительно превосходит жизнеспособность самок (более чем на 10%; $p < 0,05$) на этом этапе развития (табл. 3.17).

Таблица 3.17

**Жизнеспособность яиц тутового шелкопряда в опыте
по обработке парами сернистого эфира**

Пол	Жизнеспособность яиц, %	
	Контроль	Эфир
Самцы и самки	95,3 ± 2,03	84,7 ± 0,33**
Самцы	96,0 ± 2,31	91,3 ± 1,71
Самки	95,3 ± 2,40	78,0 ± 2,06*

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Отмечена также и тенденция к изменению первичного соотношения полов в сторону увеличения доли самцов, что вполне объяснимо различной жизнеспособностью особей разного пола (рис. 3.13).

Анализ результатов показал, что обработка грены парами эфира не отразилась на вторичном соотношении полов. Анализируя влияние обработки грены парами эфира на жизнеспособность и третичное соотношение полов можно отметить изменения в сторону увеличения количества самок за счет снижения жизнеспособности самцов и значимое

повышение жизнеспособности самок на 4,5 % по сравнению с контролем и на 9 % по сравнению с жизнеспособностью самцов ($p < 0,01$).

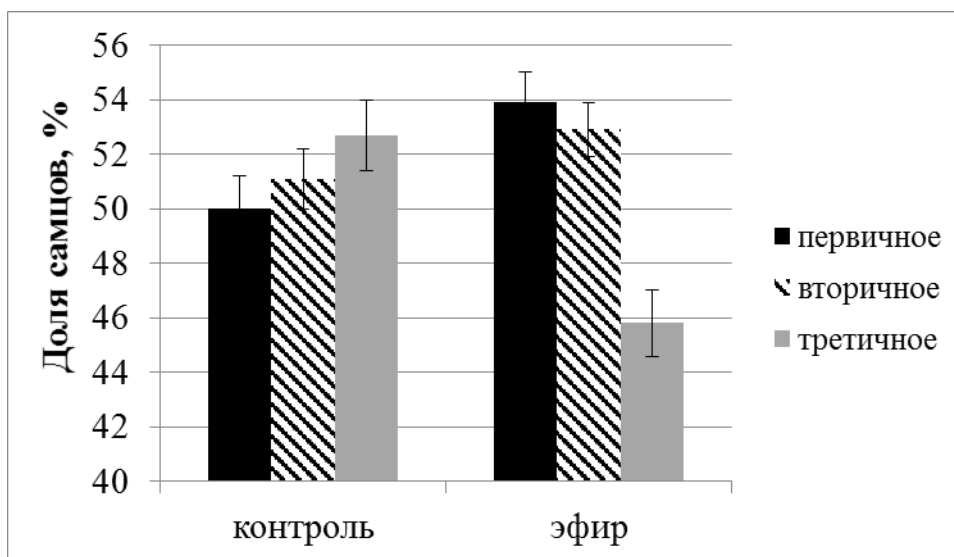


Рис. 3.13 Изменение доли самцов в первичном вторичном и третичном соотношении полов после обработки грены парами эфира

Таким образом, эксперимент, проведенный на меченной по полу породе, показывает, что в ходе онтогенеза тутового шелкопряда под действием стресс-факторов могут происходить изменения в соотношении полов. Причем интересным является факт восстановления до периода репродукции оптимальной половой структуры, способствующей нормальному воспроизводству особей.

В результате проведенных исследований установлено влияние обработки парами эфира грены тутового шелкопряда перед выходом гусениц-мурашей на биологические показатели и половую структуру популяций тутового шелкопряда:

- снижается жизнеспособность на стадии яйца;
- жизнеспособность самок значимо ($p < 0,05$) ниже жизнеспособности самцов, то есть первичное соотношение полов смещается в сторону самцов;
- вторичное соотношение полов не изменяется;
- третичное соотношение полов изменяется за счет четкой тенденции

снижения на стадии гусеницы, жизнеспособности самцов по сравнению с самками, под влиянием токсического действия эфира;

– повышаются биологические показатели культуры, что, возможно, связано с отбором более жизнеспособных самок, устойчивых к эфиру.

Приведенные выше данные вполне согласуются с тем, что разная жизнеспособность особей разных полов на ранних этапах онтогенеза, в зависимости от условий развития на эмбриональной и личиночной стадиях, делает вторичное соотношение полов лабильным показателем [435]. По нему могут различаться не только разные популяции внутри одного вида, но и одна и та же популяция, в разные периоды существования. Многими исследованиями доказано, что на стадии имаго самки разных видов насекомых живут дольше самцов [66; 452; 574]. Разница в смертности, или дифференциальная жизнеспособность того или другого пола проявляется еще в эмбриональный период и сохраняется на разных этапах онтогенеза [130; 136; 366; 404]. Нами также отмечена и подтверждена разница в эмбриональной смертности яиц, у пород тутового шелкопряда меченых по полу. Установлено, что самки отличаются большей смертностью, чем самцы.

Для дополнительного установления возможных различий в жизнеспособности самцов и самок под действием других стресс-факторов, мы использовали также прием охлаждения особей на разных стадиях онтогенеза.

Полученные результаты показали значимую разницу между средними значениями жизнеспособности гусениц-мурашей самцов и самок при охлаждении (табл. 3.18). В первый день охлаждения жизнеспособность самцов значимо (на 5,84 %) выше жизнеспособности самок. Значимо более высокая жизнеспособность самцов сохраняется на протяжении всех дней охлаждения до полной гибели гусениц. Максимально значимая разница между средними значениями жизнеспособности самцов и самок отмечается на шестой день охлаждения и составляет 52,50%. Продолжительность жизни самцов составляла 11 дней, самок – 8 дней, что подтверждает существование

различий в жизнеспособности полов при охлаждении.

Таблица 3.18

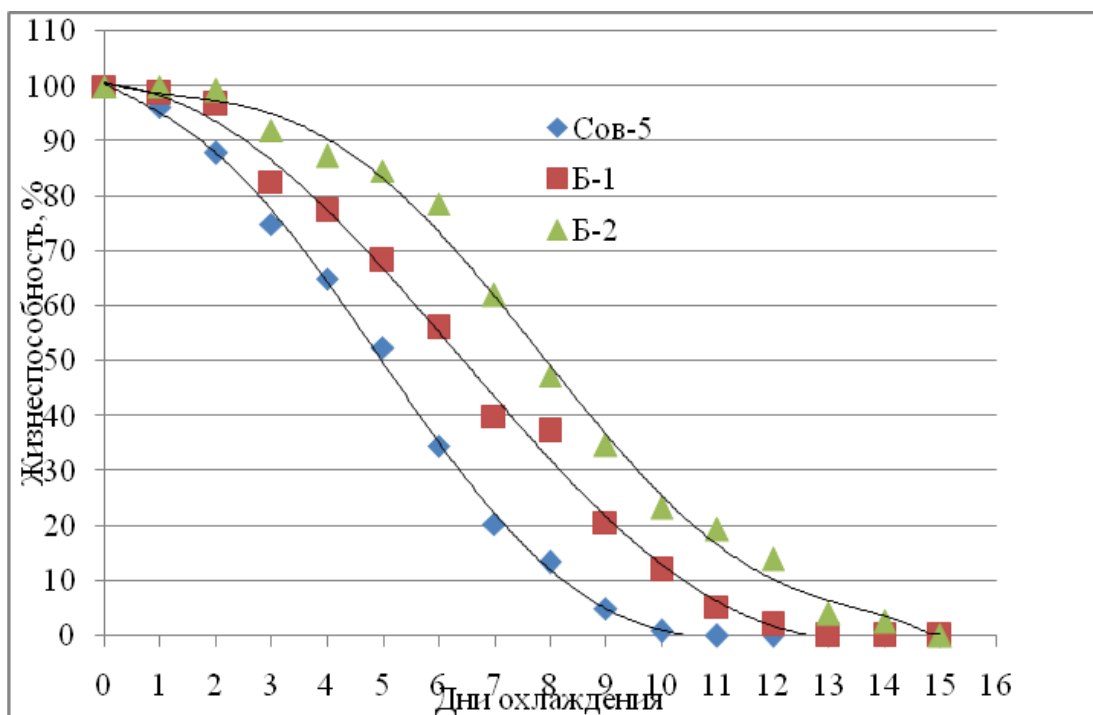
Влияние охлаждения гусениц-мурашей на жизнеспособность самцов и самок (грена зимнего хранения, порода Советская-5)

Дни охлаждения	Жизнеспособность гусениц-мурашей, %	
	Самцы	Самки
1	99,2 ±0,83**	93,3 ±0,83
2	98,3 ±0,83***	77,5 ±1,44
3	87,5 ±5,20**	62,5 ±1,44
4	85,8 ±2,20***	44,2 ±2,20
5	77,5 ±1,44***	27,5 ±1,44
6	60,8 ±2,20***	8,3 ±0,83
7	39,2 ±3,00***	1,2 ±0,83
8	26,2 ±1,67***	0,00 ±0,00
9	10,0 ±1,44	—
10	1,7 ±0,83	—
11	0,00 ±0,00	—

Примечание. ** p<0,01; *** p<0,001

Так как проследить разницу жизнеспособности полов на породах, не меченых по полу невозможно, мы рассчитывали общую жизнеспособность гусениц-мурашей, самцов и самок породы Советская 5 и жизнеспособность гусениц-мурашей пород Б-1 ул., Б-2 ул. для сравнения с изменениями изменений в породе, меченой по полу (Сов. 5) и породах, не меченых по полу (Б-1 ул., Б-2 ул.), а также для межпородной оценки действия температурного фактора. Применение для анализа данных линий тренда позволяет отобразить существующие тенденции, поэтому, для определения характера изменений жизнеспособности гусениц-мурашей разных пород при охлаждении нами определялся тип аппроксимации, характерный для каждой группы данных.

Установлено также, что для каждой группы данных показателя жизнеспособности характерен одинаковый тип аппроксимирующей кривой – полиномиальный – высокого уровня значимости аппроксимации, что подтверждает одинаковую динамику изменений жизнеспособности гусениц-мурашей при охлаждении не зависимо от породы (рис. 3.14).



Сов.-5 – $R^2 = 0,9988$; Б-1 ул. – $R^2 = 0,9966$; Б-2 ул. – $R^2 = 0,9958$

R^2 – значимость аппроксимации

Рис. 3.14. Динамика изменений жизнеспособности гусениц-мурашей разных пород при охлаждении (грена зимнего хранения).

Выше сказанное дает возможность утверждать, что жизнеспособность гусениц-мурашей самцов пород, не меченных по полу на стадии грены, таких как Б-1 ул. и Б-2 ул., также превышает жизнеспособность гусениц-мурашей самок, как это установлено на породе Советская 5 (Сов. 5).

Таким образом, нами установлено, что на стадии гусениц-мурашей жизнеспособность самцов тутового шелкопряда превышает жизнеспособность самок. Отмечены различия гусениц-мурашей разных пород тутового шелкопряда по устойчивости к охлаждению, что позволяет дифференцировать породы по качеству на ранних этапах онтогенеза.

В следующем опыте нами был проведен анализ взаимосвязи между показателями жизнеспособности и соотношения полов для каждого дня охлаждения гусениц-мурашей (табл. 3.19).

Таблица 3.19

Взаимосвязь жизнеспособности и соотношения полов гусениц-мурашей при охлаждении (грена зимнего хранения, порода Сов.-5)

Дни охлаждения	Жизнеспособность гусениц-мурашей, %	Доля, %	
		самцов, %	самок, %
1	96,3 ±0,00	51,5 ±0,43**	48,5 ±0,43
2	87,9 ±0,83	55,9 ±0,50***	44,1 ±0,50
3	75,0 ±2,50	58,2 ±1,67**	41,8 ±1,67
4	65,0 ±1,44	66,0 ±1,35***	34,0 ±1,35
5	52,5 ±0,72	73,8 ±1,24***	26,2 ±1,24
6	34,6 ±1,10	87,9 ±1,17***	12,1 ±1,17
7	20,4 ±1,10	95,7 ±2,16***	4,3 ±2,16
8	13,3 ±0,83	100,0 ±0,00	0,00 ±0,00
9	5,00 ±0,72	100,0 ±0,00	0,00 ±0,00
10	0,8 ±0,42	100,0 ±0,00	0,00 ±0,00

Примечание. ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Данные табл. 3.19 показывают, что при охлаждении гусениц-мурашей значительно возрастает доля самцов. Корреляционный анализ и позволил установить наличие положительной корреляции между длительностью охлаждения гусениц-мурашей и долей самцов ($r = 0,97$; $P < 0,001$) и, соответственно, отрицательной корреляции между длительностью охлаждения гусениц-мурашей и долей самок. Полученные данные свидетельствуют об изменении соотношения полов при длительном охлаждении гусениц-мурашей.

Для последующих исследований фактической жизнеспособности использовали гусениц V возраста породы Сов.-5. Выкормку гусениц до V возраста проводили на оптимальном агрофоне, гидротермические условия

соответствовали действующим агроправилам [174]. Гусениц пятого возраста (отдельно самцов и самок) помещали в пакеты по 10 шт. Каждый вариант насчитывал по 10 повторностей. Пакеты находились в холодильнике при $t=+2^{\circ}\text{C}$. Учет живых и погибших гусениц в каждом пакете проводили ежедневно (табл. 3.20).

Таблица 3.20

**Влияние охлаждения гусениц V возраста на жизнеспособность особей
(порода Советская-5)**

Дни охлаждения	Жизнеспособность гусениц V возраста, %	
	самцы	самки
1–3	100,0 $\pm$ 0,00	100,0 $\pm$ 0,00
4	100,0 $\pm$ 0,00	96,7 $\pm$ 1,67
5	100,0 $\pm$ 0,00	96,7 $\pm$ 1,67
6	100,0 $\pm$ 0,00*	95,6 $\pm$ 1,76
7	100,0 $\pm$ 0,00*	95,6 $\pm$ 1,76
8	98,9 $\pm$ 1,11	95,6 $\pm$ 1,76
9	98,9 $\pm$ 1,11	94,4 $\pm$ 2,42
10	96,7 $\pm$ 2,36	94,4 $\pm$ 2,42
11	96,7 $\pm$ 2,36**	84,4 $\pm$ 2,42
12	95,6 $\pm$ 2,42***	65,6 $\pm$ 4,12
13	90,0 $\pm$ 1,67***	50,0 $\pm$ 5,77
14	85,6 $\pm$ 2,94***	37,8 $\pm$ 6,62
15	68,9 $\pm$ 5,12***	8,9 $\pm$ 3,09
16	63,3 $\pm$ 5,27***	6,7 $\pm$ 2,89
17	58,9 $\pm$ 6,33***	2,2 $\pm$ 1,47
18	45,6 $\pm$ 6,48***	0,0 $\pm$ 0,00
19	16,7 $\pm$ 4,08***	–
20	1,1 $\pm$ 1,11	–
21	0,0 $\pm$ 0,00	–

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Полученные данные свидетельствуют о значимых различиях между средними значениями жизнеспособности самцов и самок гусениц пятого возраста, которые на шестой день охлаждения составили 4,44 %. Тенденция более высокой жизнеспособности самцов по сравнению с самками сохраняется на протяжении всех дней охлаждения до полной гибели гусениц. Максимально значимые различия средних значений жизнеспособности самцов и самок отмечаются на 15 день охлаждения и составляют 60,00%.

Продолжительность жизни гусениц-самцов пятого возраста составила 20 дней, а гусениц-самок – 18, что подтверждает существование различий в жизнеспособности по полу при охлаждении.

Анализ полученных данных (см. табл. 3.20) позволяет утверждать, что жизнеспособность гусениц-самцов пятого возраста значимо превышает жизнеспособность самок.

Для изучения влияния охлаждения на жизнеспособность куколок пород Сов.-5, Б-1 ул., Б-2 ул. их разделяли по полу и содержали при температуре +2°C по 10 шт. в каждой коробке. Все варианты насчитывали по 10 повторностей. Рассчитывали жизнеспособность куколок каждого варианта.

Полученные результаты (табл. 3.21) показали отсутствие значимых различий по жизнеспособности самцов и самок на стадии куколки при экстремальных условиях содержания. Была отмечена тенденция повышения жизнеспособности куколок самок. О более высокой жизнеспособности куколок-самок породы Сов.-5 свидетельствует и то, что продолжительность их жизни при низкотемпературном воздействии на 7 дней превышала продолжительность жизни самцов. Установлено, что продолжительность жизни на стадии куколки у тутового шелкопряда при экстремальных условиях содержания оказалась наибольшей (около 100 дней). Это можно объяснить наличием в теле куколки высокоэнергетических питательных веществ: большого количества жира (1/4 ее веса) и азотистых веществ, необходимых насекомым для нормального прохождения процессов метаморфоза.

Таблица 3.21

Влияние охлаждения куколок на их жизнеспособность (порода Сов.-5)

Дни охлаждения	Жизнеспособность куколок, %	
	самцы	самки
1	100,0 ± 0,00	100,0 ± 0,00
11	77,8 ± 5,47*	93,3 ± 4,22
17	68,9 ± 6,11	66,7 ± 9,89
22	65,6 ± 6,03	66,7 ± 9,89
28	50,0 ± 5,77	60,0 ± 12,65
32	43,3 ± 7,45	56,7 ± 14,06
38	42,2 ± 7,03	56,7 ± 14,06
43	42,2 ± 7,03	56,7 ± 14,06
53	40,0 ± 6,45	56,7 ± 14,06
57	40,0 ± 6,45	56,7 ± 14,06
63	30,0 ± 6,01	40,0 ± 11,55
70	26,7 ± 6,24	36,7 ± 9,55
74	18,9 ± 5,12	36,7 ± 9,55
80	14,4 ± 3,77	20,0 ± 7,30
87	5,6 ± 1,76	6,7 ± 4,22
93	0,0 ± 0,00	3,3 ± 3,33
100	—	0,0 ± 0,00

Примечание. *p<0,05

Таким образом, при охлаждении на стадии куколки показатели жизнеспособности полов наиболее стабильны, однако отмечается устойчивая тенденция к повышению жизнеспособности самок по сравнению с самцами.

Последующие исследования фактической жизнеспособности проводили на стадии бабочки. В качестве объекта исследования использовали бабочек пород Сов.-5, Б-1 ул., Б-2 ул. После выхода из кокона бабочек разделяли по полу по морфологическим признакам. Продолжитель-

ность жизни бабочек определяли с момента выхода из куколки до момента гибели. Отбирали по 25 шт. самцов и самок каждого варианта опыта. Каждую бабочку отсаживали в индивидуальный пакет. Все исследуемые бабочки находились в холодильнике при $t + 2^{\circ}\text{C}$.

Результаты исследования влияния охлаждения на среднюю продолжительность жизни бабочек тутового шелкопряда в зависимости от пола (табл. 3.22) свидетельствуют об отсутствии значимых различий продолжительности жизни самцов по сравнению с самками. В то же время отмечается тенденция меньшей продолжительности жизни самцов.

Таблица 3.22

**Средняя продолжительность жизни бабочек тутового шелкопряда
при охлаждении**

Порода	Продолжительность охлаждения до момента гибели, дни	Средняя продолжительность жизни бабочек, дни	
		Самцы	Самки
Сов.-5	44	$31,2 \pm 1,29^*$	$38,3 \pm 1,41$
Б-1 ул.	52	$36,5 \pm 1,71^*$	$41,8 \pm 1,44$
Б-2 ул.	55	$38,2 \pm 1,12^*$	$44,5 \pm 1,80$

$*p < 0,05$

На стадии бабочки жизнеспособность самцов тутового шелкопряда ниже жизнеспособности самок. Продолжительность жизни самцов породы Сов.-5 меньше на 3,13 дня, породы Б-1 ул. – на 4,3 дня, породы Б-2 ул. – на 3,24 дня по сравнению с самками. Отмечена межпородная разница в устойчивости бабочек к охлаждению.

В результате проведенных исследований жизнеспособности самцов и самок на основных этапах развития тутового шелкопряда установлено:

– на стадии гусеницы жизнеспособность самцов тутового шелкопряда превышает жизнеспособность самок, начиная с первого и заканчивая пятым возрастом;

- на стадии куколки прослеживается тенденция к увеличению жизнеспособности самок по сравнению с самцами;
- на стадии бабочки отмечается тенденция к увеличению жизнеспособности самок по сравнению с самцами;
- различия в межпородной (Сов.-5, Б-1 ул., Б-2 ул.) устойчивости к охлаждению сохраняются на всех исследуемых нами стадиях развития, что свидетельствует о сохранении физиологических особенностей пород на протяжении всего онтогенеза.

Изучение динамики параметров половой структуры искусственной популяции тутового шелкопряда под действием стресс-факторов – паров эфира и низких температур показало значимое изменение соотношения полов на разных этапах онтогенеза. В результате дифференциальной чувствительности особей к стресс-факторам в ходе онтогенеза происходит смещение первичного соотношения полов в сторону увеличения доли самцов. В дальнейшем происходит возврат к оптимальным структурным параметрам популяции и уже третичное соотношение полов характеризуется увеличением доли самок. Такие процессы способствуют сохранению оптимальной численности и выживанию популяции.

3.6. Динамика жизнеспособности популяций под действием отбора (на примере тутового шелкопряда)

Жизнеспособность является адекватным параметром, позволяющим судить о состоянии популяции [248]. Мы определяем жизнеспособность как интегральный показатель состояния популяций насекомых, связанный с генетическими особенностями, формирующих популяцию особей»

Проводимые нами исследования свидетельствуют о возможности существования в искусственных популяциях механизмов самосохранения [72; 239; 263]. Механизмы поддержания «приемлемого» уровня жизнеспособности до наших исследований оставались практически не

изученными.

По нашему мнению, для эффективного управления искусственными популяциями насекомых, при культивировании необходимо контролировать не ответ на отбор, а структурные параметры популяции при отборе. Изучение динамики ответа особей на отбор по количественным признакам позволяет установить пороговые значения параметров, после достижения которых, восстановление невозможно. Отмечено, что ответ на отбор может уменьшаться или увеличиваться во времени и, в конечном итоге, популяция достигает кризисного состояния [54; 353]. Необходимость своевременного предотвращения кризисных ситуаций обуславливает актуальность данного исследования

Целью поставленных экспериментов являлось изучение динамики структурных параметров искусственных популяций тутового шелкопряда при отборе по жизнеспособности, а также влияния отбора на основные биологические показатели культуры тутового шелкопряда. На протяжении шести поколений был проведен отбор в двух направлениях – на повышенную («+» направление) и пониженную («-» направление) жизнеспособность. Выводку биоматериала проводили на пессимальном и оптимальном агрофоне.

В результате проведенных экспериментов по отбору на повышение жизнеспособности был получен быстрый ответ в первых четырех поколениях на ОПФ. Начиная со второго поколения, отмечено значимое увеличение показателя жизнеспособности по отношению к родительскому поколению (табл.3.23).

В пессимальных условиях культивирования значимый ответ на отбор отмечен уже в первом поколении, жизнеспособность увеличилась на 7,19 % по сравнению с родительским поколением. Максимально жизнеспособность возросла во втором поколении – на 7,98% по сравнению с родительским поколением.

Таблица 3.23

**Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда
при отборе в «+» направлении**

Поколения отбора	Жизнеспособность гусениц, %, ОПФ		Жизнеспособность гусениц, %, ПФ	
	контроль	отбор	контроль	отбор
F ₀	88,9±1,26	88,9±1,26	87,5±1,62	87,5±1,62
F ₁	88,9±1,26	92,6±1,16	87,5±1,62	94,7±0,73*
F ₂	81,1±1,46	97,7±0,82***	60,2±1,69	95,5±0,67***
F ₃	81,8±1,95	98,7±0,90***	82,8±1,22	91,9±1,04**
F ₄	66,9±1,36	95,6±1,70***	76,8±1,71	86,7±2,40
F ₅	91,3±1,45	98,5±0,76***	89,7±2,00	95,5±1,77***
F ₆	89,3±1,72	96,5±1,61***	86,1±1,27	94,9±0,52**

Примечания: *p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001 (значимость различий по отношению к контролю F₀)

В дальнейшем данный показатель значимо превосходил контроль. Отмеченная нами разница в скорости ответа на отбор на ОПФ и ПФ подтверждает положение о том, что относительная приспособленность особей в популяции зависит не только от конкретных генотипов, но и от условий окружающей среды [54]. В оптимальных условиях содержания относительная приспособленность данного генотипа оказывалась более высокой, в ПФ – более низкой.

Анализ полученных данных показывает, что данная популяция обладает достаточной устойчивостью, и условия эксперимента не являются опасными для её существования. Продолжающийся ответ на отбор свидетельствует о сохранении высокой генетической гетерогенности популяции по показателю жизнеспособности.

Однако, по нашему мнению, ответ на отбор, определяемый как разница средних значений признака у потомства и у родительского поколения, не может быть эффективным критерием, отражающим процессы, происходящие

в популяции. Изучение динамики разности между показателями жизнеспособности особей, не подвергающихся отбору (контроль) и подвергающихся отбору ($F_{\text{п контроль}} - F_{\text{п отбор}}$), свидетельствует о прекращении значимого увеличения жизнеспособности задолго до того, как популяция перестает реагировать на отбор (см. табл. 3.24, рис. 3.15, 3.16).

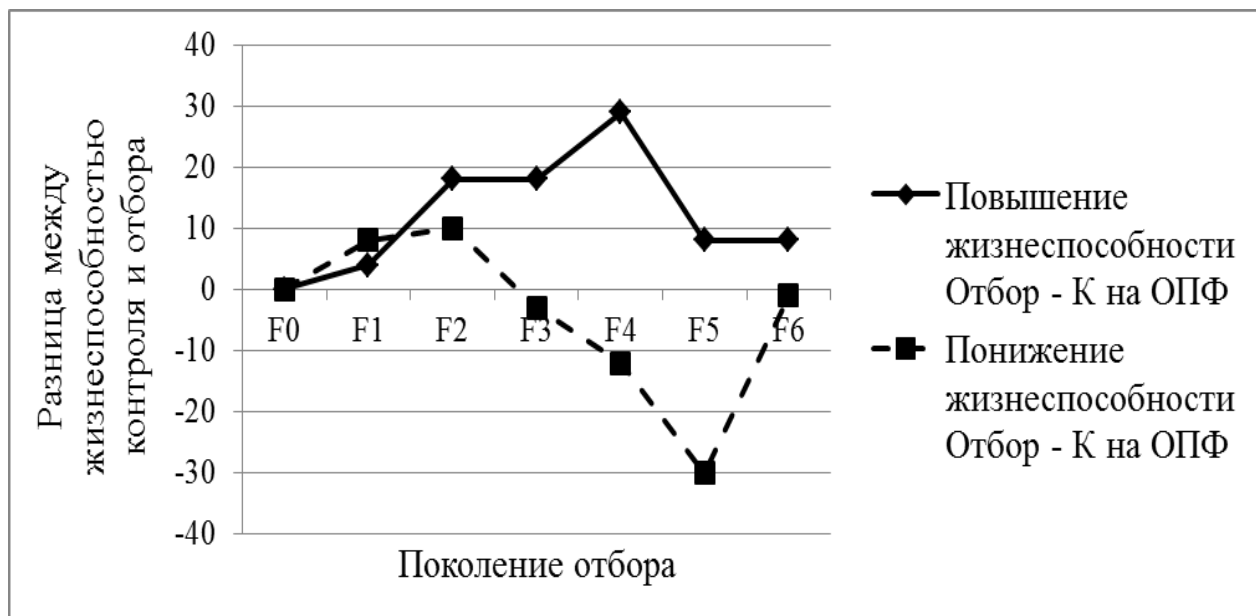


Рис. 3.15. Динамика ответа на отбор по жизнеспособности в плюс- и минус-направлениях на оптимальном фоне.

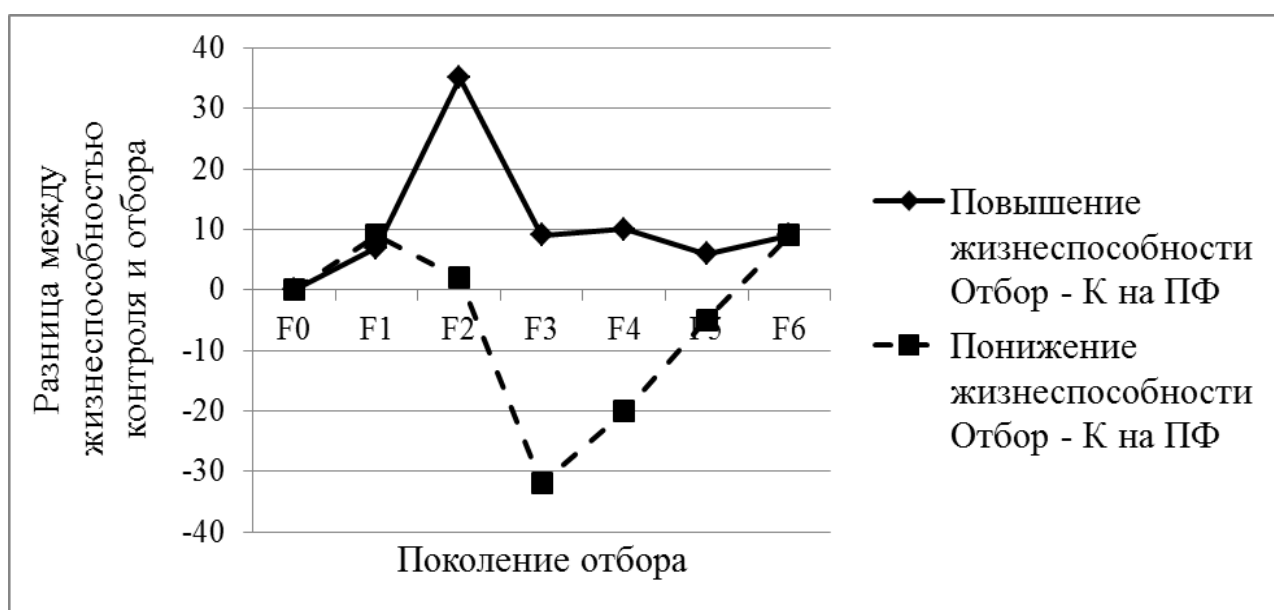


Рис. 3.16. Динамика ответа на отбор по жизнеспособности в плюс- и минус- направлениях на пессимальном фоне.

Таблица 3.24

**Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда при отборе
в «←» направлении**

Поколения отбора	Жизнеспособность гусениц, %, ОПФ		Жизнеспособность гусениц, %, ПФ	
	контроль	отбор	контроль	отбор
Контроль, F ₀	88,9±1,26	88,9±1,26	82,8±1,22	82,8±1,22
F ₁	88,9±1,26	96,2±1,90*	82,8±1,22	92,3±2,00*
F ₂	81,1±1,46	91,8±4,47	76,8±1,71	78,3±1,60
F ₃	81,8±1,95	77,8±0,80**	89,7±2,00	57,1±1,70***
F ₄	76,9±1,36	64,3±1,60	90,5±1,63	71,4±1,80**
F ₅	91,3±1,45	61,5±1,50***	86,1±1,27	71,0±2,42**
F ₆	89,3±1,72	88,7±1,41	64,7±1,47	73,8±1,25

Примечания: *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001(значимость различий по отношению к контролю F₀).

Таким образом за конечный уровень признака, по нашему мнению, необходимо принимать максимальное значение жизнеспособности популяции по отношению к контролю того же поколения. В наших исследованиях рост показателя жизнеспособности по отношению к контролю на ОПФ прекратился после 4-х поколений отбора, на ПФ – после двух (см. табл.3.23, 3.24).

Ближкие данные получены в работах [353], где эффективность отбора проявлялась в течение 3–5 поколений. Таким образом, снижение приспособленности популяции в ответ на давление отбора можно фиксировать гораздо раньше, чем наступает кризис. Это подтверждается нашими данными по изучению динамики плодовитости самок тутового шелкопряда на протяжении 6-ти поколений (рис. 3.17).

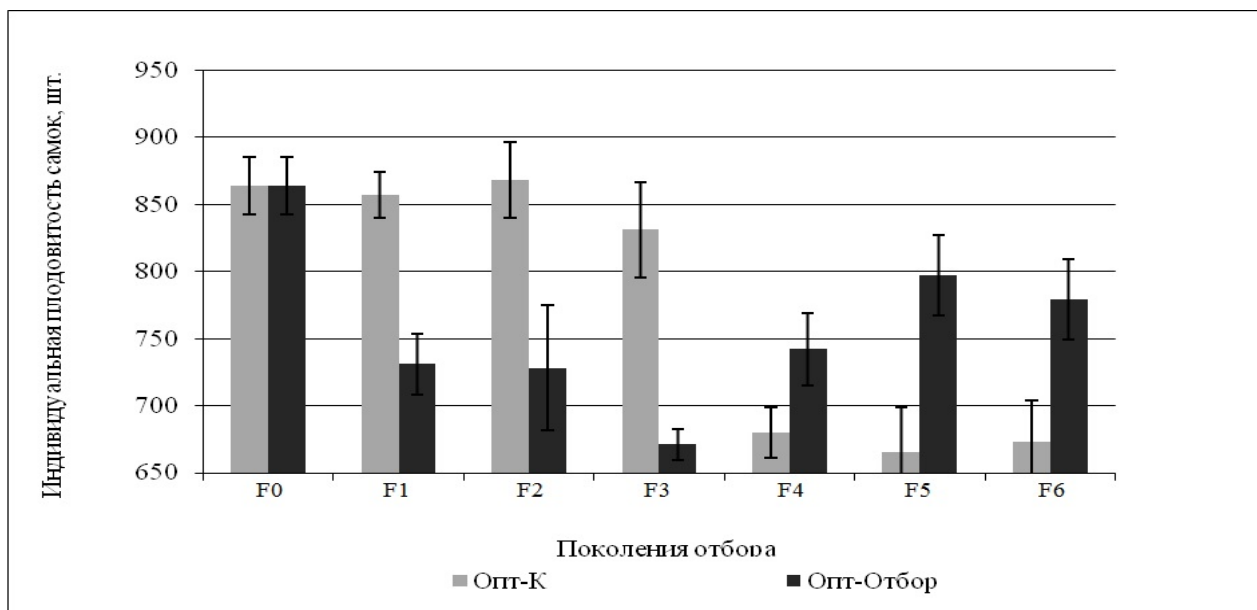


Рис. 3.17. Динамика индивидуальной плодовитости самок тутового шелкопряда в ходе плюс-отбора на оптимальном фоне

В ходе «+» отбора на оптимальном фоне отмечено значимое снижение плодовитости в течение трех поколений. В четвертом поколении, когда показатель жизнеспособности достигает наивысшего значения, происходит резкое повышение индивидуальной плодовитости самок. По нашему мнению, это приводит к увеличению генетической гетерогенности культуры. Наряду с высокожизнеспособными низкоплодовитыми, появляются низкожизнеспособные высокоплодовитые самки. После этого в F_5 и F_6 отмечено значимое снижение эффективности ответа популяции на отбор по показателю жизнеспособности, сопровождающееся увеличением плодовитости особей. В пессимальных условиях максимальный ответ на отбор фиксируется в F_2 , при этом в F_1 отмечена тенденция к увеличению плодовитости (рис. 3.18) и снижение эффективности ответа на отбор в F_3 . Увеличение индивидуальной плодовитости до уровня контроля в F_4 также привело к снижению ответа на отбор в F_5 . В других поколениях индивидуальная плодовитость особей на ПФ в период отбора остается на уровне контроля.

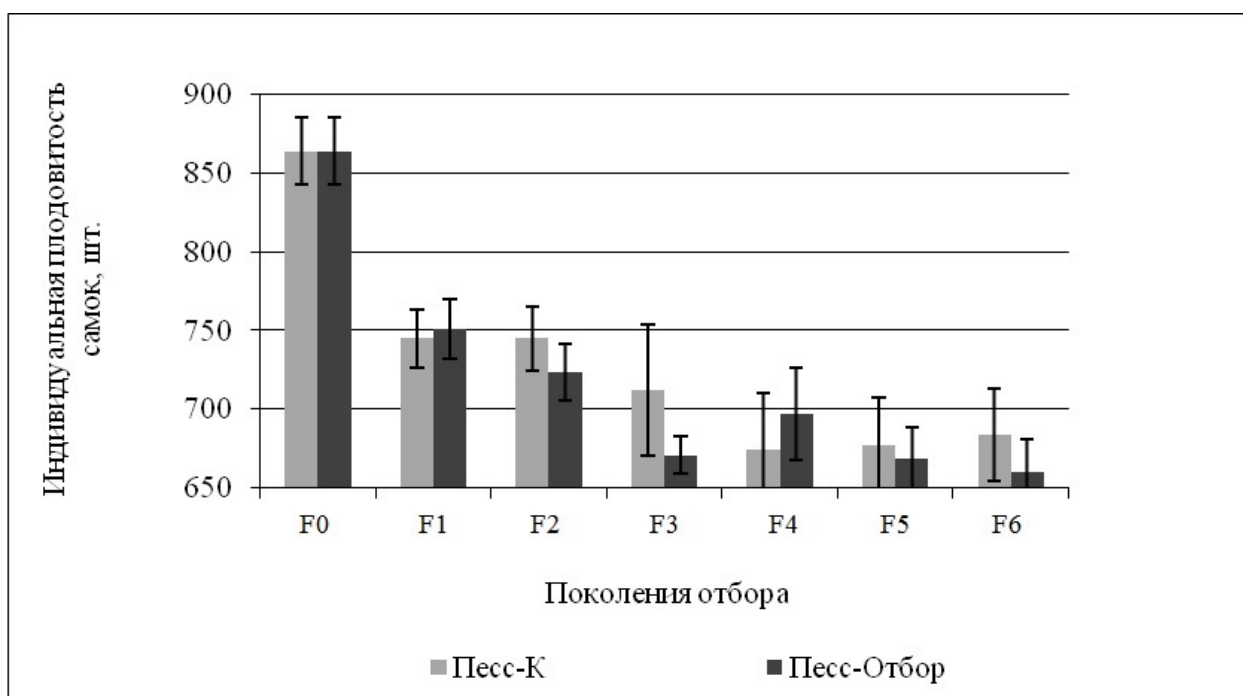


Рис. 3.18. Динамика индивидуальной плодовитости самок в ходе плюс-отбора на пессимальном фоне

Исследования половой структуры популяции тутового шелкопряда в ходе «+» отбора показали стабильность в соотношении полов. На протяжении шести поколений отбора на повышение жизнеспособности соотношение полов в популяции оставалось в пределах контроля (табл. 3.25).

Таблица 3.25

**Соотношение полов в культуре тутового шелкопряда
после шести поколений отбора**

Вариант отбора	Соотношение полов (самцы/самки, %)	
	контроль	отбор
Плюс-направление ОПФ	52/48	53/47
Плюс-направление ПФ	56/44	51/49
Минус-направление ОПФ	53/47	29/71
Минус-направление ПФ	54/46	21/79

Отмеченное нами снижение плодовитости свидетельствует о быстрой

реакции популяции на действие фактора отбора. Таким образом, на фоне повышения жизнеспособности популяции проявляется плейотропный антагонизм, являющийся механизмом поддержания генетической изменчивости популяций [392]. Так как плодовитость является одной из компонент приспособленности, то её снижение может свидетельствовать о снижении приспособленности популяции.

Известно, что эффективность отбора зависит от генетической структуры исходной популяции. Несмотря на достаточную однородность исходного материала, отмечаемый позитивный ответ на отбор свидетельствует о высокой генетической изменчивости по этому признаку.

Одной из существенных особенностей поведения линий в процессе отбора в нашем эксперименте является асимметрия в величине ответа на отбор в «+» и «-» направлениях. Нами показано, что ответ при отборе в «-» направлении более интенсивный по амплитуде, чем ответ на отбор в «+» направлении (см. рис. 3.15, 3.16). Подобная реакция может быть связана с различиями в структуре генетической изменчивости исходных популяций (Савченко и др., 1990). Если реакция на отбор ограничивается относительно небольшим числом поколений в популяциях с невысокой генетической изменчивостью (что характерно для искусственных популяций), то общий ответ в минус направлении превышает общий ответ в плюс направлении.

В наших экспериментах значимый ответ на отбор в «-» направлении был получен только в третьем поколении на ОПФ и во втором на ПФ (см. табл. 3.24). В дальнейшем эффективность отбора увеличилась до максимального значения в пятом поколении (на 27,45% ниже родительского поколения) при оптимальных условиях содержания, и в третьем при пессимальных (на 25,63% ниже родительского поколения).

В дальнейшем, как и в вариантах «+» отбора, его эффективность снижалась, хотя ответ на отбор продолжался. Анализ разницы между показателями жизнеспособности в контролях и вариантах отбора по поколениям (см. рис. 3.15, 3.16) подтверждает это. Показатель индивиду-

альной плодовитости на ОПФ незначительно уменьшается в F_1 , но в дальнейшем значимых отличий не отмечено (рис. 3.19).

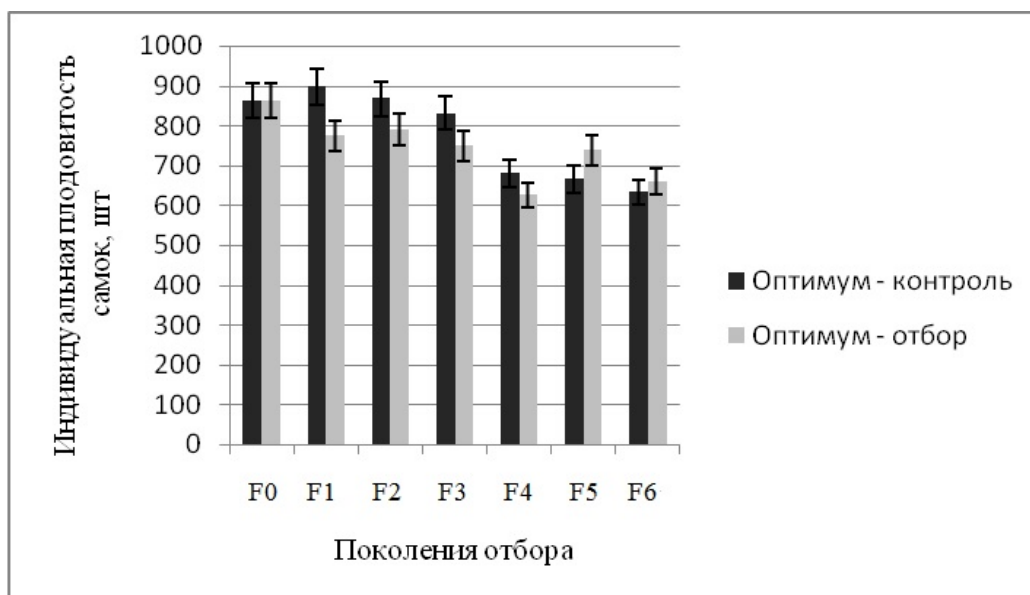


Рис. 3.19. Динамика индивидуальной плодовитости самок в ходе минус-отбора на оптимальном фоне

В то же время происходит резкое изменение соотношения полов. К пятому поколению, когда жизнеспособность особей становится максимально низкой, доля самок возрастает до 69% на ОПФ, а в шестом поколении достигает 71% (см. табл. 3.24).

На пессимальном фоне отбор в «—» направлении сопровождался снижением жизнеспособности в F_3 и значимым увеличением индивидуальной плодовитости самок (рис. 3.20). По нашему мнению, в основе такого явления лежат механизмы поддержания гомеостаза на популяционном уровне, о чем свидетельствует резкое изменение соотношения полов в данном варианте отбора (см. табл. 3.25). В популяции преобладают самки. К шестому поколению их доля на ПФ возрастает до 79 %. Отмечается стремление популяции выйти из кризисной ситуации за счет изменения соотношения полов и, следовательно, увеличения численности.

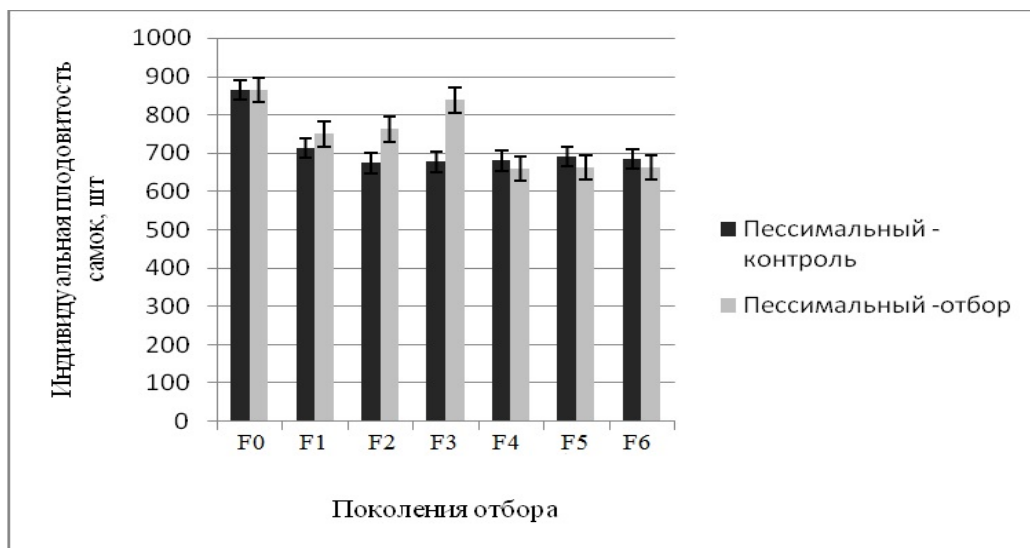


Рис. 3.20. Динамика индивидуальной плодовитости самок в ходе минус-отбора на пессимальном фоне

Проведённые нами исследования влияния отбора по жизнеспособности в двух направлениях дают основание утверждать, что в искусственных популяциях тутового шелкопряда происходят процессы саморегуляции. Случаи восстановления плодовитости можно объяснить тем, что генофонд обладает тонко сбалансированной структурой и его компоненты строго адаптированы. Популяция стремится к новому равновесному состоянию, причем, это происходит не только на генетическом уровне, но и на уровне структурной организации. Так при отборе на повышение жизнеспособности при достижении этим показателем максимального значения повышается индивидуальная плодовитость самок, что приводит к увеличению гетерогенности культуры. Соотношение полов при этом не меняется. В ответ на продолжающийся отбор, параллельно идут процессы, связанные со стремлением к восстановлению средних параметров полового индекса. При «–» отборе, когда снижается жизнеспособность, индивидуальная плодовитость самок изменяется нестабильно, однако резко изменяется соотношение полов в сторону увеличения количества самок.

Таким образом, несмотря на неоднозначность в решении вопросов о механизмах поддержания внутривидового полиморфизма [392; 363;

502; 542], мы можем утверждать, что в искусственных популяциях насекомых, так же, как и в природных, существует определённый адаптивный резерв, связанный с генетической разнокачественностью особей. Задолго до наступления кризисных ситуаций в популяциях, снижается компонент приспособленности, и включаются механизмы, приводящие к восстановлению оптимальных структурных параметров и численности популяции.

Понимание механизмов поддержания популяционного гомеостаза, обеспечивающих существование искусственных популяций как сложных биологических систем со своей структурной и функциональной организацией, позволяет разрабатывать эффективные методы управления при реализации программ технической энтомологии и в ходе решения природоохранных задач.

3.7. Изменения структурных параметров популяций при оптимизации культивирования

На основе современных представлений о структуре и механизмах функционирования популяций, нами разработаны биологические основы оптимизации структурных параметров искусственных популяций насекомых в направлении получения особей, обладающих генотипом, максимально отвечающим целям конкретных программ разведения [218; 244]. Это позволяет значительно увеличить эффективность использования разработанных ранее методов оптимизации [260]. Положенные в основу концепции принципы, позволили разработать и успешно апробировать методы оптимизации возрастной, половой, экологической (действие определенных факторов), этологической, пространственной и генетической структур искусственных популяций насекомых [25; 72; 239; 263]. Отмечено, что в ходе проведения оптимизации культур насекомых по одним структурным параметрам происходят изменения, затрагивающие другие, не

оптимизируемые структурные параметры, а также процессы саморегуляции, способствующие поддержанию внутрипопуляционного гомеостаза. В ряде случаев это приводит к снижению эффекта оптимизации, а иногда к его отсутствию. Подобные ситуации обусловили необходимость проведения комплексного исследования позволяющего установить, как влияет оптимизация возрастной, половой, экологической структуры искусственных популяций насекомых на динамику структурных параметров. Полученные данные будут способствовать повышению эффективности реализации программ разведения насекомых и расширят понимание механизмов внутрипопуляционных процессов.

Целью наших исследований являлось изучение изменений структурных параметров популяции тутового шелкопряда в ходе оптимизации и оценка степени влияния отдельных структурных параметров на биологические и хозяйственно ценные показатели культуры.

Для реализации поставленной задачи была использована меченная по полу низкожизнеспособная порода Советская 5. Выбор данной породы был обусловлен возможностью с максимальной значимостью определить влияние изучаемых методов оптимизации на динамику половой структуры популяции, а также оценить эффективность изучаемых приемов для низкожизнеспособного материала, который в условиях массового разведения чаще всего требует оптимизации.

Оптимизацию экологической структуры популяций проводили путем отбора наиболее жизнеспособного биоматериала по интенсивности хемотаксиса гусениц, а также наименее жизнеспособного материала по хемотаксису на нетипичный кормовой раздражитель (см главу 2). Оптимизацию половой структуры проводили путем изменения соотношения полов по вариантам исследования, а. возрастной структуры – путем отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц.

Проводимые нами ранее исследования характера изменений соотношения полов у тутового шелкопряда в ходе онтогенеза показали

дифференциальную жизнеспособность на разных стадиях развития насекомого [263]. Было показано, что соотношение полов у тутового шелкопряда отвечает распределению 1 : 1, однако прослеживается тенденция к увеличению доли самцов. Поэтому изучение динамики данного показателя имеет большое практическое значение.

В ходе исследований установлено, что при раздельном культивировании жизнеспособность самцов значимо ($p < 0,001$) выше жизнеспособности самок как без оптимизации, так и при оптимизации экологической и возрастной структур популяции (рис. 3.21).

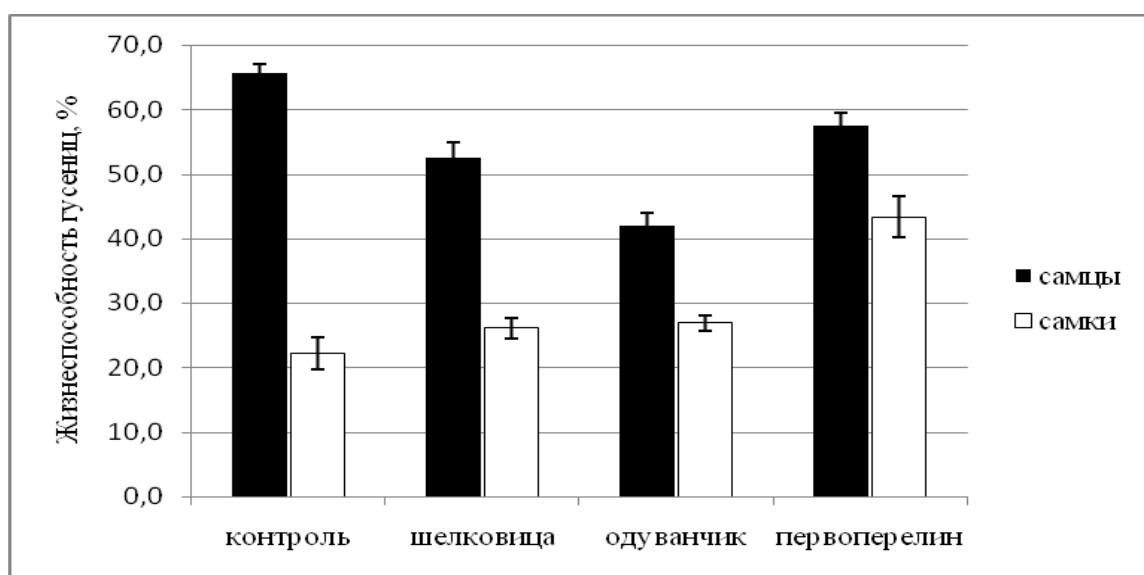


Рис. 3.21. Жизнеспособность самок и самцов тутового шелкопряда при оптимизации структурных параметров (раздельное культивирование)

Однако показатели жизнеспособности самок при оптимизации путем отбора особей по интенсивности хемотаксиса на одуванчик, а также первоперелинявших на второй возраст гусениц значимо ($p < 0,001$) превышали контроль, в то время как жизнеспособность самцов при оптимизации падала. Таким образом, мы можем говорить о существовании полового диморфизма особей тутового шелкопряда по реакции на данные факторы отбора.

Двухфакторный дисперсионный анализ полученных результатов показал, что фактор пола значимо ($p < 0,001$) влияет на жизнеспособность особей, а эффективность оптимизации определяется долей самок в

популяции. Это свидетельствует о сохранении самками данной породы гетерогенности, позволяющей им реагировать на отбор, в то время как самцы, подвергаясь отбору, снижают свою гетерогенность и, как следствие, жизнеспособность.

Как видно из рис. 3.22, в результате проведенных исследований зарегистрировано значимое ($p=0,00003$) взаимодействие между фактором пола и характером отбора. Отбор по интенсивности хемотаксиса на лист шелковицы и, особенно на одуванчик снижают степень влияния фактора пола на жизнеспособность особей (различия в жизнеспособности полов уменьшаются).

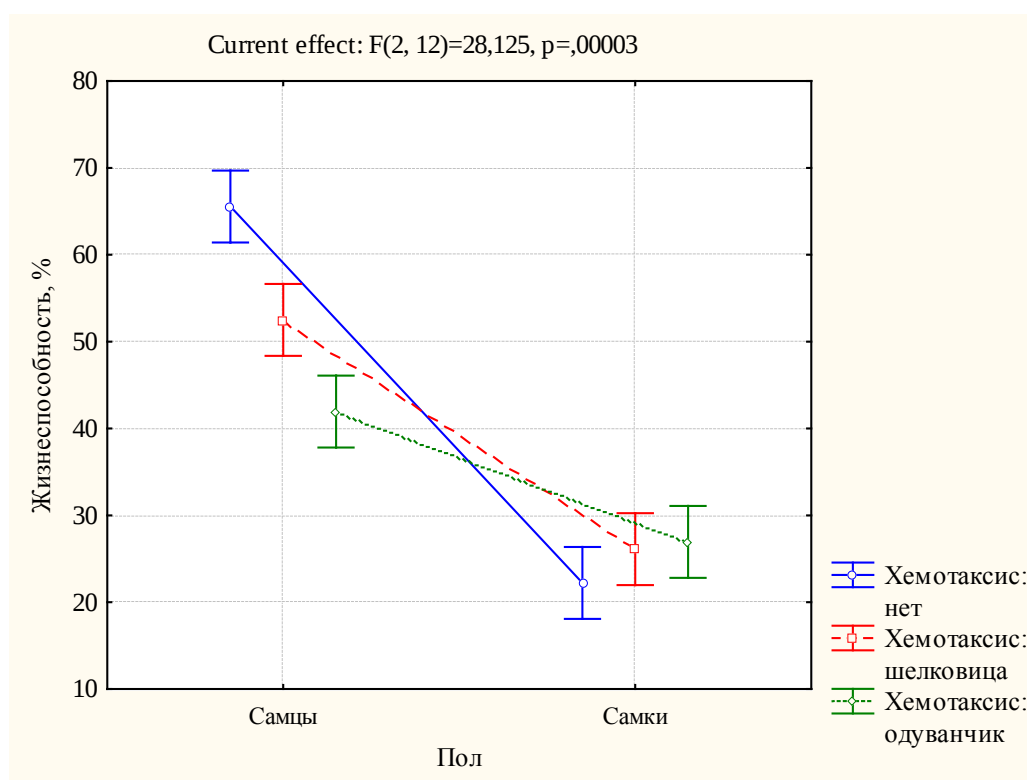


Рис. 3.22. Зависимость жизнеспособности популяции тутового шелкопряда от пола особей и характера отбора

Таким образом, основываясь на известной зависимости между уровнем жизнеспособности и гетерогенностью популяций и полученных нами данных, можно утверждать, что оптимизация экологической структуры низко жизнеспособной популяции неэффективна. Ответ на отбор в таких ситуациях не регистрируется. Более того, искусственное уменьшение гетерогенности

популяции путем отбора, наоборот, приводит к уменьшению ее жизнеспособности. В данном случае при сохранении в популяции соотношения полов 1 : 1 причиной отсутствия ответа на действие фактора отбора является низкая гетерогенность самцов данной породы. В то же время, при увеличении в популяции доли самок отбор особей по интенсивности хемотаксиса дает хорошие результаты даже на низко жизнеспособном материале.

При оптимизации половой структуры культуры тутового шелкопряда отмечено изменение жизнеспособности биоматериала (рис. 3.23).

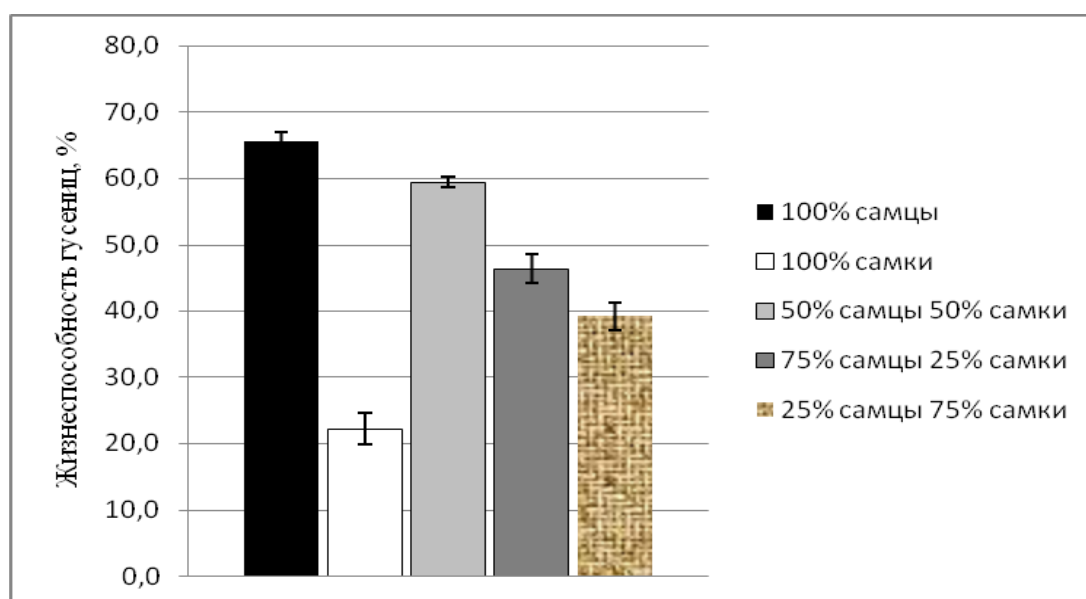


Рис. 3.23 Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда при оптимизации половой структуры популяции

Анализ полученных данных показал, что жизнеспособность популяции при оптимизации половой структуры возрастает с увеличением доли самцов. Однако жизнеспособность в варианте содержания 75%♂×25%♀ значительно ниже, чем в варианте 50♂×50♀. Причины данного снижения показателя требуют дальнейшего изучения.

В варианте 50♂×50♀ показатель жизнеспособности смеси полов на 6,12 % уступал жизнеспособности самцов, культивируемых отдельно. По нашему мнению, такое изменение показателя связано с проявлением эффекта

повышения жизнеспособности самок в ходе личиночной стадии развития. Этим же можно объяснить и небольшую разницу в показателях жизнеспособности в вариантах $75\text{♂} \times 25\text{♀}$ и $25\text{♂} \times 75\text{♀}$.

В то же время оптимизация половой структуры популяции привела к изменению третичного соотношения полов. Произошло значительное смещение его в сторону самцов в варианте $75\text{♂} \times 25\text{♀}$ (табл. 3.26).

Таблица 3.26

Влияние оптимизации структурных параметров популяции тутового шелкопряда на третичное соотношение полов и индивидуальную плодовитость особей

Вариант	Индивидуальная плодовитость самок, шт	Третичное соотношение полов, ♂ : ♀
100% самцы, контроль	—	—
100% самки, контроль	$472 \pm 31,00$	—
100% самцы, отбор на шелковицу	—	—
100% самки, отбор на шелковицу	$478 \pm 46,16$	—
100% самцы, отбор на одуванчик	—	—
100% самки, отбор на одуванчик	$487 \pm 30,19$	—
100% самцы, первоперелинявшие	—	—
100% самки, первоперелинявшие	$581 \pm 23,23$	—
50% самцы x 50% самки, контроль	$483 \pm 20,04$	1,6 : 1
50% самцы x 50% самки, первоперелинявшие	$582 \pm 15,32$	1,6 : 1
75% самцы 25% самки, контроль	$498 \pm 24,13$	10 : 1
75% самцы 25% самки, первоперелинявшие	$563 \pm 24,38$	4 : 1
25% самцы 75% самки, контроль	$516 \pm 27,83$	1 : 1,7
25% самцы 75% самки, первоперелинявшие	$561 \pm 18,80$	1 : 2

Вследствие низкой общей жизнеспособности самок в варианте 25♂×75♀ соотношение полов изменяется в меньшей степени. Индивидуальная плодовитость самок во всех вариантах значимо не отличалась.

Таким образом, оптимизация половой структуры культур насекомых может вызвать нежелательные изменения соотношения полов в популяции, что приведет к значительному снижению численности особей в следующем поколении и негативно скажется на реализации программы разведения.

Как указывалось выше, оптимизация возрастной структуры культуры тутового шелкопряда путем отбора первоперелинявших на второй возраст гусениц также показала неравнозначность реакции самцов и самок на действие фактора отбора (рис. 3.24). Жизнеспособность самцов значимо ($p < 0,001$) превосходила жизнеспособность самок.

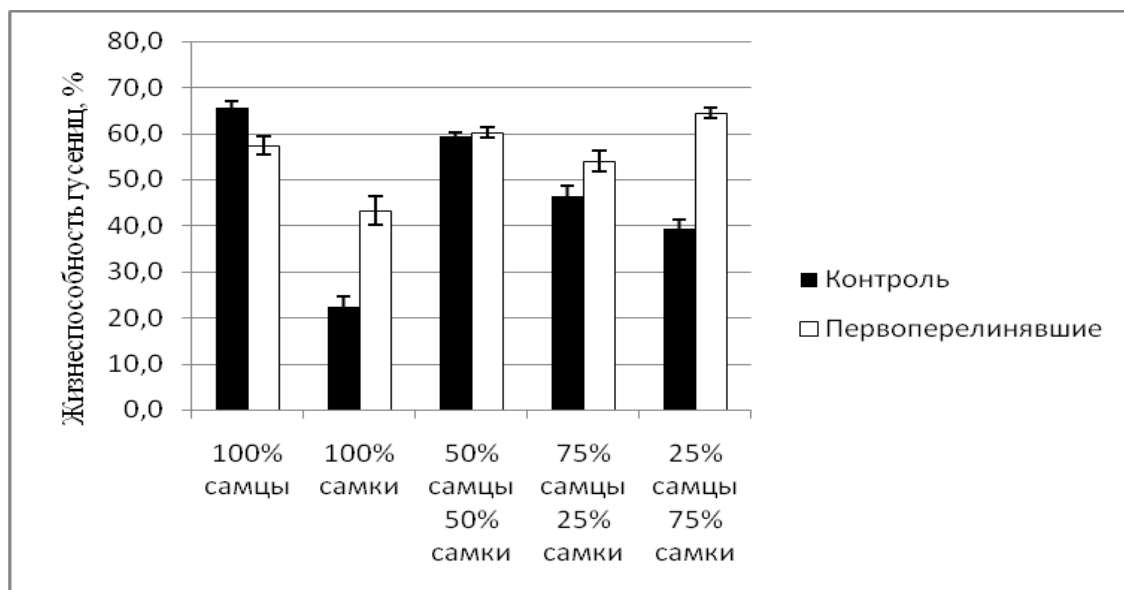


Рис.3.24. Влияние оптимизации возрастной структуры популяции на жизнеспособность тутового шелкопряда

В то же время, отбор первоперелинявших самцов привел к уменьшению жизнеспособности по сравнению с контролем, в то время как отбор самок повысил изучаемый показатель на 21%. Это подтверждает наш вывод о более высокой генетической гетерогенности и сохранении изменчивости самок по сравнению с самцами даже в низко жизнеспособных

популяциях. В дальнейшем было исследовано влияние данного метода отбора в популяциях, имеющих разное исходное соотношение полов (см. рис. 3.24).

В ходе эксперимента также было установлено, что данный метод оптимизации достаточно эффективен для низкожизнеспособной породы. Во всех вариантах оптимизация возрастной структуры популяции привела к повышению показателя жизнеспособности по отношению к контролю.

В варианте $50\text{♂} \times 50\text{♀}$ жизнеспособность самок превышала жизнеспособность самцов и самок, культивируемых отдельно, и практически не отличалась от контроля $50\text{♂} \times 50\text{♀}$. Видимо за счет присутствия самок и их высокой реакции на метод показатель увеличивается. Эта закономерность прослеживается и в вариантах $75\text{♂} \times 25\text{♀}$ и $25\text{♂} \times 75\text{♀}$ первоперелинявшие.

В данном случае успех оптимизации низкожизнеспособной культуры зависит от начальной доли самок в популяции. Чем она выше, тем выше эффективность оптимизации. Дисперсионный анализ показал значимое ($p < 0,001$) взаимодействие факторов пола и метода отбора (рис. 3.25).

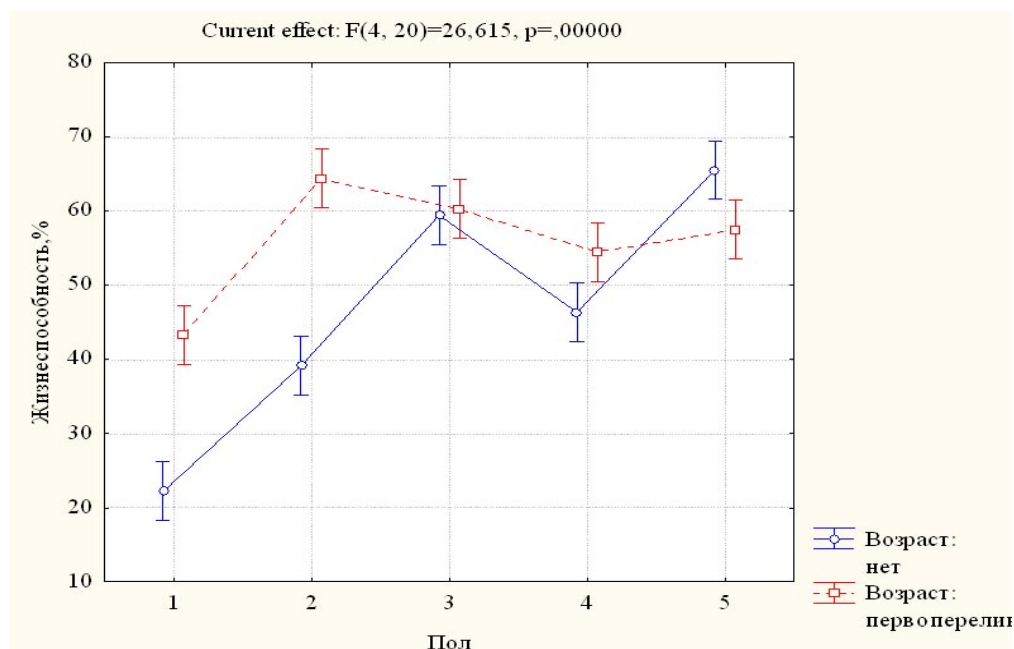


Рис. 3.25. Зависимость жизнеспособности тутового шелкопряда от пола особей и характера отбора. (Варианты соотношения полов: 1 – 100% самки; 2 – 25% самцы, 75% самки; 3 – 50% самки, 50% самцы; 4 – 75% самцы, 25% самки; 5 – 100% самцы)

Проводимый отбор первоперелинявших гусениц значительно снижает влияние состава группы на показатель жизнеспособности особей. В вариантах преобладания самцов отмечено значительное смещение третичного соотношения полов в сторону самцов. Это необходимо учитывать, используя данный метод оптимизации для культур насекомых, имеющих соотношение полов, отличное от равновесного состояния (1:1).

В результате проведенных исследований впервые экспериментально доказано первостепенное значение структурной организации популяции в успешности реализации программ разведения насекомых.

Апробированные приемы оптимизации экологической и возрастной структур популяции тутового шелкопряда значимо ($p < 0,001$) снижают роль фактора пола в реализации эффекта.

3.8. Выводы к главе

Впервые всесторонне изучены механизмы поддержания популяционного гомеостаза при регулировании структурных параметров искусственных популяций насекомых [177; 251].

Доказано, что оптимизация пространственной структуры искусственных популяций насекомых способствует формированию генотипа, отвечающего целям программ разведения, а также приводит к нарушению оптимальных структурных параметров популяции. При прекращении действия направленного отбора происходит восстановление структурных параметров и биологических показателей до исходного уровня.

Установлено, что механизмы поддержания гомеостатических свойств у исследованных видов насекомых различны. У адаптированного к условиям техноценоза тутового шелкопряда (полная domestикация) саморегуляция происходит за счет изменения половой структуры, отражающейся на общей численности особей в следующем поколении. У непарного шелкопряда и зерновой моли (видов, обычных в дикой природе) восстановление

оптимальной структурной организации популяции осуществляется за счет увеличения индивидуальной плодовитости самок.

Установлена генетическая гетерогенность культуры тутового шелкопряда по реакции на изменения плотности популяции. В условиях повышения плотности содержания в культурах насекомых под действием зависимо от плотности отбора включаются механизмы саморегуляции численности за счет изменения соотношения полов и индивидуальной плодовитости самок.

Доказано, что искусственные популяции, как и природные, являются информационно-структурированными системами. Установлена роль хеморецепции в поддержании стабильности пространственно-этологической структуры искусственных популяций насекомых. Механизм поддержания разнокачественности особей заключается в том, что гусеницы, реагирующие на нетипичный кормовой раздражитель, обладают более низкой жизнеспособностью. Они значимо более плодовиты, что очень важно для поддержания численности популяции в изменяющихся условиях среды.

Установлено, что поддержание оптимальной возрастной структуры культур насекомых обеспечивается сосуществующими группами особей, различающимися стратегиями реализации жизненных программ. Пространственные ограничения, постоянная изоляция и направленный отбор являются факторами, лимитирующими возможности лабораторных популяций насекомых в части сохранения высокого уровня полиморфизма и адаптивного потенциала. Тем не менее, гомеостаз в таких популяциях поддерживается за счет компенсаторных эффектов. Одним из механизмов, обеспечивающих эти эффекты, является отмечаемая дифференциация экологических ниш во времени, базирующаяся на реализации различных репродуктивных стратегий при сохранении достаточно высокого уровня воспроизводства численности популяции.

Установлена дифференциальная чувствительность особей в культурах насекомых к стресс-факторам в ходе онтогенеза. Доказано, что задолго до

наступления кризисных ситуаций в популяциях происходит снижение компонент приспособленности, и включаются механизмы, приводящие к восстановлению оптимальных структурных параметров и численности популяции.

Впервые экспериментально показано первостепенное значение структурной организации популяции в успешности реализации программ разведения насекомых. Отмечена дифференцированная реакция самцов и самок тутового шелкопряда на методы отбора по структурным параметрам [231]. Жизнеспособность самцов значительно превышает жизнеспособность самок. Оптимизация экологической структуры популяции низко жизнеспособных пород неэффективна в силу низкой исходной гетерогенности самцов. Оптимизация культур насекомых с преобладанием самцов приводит к резкому изменению третичного соотношения полов, что отрицательно сказывается в дальнейшем на численности популяции.

ГЛАВА 4

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К КОНТРОЛЮ КАЧЕСТВА КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ ПРИ РАЗВЕДЕНИИ

В технической энтомологии контроль качества культур насекомых является важнейшим условием эффективного производства биоматериала при реализации программ разведения. Он включает проверку соответствия выращиваемых насекомых требованиям действующего стандарта на данный тип культуры, а также специальный контроль физиологического, генетического и этологического состояния искусственных популяций [130; 370].

Несмотря на разработанные методы оценки жизнеспособности культуры насекомых, большинство из них трудоемки или имеют ряд ограничений в применении. В этой связи, поиск параметров и новых путей, позволяющих контролировать качество биоматериала для решения данной проблемы, остается актуальным.

Контроль качества культур насекомых требует детального изучения более тонких механизмов, обуславливающих изменения в культуре. По нашему мнению, необходим новый подход к изучению данной проблемы, базирующийся на механизмах поддержания гомеостатических свойств искусственных популяций и их связи с показателем жизнеспособности. В главе 3 показана, установленная нами разнокачественность популяций насекомых по их реакции на кормовой раздражитель. Именно она положена в основу проведения наших дальнейших исследований.

4.1. Интенсивность проявления таксисов и жизнеспособность насекомых: общебиологические закономерности

Проведя анализ имеющихся публикаций, мы считаем, что особое значение для контроля качества культур насекомых имеет оценка

структурных параметров популяции и её жизнеспособности как интегрального показателя состояния. Внутрипопуляционные взаимоотношения влияют на физиологическое состояние особей и отражаются на показателях жизнеспособности культуры. Огромную роль в регуляции таких взаимоотношений насекомых играют таксисы.

Как известно, таксисы – это врожденные, генетически фиксированные реакции животных на определенные факторы среды. Таксисы играют важную роль в ориентации насекомых, поиске пищи, секс-партнеров, выборе мест для откладки яиц и тому подобное.

Внутри популяции всегда сосуществуют группы особей, реагирующие на действие определенных факторов с разной интенсивностью.. Зачастую именно таксисы обуславливают возможность адаптации насекомых к изменяющимся условиям среды. В то же время именно адаптивные возможности популяций определяют их жизнеспособность – как генетически обусловленную способность популяции выживать и производить потомство в изменчивых условиях среды. Исходя из вышесказанного, мы сочли целесообразным проанализировать связь между интенсивностью проявления определяющих для насекомых таксисов и жизнеспособностью популяций. В таком аспекте данная задача в мировой литературе не рассматривалась, ставится нами впервые.

Теоретическое обоснование данной проблемы связано с анализом имеющихся публикаций приведенных ниже. В работах А.З. Злотина с соавторами впервые было экспериментально доказано существование зависимости между уровнем жизнеспособности самцов тутового шелкопряда и интенсивностью их реакции на половой феромон самки. Биохимические исследования самцов имаго с высокой чувствительностью к половому феромону самок показали, что эти особи характеризуются более высоким уровнем метаболизма [129].

Позже эта зависимость была подтверждена и для других видов насекомых [334; 402]. В дальнейшем [301] была установлена зависимость

между уровнем жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда и интенсивностью их хемотаксиса (чувствительности к запаху листа шелковицы). Причем имаго-самцы, развивавшиеся из таких гусениц, обладали более высокой чувствительностью к половому феромону самок [159]. Последнее свидетельствует о том, что высокая активность сенсорной трансдукции у высоко жизнеспособных особей сохраняется на всех активных стадиях онтогенеза. В ходе исследований отбора по интенсивности фототаксиса гусениц-мурашей тутового шелкопряда для оптимизации биоматериала было впервые показано существование зависимости между жизнеспособностью популяций тутового шелкопряда и интенсивностью фототаксиса [70].

Таким образом, анализ первоисточников и собственные исследования привели нас к мысли о возможности существования общебиологической закономерности – связи между таксисами насекомых и их биологическими показателями, что потребовало экспериментального доказательства данной гипотезы.

Экспериментальные работы были проведены с тремя видами насекомых: тутовым шелкопрядом (*Bombyx mori* L.), непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* L.), а также лабораторной культурой зерновой моли (*Sitotroga cerealella* Oliv.). Для проверки выдвинутых предположений была проведена серия опытов, основанных на установленных ранее зависимостях при работе с тутовым шелкопрядом (см. главу 2), а также на зависимости жизнеспособности гусениц от фазы градации очагов непарного шелкопряда. Определяли интенсивность фото-, трофо- и секс-таксиса насекомых.

В результате проведенных исследований установлено, что показатель жизнеспособности гусениц, отобранных по интенсивности таксисов, выше, чем в контрольном варианте. Так, отбор по трофотаксису у тутового шелкопряда привел к увеличению жизнеспособности на 7,8 %, по фототаксису на – 8,05 %, по чувствительности к половому феромону – на 10,9 % (табл. 4.1).

Таблица 4.1

**Зависимость интенсивности проявления таксисов
от уровня жизнеспособности тутового шелкопряда**

Вариант	Жизнеспособность гусениц, %	Интенсивность проявления таксиса, %
Контроль	75,3±1,82	45±1,31
Отбор по трофотаксису	83,1± 1,76*	55±0,82*
Отбор по хемотаксису	86,2 ±1,39*	60±1,09*
Отбор по фототаксису	83,3±1,68*	57±1,21*

Примечание: * $p < 0,01$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к контролю)

Отмечена прямая зависимость интенсивности проявления таксиса от уровня жизнеспособности гусениц. Отсюда можно предположить, что более чувствительные особи обеспечивают успех выживания популяций.

Далее нами была изучена зависимость интенсивности проявления таксисов от уровня жизнеспособности непарного шелкопряда. Для экспериментов был взят материал из популяции находящейся в начале роста численности и популяции в фазе кризиса, имеющих разные биологические показатели (см. глава 2, подраздел 2.3.6). Эксперименты показали значимые ($p < 0,001$) различия показателей жизнеспособности гусениц, отобранных в разных популяциях (табл. 4.2).

Таблица 4.2

**Зависимость интенсивности проявления таксисов от уровня
жизнеспособности непарного шелкопряда**

Фаза очага массового размножения	Жизнеспособ- ность гусениц, %	Интенсивность проявления таксиса, %		
		трофотаксис	хемотаксис	фототаксис
Кризиса	5,6 ± 4, 3	8 ± 2	12±2,8	9 ± 2
Нарастания численности	71,3 ± 2,8*	84 ± 3*	98 ±1,8*	78 ± 3*

Примечание: * $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к контролю)

В результате анализа полученных данных установлено, что жизнеспособность гусениц из очага начала роста численности на 65,7 % превосходила жизнеспособность гусениц из очага в фазе кризиса. Интенсивность изучаемых таксисов у низкожизнеспособных гусениц оказалась значимо ($p < 0,001$) ниже, чем у высоко жизнеспособных. Установленная закономерность имеет первостепенное практическое значение так как известно, что именно высокожизнеспособные, особи непарного шелкопряда обеспечивают значительный рост численности популяции, вызывая вспышки массового размножения этого вредителя [181; 571]. Определяя интенсивность таксиса гусениц из отдельных кладок непарника можно прогнозировать численность популяции.

При работе с зерновой молью мы основывались на ранее полученных собственных результатах по изучению зависимости жизнеспособности гусениц этого вида от места расположения в субстрате [23]. Нами показано, что гусеницы зерновой моли из нижних слоев субстрата оказались более жизнеспособными. Это дало основание предположить, что именно у этих особей интенсивность проявления хемотаксиса – выше.

Известно, что зерно кукурузы является лучшим кормом для гусениц, чем ячмень, но производство на нем зерновой моли менее рентабельно [2; 154]. Поэтому, для увеличения привлекательности субстрата в одном из вариантов опыта, зерна ячменя перед отрождением гусениц из яиц, смачивали отваром молотых зерен кукурузы. При этом, изучение интенсивности проявления хемотаксиса зерновой молью показало, что в варианте, где использовали отвар кукурузы, заселенность зерна зерновой молью на 9 % превышало контроль (табл. 4.3).

Это свидетельствует о предпочтении насекомыми данного кормового субстрата. Жизнеспособность гусениц, развивавшихся в обработанном отваром зерне, на 18,1 % превышала контрольный вариант.

Таблица 4.3

**Зависимость интенсивности хемотаксиса
от уровня жизнеспособности зерновой моли**

Вариант	Заселенность зерна, % (интенсивность таксиса)	Жизнеспособность гусениц, %
Ячмень, смоченный отваром кукурузы	$44,8 \pm 1,5^*$	$82,4 \pm 0,7^*$
Контроль (зерна ячменя)	$35,4 \pm 1,8$	$64,3 \pm 0,5$

Примечание: * $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к контролю)

Результаты экспериментов по установлению зависимости между уровнем жизнеспособности зерновой моли и интенсивностью проявления фототаксиса показали, что гусеницы, с наиболее высокой жизнеспособностью (на 7 % выше контроля), обладали наиболее интенсивным отрицательным фототаксисом (табл. 4.4).

Таблица 4.4

**Зависимость интенсивности фототаксиса
от уровня жизнеспособности зерновой моли**

Вариант	Заселенность зерна, % (интенсивность таксиса)	Жизнеспособность гусениц, %
Верхний слой	$32,2 \pm 1,2$	$83,8 \pm 1,4^*$
Нижний слой	$44,8 \pm 1,5^*$	$94,3 \pm 1,6^*$
Контроль (смесь слоев)	$37,4 \pm 1,8$	$87,3 \pm 1,1$

Примечание: * $p < 0,01$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к контролю)

Заселенность нижнего слоя зерна зерновой молью на 12,6 % превышала заселенность верхнего слоя зерна. Следовательно, особи с большей интенсивностью проявления таксиса способны в конечном итоге повысить биологические показатели популяции в целом и обеспечить её существование в изменяющихся условиях среды.

Полученные данные дают нам основание утверждать о существовании зависимости между уровнем жизнеспособности насекомых и интенсивностью проявления исследованных таксисов. В ходе эволюции процессы коадаптации в системе «фитофаг-кормовое растение» были связаны с формированием самых эффективных способов поиска пищи и преодолением иммуногенетических барьеров растений. Повышение адаптивности сопровождалось установлением оптимального для вида уровня генетической приспособленности составляющих его популяций. Это же подтверждается интенсивностью восприятия запаха полового феромона и реакции на свет.

Таким образом, таксисы входят в поисковую фазу, как составные части поведенческого акта, где они дополняются ориентировочно-исследовательскими реакциями, в результате которых животное получает информацию о факторах окружающей среды. Все это способствует достижению завершающей фазы поведенческого акта. Из этого следует, чем выше интенсивность проявления у животных таксиса, тем больше у них возможностей адаптироваться в меняющихся условиях среды.

Наши многолетние исследования и наблюдения позволяют сделать вывод о существовании общебиологического правила –закона зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от уровня их жизнеспособности: «популяции с большей интенсивностью проявления таксисов более адаптированы к условиям среды и имеют больше шансов для выживания» [145].

В практическом аспекте интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий жизнеспособности популяции и использоваться для прогноза динамики численности. На основании полученных данных разработан и получен патент Украины на полезную модель «Способ определения жизнеспособности насекомых» [314].

4.2. Новый подход к методам оценки качества культур насекомых (на примере тутового шелкопряда)

Как отмечалось ранее, неотъемлемой частью процесса селекции, а также разведения племенного материала тутового шелкопряда является контроль качества культуры на всех этапах производства (см.Глава 1). Своевременный контроль состояния культуры тутового шелкопряда позволяет устранить недостатки процесса производства, сохранить породные свойства культуры и тем самым в дальнейшем оптимизировать массовое разведение насекомых. Особенно важным в этом плане является контроль состояния культуры на активных стадиях развития насекомого. Именно в этот период особенно ощутимо действие экологических факторов, в связи с чем, разработка новых методов оценки качества биоматериала является актуальной задачей.

Установленная зависимость интенсивности хемотаксиса от жизнеспособности, по нашему мнению, может быть использована при разработке методов контроля качества культур насекомых. Для экспериментального подтверждения выдвинутого положения были проведены опыты с четырьмя породами тутового шелкопряда. После выхода гусениц из яиц определяли интенсивность их хемотаксиса по описанной выше методике. В дальнейшем была проведена выкормка данных пород, и установлены биологические показатели культуры.

В ходе эксперимента отмечена значимая разница в интенсивности хемотаксиса у отдельных пород (табл. 4.5). Установлено, что наиболее интенсивно на запах листа шелковицы реагировали породы Б-2 ул. и Б-1 ул.

Изучения влияния отбора на общую жизнеспособность культуры позволило установить прямую позитивную зависимость между интенсивностью хемотаксиса гусениц-мурашей и общей жизнеспособностью культуры.

Таблица 4.5

**Зависимость биологических показателей тутового шелкопряда
от интенсивности хемотаксиса гусениц-мурашей**

Порода	Интенсивность хемотаксиса, %	Жизнеспособность, %				Урожай коконов из 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 ул.	61,0±2,4*	98,0±0,58	94,7±1,96	99,0±0,58	91,8±1,68*	3,6±0,38*
Укр.-11	37,0±0,88	95,3±0,33	87,9±1,23	100,0±0,0	83,8±1,08	2,5±0,13
Б-1 ул.	47,0±0,58*	98,7±0,33	88,8±1,29	99,6±0,43	87,3±0,96*	2,5±0,17
Мерефа 6	17,3±0,88	97,3±0,67	56,6±1,79	100,0±0,0	55,1±1,43	2,6±0,07

Примечание: * $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к другим породам).

Этот факт дает основания утверждать, что показатель интенсивности хемотаксиса действительно может быть использован для контроля состояния культуры тутового шелкопряда на стадии гусеницы при её выходе из яйца.

Таким образом, существует возможность отбора наиболее перспективного для выкормки биоматериала. Так, в наших экспериментах наиболее перспективной оказалась порода Б-2 ул., в которой 61 % гусениц-мурашей прореагировали на запах листа шелковицы. Общая жизнеспособность этой породы на выкормке была значимо выше (на 4,6 %), чем породы Б-1 ул. ($p < 0,001$), на 8,04 % выше породы Украинская-11 ($p < 0,001$) и на 36,8 % – породы Мерефа 6 ($p < 0,001$). Значимо выше был и показатель урожая коконов (см. табл. 4.5).

Установленная ранее связь между сенсорной чувствительностью взрослых самцов и жизнеспособностью гусениц, по нашему мнению, также может быть эффективным критерием оценки культуры тутового шелкопряда, только на стадии имаго. Тестирование имаго-самцов по чувствительности к минимальной концентрации полового феромона самки (1×10^{12}) показало

отличия в интенсивности хемотаксиса у испытанных пород (табл. 4.6).

Таблица 4.6

**Зависимость биологических показателей тутового шелкопряда
от интенсивности реакции имаго-самцов на половой феромон самок**

Порода	Интенсивность хемотаксиса, %	Жизнеспособность, %				Урожай коконов из 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 ул.	65,0±1,2	94,3±1,67	87,1±0,47	100,0±0,0	82,2±0,44	3,9±0,06
Укр.-11	68,0±0,89	96,7±1,34	90,3±1,63	97,4 ±0,99	85,0±0,63	3,4±0,22
Б-1 ул.	74,0±0,78**	96,7±1,77	96,3±1,38*	94,4±1,87	88,0±2,91*	4,4±0,19**
Мерефа 6	53,0±1,4	93,0±1,21	74,6±2,06	90,7±1,74	61,9±1,16	2,9±0,08

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента (по отношению к другим породам)

Наибольшую интенсивность хемотаксиса продемонстрировали самцы породы Б-1 ул. После проведения выкормки потомства, полученного от таких самцов, отмечено значимое превышение показателя общей жизнеспособности культуры по сравнению с породами, самцы которых обнаруживали меньшую интенсивность хемотаксиса. Это свидетельствует о взаимосвязи между физиологическим состоянием насекомых родительского поколения и жизнеспособностью полученного от них потомства.

Таким образом, установлена возможность использования правила зависимости интенсивности таксисов от жизнеспособности насекомых при выборе для промышленного производства наиболее перспективных пород тутового шелкопряда и контроля качества культуры. Тестирование гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на стадии гусеницы. Оценка имаго позволяет отобрать

наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства [234].

4.3. Использование показателя интенсивности хемотаксиса насекомых в оценке жизнеспособности гибридов и пород тутового шелкопряда

Несмотря на разработанные методы оценки жизнеспособности культуры тутового шелкопряда, большинство из них трудоемки или имеют ряд ограничений в применении. Как нами было установлено в предыдущих исследованиях, способ оценки и прогнозирования жизнеспособности биоматериала может базироваться на установленном нами правиле зависимости между реакцией хемотаксиса гусениц-мурашей и их жизнеспособностью.

Первоначально предложенная методика [301] предусматривала отбор гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса на запах листа шелковицы в течение 30 минут. По нашему мнению, сокращение времени отбора с 30 до 15 минут, в сочетании с их выдерживанием в течении 12 часов после выхода из грены без корма, позволит выделить из общего количества наиболее подвижных и жизнеспособных особей. Это даст возможность прогнозировать жизнеспособность пород и гибридов тутового шелкопряда по количеству гусениц-мурашей, демонстрирующих хемотаксис в течение 15 минут после 12-ти часового голодания.

Целью наших исследований в данном направлении, являлась экспериментальная оценка общей жизнеспособности пород и гибридов тутового шелкопряда при отборе гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса в течение 15 минут после 12-ти часового голодания. Эксперимент был проведен на оптимальном и пессимальном агрофоне (что обеспечивало объективную оценку жизнеспособности пород и гибридов), в период весенней и летней выкормки.

Результаты весенних выкормок свидетельствуют о снижении показателя интенсивности хемотаксиса гусениц породы и гибрида в варианте «отбор по интенсивности хемотаксиса в течение 15 мин. после голодания» в сравнении с вариантом «контроль» на 10 и 10 %% соответственно. При этом жизнеспособность возрастала на 11 % у гибрида и на 6 % – у породы на оптимальном фоне (табл. 4.7).

Таблица 4.7

Влияние отбора на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два весенних сезона)

Варианты	Интенсив- ность хемо- таксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов из 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2×Б-1					
Хемотаксис 30 мин. – контроль	46,0 ±1,65	78,5 ±1,31	75,3 ±2,36	3,54 ±0,18	3,19 ±0,03
Хемотаксис 15 мин.	41,3 ±0,33	80,5 ±1,67	79,4 ±1,99	3,82 ±0,39	3,58 ±0,09
Хемотаксис 15 мин. после голодания	36,3 ±0,88**	87,9 ±0,77**	85,6 ±1,48**	4,06 ±0,27*	3,77 ±0,13
Б-2 ул.					
Хемотаксис 30 мин. – контроль	37,7 ±0,67	77,8 ±0,16	77,1 ±1,65	3,67 ±0,76	3,84 ±0,31
Хемотаксис 15 мин.	31,3 ±0,33**	79,4 ±0,11**	78,6 ±0,12	3,66 ±0,09	3,88 ±0,22
Хемотаксис 15 мин. после голодания	27,0 ±1,15***	83,4 ±0,78***	81,7 ±1,62	4,05 ±0,21	3,95 ±0,18

Примечание: * $p > 0,05$, ** $p > 0,01$, *** $p > 0,001$; ОПФ – оптимальный фон; ПФ – пессимальный фон; хемотаксис – отбор по интенсивности хемотаксиса.

Показатель общей жизнеспособности на оптимальном фоне во всех вариантах превышал показатель на пессимальном фоне, что объясняется влиянием провокационного фона выкормки, где угнетающими факторами служат ухудшение качества корма, уменьшение его количества, понижение температуры. Показатели урожая коконов при этом не имели значимых отличий.

Эксперимент показал, что голодание гусениц приводит к ослаблению особей, что проявляется в снижении двигательной активности. Это, в свою очередь, отражается на показателе интенсивности хемотаксиса. В вариантах «Хемотаксис 15 минут после голодания» и у породы, и у гибрида снижение интенсивности хемотаксиса сопровождается повышением общей жизнеспособности культуры. Это объясняется тем, что при отборе по интенсивности хемотаксиса гусениц-мурашей за 15 минут после голодания на пергамент переползают особи с большей двигательной активностью, а соответственно, более жизнеспособные.

При отборе в течение 30 минут на пергамент попадают особи с разной двигательной активностью, соответственно, с разной жизнеспособностью.

Одной из основных задач шелководства является разработка и усовершенствование методов селекционно-племенной работы с целью создания новых высокопродуктивных пород и гибридов тутового шелкопряда. При этом большое значение имеет контроль качества полученного биоматериала, в частности, его жизнеспособность, во многом определяющая продуктивность культуры [82; 209; 361]. Известно, что жизнеспособность значительно снижается в летний сезон выкормки в связи с ухудшением качества листа. Нами был исследован предложенный способ отбора тутового шелкопряда в период летней выкормки (табл. 4.8).

Результаты исследований показали, что уровень показателей был немного ниже, чем весной. Это, по нашему мнению, связано со специфической реакцией генотипа на изменения условий среды, в частности, на снижение качества листа летних насаждений шелковицы.

Таблица 4.8

Влияние отбора на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два летних сезона)

Варианты	Интенсив- ность хемо- таксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов из 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2×Б-1					
Хемотаксис 30 мин. – контроль	43,0 ±1,31	70,0 ±0,74	67,6 ±0,95	3,43 ±0,16	3,27 ±0,44
Хемотаксис 15 мин.	41,3 ±0,33	73,1 ±2,39	69,7 ±1,48	3,46 ±0,31	3,36 ±0,11
Хемотаксис 15 мин. после голодания	37,7 ±0,28**	74,6 ±0,43**	70,7 ±0,57**	3,53 ±0,13	3,37 ±0,46
Б-2 ул.					
Хемотаксис 30 мин. – контроль	30,0 ±0,61	68,6 ±1,14	68,0 ±0,66	3,16 ±0,19	3,19 ±0,18
Хемотаксис 15 мин.	27,3 ±0,33*	71,0 ±0,12	69,7 ±0,45	3,66 ±0,16	3,69 ±0,29
Хемотаксис 15 мин. после голодания	26,7 ±1,03	78,7 ±1,96**	74,4 ±1,41*	3,69 ±0,28	3,92 ±0,24

Примечание: * $p>0,05$; ** $p>0,01$; ОПФ – оптимальный фон; ПФ – пессимальный фон; хемотаксис – отбор по интенсивности хемотаксиса.

Таким образом, нами установлена зависимость между общей жизнеспособностью культуры тутового шелкопряда и интенсивностью хемотаксиса гусениц-мурашей на запах листа шелковицы в течение 15 минут после 12-тичасового голодания. Отмечено значимое повышение жизнеспособности как пород, так и гибридов тутового шелкопряда при

данном способе отбора в весенний и летний выкормочный сезон.

В результате проведенного исследования показана возможность использования показателя интенсивности хемотаксиса гусениц-мурашей на запах листа шелковицы в течение 15 минут после 12-тичасового голодания для оценки жизнеспособности культуры [230]. Так как методика позволяет отбирать наиболее жизнеспособный биоматериал, то её также можно считать методом оптимизации культуры при разведении.

4.4. Использование показателя интенсивности хемотаксиса при отборе исходного материала для создания искусственных популяций насекомых

Известно, что успех всех программ технической энтомологии по массовому разведению насекомых зависит, в первую очередь, от удачного выбора исходного биоматериала для закладки культуры. В связи с этим были разработаны основные принципы и методы отбора исходного биоматериала для создания культур насекомых [135]. Они включают анализ популяций донора по органолептическим, морфофункциональным и биохимическим признакам. В дальнейшем проводится выкормка биоматериала в лабораторных условиях с целью определения соответствия показателей данной культуры целевой программе разведения.

Несмотря на общую положительную характеристику предложенного подхода, были обнаружены и некоторые его недостатки. Главный из них – длительный период оценки, связанный с необходимостью проведения выкормок биоматериала. Последнее делает его малоприменимым для отбора исходного биоматериала и для закладки культур насекомых в период экспедиций, в связи с их ограниченностью во времени. Отсюда возникает необходимость разработки новых методов. В этой связи мы предложили использовать правило зависимости интенсивности таксисов насекомых от их жизнеспособности при отборе исходного материала для закладки культур

насекомых.

Целью наших исследований была разработка и экспериментальная оценка эффективности нового экспресс-метода отбора исходного биоматериала, базирующегося на установленных нами закономерностях [145]. Планируя экспериментальные работы, мы исходили из целей программ разведения, которые в большинстве случаев реализуются в двух направлениях:

- разведение насекомых для решения программ биологического метода защиты растений и животных (насекомых для закладки культур отбирают из природы);
- разведение насекомых-продуцентов сырья, медицинских препаратов, продуктов питания (отбор исходного материала проводят из уже существующих культур насекомых).

В этой связи исследования были проведены на представителях, отобранных для этих двух направлений. Непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.), как исходный материал по первому направлению, собирали в его природных популяциях, имеющих разные показатели в соответствии с фазами градаций вспышки этого вредителя. Представителем программ второго направления был выбран тутовый шелкопряд (*Bombyx mori* L.). В опытах использовали новую селекционную породу Украинская 12 и старую коллекционную породу Скороспелая 2. Во всех случаях средний образец кладок яиц отбирали весной методом случайных проб.

В результате проведенных двухлетних исследований доказана высокая эффективность применения экспресс-метода отбора исходного материала по интенсивности трофотаксиса гусениц для создания высокожизнеспособной культуры (табл. 4.9).

Так, при отборе гусениц непарного шелкопряда отмечена значимая ($p < 0,001$) разница по показателю интенсивности трофотаксиса между особями двух популяций.

Таблица 4.9

**Зависимость биологических показателей непарного шелкопряда от
интенсивности трофотаксиса гусениц**

Происхождение популяции, фаза развития очага	Интенсив- ность трофотак- сиса, % за 30 мин.	Жизнеспо- собность гусениц, %	Средняя масса куколки, мг	Средняя плодо- витость самок, шт.	Гибель от болез- ней, %
Харьковская обл. Купянский лесхоз, фаза нарастания численности	78±2,8*	74,3±1,9*	1126±18*	312±21*	1,2*
Крым, Алуштинское лесничество, кульминация численности	5,8±2,0	3,2±2,4	531±23	29±12	36,2

Примечание: –* $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента

Дальнейшая выкормка биоматериала показала, что для особей популяции, демонстрирующей более высокую интенсивность трофотаксиса, характерны значительно более высокие показатели жизнеспособности, средней массы куколки и плодовитости самок. Таким образом, при закладке маточных культур необходимо и, по нашему мнению, достаточно определять интенсивность таксиса гусениц после их выхода из яйца. Эксперимент показал, что популяция из Алуштинского лесничества непригодна для закладки культуры.

Аналогичные данные получены при применении нового метода оценки жизнеспособности насекомых в программе разведения продуцентов сырья и продуктов питания (тутовый шелкопряд) (табл. 4.10).

Таблица 4.10

Зависимость биологических показателей культуры тутового шелкопряда от интенсивности трофотаксиса гусениц.

Порода	Интенсивность трофотаксиса (за 30 мин., %)	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса кокона, г	Средняя плодовитость самок, шт.	Гибель от болезней, %
Украинская 12	79,8±3,1*	92,3±1,1*	2,40±0,3*	638±9*	1,8*
Скороспелая 2	41,3±2,2	74.1±1,0	1,49±0,1	481±11	4,6

Примечание: * $p < 0,001$ по t-критерию Стьюдента

Биоматериал с высокой интенсивностью трофотаксиса (порода Украинская 12) имел высокую жизнеспособность, в то время как гусеницы породы Скороспелая 2 при низкой интенсивности трофотаксиса (на 38,5 % меньше) имели значимо меньший показатель жизнеспособности (на 18,2 %; $p < 0,001$). Новая селекционная порода Украинская 12 имела также значимо более высокие показатели ($p < 0,001$) средней массы коконов (на 0,9 г) и плодовитости самок (на 157 шт.). Отмечено уменьшение количества особей, погибших от болезней (на 2,8 %).

Таким образом, нами был разработан и успешно апробирован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, основанный на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности трофотаксиса гусениц-мурашей [250]. Для закладки культур насекомых необходимо выбирать из тестируемых популяции те, которые характеризуются максимальным значением показателя интенсивности трофотаксиса.

4.5. Интенсивность хемотаксиса насекомых и гетерозиготность популяций

Как известно, гетерозиготность популяции обуславливает наряду с другими факторами их высокую гетерогенность. Гетерогенные же популяции имеют большую адаптивную способность в определенных условиях среды за счет более высокой жизнеспособности. Гетерозиготность – генетическое явление, возникающее при скрещивании разнокачественных гамет в зиготе. Оно широко распространено в природе и является одной из причин гетерозиса [78].

В технологическом процессе разведения насекомых очень важно поддерживать генетическую гетерогенность культуры. Практическое определение уровня гетерозиготности – достаточно сложный процесс. Одним из известных способов является проведение анализирующего скрещивания. Суть его состоит в том, что гибридную (гетерозиготную) особь скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям – "анализаторам". Потомки анализирующих скрещиваний обязательно несут один рецессивный аллель от "анализатора", на фоне которого должны проявиться аллели, полученные от анализируемого организма. Для таких скрещиваний характерно (кроме случаев взаимодействия генов) совпадение расщеплений по фенотипу и генотипу среди потомков. Таким образом, анализирующие скрещивания дают возможность определить генотип и соотношение гамет разного типа у особи. Однако этот процесс довольно трудоемкий и длительный. Необходимо проведение предварительных экспериментов для подбора «анализатора», владение методикой разведения вида в условиях лаборатории и т.д.

В свою очередь, основываясь на показанном нами правиле зависимости интенсивности таксисов насекомых от их жизнеспособности [145] и установленной [78] прямой зависимости между уровнем гетерозиготности популяций насекомых и их жизнеспособностью, мы предложили новый

простой способ определения гетерозиготности популяций насекомых.

Целью нашего исследования было экспериментальное доказательство на примере культуры тутового шелкопряда – *Bombyx mori* L. возможности установления гетерозиготности популяций насекомых на основе вышеизложенных закономерностей.

Для проведения экспериментальной проверки выдвинутых положений было использовано три искусственных популяции тутового шелкопряда с разным уровнем гетерозиготности, созданные на базе породы Белококонная-2 улучшенная (Б-2 ул.), а именно – партеногенетическая линия, чистая порода, межпородный гибрид (см. главу 2). Результаты эксперимента приведены в табл.4.11.

Таблица 4.11

Зависимость между интенсивностью хемотаксиса, жизнеспособностью гусениц и степенью гетерозиготности популяции тутового шелкопряда

Характеристика популяции по степени гетерозиготности	Интенсивность хемотаксиса, шт./за 30 мин.	Жизнеспособность гусениц, %	Степень гетерозиготности популяции
Б-2 ул. – партеногенетическая линия	$24,3 \pm 1,4^*$	$53,6 \pm 1,8^*$	Гомозиготная популяция
Б-2 ул. – чистая порода	$58,0 \pm 1,6^*$	$70,1 \pm 1,6^*$	Относительная гетерозиготность
Б-2 ул. х Б-1 ул. межпородный гибрид	$72,3 \pm 1,4^*$	$89,8 \pm 1,1^*$	Высокая гетерозиготность

Примечание: * $p < 0,01$ (по t-критерию Стьюдента между всеми вариантами опыта).

Определяя интенсивность хемотаксиса гусениц-мурашей, мы отметили самые низкие показатели у партеногенетической линии, а высокие – у межпородного гибрида.

Зная априори, что первая линия гомозиготна, а гибрид безусловно гетерозиготен, мы можем говорить о существовании корреляции между

показателями интенсивности хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции. Для чистой породы были характерны средние, но значимо отличающиеся ($p < 0,01$) от других вариантов показатели интенсивности хемотаксиса. Её можно считать условно гетерозиготной. При изучении жизнеспособности гусениц в вариантах экспериментально была подтверждена та же закономерность. Значимо более высокие показатели жизнеспособности проявились у гетерозиготной популяции с высокой интенсивностью хемотаксиса особей, а низкие – у гомозиготной популяции с низкой интенсивностью хемотаксиса. Это еще раз подтверждает установленные нами ранее закономерности [145].

Анализ соответствия показателей интенсивности хемотаксиса и жизнеспособности определенному уровню гетерозиготности популяции свидетельствует о высокой эффективности предложенного нами способа определения степени гетерозиготности популяций насекомых, как в природе, так и в лаборатории.

Предложенный способ имеет следующие преимущества:

- дает возможность оценить гетерозиготность без проведения предыдущих скрещиваний;
- мало затратный, технологически простой и может быть использован в любое время года в селекционной работе, а также для мониторинга состояния естественных популяций насекомых в зонах высокой антропогенной нагрузки.

Таким образом, в ходе исследований установлена положительная корреляция между интенсивностью хемотаксиса гусениц тутового шелкопряда и степенью гетерозиготности популяции [249; 254]. На этой основе предложен и успешно апробирован способ ее определения.

4.6. Прогнозирование жизнеспособности популяций по интенсивности хемотаксиса (на примере непарного шелкопряда)

В последние годы достигнуты значительные успехи в прогнозировании изменений динамики численности насекомых. Среди современных теорий динамики численности популяций насекомых можно выделить объясняющие её внутри- и межпопуляционными взаимодействиями или внешними факторами. Согласно синтетической теории модификация численности происходит под влиянием факторов, не связанных с плотностью популяций, а регуляцию численности осуществляют факторы, действие которых зависит от плотности [27; 61; 272–275]. Тем не менее, механизмы внутрипопуляционных изменений, обуславливающих колебания численности насекомых, до сих пор до конца не выяснены, и прогнозирование очередных всплесков остается актуальным.

Прежде чем приступить к исследованиям подобного рода, необходимо было выяснить, какой из критериев может быть положен в основу прогнозирования. В качестве объекта исследований нами был выбран непарный шелкопряд, опасный и широко распространенный вид насекомых-фитофагов, наносящий значительный урон лесному и садово-парковому хозяйству многих областей Украины. Для прогнозирования динамики численности этого вида известно большое количество методик с использованием показателей количественного и качественного состояния популяций (плотность яйцекладок, соотношение полов, плодовитость самок, зараженность эктопаразитами и болезнями, изменение окраски и др.) [182; 272; 307]. Однако такие показатели отображают лишь состояние конкретного поколения популяции – её жизнённость, а не жизнеспособность, как наследственный признак, который определяет успех выживания популяции. Основываясь на наших предыдущих исследованиях, проведенных на тутовом шелкопряде, мы предположили, что показатель жизнеспособности популяции может быть основой прогнозирования.

Как отмечалось ранее, любые изменения численности популяции, прежде всего, обусловлены изменениями её жизнеспособности. Это – одна из главных характеристик популяции, которая стабильно наследуется в пределах определенных условий окружающей среды. Так как жизнеспособность является одной из компонент генетической приспособленности популяций, именно она определяет адаптивный резерв вида, т.е. его адаптивные возможности. Степень адаптивности популяции к изменяющимся условиям среды зависит от конкретной адаптивной способности составляющих ее особей и гетерогенности по определенным признакам. Высокая адаптивная способность к одному из факторов среды не гарантирует, что они так же адаптированы к воздействию других факторов. Исходя из этого, мы предположили и экспериментально доказали, что особи, имеющие высокую жизнеспособность в одних условиях (при низкой плотности популяции), будут маложизнеспособными в других условиях (при высокой плотности популяции) [190; 191].

Известно, что гусеницы, имеющие чёрную окраску (черный фенотип) характеризуются более высокой исходной жизнеспособностью в сравнении с серыми гусеницами (серый фенотип). Действительно, как показали результаты выкормки гусениц обоих фенотипов, черные особи имели высокую жизнеспособность, которая значительно превосходила таковую серых при низкой плотности содержания. Вместе с тем, жизнеспособность черных гусениц при высокой плотности содержания оказалась значительно ниже, чем жизнеспособность особей серого фенотипа. Это объясняется тем, что в природе особи черного фенотипа встречаются в значительном количестве (10–15 % от общей численности) лишь при низкой плотности популяции (латентная фаза и начало роста численности). Они не адаптированы к повышенной плотности, в отличие от особей серого фенотипа, которые преобладают на всех фазах градации очагов и адаптированы к высокой плотности популяции. Нами было доказано [191], что особи черного фенотипа, в связи с более высокой исходной жизнеспособностью, оказались

более устойчивыми к активации латентного вируса ядерного полиэдроза, но более чувствительными к искусственному заражению вирусом, а особи серого фенотипа – наоборот. Особи серого фенотипа, благодаря более частым контактам между собой при высокой плотности приобрели устойчивость к заражению, а черные (при низкой плотности популяции) не имели возможности адаптироваться. Полученные в ходе исследований данные доказывают возможность использования показателя жизнеспособности для прогнозирования состояния популяций непарного шелкопряда.

Для прогнозирования развития непарного шелкопряда была предложена зимняя выкормка вида на желудях, которая дала бы возможность прогнозировать жизнеспособность популяции в весенне-летний период [152]. Однако такой тест требует довольно продолжительного времени (до 60 дней) и постоянного ухода за биоматериалом, то есть для лесопатологов мало пригоден. Б.М. Кондорским [182] предложены методы определения жизнеспособности яиц непарного шелкопряда, основанные на зависимости ее от размера яйцекладки. Однако поскольку наибольшая гибель особей непарного шелкопряда происходит на стадии гусеницы, по показателю жизнеспособности яиц нельзя значительно оценить состояние популяции.

По нашему мнению, установленное правило зависимости интенсивности таксисов насекомых от уровня жизнеспособности популяции может быть положено в основу новых методов прогнозирования динамики численности популяций непарного шелкопряда.

Целью наших исследований было изучение зависимости между жизнеспособностью и интенсивностью проявления хемотаксиса у гусениц непарного шелкопряда и разработка экспресс-метода определения жизнеспособности этого вредителя для оперативного прогнозирования его массовых размножений. Кладки с разным количеством яиц непарного шелкопряда собирали в Купянском и Великобурлукском лесничествах Харьковской области в конце марта. В основу разработки нового экспресс-

метода оценки жизнеспособности непарного шелкопряда были положены сведения о связи степени ольфакторной ориентации насекомых с их биологическими показателями [334; 524; 525].

Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что в вариантах, где количество яиц в кладке превышало 400 штук, жизнеспособность гусениц значимо выше, чем в других вариантах (табл. 4.12).

Таблица 4.12

**Зависимость интенсивности проявления хемотаксиса от уровня
жизнеспособности непарного шелкопряда**

Вариант, №	Количество яиц в кладке, шт.	Интенсивность проявления хемотаксиса, %	Жизнеспособность гусениц, %
1.	0–100	5,1±1,4	7,2±1,0
2.	101–200	11,2±2,5	18,9±2,6
3.	201–300	12,3±3,2	27,9±1,8
4.	301–400	41,8±1,8**	47,5±1,7**
5.	401–500	52,9±1,7**	62,3±2,3**
6.	501–600	58,5±2,5**	66,3±2,2**
7.	601–700	79,8±2,3**	70,8±2,6**
8.	701–800	80,1±2,7**	71,2±1,2**
9.	801–900	81,4±1,9**	75±1,4**
10.	901–1000	84,8±1,8**	79,1±1,8**

Примечание: ** $p < 0,001$ (по t-критерию Стьюдента)

Это положение совпадает и с литературными данными, относительно зависимости жизнеспособности насекомых от размера кладки и фазы градации очага [307; 469]. Подобные результаты получены нами при изучении зависимости между интенсивностью проявления хемотаксиса гусениц непарного шелкопряда и их фактической жизнеспособностью

По данным табл. 4.12 четко прослеживается существование прямой зависимости между уровнем жизнеспособности биоматериала и показателями интенсивности проявления хемотаксиса во всех исследованных вариантах. Корреляционный анализ показал высокую степень сопряженности этих признаков (рис. 4.1).

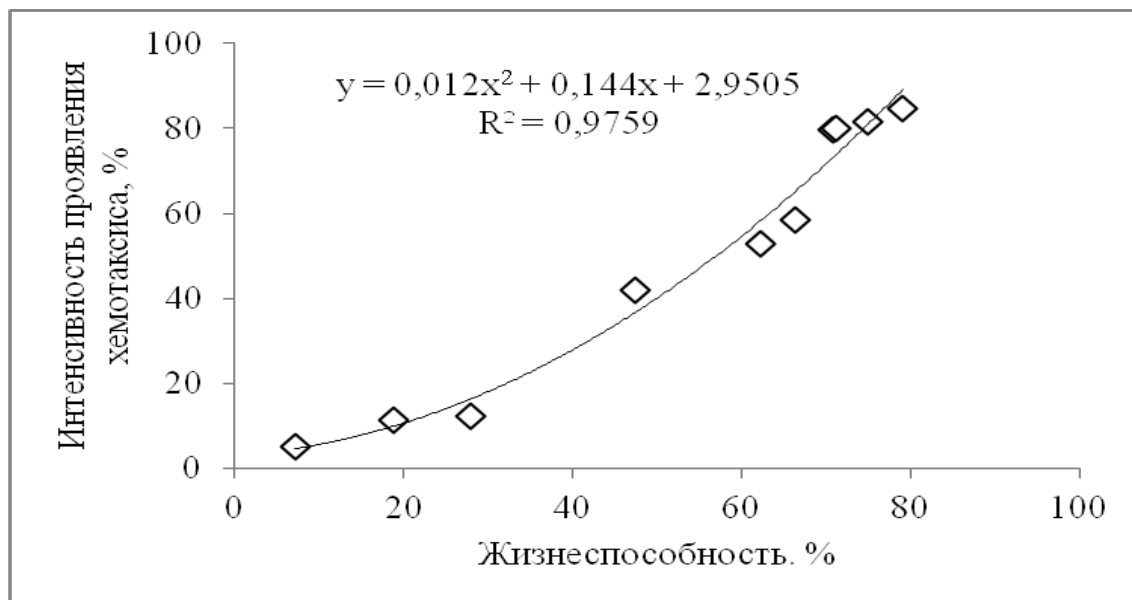


Рис. 4.1. Зависимость интенсивности проявления хемотаксиса от уровня жизнеспособности непарного шелкопряда

Так, гусеницы из кладок, где количество особей составляло от 0 до 300 шт., имели низкие показатели жизнеспособности и менее всего реагировали на кормовой раздражитель. Такие размеры кладок соответствуют популяциям в эруптивной фазе развития вспышки массового размножения. Гусеницы из кладок с наличием от 301 до 600 яиц проявили постепенное, но значимое повышение этого показателя (в сравнении с вариантом №3). Чаще всего такие кладки встречаются в период между вспышками вредителя и в начальной фазе роста численности. Жизнеспособность в варианте №6 возросла на 38,4 %, а интенсивность хемотаксиса – на 46,2 % в сравнении с вариантом №3. Жизнеспособность гусениц в вариантах, где количество яиц превышало 600 штук, характерная для фазы роста численности популяции, была максимальной. Интенсивность проявления хемотаксиса гусеницами из

крупных кладок также значимо ($p < 0,001$) превышала этот показатель из мелких кладок.

Таким образом, нами было экспериментально подтверждено существование зависимости между уровнем жизнеспособности непарного шелкопряда и интенсивностью проявления хемотаксиса гусеницами после отрождения. Этот факт дает возможность прогнозировать направление развития вспышек вредителя путем определения жизнеспособности гусениц по интенсивности хемотаксиса.

Для подтверждения этого положения в лабораторных условиях культивирования был проанализирован биоматериал из двух популяций непарного шелкопряда – волынской, в фазе снижения численности (конец эруптивной фазы и кризис) и керченской, с оптимальным уровнем (межвспышечный период). Это подтверждается показателем жизнеспособности яиц, который составлял 32,9 % для волынской популяции и 52,5 % для керченской (табл. 4.13).

Таблица 4.13

**Основные биологические показатели культуры непарного шелкопряда
(керченская и волынская популяции, 2006 г.)**

Показатели	Популяции	
	волынская	керченская
Жизнеспособность яиц, %	32,9 ± 3,2	52,5 ± 2,5*
Интенсивность проявления хемотаксиса, %	19,2 ± 2,2	47,4 ± 1,4*
Жизнеспособность гусениц, %	37,5 ± 1,5	62,3 ± 1,7*
Жизнеспособность куколок, %	23,1 ± 2,5	37,5 ± 2,1*
Индивидуальная плодовитость самок, %	214 ± 18	415,5 ± 17*
Количество неоплодотворенных яиц, %	21,0 ± 1,2	1,7 ± 0,8*

Примечание: * $p < 0,001$ (по t-критерию Стьюдента по отношению к волынской популяции)

Фаза кризиса характеризовалась снижением жизнеспособности гусениц

за счет распространения энтомофагов и возбудителей болезней. Так, в волынской популяции отмечено значительное снижение показателя жизнеспособности гусениц и куколок. Гибель особей в основном была связана с присутствием в популяции остро выраженной инфекции ядерного полиэдроза, которая существенно влияет на численность непарного шелкопряда в природе.

Жизнеспособность гусениц и куколок керченской популяции непарного шелкопряда была значительно выше, чем волынской, хотя поддерживались на низком уровне. Гусеницы проявили высокую устойчивость к вирусной инфекции, но их смертность в основном была обусловлена именно ею. Жизнеспособность гусениц керченской популяции была на 24,8 % выше, чем гусениц волынской популяции. Изучение показателя индивидуальной плодовитости показало, что ее меньшее значение в волынской популяции по сравнению с керченской, свидетельствует о дальнейших процессах снижения численности популяции вредителя на Волыни и ее стабилизация на оптимальном уровне на Керченском полуострове. В пользу этого, свидетельствует и показатель доли неоплодотворенных яиц, который в керченской популяции составляет 1,7 %, а в волынской – 21 %. Интенсивность проявления хемотаксиса в более жизнеспособной Керченской популяции значительно превышала таковую в менее жизнеспособной Волынской.

Таким образом, предложенный нами экспресс-метод определения жизнеспособности популяции по интенсивности проявления хемотаксиса гусеницами целесообразно использовать для краткосрочного прогноза [259]. Это дает возможность прогнозировать развитие популяции непарного шелкопряда в конце марта – начале апреля, когда легко собирать хорошо заметные яйцекладки. Если интенсивность таксиса достигает и превышает 50 %, то этот факт свидетельствует о высокой жизнеспособности непарного шелкопряда и возможности роста численности популяции в данном сезоне.

4.7. Новый способ прогнозирования жизнеспособности популяций насекомых (на примере *Bombyx mori* L.)

Проблема прогнозирования жизнеспособности популяций насекомых является актуальной при прогнозировании всплесков массового размножения насекомых-вредителей животноводства, сельскохозяйственных и лесных насаждений [27; 273; 495], а также для успешной реализации программ технической энтомологии [7; 130]. Кроме того, с учетом высокой антропогенной нагрузки на экосистемы, вопросы прогнозирования жизнеспособности популяций, как определяющего фактора выживания в борьбе за существование, занимают ведущее место [136; 121; 210].

Установленное нами правило зависимости интенсивности проявления таксисов от уровня жизнеспособности популяций насекомых позволило предложить способ [314], дающий возможность отобрать наиболее жизнеспособную часть популяции. Правило было экспериментально подтверждено на искусственных популяциях тутового шелкопряда и лабораторной культуре непарного шелкопряда. В то же время, данный способ не позволял определить фактическую (в %) общую жизнеспособность популяций насекомых, которую необходимо знать для прогнозирования.

Целью наших дальнейших исследований была разработка и экспериментальное подтверждение эффективности нового способа прогнозирования фактической общей жизнеспособности популяций насекомых.

Мы пришли к мнению, что для определения прогнозируемой жизнеспособности популяций, например, тутового шелкопряда, достаточно определить только интенсивность трофотаксиса группы особей базовой популяции (типичной для данной группы пород) и анализируемой популяции. В дальнейшем по результатам выкормки можно определить жизнеспособность базовой породы (популяции) и затем найти произведение показателя базовой жизнеспособности и соотношения показателей

трофотаксиса обеих популяций, использованных в опыте.

Такое предположение основано на том, что жизнеспособность породы – наследственный признак, а ее фактическая реализация обусловлена лишь "сопротивлением среды". Так как в одинаковых условиях опыта "сопротивление среды" для всех вариантов одинаково, а интенсивность проявления трофотаксиса находится в прямой зависимости от жизнеспособности, то определение фактической жизнеспособности базовой породы и соотношения показателей трофотаксиса базовой и тестовой пород, позволяет легко определить прогнозируемую жизнеспособность пород по предложенной нами формуле:

$$П_{ж}^{1)} = \frac{ИТПП \cdot ФЖБП}{ИТБП} \cdot 100, \text{ где:}$$

$П_{ж}$ – прогнозируемая жизнеспособность, %;

ИТПП – интенсивность трофотаксиса прогнозируемой популяции;

ФЖБП – фактическая общая жизнеспособность базовой популяции;

ИТБП – интенсивность трофотаксиса базовой популяции.

¹⁾ При введении в формулу показатели приводят в абсолютных единицах.

Исследования проводились на гибридах и породах тутового шелкопряда: Украинская 14 х Украинская 20 (базовая популяция) Украинская 21 х Мерефа 8; Мерефа 6 х Мерефа 7; Украинская 14 (базовая порода); Украинская 21; Мерефа 6. Два гибрида (Украинский 21 х Мерефа 8; Мерефа 6 х Мерефа 7) и две породы (Украинский 21; Мерефа 6) были взяты для прогнозирования жизнеспособности по новому способу. Грена этих популяций была зашифрована (слепой опыт). Общую жизнеспособность популяции определяли по формуле А.З. Злотина, Н.П. Чепурной [155]. Сначала все указанные показатели определяли для базовой популяции, а после проведения выкормки, подсчеты проводили по определению фактической общей жизнеспособности пород, тестировали их по хемотаксису и расшифровывали значение вариантов (табл. 4.14).

Таблица 4.14

**Биологические показатели тутового шелкопряда для прогнозирования
жизнеспособности пород и гибридов**

Популяции тутового шелкопряда	Интенсив- ность трофотаксиса (за 30 мин.), %	Соотношение показателей трофотаксиса тестируемой и базовой породы, %	Прогнозируе- мая общая жизнеспособ- ность, %	Фактическая общая жизне- способность, %
Укр. 14 × Укр. 20 (базовая популяция)	54±0,7	—	—	64,7±1,0
Укр. 21 × Мерефа 6	67±1,2	124	80,3	82,2±1,4
Мерефа 6 × Мерефа 7	52±1,2	96	62,1	63,9±1,2
Укр. 14 (базовая)	47±0,9	—	—	56,1±0,9
Укр. 21	59±1,0	125	70,1	71,3±1,1
Мерефа 6	45±0,7	96	53,8	54,0±1,3

Из приведенных в таблице 4.14 данных убедительно видно совпадение прогнозируемой и общей фактической жизнеспособности популяций тутового шелкопряда, причем как гибридов, так и пород.

Таким образом, экспериментально доказано существование прямой зависимости между интенсивностью трофотаксиса пород и гибридов тутового шелкопряда и фактической и прогнозируемой общей жизнеспособностью биоматериала.

Полученные данные позволяют рекомендовать новый способ прогнозирования жизнеспособности как высокоточный и не затратный. Он

не требует проведения большого количества учетов на выкормках. Экспериментально доказано, что вполне достаточно провести учет интенсивности трофотаксиса гусениц при отрождении, выделить типичные для породной группы базовые породы, и полный объем учетов проводить только на базовых породах. Прогнозируемую жизнеспособность других пород и гибридов можно определить по предложенной выше формуле.

Так для коллекции пород тутового шелкопряда отдела шелководства и технической энтомологии НТЦ "Институт экспериментальной и клинической ветеринарной медицины", состоящей из 120 пород, которые являются составляющей "Национального достояния Украины", мы рекомендуем выделять шесть базовых пород, по которым в дальнейшем можно проводить определение прогнозируемой жизнеспособности всего биоматериала [149; 255].

В дальнейшем способ целесообразно проверить и на других видах насекомых, которые используются в технической энтомологии, а также на природных популяциях с целью прогнозирования колебаний их численности.

4.8. Выводы к главе

1. Установлено и экспериментально подтверждено существование общебиологического правила (закона) зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от уровня их жизнеспособности: популяции с большей интенсивностью проявления таксисов более жизнеспособны и адаптированы к условиям среды и имеют больше шансов для выживания.

2. Показано, что интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий состояния жизнеспособности популяции и использоваться для прогнозирования динамики численности вида в целом.

3. Показана возможность использования данного правила при выборе для промышленного производства наиболее перспективных пород тутового шелкопряда и для контроля качества культуры. Тестирование гусениц-

мурашей по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на всех стадиях гусеницы. Оценка имаго позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства.

4. Предложен и обоснован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, основанный на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности их трофотаксиса.

5. Установлена положительная корреляция между интенсивностью хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции (на примере тутового шелкопряда).

6. Разработан экспресс-метод определения жизнеспособности непарного шелкопряда для проведения краткосрочного прогноза динамики численности вредителя.

7. Предложен и апробирован новый высокоточный и малозатратный способ прогнозирования жизнеспособности насекомых, основанный на том, что прогнозируемую жизнеспособность тестовой популяции устанавливают путем определения интенсивности трофотаксиса с использованием предложенной нами формулы.

8. Разработаны и получены патенты Украины на полезную модель: «Способ определения жизнеспособности насекомых», «Способ определения гетерозиготности популяций насекомых», «Новое использование способа определения жизнеспособности насекомых», «Способ прогнозирования жизнеспособности популяций насекомых» [314; 318; 323; 324].

ГЛАВА 5. РАЗРАБОТКА СПОСОБОВ ОПТИМИЗАЦИИ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ ПРИ РАЗВЕДЕНИИ

Оптимизация культивирования насекомых является одним из важнейших этапов их массового производства, которая связана с решением целого ряда задач, подробно рассмотренных в главе 1.

Разработка научных основ управления численностью насекомых, по нашему мнению, должна базироваться на знаниях механизмов поддержания популяционного гомеостаза. Особенное значение это приобретает в условиях искусственного разведения, когда на первый план выступает необходимость получения большого количества биоматериала высокого качества.

Проведенные нами комплексные исследования механизмов поддержания гомеостаза в искусственных популяциях насекомых (см. глава 3) позволяют предложить способы оптимизации структурных параметров с целью эффективного управления их численностью в условиях техноценоза в соответствии с целями программ разведения.

В настоящее время в технической энтомологии широко используются различные приемы оптимизации, приводящие к повышению жизнеспособности и продуктивности культур насекомых. Основную массу приемов принято классифицировать по двум направлениям [128]:

- приемы оптимизации культивирования (создания благоприятных условий выращивания насекомых, улучшения качества корма, проведение мероприятий по профилактике заболеваний);

- приемы селекции, направленные на получение предпочитаемого генотипа.

Дальнейший прогресс в этом направлении даже в случае разработки новых отдельных приемов не решает проблемы. По нашему мнению, выход может быть иным. Значительно повысить эффективность программ разведения можно используя методы оптимизации структурных параметров

популяционных систем. Именно в таких ситуациях может значительно возрасти эффективность использования разработанных ранее методов оптимизации [260]. Современные программы разведения насекомых делятся на два типа [130; 371]:

- программы полевого использования насекомых для решения задач биометода, а также разведения редких и исчезающих видов;
- программы, предусматривающие разведение насекомых продуцентов сырья, продуктов питания, биологически активных препаратов, видов-биоиндикаторов, насекомых-рекультиваторов отходов.

Для реализации таких программ мы предлагаем систему [218] приемов оптимизации структурных параметров искусственных популяций насекомых, состоящую из шести направлений, включающих определенные задачи:

1. Приемы оптимизации пространственной структуры искусственных популяций насекомых:

- 1.1. Проведение отбора биоматериала, основанного на разной чувствительности особей к плотности популяции;
- 1.2. Разделение особей по предпочтению места расположения пищевого субстрата и полноте его использования;
- 1.3. Разделение особей насекомых по предпочтению мест окукливания (по высоте, глубине и т.д.);

2. Приемы регулирования половой структуры искусственных популяций насекомых:

- 2.1. Автосексинг – косвенное определение пола, использование сцепленных с полом основных генов (фенотипически четко идентифицируемых) или визуально проявляющихся мутаций для внешнего определения пола у незрелых организмов, в частности, у гусениц тутового шелкопряда;
- 2.2. Использование яиц, меченных по полу, а также получение односамцовых кладок яиц, когда в процессе инкубации особи женского пола погибают на эмбриональной стадии [367];

2.3. Разделение особей по морфологическим признакам, связанным с полом;

2.4. Разделение особей по полу при выходе из яйца по реакции предпочтения (практически не разработанный и наиболее перспективный прием);

2.5. Разделение по полу, базирующееся на различии реакции самцов и самок на воздействие абиотических факторов;

2.6. Разделение полов на основе различий в глубине диапаузы.

3. Приемы оптимизация возрастной структуры искусственных популяций насекомых:

3.1. Разделение по срокам отрождения личинок и выхода имаго;

3.2. Разделение по времени откладки яиц;

3.3. Разделение по темпам развития и скорости увеличения массы;

3.4. Разделение по продолжительности жизни особей и их потомства;

4. Приемы оптимизации этологической структуры искусственных популяций насекомых:

4.1. Разделение по неадекватности ответных реакций насекомых на раздражители;

4.2. Разделение особей по интенсивности реакции хемо- и трофотаксиса;

4.3. Разделение особей по различиям в скорости ответных реакций на раздражители;

4.4. Разделение особей по характеру защитных реакций на отрицательные воздействия (интоксикация, повреждающие агенты);

4.5. Разделение особей по реакции предпочтения предлагаемого фактора;

4.6. Разделение особей, основанное на различиях в чувствительности особей к половым феромонам.

5. Приемы оптимизации экологической структуры искусственных популяций насекомых:

5.1. Оптимизация популяции по фенологии, обуславливающая синхронизацию темпов развития особей;

5.2. Проведение отбора «пищевых рас», наиболее полно усваивающих кормовое растение;

5.3. Оптимизация по отношению к абиотическим факторам среды.

6. Приемы оптимизации генетической структуры искусственных популяций насекомых:

6.1. Отбор особей по фенотипическим признакам, связанным с определенным генотипом;

6.2. Использование метода гибридологического анализа для контроля соотношения генотипов в искусственных популяциях;

6.3. Создание клонов и линий с заданными свойствами;

6.4. Создание породных групп и пород, отвечающих целям программ разведения;

6.5. Гибридизация для получения необходимого генотипа;

6.6. Создание гетерогенных искусственных популяций насекомых.

Представленная схема апробирована на популяции тутового шелкопряда, зерновой моли в Институте шелководства УААН и непарном шелкопряде на кафедре зоологии ХНПУ имени Г.С.Сковороды. Несмотря на то, что в большинстве случаев предложенные приемы оптимизации разрабатывались для тутового шелкопряда, они достаточно перспективны и при разведении других видов, в первую очередь чешуекрылых, что подтверждается рядом работ [217; 221; 238; 241; 262] и представленными ниже результатами.

5.1. Способы управления пространственной структурой культур насекомых для повышения их жизнеспособности и продуктивности

В современной технической энтомологии известны попытки оптимизации пространственной структуры популяций на примере различных

видов насекомых, а также управления численностью их популяций (см. главу 1). В основном эти работы посвящены изучению влияния плотности популяций на биологические показатели особей. Оказалось, что уровень допустимой плотности для каждого вида и стадии жизненного цикла специфичен. Плотность популяции относится к числу сигнальных экологических факторов. В культурах насекомых, где исключена миграция особей, влияние этих факторов ужесточается. В переуплотненных культурах возникает феномен замедления развития, его приостановка, снижение жизнеспособности и плодовитости.

Как было показано ранее (см. главу 3), пространственная структура искусственных популяций насекомых характеризуется распределением особей в пространстве техноценоза и обеспечивает, наряду с другими структурами, популяционный гомеостаз. Она играет важную роль в адаптации особей к условиям техноценоза. В связи с этим, её регулирование открывает широкие перспективы в оптимизации процессов разведения.

5.1.1. Оптимизация пространственной структуры культуры тутового шелкопряда

При оптимизации условий разведения насекомых плотность содержания традиционно является одним из основных регулируемых факторов. Что касается распределения особей в пространстве техноценоза, то оно, как отмечалось ранее (см. главу 3), оказалось близким к равномерному. Учитывая установленные закономерности (глава 3), мы можем предложить следующие приемы оптимизации пространственной структуры популяций насекомых на примере нескольких видов чешуекрылых (тутовый и непарный шелкопрядыб зерновая моль):

- разделение особей по предпочтению мест окукливания;
- получение групп особей, адаптированных к повышенной плотности содержания.

Проведенные исследования показали наличие полиморфности популяций насекомых по месту расположения коконов во время завивки. В связи с этим с целью повышения жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда нами на протяжении трех поколений проводился отбор коконов, завитых гусеницами в разных частях коконников (нижней и верхней). Выявленные группировки имеют разную жизнеспособность и, следовательно, отдельные генотипы тутового шелкопряда должны характеризоваться разными биологическими и технологическими показателями (рис. 5.1).

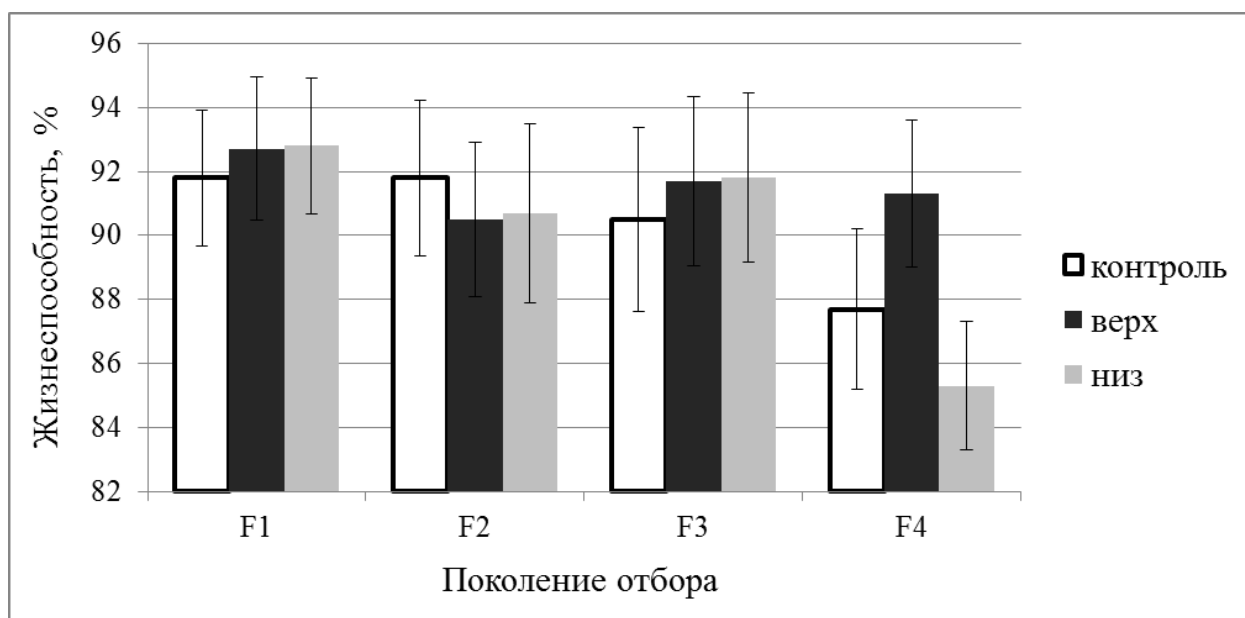


Рис. 5.1. Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда в зависимости от места расположения коконов на коконниках (контроль – выкормка без отбора, верх – отбор завитых вверху, низ – отбор завитых внизу коконника).

В результате проведенного отбора, жизнеспособность особей, завивающих коконы в верхней части коконника, в четвертом поколении была почти на 6 % выше, чем у особей в нижней части коконника ($p < 0,001$).

В ходе исследований отмечены существенные различия в сортовом составе коконов во всех поколениях (рис. 5.2). По отношению к контролю

отмечено значимое увеличение ($p < 0,001$) доли сортовых коконов в верхней части коконника уже в первом поколении отбора.

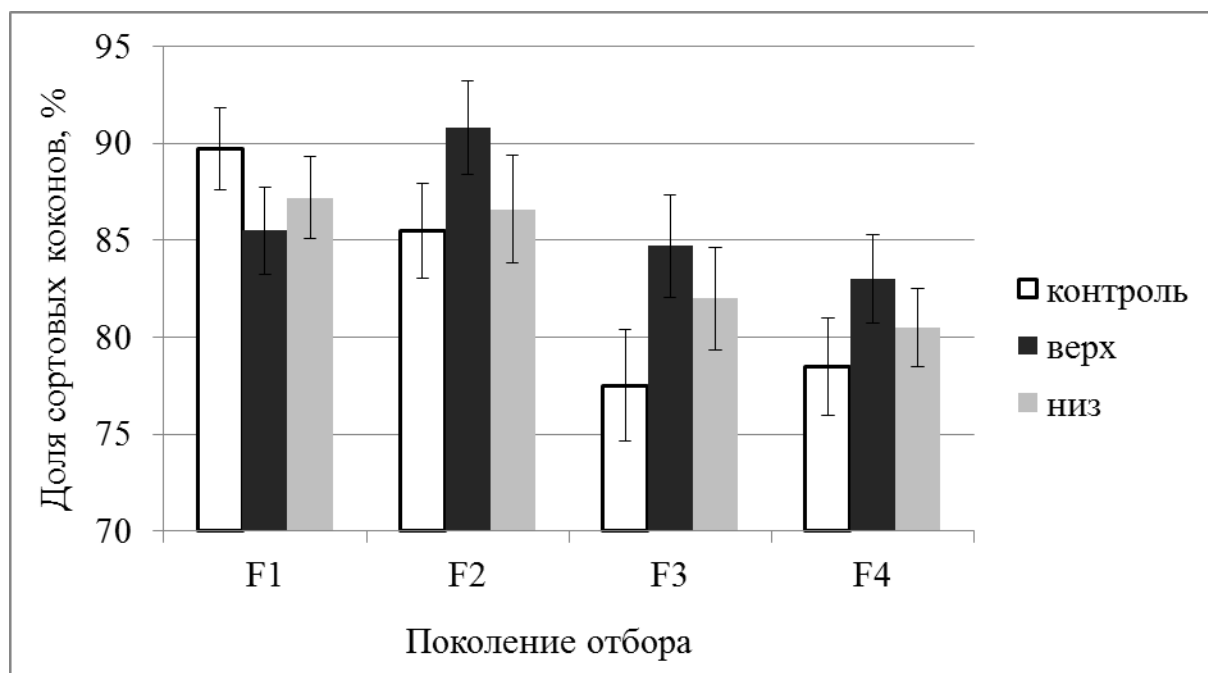


Рис. 5.2. Доля сортовых коконов тутового шелкопряда (%) в зависимости от места расположения коконов на коконниках (контроль – выкормка без отбора, верх – отбор завитых вверху, низ – отбор завитых внизу коконника)

Полученные результаты позволяют рекомендовать данный метод оптимизации популяции для повышения сортовых показателей биоматериала и получения высоко жизнеспособных особей. Как известно, эффективность того или иного приема возрастает, если удастся повысить изучаемые показатели не только при непосредственном воздействии на культуру насекомых, но и после прекращения воздействия. В связи с этим, нами было изучено последствие предложенного выше метода оптимизации. Для этого была проведена выкормка культуры тутового шелкопряда без разделения (изоляции) особей по предпочтению места окукливания. Прекращение влияния на популяцию фактора распределения, способствовало повышению жизнеспособности особей, завивающих коконы как в верхней, так и в нижней

частях коконника, по сравнению с контролем (табл. 5.1).

Таблица 5.1

**Биологические и хозяйственно ценные показатели тутового шелкопряда
в зависимости от места расположения коконов на коконниках
(последствие отбора)**

Вариант	Средняя масса кокона, г	Жизнеспособность гусениц, %	Шелконосность, %		Доля сортовых коконов, %
			самки	самцы	
Контроль	2,3±0,09	77,2±2,24	17,6±0,42	21,4±0,3	72,2±1,38
Верхняя часть	1,9±0,01	84,4±3,5	17,5±0,55	21,2±0,34	87,3±2,13*
Нижняя часть	2,1±0,05	88,7±2,66*	17,2±0,11	21,1±0,11	83,3±2,35*

Примечание: * различия значимы при $p < 0,05$

Доля сортовых коконов в разных частях коконника также увеличилась по сравнению с контрольным вариантом. По нашему мнению, данный эффект обусловлен гетерозисом от скрещивания разобщенных в течение трех поколений особей.

Подобная тенденция отмечена также при сравнении других показателей продуктивности. Урожай коконов из 1 г гусениц в варианте, где особи завивали коконы в нижней части коконников, превышал таковые показатели контроля (на 8,3 %) и особенно – варианта с размещением коконов в верхней части (на 19,4 %) (рис. 5.3).

Полученные данные свидетельствуют о том, что применение метода оптимизации пространственной структуры культуры тутового шелкопряда целесообразно для получения генотипа, характеризующегося более высокими показателями урожая коконов из 1 г гусениц. Отбор на протяжении 3-х поколений особей, завивающих коконы в нижней части коконников, позволяет в определенной мере повышать эффективность производства коконов.

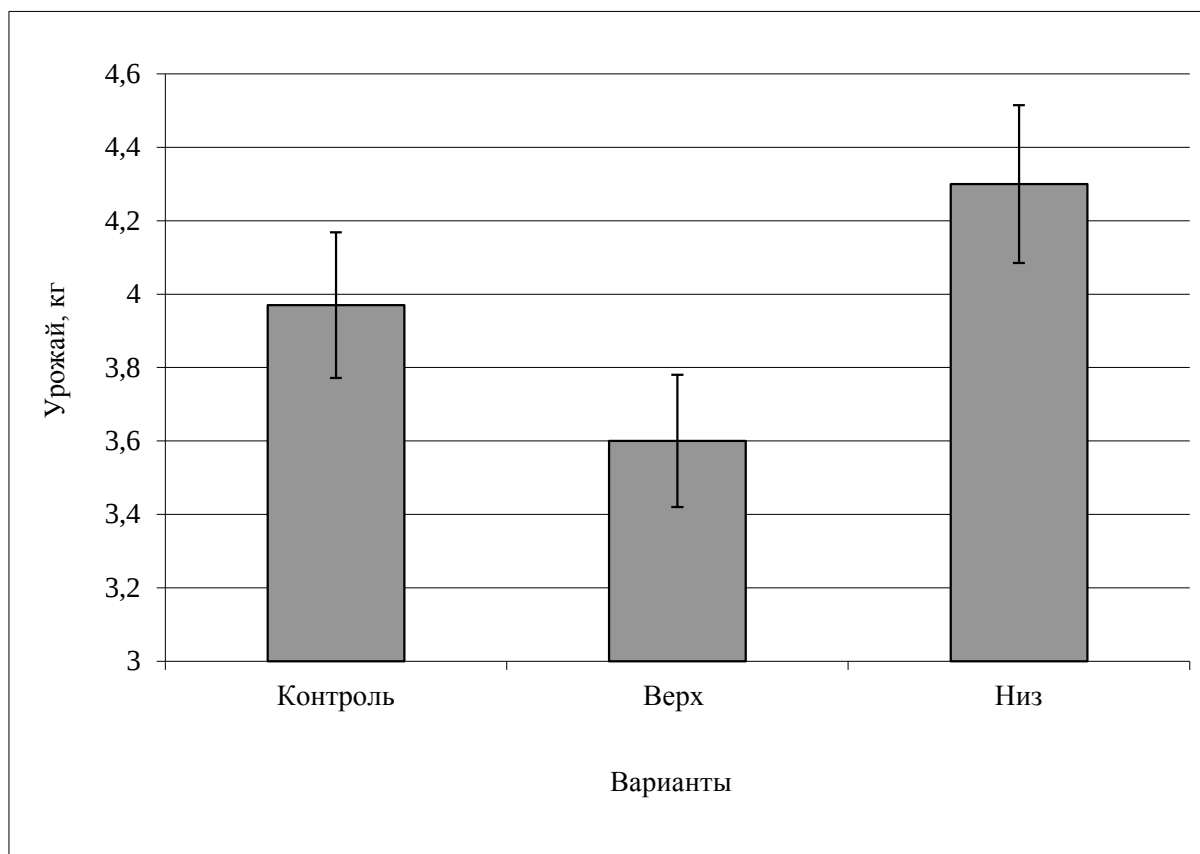


Рис. 5.3 Урожай коконов тутового шелкопряда (с 1 г гусениц, кг) в зависимости от расположения коконов на коконниках (верх – отбор завитых вверху, низ – отбор завитых внизу)

Как отмечалось ранее, нарушение пространственной структуры популяции в техноценозе выражается, прежде всего, в вынужденном повышении плотности содержания биоматериала. Однако, наши исследования показали [23], что при длительном воздействии на популяцию повышенной плотности содержания образуется генотип, устойчивый к данному фактору. В связи с этим, мы разработали метод оптимизации пространственной структуры популяции путем выкормки тутового шелкопряда уплотненным способом (увеличение плотности посадки особей в два раза) в течении трех поколений.

Полученные в ходе экспериментальной апробации данного способа данные подтвердили, что уже во втором поколении различия в жизнеспособности гусениц по вариантам оказались статистически

значимыми (рис. 5.4).

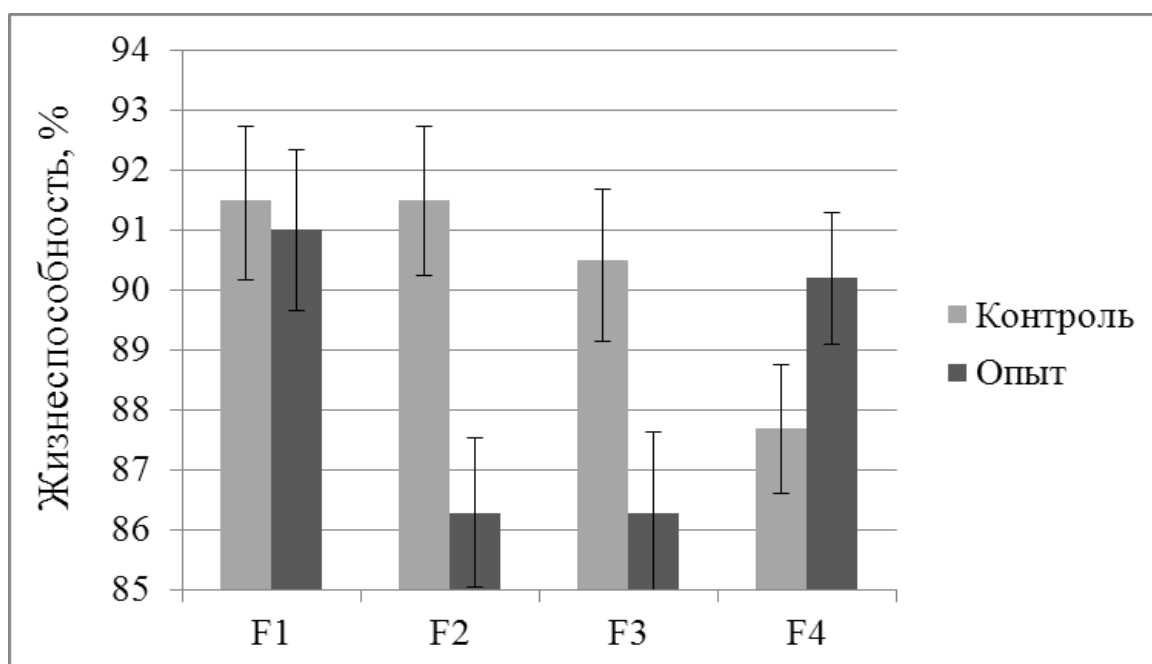


Рис. 5.4. Жизнеспособность культуры тутового шелкопряда при разной плотности размещения гусениц (контроль – оптимальная плотность посадки гусениц; опыт – удвоенная плотность; F4 – контрольная выкормка без воздействия)

В течение трех поколений отмечалось резкое снижение показателей жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда при уплотненном способе содержания. Прекращение стрессового воздействия на культуру насекомых привело к повышению жизнеспособности гусениц в 4-м поколении на 2,75 % ($p < 0,001$) по сравнению с контролем.

Уплотнённое содержание гусениц оказало существенное воздействие на биологические и хозяйственно ценные показатели культуры тутового шелкопряда. Так, в 4-м поколении при нормальной плотности содержания насекомых шелконосность самок значительно превышала (на 1,8 %; $p < 0,001$) контроль (табл. 5.2).

Таблица 5.2

**Хозяйственно ценные показатели культуры тутового шелкопряда
при разной плотности размещения гусениц**

Поколения	Средняя масса кокона, г	Шелконосность, %		Урожай коконов из 1 г гусениц, кг
		самки	самцы	
Контроль				
F ₁	2,3±0,04	17,5±0,29	20,5±0,29	4,9±0,15
Вариант уплотненного содержания				
F ₁	2,2±0,02	17,5±0,13	21,1±0,30	4,6±0,13
Выкормка при нормальной плотности				
Контроль				
F ₄	1,8±0,05	15,9±0,37	19,4±0,34	3,5±0,27
Вариант уплотненного содержания				
F ₄	1,7±0,05	17,6±0,08***	20,6±0,40	3,7±0,29

Примечание: *** различия значимы при $p < 0,001$

Показатели средней массы коконов и урожая коконов были на уровне контроля. В то же время значимо возросла доля сортовых коконов (рис. 5.5).

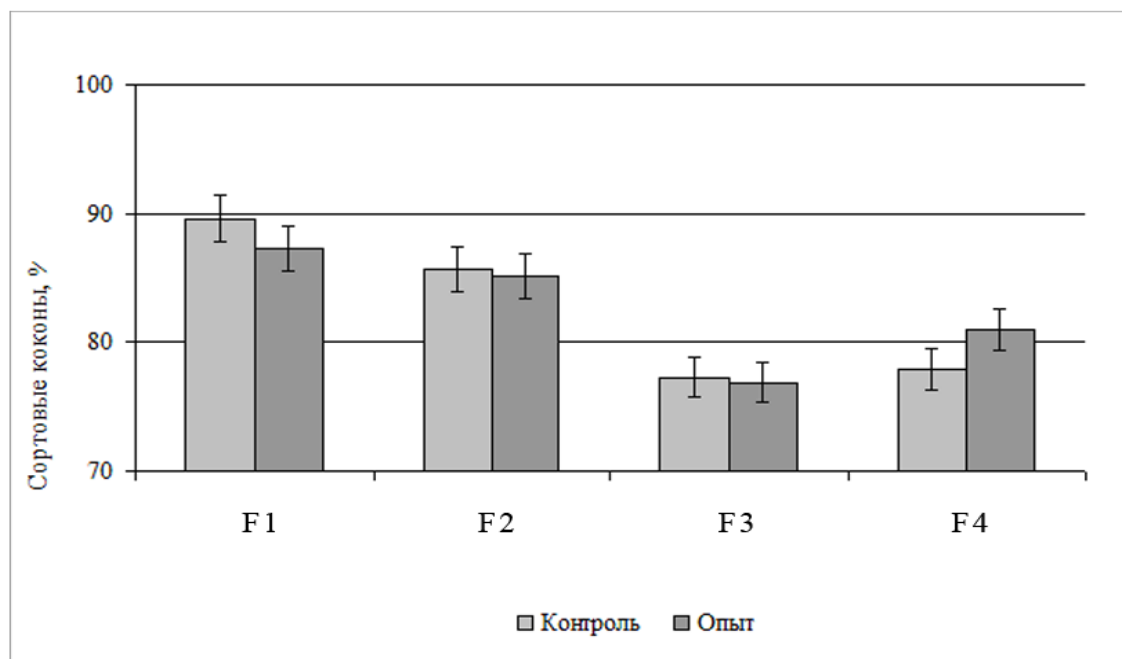


Рис. 5.5. Доля сортовых коконов тутового шелкопряда при разной плотности размещения гусениц (контроль – оптимальная плотность; опыт –

удвоенная плотность;)

В следующем году была проведена выкормка тутового шелкопряда для установления последействия (F_5) отбора, зависимого от плотности. В ходе исследования были отмечены изменения средней массы кокона, которая стала значимо ($p < 0,05$) меньше контрольного варианта, показатели шелконосности и урожая коконов не отличались от контроля (табл. 5.3). Так, жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда в варианте последействия отбора на 8,6 % превышала контроль ($p < 0,05$). На 13,3 % ($p < 0,01$) возросла доля сортовых коконов (рис. 5.6).

Таблица 5.3

**Влияние уплотненного содержания гусениц тутового шелкопряда
на показатели потомства (F_5 - последействие отбора)**

Вариант	Средняя масса кокона, г	Шелконосность, %		Урожай коконов из 1 г гусениц, кг
		самки	самцы	
Контроль	2,3±0,09	17,6±0,42	21,4±0,30	3,9±0,24
Последействие отбора	2,1±0,02*	18,3±0,29	21,5±0,42	4,3±0,21

Примечание: * различия значимы при $p < 0,05$

Полученные данные свидетельствуют о том, что в результате отбора сформировался генотип тутового шелкопряда, адаптированный к повышенной плотности содержания. Дальнейшее культивирование потомства этих особей в благоприятных условиях (при оптимальной плотности) приводит к повышению жизнеспособности и сортового состава коконов, что значительно повышает эффективность производства.

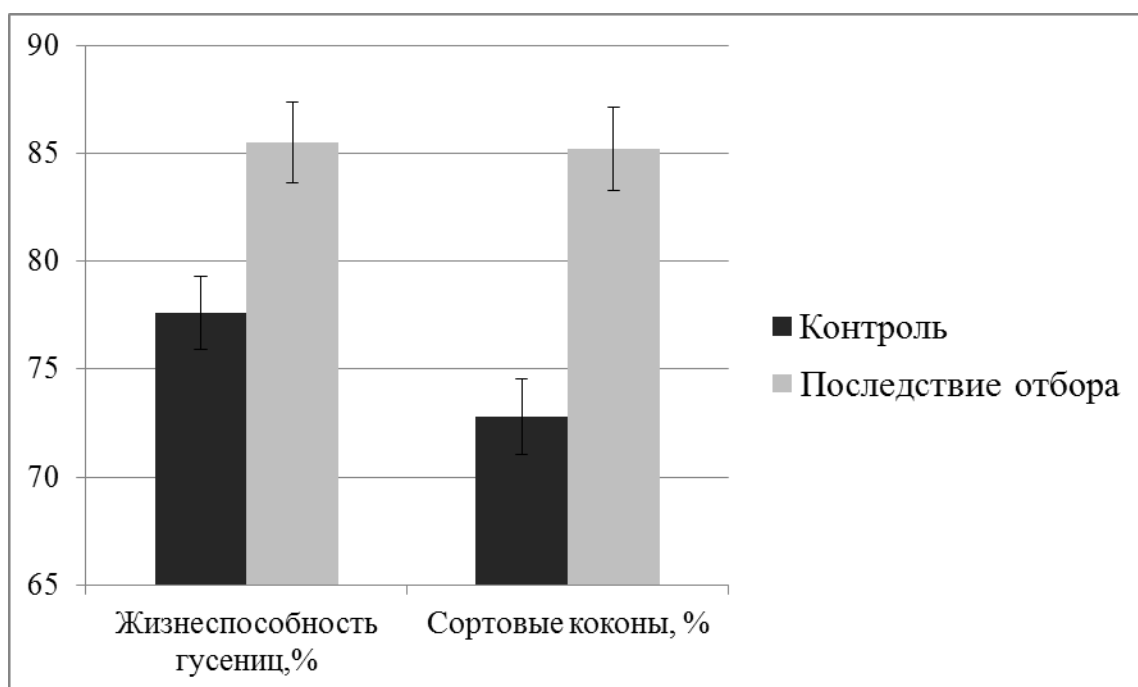


Рис. 5.6. Жизнеспособность и доля сортовых коконов тутового шелкопряда после прекращения воздействия повышенной плотности содержания (F_5).

Предложенный способ оптимизации биоматериала достаточно перспективен и может быть использован в селекционной работе с тутовым шелкопрядом.

Несмотря на отрицательное воздействие повышения плотности содержания культуры на ее биологические показатели, именно этот популяционный параметр наиболее часто используют для повышения экономической эффективности выращивания насекомых. В связи с этим является актуальной разработка методов выведения популяции из стресс-ситуации, вызванной продолжительным воздействием повышенной плотности содержания. Моделирование подобной ситуации было проведено путем содержания культуры тутового шелкопряда на площади, которая была в три раза меньше, рекомендованной агроправилами (табл. 5.4). Выкормка в резко выраженной стресс-ситуации в течение трёх поколений привела к тому, что показатель жизнеспособности гусениц был на 27,2 % ($p < 0,001$) ниже контрольного.

Таблица 5.4

Динамика жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда в ряду поколений, ОПФ

Показатели	Жизнеспособность гусениц, %			
Сезон	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	81,1±1,46	91,8±1,95	66,9±1,36	91,3±1,45
$\frac{1}{3}S$	62,8±1,62**	68,4±1,91**	39,7±1,30***	—
Оптимальная площадь после $\frac{1}{3}S$	—	—	72,1±1,21*	91,9±1,56
Хемотаксис+ оптимальная площадь после $\frac{1}{3}S$	—	—	75,5±1,93*	93,1±1,64

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (по отношению к контролю); ОПФ –оптимальный фон выкормки.

Параллельно с предложенным выше способом оптимизации культуры тутового шелкопряда путем выкормки на оптимальной площади после уплотненного содержания мы предложили и экспериментально подтвердили эффективность выведения популяции из стресс-ситуации путем отбора гусениц-мурашей по интенсивности реакции хемотаксиса на запах кормового растения. Применение обоих предложенных приёмов привело к повышению показателя жизнеспособности. Отмечено увеличение показателя по сравнению с контролем на 5,2 % ($p < 0,05$) при выкормке на площади, рекомендованной агроправилами, и на 8,5 % ($p < 0,05$) при выкормке в оптимальных условиях с предварительным использованием отбора по интенсивности реакции хемотаксиса на традиционный кормовой раздражитель. Использование данных приемов после содержания культуры в уплотненных условиях в течение трёх поколений способствовало повышению показателя жизнеспособности до уровня контроля.

Динамика показателя жизнеспособности гусениц в ряду поколений на пессимальном фоне выкормки представлена в табл. 5.5.

Таблица 5.5

**Динамика показателя жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда
в ряду поколений, ПФ**

Показатель	Жизнеспособность гусениц, %			
Сезон	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Контроль	60,2±1,69	82,8±1,22	76,8±1,71	89,7±2,00
1/3S	55,2±1,27	56,5±1,25***	49,1±1,26***	—
Оптимальная площадь после 1/3S	—	—	82,4±1,58	94,9±1,66
Хемотаксис+оптималь- ная площадь, после 1/3S	—	—	82,7±1,43	96,1±1,74

Примечание: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$; ПФ – пессимальный фон выкормки.

Поддержание культуры тутового шелкопряда на площади, в три раза меньшей рекомендованной, привело на пессимальном агрофоне к значимому снижению показателя жизнеспособности на 27,7% ($p < 0,001$) по сравнению с контролем.

Использование предложенных нами способов выведения культуры из стресс-ситуации после уплотненного содержания на протяжении двух и трех поколений привело к существенному повышению жизнеспособности биоматериала – до уровня контроля.

Таким образом, использование метода отбора гусениц-мурашей по интенсивности реакции хемотаксиса является надежным и высокоэффективным способом повышения жизнеспособности насекомых, длительное время подвергавшихся воздействию повышенной плотности содержания.

5.1.2. Оптимизация пространственной структуры лабораторной культуры непарного шелкопряда по плотности содержания и пространственному распределению особей

Апробированные на популяциях тутового шелкопряда методы управления структурными параметрами популяций, могут найти широкое применение при реализации других программ технической энтомологии. В настоящий момент особую актуальность приобретают вопросы успешного культивирования лабораторных популяций непарного шелкопряда. Это даёт возможность использовать данный вид как для решения теоретических вопросов динамики популяций, так и для реализации практических задач – наработки вирусных препаратов, размножения энтомофагов и др [79; 162; 169; 272]. К сожалению, до наших исследований, приемы оптимизации пространственной структуры данного вида не разработаны, а "оптимизация" сводилась к экспериментальному подбору оптимальной площади посадки особей [126; 162].

Наблюдения за культурой непарного шелкопряда показали, что в последнем возрасте (пятом у самцов и шестом – у самок) гусеницы достигают максимальной массы, и «борьба за пространство» обостряется. В этом случае одна часть особей окукливается на дне банки («нижний уровень»), другая – на крышках (бязевых завязках) – «верхний уровень». По нашему мнению, это связано с разной двигательной активностью особей. Мы предположили, что потомство особей непарного шелкопряда, окуклившихся на крышках (большая двигательная активность гусениц), будет иметь более высокие показатели жизнеспособности, чем потомство особей, окукливающихся на дне банки (меньшая двигательная активность гусениц).

Для проверки выдвинутого положения в течение шести поколений отбирали самок и самцов непарного шелкопряда, окукливающихся на «верхнем» и «нижнем» уровнях, спаривание особей проводили внутри вариантов, а в третьем и шестом поколениях определяли биологические показатели потомства. На основе проведенных исследований были установлены особенности влияния отбора особей непарного шелкопряда, предпочитающих разные пространственные уровни для окукливания, на биологические показатели потомства (табл. 5.6).

Таблица 5.6

**Биологические показатели непарного шелкопряда при разделении
по предпочтению места окукливания**

Поколение отбора	Место завивки	Средняя масса куколок, мг	
		самки	самцы
После трех поколений	Верх	1130±11 *	789±9 *
	Низ	893±10	649±8
После шести поколений	Верх	1341±10 *	849±11 *
	Низ	789±12	603±8

Примечание: *различия значимы при $p < 0,05$

Из полученных данных видно, что показатели потомства особей, окуклившихся вверху, по жизнеспособности гусениц и массе куколок (как самок, так и самцов) значимо ($p < 0,05$) превышают показатели потомства особей, окуклившихся на дне сосуда на 17,7 % после 3-х поколений, и на 28,7 % после 6-ти поколений (рис. 5.7).

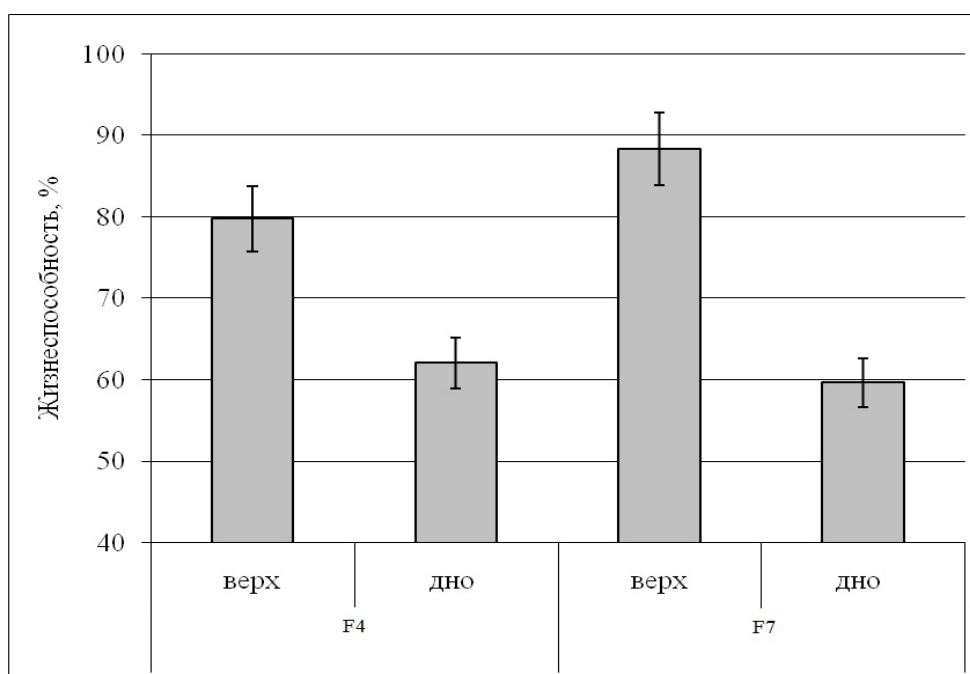


Рис. 5.7 Жизнеспособность гусениц непарного шелкопряда из разных мест окукливания (верх – дно)

Это подтверждает наше предположение о прямой зависимости между двигательной активностью особей непарного шелкопряда и жизнеспособностью гусениц.

Таким образом, оптимизация пространственной структуры культуры путем отбора насекомых, окукливающихся в верхних ярусах емкостей для содержания (с большей двигательной активностью), позволит отобрать более жизнеспособных и продуктивных особей для получения качественного племенного материала.

Известно [126], что для массового разведения гусениц непарного шелкопряда на желудях оптимальной следует считать плотность посадки 20 гусениц на 0,5 л банку. Для племенных целей в последнем возрасте целесообразно содержать самок (6-й возраст) по 10 особей в 0,5 л банках.

Нами было изучено влияние плотности содержания племенных гусениц (в 0,5 л банках по 10 и 20 особей), на последующие развитие дочернего поколения при разной плотности содержания (по 10 и 20 особей).

Показано, что воздействие на характер пространственной структуры популяции приводит к формированию генотипов, адаптированных к повышенной плотности содержания. Результаты влияния отбора по плотности содержания гусениц непарного шелкопряда родительского поколения на жизнеспособность потомства в 3-м и 6-м поколениях при их разведении по 10 и 20 особей представлены в табл. 5.7. Из приведенных в таблице данных видно, что при содержании родительского поколения по 10 особей в 0,5 л банках жизнеспособность племенного материала в F_4 и F_7 значительно превышает на 15,4 и 7,2 % этот показатель гусениц, разводимых по 20 особей в 0,5 л банках. Однако, при посадке племенного материала, уже культивируемого по 20 особей, отмечается заметное повышение жизнеспособности их дочернего поколения, особенно после 6-и поколений отбора (на 4 и 3,8 %). Это дает основание утверждать, что даже у такого вида, как непарный шелкопряд, весьма чувствительного к повышению плотности содержания, возможен отбор генотипов, адаптированных к более высоким её

показателям.

Таблица 5.7

Зависимость жизнеспособности потомства непарного шелкопряда от плотности содержания гусениц родительского поколения

Плотность содержания, шт. / 0,5 л		Жизнеспособность, %			
родительского поколения	дочернего поколения	контроль без отбора		дочернего поколения после отбора	
		F ₄	F ₇	F ₄	F ₇
10	—	85,3 ± 1,6 *	84,1 ± 1,3 *	—	—
	10	—	—	84,6±1,3	84,3±1,4*
	20	—	—	73,5±1,8	80,3±1,9*
20	—	69,9 ± 1,7	76,9 ± 1,3	—	—
	10	—	—	89,9±1,7	93,9±1,1*
	20	—	—	87,1±2,3	90,1±0,9*

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,05$

В связи с этим, для повышения жизнеспособности племенных культур непарного шелкопряда целесообразно рекомендовать содержание культуры в течение нескольких поколений при плотности посадки, соответствующей наличию 20 особей на 0,5 л банку. В результате можно добиться повышения жизнеспособности дочернего поколения при массовом культивировании биоматериала в зоне оптимума плотности.

5.1.3. Оптимизация лабораторной культуры зерновой моли по плотности содержания и пространственному распределению особей в субстрате

Особое место в программах технической энтомологии занимают вопросы, связанные с успешным культивированием энтомофагов. В настоящее время эффективность использования биометода для борьбы с

вредителями сельского хозяйства зависит от качества культивированного биоматериала, – как самих энтомофагов, так и субстрата для их воспроизводства (насекомых фитофагов).

Как известно, традиционным объектом для разведения трихограммы является зерновая моль. Помимо основного использования зерновой моли, как источника питательных веществ для хищных насекомых, она является удобным объектом для испытания эффективности инсектицидов в лабораторных условиях. Бабочки зерновой моли представляют также особый интерес как тест-объект для оценки пищевых аттрактантов, репеллентов, стерилизаторов контактного действия.

Разведение зерновой моли хотя и носит промышленный характер, но биология, экология и генетика вида в условиях разведения изучены недостаточно. Племенная работа не ведется, культура обновляется за счет дикой популяции, что является одной из причин ее разнокачественности. Такой материал весьма чувствителен к действию эколого-генетических факторов, влияющих на культуру в условиях техноценоза в связи с недостаточной адаптацией. В таких условиях для повышения жизнеспособности и продуктивности зерновой моли могут быть использованы как приемы создания оптимальных условий содержания, так и отдельные селекционно-генетические приемы.

В связи с этим, по нашему мнению, целесообразна разработка методов оптимизации пространственной структуры культуры зерновой моли, для повышения жизнеспособности и продуктивности биоматериала.

Целью наших исследований была апробация вышеизложенных методов оптимизации пространственной структуры на лабораторной культуре зерновой моли (*Sitotroga cerealella* Oliv.), разводимой на ячмене с учетом особенностей биологии и экологии данного вида. Для повышения эффективности производства исследования были направлены на повышение привлекательности зерна ячменя для гусениц зерновой моли и изучение эффективности заражения зерна наиболее жизнеспособным биоматериалом

(яйца 2–3 дней откладки).

В целях получения высокожизнеспособной и продуктивной племенной культуры зерновой моли исследуемый биоматериал поддерживали на ячмене в течение шести поколений при заражении зерна из расчета 2 г яиц на 1 кг ячменя. После третьего и шестого поколений проводили контрольное разведение при соотношении 1 г яиц зерновой моли на 1 кг ячменя. В контрольном варианте все заражения проводили при соотношении веса яиц (г) к весу зерна (кг) 1:1.

Результаты влияния плотности содержания родительского поколения на биологические показатели потомства зерновой моли представлены на рис. 5.8.

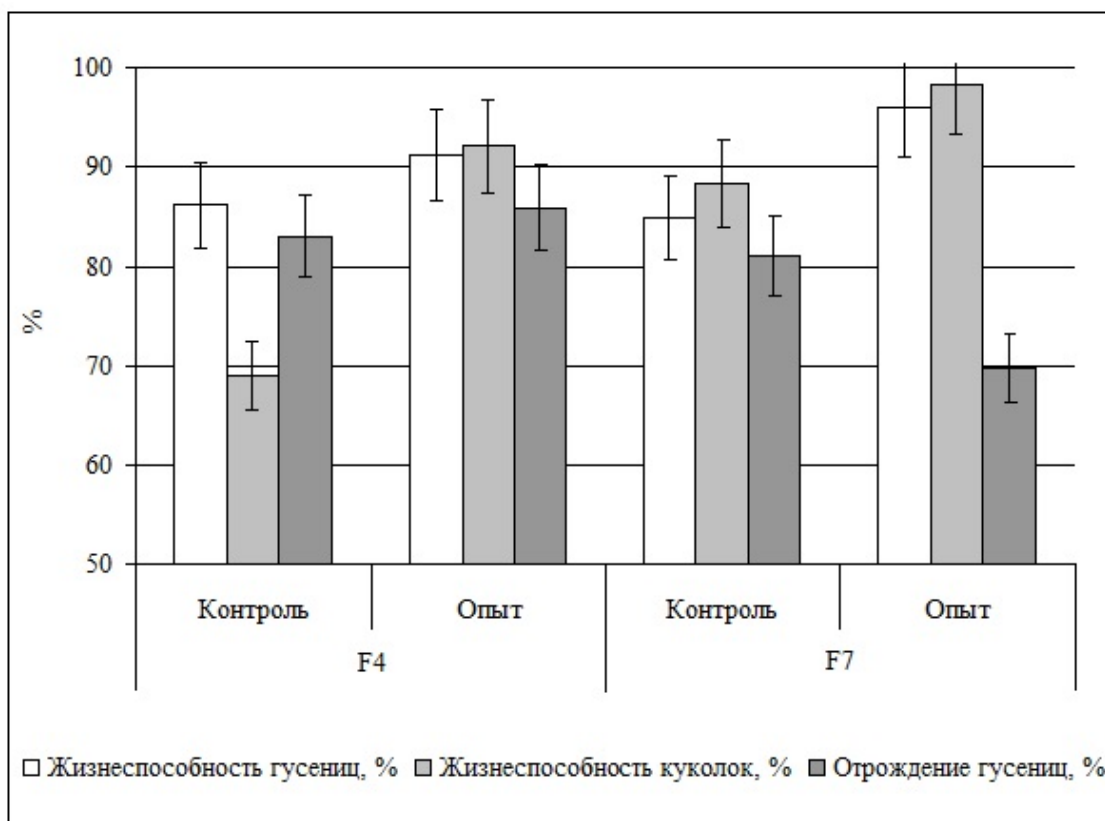


Рис. 5.8 Биологические показатели потомства культуры зерновой моли при различной плотности содержания родительской культуры (опыт – повышенная плотность содержания)

Из приведенных данных видно, что повышение плотности заселения зерна яйцами зерновой моли в родительской культуре привело к значимому

повышению жизнеспособности гусениц и куколок потомства. Жизнеспособность гусениц увеличилась на 5,4 % после 3-х поколений отбора и на 11 % после 6-ти поколений отбора. Показатели жизнеспособности куколок значимо повысились на 23,1 и 9,9 % после 3-х и 6-ти поколений отбора соответственно. В ходе эксперимента отмечалось увеличение показателя отрождения гусениц из яиц в потомстве ($p < 0,05$) как после 3-х, так и после 6-ти поколений отбора. Отмечена также тенденция к повышению массы самок, их средней плодовитости и продолжительности жизни в 7-м поколении (табл. 5.8).

Таблица 5.8

**Биологические показатели потомства зерновой моли
при различной плотности содержания родительской культуры**

Варианты		Средняя		Продолжи тельность жизни самок, дней
отношение количество яиц : масса зерна (г/кг)	поколе- ния отбора	масса самки, мг	плодовитость самки, шт.	
1:1	F4	8,3±0,2	19,2±4,2	16,2±1,5
2:1	F4	9,2±3,7 *	18,9±3,3 *	17,1±1,3 *
1:1	F7	9,1±1,9	19,1±4,3	16,8±1,4
2:1	F7	9,5±1,8 *	20,8±4,2 *	17,6±1,3 *

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,05$

Таким образом, в результате конкуренции за субстрат в течение шести поколений происходит отбор наиболее конкурентоспособного и, следовательно, более жизнеспособного генотипа зерновой моли. Предложенный прием может быть использован для повышения жизнеспособности зерновой моли при ее массовом разведении на биофабриках для получения яиц и разведения трихограммы.

Как уже было отмечено выше, при существующей технологии производства яиц зерновой моли при культивировании на ячмене

прослеживается нерациональное использование гусеницами пищевого субстрата. При этом основная часть гусениц сосредотачивается в верхних слоях зерна, а лишь незначительная часть гусениц проникает в более глубокие слои.

Перемешивание заселенного зерна в период перед выходом гусениц, приводит к более равномерному распределению поврежденных семян в общей массе зерна, но не к повышению его пораженности. Этот прием лишь при повторном заражении создает благоприятные условия для более эффективного использования субстрата. В связи с этим нам представляется возможным использовать метод оптимизации пространственной структуры популяции на основе различий в двигательной активности личинок.

Приступая к исследованиям, мы исходили из следующих предположений. Известно, что у тутового и непарного шелкопрядов отродившиеся гусеницы имеют положительный фототаксис, в то время как у зерновой моли он отрицательный. Поэтому отродившиеся гусеницы стремятся вглубь субстрата, хотя это и сопряжено с рядом трудностей.

Как было показано на примере непарного шелкопряда (см. подраздел 5.1.1), между двигательной активностью гусениц и их жизнеспособностью существует прямая зависимость. Если у гусениц зерновой моли под двигательной активностью понимать способность проникать вглубь субстрата, то такие гусеницы должны быть более жизнеспособны. На этом основании, на протяжении шести поколений для заражения зерна использовали биоматериал, взятый из двух слоев зерна – верхнего и нижнего. В четвертом и седьмом поколениях проводили контрольные выкормки и учет биологических показателей.

Результаты оценки влияния отбора зерновой моли для заражения зерна ячменя из верхних и нижних слоев субстрата на биологические показатели потомства приведены в табл. 5.9. Из приведенных данных видно, что жизнеспособность особей зерновой моли из нижних слоев субстрата после шести поколений отбора значимо на 7,6 % ($p < 0,01$) превышала

жизнеспособность в контрольном варианте и на 11,1 % – в варианте верхнего слоя субстрата ($p < 0,01$).

Таблица 5.9

**Биологические показатели потомства зерновой моли
из разных пространственных слоев субстрата**

Слой субстрата	Доля отродившихся гусениц, %	Жизнеспособность гусениц, %
Верхний (после 3-х поколений отбора) F4	80,1±4,1	83,4±1,2
Нижний (после 3-х поколений отбора) F4	85,7±3,8	88,4±1,1 *
Верхний (после 6-ти поколений отбора) F7	81,0±3,9	83,8±1,4
Нижний (после 6-ти поколений отбора) F7	89,9±2,0 *	94,9±1,6 *
Культура без отбора (контроль)	82,1±1,8	87,3±1,1

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,01$

Значимо выше был также показатель отрождения гусениц из яиц, взятых с нижнего слоя. Прослеживалась также тенденция к повышению массы самок, их средней плодовитости и продолжительности жизни (рис. 5.9).

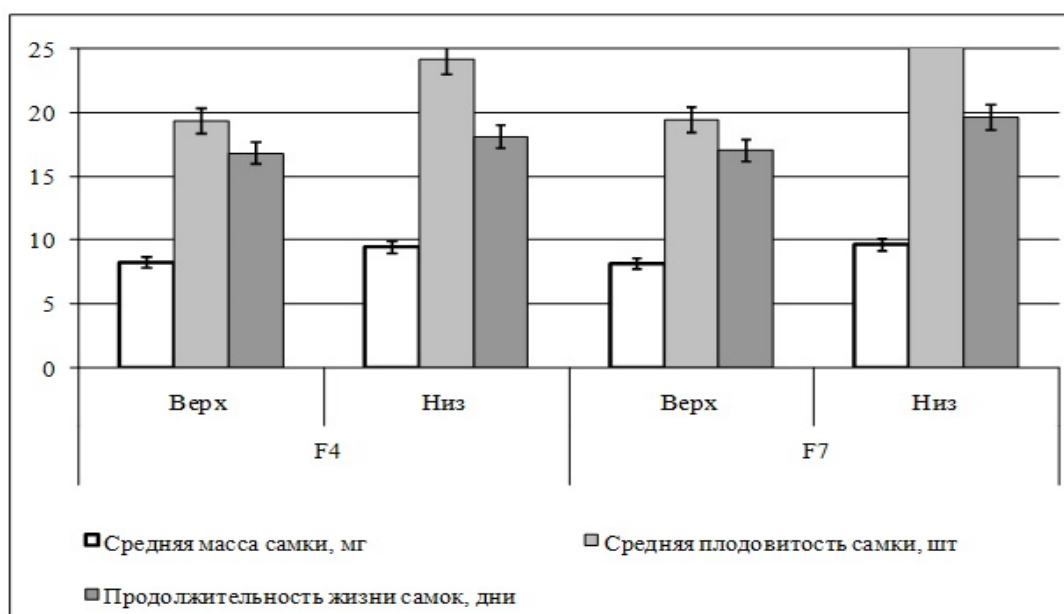


Рис. 5.9 Показатели популяции зерновой моли после отбора в ряду поколений по пространственному распределению гусениц в субстрате

Таким образом, экспериментально подтверждено существование прямой зависимости между интенсивностью двигательной активности гусениц зерновой моли и их жизнеспособностью. Это позволяет рекомендовать данный способ оптимизации пространственной структуры культуры насекомых для повышения эффективности разведения зерновой моли для производства яиц трихограммы. Отбор зараженного зерновой молью зерна из нижних слоев субстрата может быть использован для повышения жизнеспособности культуры.

5.2. Способы управления половой структурой популяций (на примере тутового шелкопряда)

Успех многих программ разведения зависит от решения вопросов регуляции соотношения полов в культурах насекомых, в том числе тутового шелкопряда. Известно, что для решения программ промышленного разведения тутового шелкопряда, выпуска в среду стерильных самцов насекомых или особей с генетическими дефектами целесообразно вести промышленную культуру насекомых мужского пола. Программы биометода, связанные с размножением яйцеедов на яйцах хозяина, а также программы племенного шелководства предусматривают разведение преимущественно особей женского пола [130]. Таким образом, разработка методов управления половой структурой искусственных популяций на основе проведенного нами изучения механизмов поддержания оптимальной половой структуры имеет большое практическое значение.

Изучение динамики параметров половой структуры искусственной популяции тутового шелкопряда под действием стресс-факторов – паров сернистого эфира и низких температур показало значимое изменение соотношения полов на разных этапах онтогенеза [306]. Данный факт, по нашему мнению, дает возможность оптимизировать параметры половой структуры популяций тутового шелкопряда при разведении.

В связи с этим, нами была экспериментально апробирована возможность оптимизации половой структуры тутового шелкопряда на основе (см. главу 2):

- обработки грены парами сернистого эфира перед выходом гусениц-мурашей;
- отбора гусениц-мурашей по интенсивности реакции хемотаксиса;
- дифференцированного отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц;
- отбора бабочек-самок по продолжительности жизни.

Каждое из этих направлений исследований детально рассмотрено ниже в отдельных подразделах.

5.2.1. Оптимизация половой структуры путем воздействия на грену паров эфира

Способ отбраковки наименее жизнеспособного биоматериала путем обработки грены парами эфира был предложен А.З. Злотиным с соавторами для повышения продуктивности шелководства. Изучение развития и внешнего дыхания зародышей тутового шелкопряда, скорости эмбрионального развития особей разного пола и токсикологической чувствительности насекомых в зависимости от пола позволило предложить проведение обработки грены парами эфира в последний период эмбрионального развития, характеризующийся увеличением интенсивности жизненных процессов. В этот период внешний газообмен грены постоянно растет и достигает наивысшей величины в момент отрождения гусениц [425]. Проведенные нами исследования на меченной по полу породе подтвердили факт изменения соотношения полов (глава 3). Высокая чувствительность самцов к химическим реагентам, их более быстрое эмбриональное развитие под действием паров эфира приводит к смещению третичного соотношения полов в сторону самок. Это может позитивно отразиться на биологических

показателях культуры. Исследования были проведены на двух породах тутового шелкопряда Б-1 ул., Б-2 ул.

Исследования показали, что изменения соотношения полов в культуре тутового шелкопряда действительно способствовало улучшению биологических показателей культуры. Из приведенных данных (табл. 5.10) видно значимое уменьшение на 3,37 (Б-1 ул.) и 6,44% (Б-2 ул) доли самцов в варианте обработки эфиром у обеих пород по сравнению с контролем.

Таблица 5.10

Влияние паров эфира на биологические показатели тутового шелкопряда (породы Б-1 ул., Б-2 ул.)

Показатели		Контроль	Эфир	Контроль	Эфир
		порода Б-1 ул.		порода Б-2 ул.	
Жизнеспособность гусениц, %		83,6 ±2,13	89,42 ±1,76***	79,30 ±3,61	86,72 ±2,16
Соотношение полов, %	♂♂	52,2 ±1,05	48,8 ±1,18*	51,7 ±1,64	45,3 ±2,28*
	♀♀	47,8 ±1,05	51,2 ±1,18*	48,3 ±1,64	54,7 ±2,28*
Средняя масса кокона, г		1,9 ±0,04	2,12 ±0,03**	2,1 ±0,06	2,1 ±0,04
Сортовой состав коконов, %		81,3 ±2,78	87,1 ±1,88*	73,1 ±7,43	84,3 ±2,45
Коконы глухари, %		7,6 ±1,73	4,3 ±1,38*	8,5 ±1,57	8,6 ±1,80
Коконы карапачах, %		7,1 ±1,48	2,8 ±0,93*	2,2 ±0,74	1,7 ±0,44
Урожай коконов из 1 г гусениц, кг		3,3 ±0,26	4,2 ±0,16*	3,4 ±0,18	4,2 ±0,16**

Примечание: *p<0,05; ** p<0,01; p<0,001

У породы Б-1 ул. отмечалось значимое повышение показателей жизнеспособности на 5,87%, средней массы кокона на 0,15%, урожая коконов на 0,85 кг и значимое снижение количества коконов–карапачах (на

4,26%). Отмечалось улучшение сортового состава коконов и уменьшение количества коконов-глухарей.

Отсутствие межпородной разницы в ответе на действие предложенного способа оптимизации свидетельствует о его эффективности. Было отмечено значимое увеличение жизнеспособности гусениц породы Б-2 ул. на 7,42 % урожая коконов из 1 г гусениц на 0,80 кг. Отмечено улучшение всех биологических показателей относительно контроля.

Проведенный нами корреляционный анализ полученных показателей свидетельствует о существовании значимой отрицательной корреляции между количеством самцов в популяции и действием предложенного способа отбора (табл. 5.11; 5.12).

Таблица 5.11

Корреляционная зависимость между основными биологическими показателями культуры тутового шелкопряда при обработке грены парами эфира (порода Б-1 ул.)

ПК	ЖГ	СМК	СК	КГ	ККП	УК	СЦ
ОР	0,47*	0,59**	0,39	-0,35	-0,52*	0,57*	-0,47*
ЖГ		-0,07	0,46	-0,72***	-0,76***	0,69**	-0,43
СМК			0,31	-0,14	-0,29	0,46	-0,20
СК				-0,77***	-0,69**	0,58*	-0,41
КГ					0,66**	-0,67**	0,37
ККП						-0,89***	0,57*
УК							-0,47

Примечание: 1. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 2. ПК – показатели; ОР – отбор гусениц-мурашей после обработки грены парами эфира; ЖГ – жизнеспособность гусениц; СМК – средняя масса кокона; СК – сортовые коконы; КГ – коконы-глухари; ККП – коконы-карапачах; УК – урожай коконов из 1 г гусениц; СЦ – самцы.

Отмечается значимая позитивная связь между количеством коконов-карапачах и количеством самцов.

Установлена значимая отрицательная корреляция между урожаем коконов из 1 г гусениц и количеством самцов в популяции породы Б-2 ул (табл.5.12).

Таблица 5.12

Корреляционная зависимость между основными биологическими показателями культуры тутового шелкопряда при обработке грены парами эфира (порода Б-2 ул.)

ПК	ЖГ	СМК	СК	КГ	ККП	УК	СЦ
ДР	0,40	0,32	0,34	0,02	-0,14	0,64**	-0,50*
ЖГ		0,17	0,50*	-0,52*	-0,44	0,53*	-0,34
СМК			0,60**	-0,19	0,00	0,21	-0,33
СК				-0,22	0,05	0,40	-0,27
КГ					0,12	0,27	-0,31
ККП						-0,28	0,13
УК							-0,53*

Примечание: 1. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; 2. ПК – показатели; ОР – отбор гусениц-мурашей после обработки грены парами эфира; ЖГ – жизнеспособность гусениц; СМК – средняя масса кокона; СК – сортовые коконы; КГ – коконы-глухари; ККП – коконы-карапачах; УК – урожай коконов из 1 г гусениц; СЦ – самцы.

Таким образом, в результате проведенных исследований показана возможность регулирования половой структуры популяций тутового шелкопряда путем воздействия на грену парами сернистого эфира. Данный способ позволяет значимо повышать жизнеспособность биоматериала и другие, хозяйственно ценные показатели культуры за счет увеличения количества более жизнеспособных самок.

5.2.2. Оптимизация половой структуры путем отбора особей по интенсивности хемотаксиса

Как показали наши исследования (см. главу 3), на стадии гусениц-мурашей самцы имеют более высокие показатели жизнеспособности, чем самки. В связи с этим, по нашему мнению, отбор наиболее жизнеспособного материала должен сопровождаться изменением соотношения полов в культуре тутового шелкопряда. Для проверки выдвинутого положения нами был использован хорошо зарекомендовавший себя в шелководстве способ повышения жизнеспособности культуры путем отбора на выкормку особей по интенсивности хемотаксиса на ослабленный сигнал – запах листьев шелковицы. Ранее было обосновано и экспериментально доказано, что гусеницы-мураши с высокой степенью чувствительности к запаху листьев шелковицы более жизнеспособны, продуктивны и имеют лучшие репродуктивные показатели по сравнению с особями, отобранными обычным способом [248].

По нашему мнению, если в популяции существует зависимость между двигательной активностью гусениц и соотношением полов, то при отборе гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса должно изменяться соотношение полов. Экспериментальная проверка выдвинутых положений была проведена на породе Б-1 ул. в течение трех лет.

Полученные данные свидетельствуют о значимом ($\chi^2 < 0,001$) изменении соотношения полов в популяции в сторону увеличения количества самцов (табл. 5.13).

В варианте отбора количество самцов превысило на 13,52% количество самок (в контрольном – лишь на 4,84 %). Это отразилось на всех исследуемых показателях. Так, значимо повысилась жизнеспособность гусениц на 6,18 %, количество сортовых коконов – на 6,02 %, а количество коконов-карапачах уменьшилось на 4,28 % по сравнению с контролем. Отмечена тенденция повышения средней массы кокона при отборе на 0,09 г,

урожай коконов из 1 г гусениц вырос на 0,35 кг относительно контроля.

Таблица 5.13

Влияние отбора гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса на биологические показатели породы Б-1 ул. (среднее за три года)

Показатели		Контроль	Хемотаксис
Жизнеспособность гусениц, %		84,2 ±1,89	90,4 ±1,40***
Соотношение полов, %	♂♂	52,4 ±0,71	56,8 ±1,10**
	♀♀	47,6 ±0,71	43,2 ±1,10**
	♂♂:♀♀	1,09:1,00	1,29:1,00***
Средняя масса кокона, г		2,00 ±0,04	2,09 ±0,04
Сортовой состав коконов, %		83,6 ±2,04	89,6 ±1,59*
Коконы глухари, %		6,8 ±1,10	4,8 ±0,91
Коконы карапачах, %		6,3 ±1,01	2,0 ±0,54***
Урожай коконов из 1г гусениц, кг		3,5 ±0,18	3,9 ±0,13

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,00$; *** $\chi^2 < 0,001$

Проведенный нами корреляционный анализ полученных данных позволил установить значимую позитивную взаимосвязь между отбором гусениц-мурашей тутового шелкопряда по интенсивности хемотаксиса и долей самцов в популяции (табл. 5.14).

Кроме того, установлена значимая позитивная корреляция между предложенным способом отбора, жизнеспособностью и количеством сортовых коконов. Между данным способом отбора и количеством коконов-карапачах установлена отрицательная взаимозависимость высокого уровня значимости.

Таблица 5.14

Корреляционная зависимость между основными биологическими показателями культуры тутового шелкопряда при отборе гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса (средние за три года)

ПК	ЖГ	СМК	СК	КГ	ККП	УК	СЦ
ДР	0,41*	0,23	0,37*	-0,24	-0,54***	0,27	0,49**
ЖГ		0,04	0,77***	-0,82***	-0,79***	0,56***	0,10
СМК			0,08	-0,06	-0,24	0,11	-0,08
СК				-0,87***	-0,82***	0,61***	0,21
КГ					0,68***	-0,63***	0,03
ККП						-0,68***	-0,14
УК							-0,15

Примечание: 1. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 2. ПК – показатели; ОР – отбор гусениц-мурашей по интенсивности реакции хемотаксиса; ЖГ – жизнеспособность гусениц; СМК – средняя масса кокона; СК – сортовые коконы; КГ – коконы-глухари; ККП – коконы-карапачах; УК – урожай коконов из 1 г гусениц; СЦ – самцы.

Таким образом, проведенные исследования показали возможность изменения соотношения полов в сторону увеличения количества самцов в культуре тутового шелкопряда путем отбора гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса. Установленная нами позитивная корреляция между жизнеспособностью гусениц и соотношением полов под действием отбора позволяет рекомендовать способ для промышленных выкормок тутового шелкопряда.

5.2.3. Оптимизация половой структуры путем дифференцированного отбора гусениц по скорости развития

Как известно возрастная и половая структуры любой популяции, в том

числе и тутового шелкопряда, являются элементами единой экологической системы, тесно взаимодействующими между собой и обеспечивающими поддержание популяционного гомеостаза. Разрабатывая методы оптимизации структурных параметров, по нашему мнению необходимо учитывать и использовать данную взаимосвязь.

Наш многолетний опыт разведения насекомых свидетельствуют о существовании различий в темпах роста самцов и самок тутового шелкопряда. Гусеницы-самцы развиваются быстрее гусениц-самок, раньше идут на завивку, а бабочки-самцы раньше выходят из коконов. В современном шелководстве широко применяется метод оптимизации биоматериала путем отбора гусениц, которые первыми перелиняли на 2 возраст. Это дает возможность избавиться от слабых, низко жизнеспособных гусениц, что в дальнейшем позитивно сказывается на биологических и технологических показателях культуры. До наших исследований данные относительно разницы темпов развития полов на ранних этапах онтогенеза, в частности гусениц 2 возраста, не были известны. Проведенные нами эксперименты показали, что данный вид отбора приводит к изменению соотношения полов и может быть рекомендован в качестве приема оптимизации половой структуры культуры тутового шелкопряда.

Результаты влияния дифференцированного отбора первоперелинявших на 2 возраст гусениц в течение пяти поколений на соотношение полов представленные на рис. 5.10, убедительно свидетельствуют об увеличении количества самцов в вариантах интенсивного (50 и 25 % особей) отбора. При отборе 75 % особей соотношение полов остается на уровне контроля.

Полученные средние значения показателя соотношения полов (при дифференцированном отборе первоперелинявших на 2 возраст гусениц) подтверждают, что доля самцов значительно увеличивается при 50 и 25 % отборе относительно контроля (табл. 5.15). Разница по соотношению полов с контролем составляет 7,06 %, при 50 % отборе – 14,28 %, а при 25 % – 17,28 %, что в 2,5 раза превышает значения контроля.

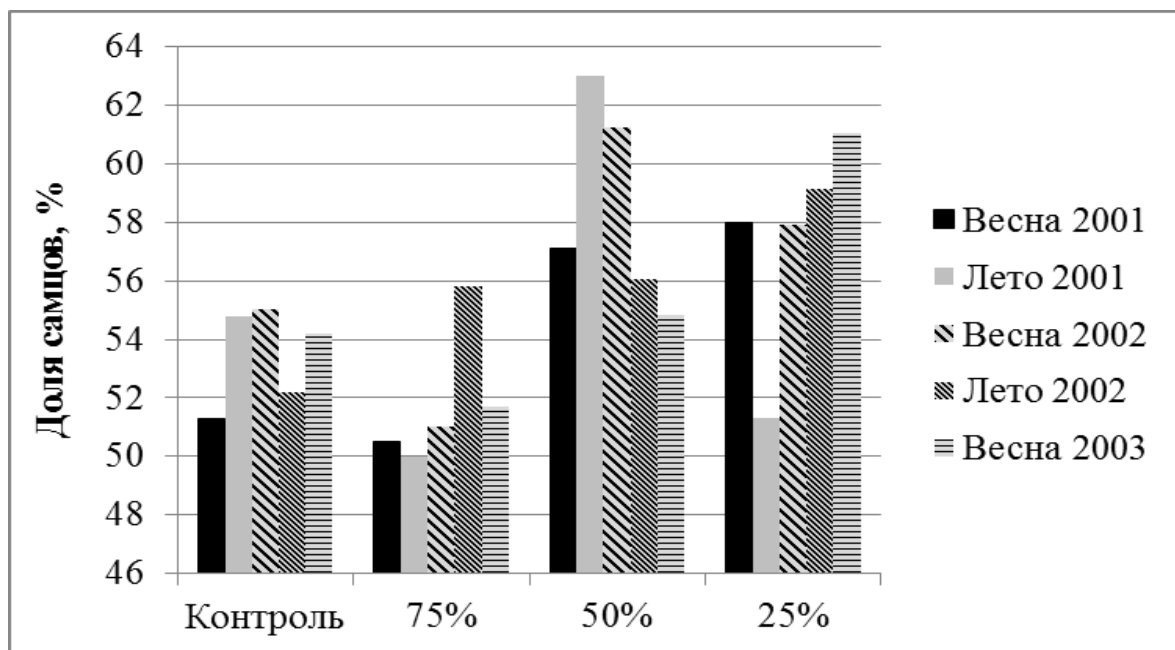


Рис. 5.10. Соотношение полов тутового шелкопряда в ходе дифференцированного отбора гусениц 2 возраста.

Существование взаимосвязи между интенсивностью отбора и количеством самцов подтверждают и значимые отрицательные коэффициенты корреляции: при 50 % отборе – -0,53, при 25 % отборе – -0,56 ($p < 0,05$). Данные корреляционного анализа свидетельствуют о том, что чем жестче отбор, тем выше доля самцов.

Таблица 5.15

**Влияние дифференцированного отбора гусениц 2 возраста на
соотношение полов тутового шелкопряда
(среднее за 5 поколений, порода Б-2 ул.)**

Пол	Соотношение полов, %			
	Контроль	75	50	25
Самцы	53,5 ±0,83	52,6 ±0,93	57,2 ±1,19*	58,6 ±1,69*
Самки	46,5 ±0,83	47,5 ±0,93	42,9 ±1,19*	41,4 ±1,69*

Примечание: * $p < 0,05$

Таким образом, для оптимизации половой структуры культуры тутового шелкопряда с целью увеличения доли самцов рекомендуется

проводить отбор 50 и 25 % первоперелинявших на 2-й возраст гусениц.

5.2.4. Оптимизация половой структуры путем отбора бабочек-самок по продолжительности жизни

Проведенное нами экспериментальное изучение влияния отбора по продолжительности жизни самок на биологические показатели потомства тутового шелкопряда показали, что такой способ отбора приводит к изменению соотношения полов. В связи с этим данный прием можно использовать для оптимизации половой структуры тутового шелкопряда.

Результаты влияния отбора бабочек-самок по продолжительности жизни в течение пяти поколений на соотношение полов представлены нами на рис. 5.11. Они свидетельствуют о четкой тенденции увеличения количества самцов при отборе бабочек-самок с максимальной продолжительностью жизни и снижения количества самцов при отборе бабочек-самок с минимальной продолжительностью жизни относительно контроля.

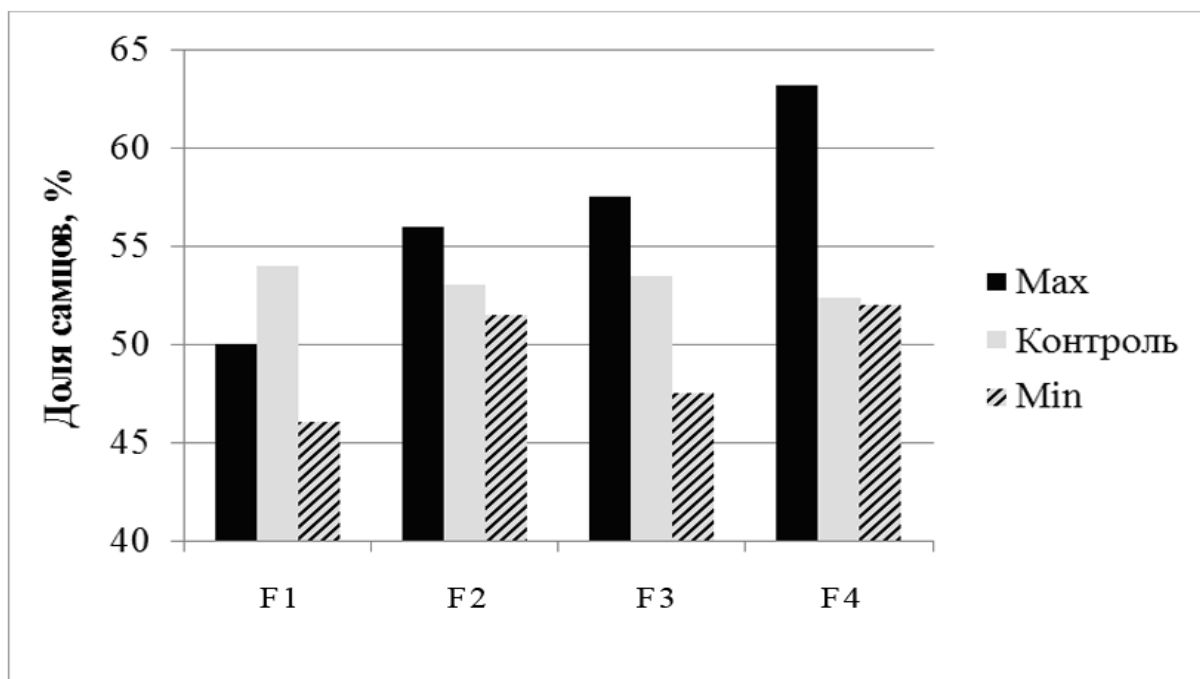


Рис. 5.11. Влияние отбора бабочек-самок по продолжительности жизни на соотношение полов (порода Б-1 ул.)

Средние значения показателей соотношения полов при отборе бабочек-самок по продолжительности жизни (табл. 5.16) подтверждают, что при отборе бабочек-самок с максимальной продолжительностью жизни количество самцов значимо увеличивается относительно контроля на 4,4 %, а при отборе бабочек-самок на минимальную продолжительность жизни уменьшается на 3,4 % сравнительно с контролем.

Таблица 5.16

Влияние отбора бабочек самок по продолжительности жизни на соотношение полов (среднее за 4 поколения, порода Б-1 ул.)

Пол	Соотношение полов, %		
	Контроль	Max	Min
Самцы	53,5 ±1,22	57,9 ±1,46*	50,1 ±1,93*
Самки	46,5 ±1,22	42,1 ±1,46*	49,9 ±1,93

Примечание. * $p < 0,05$

Разница между долей самцов и самок в контроле составляет 6,9 %, при отборе бабочек-самок на максимальную продолжительность жизни –15,8 %, а при отборе бабочек-самок на минимальную продолжительность жизни – 0,2 %.

Таким образом, проведенные исследования показали, что для увеличения доли самцов в популяции целесообразно получать потомство от самок, предварительно подвергавшихся отбору по продолжительности жизни и имеющих максимальные её показатели. Для увеличения доли самок рекомендуется получать потомство от короткоживущих самок.

5.3. Способы оптимизации возрастной структуры

Многовековая практика выращивания тутового шелкопряда способствовала выравниванию культуры по темпам развития. Отбор особей по времени выхода из яиц, отбраковка отстающих гусениц во время линьки и

стандартизированные условия содержания культуры привели к тому, что популяции тутового шелкопряда характеризуются высокой возрастной однородностью и одинаковыми реакциями на изменяющиеся условия существования. Однако, несмотря на это, в силу действия закона структурной неоднородности, лежащего в основе поддержания популяционного гомеостаза, в искусственных популяциях сохраняется определенная степень гетерогенности по данному признаку (см. главу 3).

Именно поэтому возможность регулирования возрастных параметров культуры тутового шелкопряда является, по нашему мнению, перспективным направлением её оптимизации.

5.3.1. Оптимизация возрастной структуры культуры тутового шелкопряда путем отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц

Нами было сделано предположение, что путем дифференцированного отбора в течение нескольких поколений первоперелинявших на 2-й возраст гусениц, можно изменить и стабилизировать всю длительность гусеничной стадии, то есть оптимизировать возрастную структуру культуры тутового шелкопряда.

Основываясь на практике шелководства по получению биоматериала с ускоренными темпами развития, было предложено проведение отбора различной интенсивности: 75 %, 50 %, 25 % первоперелинявших на 2-й возраст гусениц. Как было указано в главе 3, оптимизация возрастной структуры культуры тутового шелкопряда привела к изменению продолжительности гусеничной стадии развития, сокращению периода завивки коконов. В силу того, что популяция освобождается от ослабленных особей, повышается эффективность производства.

Целью наших исследований явилось изучение влияния данного способа отбора на биологические показатели культуры. В течение 5 поколений было исследовано несколько вариантов (см. главу 2):

Результаты влияния дифференцированного отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц в течение 5-ти поколений отбора на основные биологические показатели тутового шелкопряда представлены в табл. 5.17.

Таблица 5.17

Влияние 5-ти поколений отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц на биологические показатели тутового шелкопряда

Показатели	Контроль, без отбора	Интенсивность отбора, %		
		75	50	25
Жизнеспособность гусениц, %	75,9 ±2,43	90,3 ±2,51*	83,5 ±4,67	90,0 ±3,19*
Урожай коконов из 1 г гусениц, кг	3,1 ±0,13	3,9 ±0,09**	3,9 ±0,11**	3,9 ±0,11**
Средняя масса кокона, г	1,9 ±0,01	1,8 ±0,06	1,8 ±0,01	1,8 ±0,05
Сортовой состав коконов, %	74,1 ±3,02	86,3 ±1,21*	82,8 ±2,34	85,6 ±2,44*
Шелконосность, %	♂♂	22,3 ±0,20	21,7 ±0,28	22,2 ±0,18
	♀♀	18,2 ±0,29	17,7 ±0,13	18,3 ±0,16
		18,3 ±0,16	18,3 ±0,22	

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Отмечалось повышение показателя жизнеспособности гусениц: при 75% отборе на 14,43%, при 25% отборе на 14,15%. В варианте 50 % отбора отмечается тенденция к увеличению жизнеспособности гусениц. Увеличение урожая коконов отмечается во всех вариантах отбора: при 75 % – на 0,96 кг, при 50 % – на 0,93 кг, при 25 % – 0,96 кг по сравнению с контролем. По показателям средней массы кокона значимой разницы между средними значениями вариантов отбора и контролем не отмечалось, но незначительное уменьшение этого показателя между вариантами отбора. Доля сортовых коконов значимо увеличилась при 75 % отборе на 12,24 %, при 25 % отборе на 11,61 %. Шелконосность во всех вариантах не отличалась от контроля.

Изучение влияния отбора первоперелинявших гусениц на индивидуальную плодовитость самок и качество грены показало (табл. 5.18),

что общее количество яиц в кладке при 75 % и 50 % отборе остается на уровне контроля.

Таблица 5.18

**Индивидуальная плодовитость и качество яиц тутового шелкопряда
в опыте по отбору первоперелинявших на 2-й возраст гусениц
(порода Б-2 ул.)**

Показатели	Контроль без отбора	Интенсивность отбора		
		75%	50%	25%
Количество яиц в кладке, шт.	783,6±21,60	780,3±38,49	788,7±25,68	824,2±16,17
Количество нормальных яиц, шт.	682,2±24,90	711,7±39,09	734,1±23,17	773,1±20,48*
Неоплодотворенных яиц, шт.	3,7±1,25	10,2±6,53	9,1±4,87	2,3±0,76
Бракованных яиц, шт.	97,7±9,53	58,4±12,04*	45,4±12,10**	48,8±12,19**
Средняя масса яйца, мг	0,6±0,02	0,6±0,01	0,6±0,01	0,6±0,02

Примечание: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

При 25% отборе прослеживается тенденция к увеличению общего количества яиц в кладке относительно контроля. Предложенный способ отбора привел к увеличению количества нормальных яиц: при 75 % отборе на 29,5 шт., при 50 – на 51,9 шт. и при 25 % отборе значительно увеличивается на 90,9 шт. по сравнению с контролем. Количество неоплодотворенных яиц в варианте 75% отбора больше на 6,5 шт., а при 50% отборе на 5,44 шт. по сравнению с контролем. При 25% отборе количество неоплодотворенных яиц в кладке на 1,34 шт. меньше контрольного варианта. Количество бракованных яиц в кладке было значительно ниже во всех вариантах отбора по сравнению с контролем: при 75 % – на 39,23 шт., при 50 % – на 52,23 шт., при 25 % – на 48,89 шт. При 75 % отборе значимой разницы средней массы одного яйца по сравнению с контролем не отмечается, но отмечается

тенденция к снижению этого показателя на 0,03 мг. При 50 % отборе средняя масса одного яйца значительно уменьшилась на 0,05 мг, а при 25 % отборе на 0,06 мг по сравнению с контролем.

Таким образом, в результате проведенных исследований была отмечена положительная тенденция к увеличению общего количества яиц в кладке, установлено значимое уменьшение количества бракованных яиц с одновременной тенденцией к снижению средней массы одного яйца.

Проведенный нами корреляционный анализ зависимости исследуемых показателей культуры тутового шелкопряда от интенсивности отбора (табл. 5.19) показал наличие значимой отрицательной корреляции между продолжительностью гусеничной стадии развития, то есть интенсивностью отбора и такими показателями как жизнеспособность гусениц и сортовой состав коконов.

Таблица 5.19

Коэффициенты корреляции между интенсивностью отбора и биологическими показателями тутового шелкопряда

ПК	ЖГ	СМК	СК	КГ	КП	УК	ШК
ПГ	-0,39*	0,08	-0,49**	0,16	0,21	-0,32	-0,04
ЖГ		0,43**	0,77***	-0,86***	-0,63***	0,69***	0,14
СМК			0,17	-0,41*	-0,39*	0,80***	0,24
СК				-0,49**	-0,29	0,53***	-0,08
КГ					0,47**	-0,52**	-0,07
КП						-0,55***	-0,55***
УК							0,36*

Примечание: 1. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 2. ПК – показатели; ПГ – продолжительность гусеничной стадии развития; ЖГ – жизнеспособность гусениц; СМ – средняя масса кокона; СК – сортовые коконы; КГ – коконы-глухари; КП – коконы-карапачах; УК – урожайность коконов из 1г гусениц; ШК – шелконосность коконов.

Это свидетельствует о том, что при сокращении продолжительности гусеничной стадии развития повышаются показатели жизнеспособности гусениц и сортового состава коконов тутового шелкопряда.

Установлено наличие положительной значимой корреляции между жизнеспособностью и средней массой кокона, количеством сортовых коконов, урожаем и отрицательной значимой корреляции между жизнеспособностью и долей коконов-глухарей, и коконов-карапачах. Между количеством коконов-глухарей и коконов-карапачах существует значимая положительная корреляция. Также была отмечена значимая положительная корреляция между шелконосностью и урожаем коконов и значимая отрицательная корреляция шелконосности и количества коконов-карапачах.

Эффективность предлагаемых способов оптимизации считается особенно высокой в ситуациях, когда полученный эффект отмечается в течение нескольких поколений после прекращения воздействия на популяцию.

После прекращения воздействия на популяцию отбора, проходившего в течение четырех поколений, отмечается повышение жизнеспособности гусениц при 75 % отборе на 11,89 %, при 50 % – на 13,62 % (табл. 5.20). Урожай коконов значительно увеличился в варианте 75 % отбора на 0,59 кг, 50 % – на 0,52 кг. В варианте 25 % отбора значимых различий с контролем показателей жизнеспособности гусениц и урожая коконов не отмечено.

При прекращении отбора отмечается снижение средней массы кокона: при 50% отборе на 0,11 г, при 25% – на 0,15 г. Значимо увеличилась доля сортовых коконов в варианте 50% отбора. Отмечается значимое снижение шелконосности коконов самцов в вариантах 75% и 25% отбора в среднем на 0,94% по сравнению с контролем.

По нашему мнению, явление уменьшения средней массы кокона и шелконосности в вариантах воздействия является следствием отбора на сокращение продолжительности гусеничной стадии.

Таблица 5.20

Биологические показатели тутового шелкопряда после прекращения отбора в течение 4-х поколений (1-е поколение последствий) (порода Б-2 ул.)

Показатели		Контроль без отбора	Интенсивность отбора		
			75%	50%	25%
Жизнеспособность гусениц, %		75,8 ±2,43	87,7 ±2,28*	89,5 ±0,71**	77,3 ±2,38
Урожай коконов из 1 г гусениц, кг		3,1 ±0,13	3,6 ±0,13*	3,5 ±0,06*	3,3 ±0,26
Средняя масса кокона, г		1,8 ±0,02	1,7 ±0,03	1,7 ±0,01*	1,7 ±0,04*
Сортовой состав коконов, %		74,1 ±3,02	83,1 ±2,21	84,1 ±1,64*	79,5 ±2,77
Шелко-носность, %	♂♂	22,2 ±0,20	21,3 ±0,13*	21,5 ±0,25	21,4 ±0,11*
	♀♀	18,2 ±0,29	17,9 ±0,16	17,5 ±0,17	17,5 ±0,06

Примечание: *p<0,05; ** p<0,01

Чем меньше дней длится развитие, особенно в последнем гусеничном возрасте. Тем меньше масса тела. Именно в этот период гусеницы съедают примерно 73 % от общей массы корма, потребленного в течение стадии гусеницы, т.е. набирают основную массу тела. Сокращение времени развития и следовательно недоедание приводит к тому, что средний вес кокона и шелконосность могут несколько уменьшаться, но это не влияет на урожай коконов, который растет за счет роста жизнеспособности гусениц.

Оценка биологических показателей тутового шелкопряда при выкормке гусениц второго поколения без применения отбора, который проводили в течение четырех поколений, показала значимое увеличение жизнеспособности во всех вариантах по сравнению с контролем: при 75 %

отборе на 10,9 %, при 50 % – на 8,99 %, при 25 % – на 19,09 % (табл. 5.21).

Таблица 5.21

Биологические показатели тутового шелкопряда после прекращения отбора в течение 4-х поколений (2-е поколение последствий) (порода Б-2 ул.)

Показатели		Контроль без отбора	Интенсивность отбора, %		
			75	50	25
Жизнеспособность гусениц, %		69,8 ±2,43	80,7 ±3,04*	78,8 ±0,21*	88,9 ±2,32**
Урожай коконов из 1г гусениц, кг		3,1 ±0,19	3,3 ±0,50	3,2 ±0,19	3,8 ±0,11*
Средняя масса кокона, г		2,2 ±0,08	2,2 ±0,06	2,1 ±0,08	2,0 ±0,01
Сортовой состав коконов, %		82,7 ±2,27	84,6 ±3,20	80,9 ±4,96	89,1 ±2,57
Шелко-носность, %	♂♂	20,8 ±0,09	20,6 ±0,28	21,0 ±0,30	20,4 ±0,40
	♀♀	17,5 ±0,09	17,5 ±0,30	17,2 ±0,26	17,8 ±0,47

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

При 25% отборе отмечается значимое повышение урожая коконов на 0,64 кг. Средняя масса кокона, сортовой состав и шелконосность коконов значимо не превышают показателей контроля. Во втором поколении после прекращения отбора сохраняется тенденция к повышению жизнеспособности гусениц и сортового состава коконов тутового шелкопряда.

Таким образом, в результате проведенных исследований показана высокая эффективность проведения оптимизации культуры тутового шелкопряда по возрастному параметру (темпу развития). Для повышения жизнеспособности биоматериала, урожая коконов, увеличения доли сортовых коконов целесообразно проведение отбора 75 и 25 % первоперелинявших на второй возраст гусениц в течение 4-х поколений,

причем этот эффект сохраняется на протяжении 2-х поколений после прекращения воздействия отбора на культуру насекомых.

5.3.2. Оптимизация возрастной структуры культуры путем отбора бабочек-самок по продолжительности жизни

Нами было показано (глава 3), что популяция тутового шелкопряда сохраняет полиморфизм по признаку продолжительности жизни самок, положительно реагирует на отбор по данному признаку и значительно изменяется продолжительность развития потомства. Это послужило основанием для предположения о том, что отбор бабочек-самок на минимальную и максимальную продолжительность жизни может быть использован как способ оптимизации культуры тутового шелкопряда по жизнеспособности и продуктивности.

Целью нашего исследования было изучение динамики основных биологических и хозяйственных показателей тутового шелкопряда под действием отбора по продолжительности жизни имаго-самок (см. главу 2).

В результате отбора в течение пяти поколений бабочек-самок тутового шелкопряда на минимальную и максимальную продолжительность жизни отмечались изменения в дочерних поколениях (табл. 5.22).

Таблица 5.22

Влияние отбора по продолжительности жизни на среднюю продолжительность жизни имаго-самок в дочерних поколениях

Вариант отбора	F2	F3	F4	F5
	Средняя продолжительность жизни самок, дни			
Самки с максимальной ПЖ	13,4 ±0,53	13,4 ±1,32	13,6±0,66	14,6 ±0,61
Самки с минимальной ПЖ	11,9 ±0,56	8,7 ±1,19*	10,4 ±1,24*	12,2 ±0,81*

Примечание. * $p < 0,05$ (значимое различие между вариантами отбора); ПЖ – продолжительность жизни

Средняя продолжительность жизни самок второго поколения отбора при селекции на максимальную продолжительность жизни превышает этот показатель в варианте отбора на минимальную продолжительность жизни на 1,44 суток. В третьем поколении отбора отмечается значимая разница между двумя вариантами селекции на 4,71, в четвертом – на 2,71 и в пятом - на 2,39 сутки.

Для каждого варианта отбора рассчитывали центральную тенденцию, стандартное отклонение и интервалы, "максимум" и "минимум". При отборе бабочек-самок по максимальной продолжительности жизни для исследования отбирали грену тех самок, продолжительность жизни которых находилась в интервале "максимум", тогда как для отбора бабочек-самок по минимальной продолжительности жизни, напротив, отбирали грену тех самок, продолжительность жизни которых находилась в интервале "минимум".

Анализ средних значений свидетельствует о том, что размах выборки в двух вариантах отбора одинаков, но в варианте отбора бабочек-самок с максимальной продолжительностью жизни не было самок с низкой продолжительностью жизни (2–3 дня), а в варианте отбора бабочек-самок с минимальной продолжительностью жизни не было самок с наивысшей продолжительностью жизни (19–20 дней). Данные свидетельствуют, что при отборе на минимальную продолжительность жизни (7–15 дней) бабочек-самок средний диапазон данных значительно шире, чем при отборе на максимальную продолжительность жизни, что подтверждает существенную разницу продолжительности жизни бабочек-самок в двух вариантах отбора.

Изучение влияния отбора бабочек-самок по продолжительности жизни на длительность основных этапов онтогенеза тутового шелкопряда показало (табл. 5.23), что длительность эмбриональной стадии развития различается значимо на одни сутки ($p < 0,05$), стадия куколки на 0,87 суток ($p < 0,05$), а длительность стадии имаго на 2,56 суток ($p < 0,001$). Отбор бабочек-самок по продолжительности жизни значимо не влияет на длительность гусеничной

стадии развития и длительность завивки коконов.

Таблица 5.23

**Влияние отбора бабочек-самок по продолжительности жизни
на длительность основных стадий развития тутового шелкопряда**

Стадия развития	Продолжительность стадии развития по вариантам отбора, дни	
	максимальная ПЖ	минимальная ПЖ
Яйцо	12,8 ±0,25	11,8 ±0,25*
Куколка	17,8 ±0,25	16,8 ±0,22*
Имаго (самки)	13,8 ±0,40	11,2 ±0,49***

Примечание. *P<0,05; *** P<0,001, ПЖ – продолжительность жизни.

Проведенные нами исследования показали, что отбор бабочек-самок тутового шелкопряда на максимальную продолжительность жизни приводит к значимому повышению жизнеспособности гусениц на 10,63 % (p<0,001) (табл. 5.24).

Таблица 5.24

**Влияние отбора бабочек-самок по продолжительности жизни на
хозяйственные ценные показатели потомства**

Показатель	Продолжительность жизни самок:			Значимость различий, p	
	средняя (1)	максимальная (2)	минимальная (3)	(1)×(2)	(2)×(3)
Жизнеспособность гусениц, %	83,6 ±2,11	91,2±1,79	80,4 ±2,72	<0,001	<0,001
Сортовой состав коконов, %	82,1 ±2,22	85,9 ±2,39	77,1 ±3,33	<0,01	<0,001
Коконы-глухари, %	7,1 ±1,35	3,4 ±0,97	12,0 ±1,52	<0,001	<0,001
Коконы-карапачах, %	6,3 ±1,55	2,1 ±0,72	3,2 ±0,74	<0,001	–
Урожай коконов из 1 г гусениц, кг	3,5 ±0,23	3,8 ±0,18	3,5±0,19	–	<0,05

Возрастают доля сортовых коконов на 8,92 % ($p < 0,001$), урожай коконов на 0,55 кг ($p < 0,05$). Отмечается также значимое уменьшение количества коконов-глухарей на 8,64 % ($p < 0,001$) в сравнении с вариантом отбора бабочек-самок на минимальную продолжительность жизни и контролем.

Результаты корреляционного анализа, приведенные в табл. 5.25, свидетельствуют о значимой положительной взаимосвязи между отбором по продолжительности жизни бабочек-самок и жизнеспособностью ($r = 0,61$, $p < 0,01$), сортовым составом коконов ($r = 0,46$, $p < 0,05$), урожаем коконов ($r = 0,46$, $p < 0,05$) и шелконосностью самцов ($r = 0,65$, $p < 0,01$).

Высокая отрицательная корреляция отмечена между отбором по продолжительности жизни и количеством коконов-глухарей ($r = -0,75$, $p < 0,001$).

Таблица 5.25

Коэффициенты корреляции между отбором по продолжительности жизни и хозяйственно ценными показателями тутового шелкопряда

ПК	ЖГ	СМК	СК	КГ	КП	УК	ШСЦ	ШСК
ОР	0,61**	-0,09	0,46*	-0,75***	-0,23	0,46*	0,65**	-0,19
ЖГ		-0,23	0,63**	-0,72***	-0,71***	0,43	0,30	0,27
СМК			0,14	-0,22	0,29	0,33	-0,09	-0,39
СК				-0,61**	-0,22	0,44	0,50*	0,39
КГ					0,33	-0,38	-0,43	0,04
КП						-0,27	0,04	-0,13
УК							0,19	-0,01
ШСЦ								0,34

Примечания: 1. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 2. ПК – показатели: ОР – отбор бабочек-самок по продолжительности жизни; ЖГ – жизнеспособность гусениц; СМ – средняя масса кокона; СК – сортовые коконы; КГ – коконы-глухари; КП – коконы-карапачах; УК – урожайность коконов из 1 г гусениц; ШСЦ – шелконосность самцов; ШСК – шелконосность самок.

Нами было изучено влияние отбора бабочек-самок по продолжительности жизни в течение четырех поколений на репродуктивную способность самок дочерних поколений. Результаты исследований показали, что индивидуальная плодовитость самок не отличалась в вариантах отбора. Однако значимо уменьшилось количество бракованных яиц и средняя масса одного яйца в варианте, где бабочки жили меньше (табл. 5.26).

Таблица 5.26

**Влияние отбора бабочек-самок по продолжительности жизни
на репродуктивную способность самок шелковичного шелкопряда**

Показатель		Самки с максимальной ПЖ	Самки с минимальной ПЖ
Количество яиц, шт.	общее в кладке	698,9 ±18,78	659,5 ±17,72
	нормальных	652,4 ±19,08	614,7 ±18,92
	неоплодотворенных	26,4 ±4,84	39,2 ±7,56
	бракованных	20,2 ±3,36	5,7 ±2,06**
Средняя масса 1 яйца, мг		0,52 ±0,01	0,57 ±0,01***

Примечание. ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Репродуктивное поведение самок тутового шелкопряда имеет ряд особенностей. Нами доказано, что отбор по признаку продолжительности жизни влияет на репродуктивное поведение самок тутового шелкопряда.

Самки с минимальной продолжительностью жизни позже приступают к откладке яиц. После прекращения спаривания всего 15,04 % из них откладывают яйца, в то время как доля самок с максимальной продолжительностью жизни, приступающих к откладке яиц, составляет 60,83 % (табл. 5.27). Разница между показателями высоко значима ($p < 0,001$).

Предложенный способ оптимизации возрастной структуры популяции тутового шелкопряда приводит к значимому отклонению от нормального распределения полов 1 : 1. Отмечено значимое ($p < 0,05$) количественное преобладание самцов в вариантах отбора бабочек-самок на максимальную продолжительность жизни.

Таблица 5.27

Влияние отбора по продолжительности жизни на репродуктивное поведение имаго-самок тутового шелкопряда

Репродуктивное поведение самок	Продолжительность жизни самок	
	максимальная	минимальная
Количество самок, откладывающих яйца сразу после прекращения спаривания, %	60,8 ±0,83	15,0 ±6,52***

Примечание. *** $p < 0,001$; ПЖ – продолжительность жизни.

Это необходимо учитывать при оптимизации культур насекомых в соответствии с целями программ разведения (глава 3).

Таким образом, в результате проведенных исследований показана эффективность нового приёма оптимизации параметров возрастной структуры культуры тутового шелкопряда, путем отбора бабочек-самок по продолжительности жизни. В результате отбора самок с продолжительностью жизни свыше 10 дней в течение трех поколений можно добиться повышения показателей жизнеспособности, урожая коконов, сортового состава коконов и шелконосности у полученного потомства. Предложенный способ отбора по продолжительности жизни влияет на репродуктивное поведение тутового шелкопряда и позволяет значительно увеличить долю самок, приступающих к откладке высокожизнеспособных яиц.

5.4. Способы управления экологической структурой популяции тутового шелкопряда

В настоящее время не вызывает сомнения факт существования у искусственно созданных человеком популяций определенного экологического пространства, обусловленного рамками техноценоза. Именно здесь насекомые находятся в специфических отношениях с биотическим и

абиотическим окружением. Экологическая структура популяции предполагает наличие группировок, по-разному реагирующих на действие факторов среды.

К механизмам, обеспечивающим стабильную экологическую гетерогенность популяции, относятся:

- пищевая специализация;
- приспособление особей к воздействию абиотических факторов среды (температура, свет и другие);
- половые и возрастные группировки;
- наличия сезонного цикла.

В связи с этим, по нашему мнению, перспективной является разработка приёмов оптимизации культур насекомых по пищевому предпочтению и оптимизация группировок особей по различиям в реакциях на действие абиотических факторов.

Несмотря на существование ряда способов повышения жизнеспособности и продуктивности культур насекомых [131; 132; 155; 156; 260], почти не разработаны приемы отбора биоматериала, основанные на изучении механизмов поддержания параметров экологической структуры культур в процессе разведения. Такие приемы позволят повысить адаптивные возможности искусственных популяций к условиям техноценоза.

5.4.1. Оптимизация путем отбраковки гусениц первого возраста по реакции на нетипичный кормовой раздражитель

Отбор более качественного биоматериала для дальнейшего культивирования, во многом зависит от уровня знаний экологической (в широком смысле) структуры популяции насекомого. Как показано в главе 3, в популяциях тутового шелкопряда, несмотря на монофагию вида, всегда присутствуют особи, реагирующие на нетипичный кормовой раздражитель. Известны опыты по разведению тутового шелкопряда на скорцонере, и

одуванчике. Именно на этой экологической особенности культуры тутового шелкопряда основаны предложенные нами способы оптимизации процесса культивирования этого вида.

Нами показано, что гусеницы, реагирующие на нетипичные кормовые раздражители, менее жизнеспособны (глава 3). Следовательно, изъятие их из популяции должно повысить эффективность производства культуры. На основании этого нами впервые разработаны и апробированы способы отбора высокожизнеспособного биоматериала на ранней стадии развития путем отбраковки гусениц-мурашей на нетипичный кормовой раздражитель.

Экспериментальное подтверждение выдвинутых положений было проведено на породах тутового шелкопряда Б-2 ул. и Мерефа 6 в период весенней и летней выкормок 2001-2004 годов. В экспериментах мы использовали кормовые растения, которые, по литературным данным [113; 280; 354; 355], были наиболее сходны по химическому составу с листьями шелковицы, привлекали гусениц, но не являлись полноценными заменителями шелковицы.

Как свидетельствуют полученные результаты (табл. 5.28), в весеннюю выкормку (порода Б-2 ул.) в варианте с отбраковкой гусениц-мурашей на запах одуванчика отмечено незначительное повышение биологических и хозяйственно-ценных показателей тутового шелкопряда по сравнению с контролем.

В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей по реакции на запах скорцонеры отмечено повышение жизнеспособности гусениц на 4,24% по сравнению с контролем, увеличение показателей продуктивности: урожая коконов на 0,70 кг ($p < 0,001$), количества сортовых коконов на 6,10% ($p < 0,01$). Отмечено снижение количества коконов-глухарей на 2,7% ($p < 0,05$) по сравнению с контролем.

В варианте с отбраковкой по реакции на запах маклюры жизнеспособность гусениц повысилась на 4,88% ($p < 0,01$) по сравнению с показателем контроля.

Таблица 5.28

**Влияние отбраковки гусениц-мурашей по интенсивности трофотаксиса
на их жизнеспособность и продуктивность**

Вариант отбора	ЖГ, %	УК, кг	КСК, %	ККГ, %
Весенняя выкормка. Порода Б-2 ул.				
Контроль – отбор на запах листа шелковицы	89,7±0,34	3,7±0,06	83,9±0,79	7,1±0,62
Выкормка остатка гусениц после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	90,9±0,25	3,9±0,18	84,3±0,77	5,3±0,15
– скорцонеры	93,9±0,84**	4,4±0,03***	89,9±0,69**	4,4±0,28*
– маклюры	94,6±0,68**	4,4±0,08**	86,6±1,01*	2,9±0,73*
Порода Мерефа 6				
Контроль – отбор на запах листа шелковицы	72,8±1,27	2,9±0,06	81,3±0,49	12,2±1,49
Выкормка остатка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	80,6±0,34**	3,8±0,17**	82,2±0,46	9,2±1,55
– скорцонеры	73,9±0,85	4,1±0,14**	79,3±0,20	7,8±0,49*
– маклюры	78,8±0,60*	4,1±0,06***	85,2±0,41**	6,3±1,33*
Летняя выкормка Порода Б-2 ул.				
Контроль – отбор на запах листа шелковицы	78,0±0,95	3,5±0,03	82,9±1,24	6,5±0,48
Выкормка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	76,2±0,88	2,8±0,03	82,6±1,00	9,8±1,59
– скорцонеры	85,9±1,15**	3,6±0,03	87,6±0,21*	6,1±1,48
– маклюры	77,5±0,56	3,2±0,08	77,2±1,41	11,9±1,61
Порода Мерефа 6				
Контроль – отбор на запах листа шелковицы	53,9±1,50	2,7±0,31	80,9±1,83	15,1±1,02
Выкормка остатка после отбраковки особей на запах:				
– одуванчика	76,9±0,41***	3,9±0,02*	86,6±1,64	12,2±1,91
– скорцонеры	68,3±1,38**	2,7±0,01	77,5±1,74	22,4±1,23
– маклюры	66,5±0,53**	3,4±0,03	74,6±1,58	21,4±1,36

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Заметно выросли показатели урожая коконов – на 0,70 кг ($p < 0,01$) и количества сортовых коконов – на 2,77% ($p < 0,05$). Отмечалось снижение количества коконов-глухарей на 4,12 ($p < 0,05$) по сравнению с контролем.

Параллельно предложенный способ оптимизации был апробирован на менее жизнеспособной породе – Мерефа 6. Результаты экспериментов показали значительное увеличение жизнеспособности особей (на 7,79%; $p < 0,01$) при отбраковке на запах одуванчика лекарственного. Показатель урожая коконов вырос по сравнению с контрольным вариантом на 0,84 кг ($p < 0,01$) (табл. 5.28).

В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей на запах скорцонеры отмечено увеличение урожая коконов на 1,14 кг ($p < 0,01$) и количества коконов-глухарей (на 4,44 %, $p < 0,05$) по сравнению с контрольным вариантом. Отбор на запах маклюры привел к повышению жизнеспособности гусениц на 6,02% ($p < 0,05$), урожая коконов на 1,16 кг ($p < 0,001$), количества сортовых коконов на 3,94 % ($p < 0,01$). Отмечалось снижение количества коконов-глухарей на 5,9 % ($p < 0,05$) по сравнению с показателем контроля.

Характерной чертой летних выкормок тутового шелкопряда является значительное снижение качества листа по сравнению с весенним и, как следствие, снижение показателей жизнеспособности и продуктивности биоматериала. Предложенный нами метод оптимизации показал хорошие результаты в период летней выкормки на обеих породах. Однако отмечены некоторые различия в чувствительности к предложенным пищевым раздражителям. Так в летний период выкормки не было повышения показателей в варианте с маклюрой у породы Б-2 ул. И напротив предложенный способ оказался очень эффективным во всех вариантах для породы Мерефа 6.

В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей породы Б-2 ул. на запах скорцонеры жизнеспособность гусениц повысилась на 7,84% ($p < 0,01$), количество сортовых коконов увеличилось на 4,67% ($p < 0,05$) по сравнению с показателями контрольного варианта.

По породе Мерефа 6 отмечено повышение жизнеспособности в варианте отбраковки гусениц-мурашей на запах одуванчика на 22,91 % ($p < 0,001$), урожай коконов вырос на 1,18 кг ($p < 0,05$), кроме того, отмечалось снижение доли коконов-глухарей по сравнению с аналогичными показателями контрольного варианта. В варианте со скорцонерой отмечено повышение показателя жизнеспособности гусениц на 14,31 % ($p < 0,01$), в то время как показатели продуктивности тутового шелкопряда остались на уровне контроля. В варианте с отбраковкой гусениц-мурашей на запах маклюры показатель жизнеспособности гусениц повысился на 12,51 % ($p < 0,01$), хозяйственно ценные показатели остались на уровне контроля.

Проведенный нами дисперсионный анализ полученных данных (табл. 5.29, 5.30) подтвердил значимое эффективное повышение показателей жизнеспособности и продуктивности (урожай коконов) пород тутового шелкопряда Б-2 ул. и Мерефа 6, подвергавшихся оптимизации предложенным нами способом.

Таблица 5.29

**Влияние отбраковки гусениц-мурашей по хемотаксису на
жизнеспособность тутового шелкопряда**

Источник варьирования	SS	f	MS	F	P- значение	F табл.. (05)
Фактор А (породы)	4164,69		1388,23	58,7992	4,1E-13	2,90112
Фактор Б (кормовые растения)	507,07		169,02	7,15908	0,00082	2,90112
Взаимодействие факторов АБ	619,592		68,844	2,9159	0,012204	2,1887
Вариативный остаток	755,509	2	23,6090			
Всего	6046,87	7				

Таблица 5.30

**Влияние отбраковки гусениц-мурашей по хемотаксису
на урожай коконов тутового шелкопряда**

Источник варьирования	SS	df	MS	F	P	F табл.. (05)
Фактор А (породы)	7,8194	3	2,6064	91,5630	8,7E ⁻¹⁶	2,90112
Фактор Б (кормовые растения)	3,729		1,243	43,6651	2E ⁻¹¹	2,90112
Взаимодействие А Б	4,0732		0,4526	15,8984	1,8E ⁻⁰⁹	2,18876
Вариативный остаток	0,91093	2	0,0285			
Всего	16,5326	7				

Таким образом, в результате проведенных исследований значимо доказана возможность повышения показателей жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда путем однократной отбраковки слабых особей, реагирующих на запах нетрадиционных кормовых растений. Эффект оптимизации достигается благодаря освобождению популяции от ослабленных особей с меньшей жизнеспособностью.

5.4.2. Оптимизация путем воздействия низких температур

Изучение влияния абиотических факторов на жизнеспособность насекомых, в связи с возможностями их использования при оптимизации процесса культивирования, не теряет актуальности. С учетом пойкилотермии тутового шелкопряда, температура является одним из важнейших факторов в жизни вида. Отмечено, что временное охлаждение положительно действует на резистентность к вирусу ядерного полиэдроза тутового шелкопряда, причем наибольший эффект отмечен во втором и третьем поколениях отбора [164; 369]. Устойчивость к воздействию высоких и низких температур в ряде случаев непосредственно влияет на общую жизнеспособность насекомых, в том числе тутового шелкопряда [161; 385; 48], с помощью охлаждения возможна регулировка вольтичности этого вида [397; 388; 398; 478]. Это привело нас к мысли о том, что внутри популяции тутового шелкопряда

существуют группировки особей, по-разному реагирующие на температурный фактор.

Вышесказанное позволило нам предложить способ оптимизации экологической структуры популяции тутового шелкопряда, основанный на различной реакции особей на действие температур. Учитывая, что между жизнеспособностью по отцовской линии и биологическими показателями потомства тутового шелкопряда существует прямая зависимость, мы предложили отбирать имаго-самцов по проявлению двигательной активности после предварительного охлаждения как более жизнеспособных. Это должно было привести к повышению биологических показателей потомства. Для стимуляции двигательной активности использовали самок тутового шелкопряда. Их присутствие инициировало проявление реакции "ухаживания" у высокожизнеспособных самцов раньше, чем у низкожизнеспособных.

При исследованиях в течение трех поколений проводили отбор имаго самцов тутового шелкопряда, которые первыми восстанавливали двигательную активность после предварительного охлаждения (см. Методику).

Отбор имаго-самцов, первыми проявивших двигательную активность после охлаждения, привел к повышению биологических показателей уже в первом поколении (табл. 5.31).

Жизнеспособность особей возросла на 16,78 % ($p < 0,001$), а доля коконов-глухарей значимо снизилась на 4,65 % ($p < 0,05$) по сравнению с контролем. Во втором поколении отмечено незначительное повышение биологических и хозяйственно ценных признаков по сравнению с контролем, однако показатель жизнеспособности в варианте отбора был очень высок. Высокие показатели в контрольном варианте, по нашему мнению, связаны с хорошим качеством листа в весеннее время выкармли, что в последние десятилетия случается крайне редко.

Таблица 5.31

**Влияние предварительного охлаждения имаго-самцов тутового
шелкопряда на биологические и хозяйственно ценные
показатели потомства**

Вариант отбора	ЖГ, %	УК, кг	СМК, г	КСК, %	ККГ, %
Первое поколение					
Контроль	71,9±0,31	2,2±0,09	1,6±0,03	83,2±0,97	10,2±0,82
Отбор	88,7±0,90***	2,1±0,12	1,6±0,02	81,7±0,38	5,5±0,71*
Второе поколение					
Контроль	94,5±0,92	4,1±0,17	1,9±0,37	91,9±1,15	2,8±0,25
Отбор	95,8±0,74	4,5±0,01	2,1±0,01	91,6±1,20	3,9±0,92
Третье поколение					
Контроль	86,1±0,20	3,7±0,03	1,8±0,01	85,8±0,65	4,3±1,75
Отбор	95,9±0,98***	4,0±0,08*	1,9±0,10	90,5±0,65**	4,0±1,35

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$

В третьем поколении отмечено повышение биологических и хозяйственно-ценных показателей по сравнению с контролем. Так жизнеспособность повысилась на 9,23 % ($p < 0,001$), урожай коконов на 0,30 кг ($p < 0,05$), количество сортовых коконов – на 4,77% ($p < 0,01$).

В течение трехлетних исследований мы фиксировали в каждом поколении количество самцов, которые первыми восстанавливали двигательную активность в присутствии самок после воздействия холодом. Для удобства каждый раз отбирали для охлаждения одинаковое количество имаго-самцов – по 50 штук. Полученные данные свидетельствуют о постепенном формировании у самцов устойчивости к холоду (рис. 5.12).

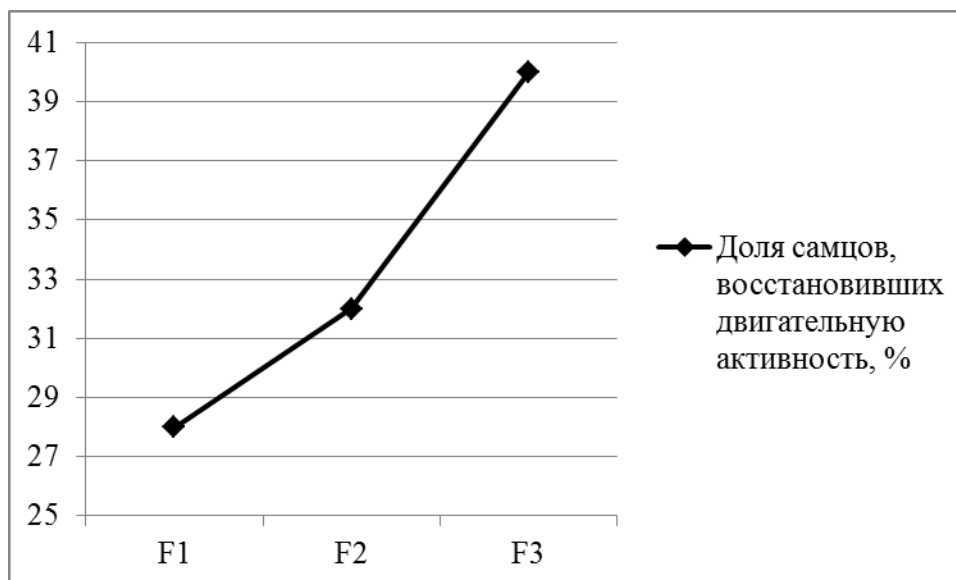


Рис. 5.12. Динамика численности самцов восстанавливающих двигательную активность после охлаждения в течение 3-х поколений.

В дальнейшем нами проведена выкормка потомства (F_4) для проверки последствий предложенного способа оптимизации. Биологические и хозяйственно ценные показатели потомства представлены в табл. 5.32.

Таблица 5.32

**Биологические показатели тутового шелкопряда
после прекращения отбора**

Вариант	ЖГ, %	УК, кг	СМК, г	КСК, %	ККГ, %
Контроль	$89,7 \pm 0,34$	$3,7 \pm 0,06$	$1,8 \pm 0,03$	$83,9 \pm 0,79$	$7,1 \pm 0,62$
Отбор	$97,3 \pm 0,76^{***}$	$4,2 \pm 0,14^*$	$2,1 \pm 0,01$	$88,9 \pm 0,16^*$	$2,6 \pm 0,85^*$

Примечание: * – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$.

Основные биологические показатели в варианте отбора значительно превышали показатели контроля даже после прекращения воздействия низких температур на имаго-самцов тутового шелкопряда. Это свидетельствует о высокой эффективности предложенного способа оптимизации.

Таким образом, нами показано, что популяция тутового шелкопряда структурирована по показателю устойчивости к низким температурам. Имаго-самцы имеют разную двигательную активность после охлаждения. Оптимизация культуры предложенным нами способом высоко эффективна и может быть использована в шелководство с целью улучшения основных биологических и хозяйственно ценных показателей потомства.

5.4.3. Оптимизация экологической структуры путем отбора гусениц по интенсивности фототаксиса

Свет является одним из важнейших факторов, регулирующих жизнь насекомых. Фотопреферендум, являясь видовым признаком, тем не менее, зависит от возраста, физиологического состояния насекомого, условий среды, сезона и других факторов. Известно, что особи одной популяции по-разному реагируют на свет.

Тутовый шелкопряд, несмотря на одомашнивание, не утратил способности к восприятию экзогенных ритмов, связанных со светом. Влияние света на эмбриональное развитие шелкопряда проявляется, главным образом, в изменении ритма суточной активности гусениц [276]. Гусеницы тутового шелкопряда первых трех возрастов проявляют положительный фототаксис, четвертого и пятого – отрицательный.

Установлено, что время потенциальной готовности (ВПГ) гусениц-мурашей тутового шелкопряда, выходящих из яиц только при освещении, составляет 40 минут. В этот период свет может быть тем сигнальным фактором, который способен вызвать переход из состояния покоя (яйцо) в состояние активности (выход гусениц из яиц).

Принимая во внимание установленную нами зависимость жизнеспособности насекомых от интенсивности проявления таксисов, мы предположили, что гусеницы, наиболее интенсивно проявившие фототаксис, имеют более высокие показатели жизнеспособности и продуктивности.

Целью наших исследований была апробация способа оптимизации культуры тутового шелкопряда путем отбора особей по интенсивности проявления фототаксиса (см. главу 2).

Полученные в результате трех лет исследований данные (табл. 5.33) показали, что гусеницы, наиболее интенсивно реагирующие на свет (вышедшие из яиц в первые 40 минут освещения), имеют более высокие показатели жизнеспособности. В среднем за три года показатель жизнеспособности превышал на 4,42% ($p < 0,01$) контрольный вариант.

Таблица 5.33

**Влияние отбора по интенсивности фототаксиса на показатели
жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда
(среднее за три года, весенние сезоны выкармоек, порода Б-2 ул.)**

Вариант	ЖГ, %	УК, кг	КСК, %	ККГ, %
Контроль	90,8±0,13	3,9±0,02	87,4±0,15	6,3±0,13
Фототаксис	95,2±0,40**	4,3±0,01**	90,3±0,11**	1,9±0,10***

Примечание: ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

На 2,94% ($p < 0,01$) увеличилась доля сортовых коконов, урожай коконов на 0,36 кг ($p < 0,01$) превысил контроль. Кроме того, в варианте отбора по интенсивности фототаксиса отмечено существенное снижение количества коконов-глухарей на 4,38% ($p < 0,001$), что привело к улучшению качества биоматериала по хозяйственно ценным показателям.

Таким образом, нами показана возможность повышения биологических и хозяйственно ценных показателей тутового шелкопряда путем оптимизации экологической структуры его культуры. Наличие в популяции гетерогенности по признаку интенсивности фототаксиса дает возможность отбирать наиболее чувствительный и соответственно наиболее жизнеспособный биоматериал уже на ранних стадиях развития. Это значительно снизит трудозатраты и повысит эффективность производства. На основании проведенных исследований мы рекомендуем использовать данный способ

оптимизации биоматериала в племенной и селекционной работе с тутовым шелкопрядом.

5.5. Обоснование использования приемов оптимизации генетической структуры популяций (на примере чешуекрылых насекомых)

Как известно, сложная внутривидовая структура является фактором стабилизации генетического состава популяций [415]. Однако, в условиях техноценоза генетическая структура популяций насекомых существенно изменяется [136]. Коренные изменения экологической структуры культур насекомых при разведении приводят к изменению характера и направленности действия факторов отбора, что существенно влияет на генетическую структуру искусственных популяций насекомых.

Культуры насекомых характеризуются невысокой гетерогенностью вследствие ограниченности генофонда особей-основателей и максимальной адаптированности к условиям техноценоза. С другой стороны, как было нами показано [219; 220; 222; 223; 232; 233; 246] искусственные популяции сохраняют определенную степень гетерогенности по таким признакам как плодовитость, скорость роста и созревания, использование питательных веществ пищевого субстрата. Значение этих показателей зависит от сезона, в связи с изменением направления отбора, проводимого в соответствии с целями программы разведения. Отбор неизбежно вызывает изменения генетической структуры популяции, так как условия, благоприятные для одного генотипа, в то же время способствуют элиминации других генотипов. Таким образом, каждая генерация насекомых становится специфической не только физиологически, но и генетически.

Возможность влияния на генетическую структуру популяций насекомых обусловлена неразрывной связью всех популяционных параметров. По мнению С.С. Шварца [415], все факторы, изменяющие

экологическую структуру популяций, автоматически приводят к изменению ее генетической структуры. Этот вывод открывает принципиальные возможности управления генетической структурой популяций насекомых. В свою очередь, генетическая структура популяции может влиять на ее экологическую пластичность. Анализируя возможности генетических преобразований экспериментальных популяций при разведении, необходимо учитывать два решающих фактора:

- зависимость генетического состава культуры от объема биоматериала, взятого для разведения, и гетерогенности родительской популяции;

- изменение характера отбора в условиях разведения [136].

Чем меньше начальное количество особей, взятых для разведения, и выше гетерогенность родительской популяции, тем больше шансов получить экотип, генетически отличный от исходной популяции [279]. Анализ многочисленных данных показал крайне высокую чувствительность генотипа к условиям среды как фактору отбора.

Таким образом, генетические изменения в культурах насекомых при разведении носят сложный характер, при этом возникают тенденции к изменению экотипа насекомых и к общему снижению жизнеспособности популяции. В связи с этим необходима разработка эффективных методов оптимизации культивирования. По нашему мнению, оптимизация генетической структуры популяций насекомых должна быть связана с повышением гетерогенности биоматериала. Эффективность данного подхода обусловлена рядом биологических особенностей, характерных для насекомых как объектов селекционной работы: короткий цикл развития и воспроизводство нескольких поколений в течение года, высокая плодовитость, гетерогенность и др. Все это дает возможность достаточно быстро получить гетерогенный материал и высокую наследственную изменчивость в процессе селекции.

Для разработки приёмов оптимизации генетической структуры

популяций мы использовали культуры тутового шелкопряда и зерновой моли.

5.5.1. Оптимизация генетической структуры культуры тутового шелкопряда путем межпородных и разносезонных скрещиваний

Необходимость повышения гетерогенности искусственных популяций тутового шелкопряда обусловлена ухудшением биологических показателей биоматериала, связанным с его однородностью, полученной в результате направленной селекции.

Длительное разведение биоматериала в одних и тех же климатических условиях при скрещиваниях внутри популяции приводит к снижению жизнеспособности потомства. Для предотвращения этого явления рекомендуется отбирать особей из разных регионов с учетом экологических условий и количества поколений в той или иной зоне, что повышает гетерогенность биоматериала [131; 427]. Для этого скрещивают самок из одной популяции с самцами из другой популяции. В шелководстве широкое применение нашел прием обогащения наследственности племенного материала и повышении его жизнеспособности, за счет скрещивания пар, взятых из популяций, выкормленных в разных климатических условиях или в разные сезоны [131].

Нами предложен и экспериментально апробирован способ повышения гетерогенности культуры тутового шелкопряда путем скрещивания биоматериала (рис. 5.13), полученного в разные сезоны и имеющего различную наследственность.

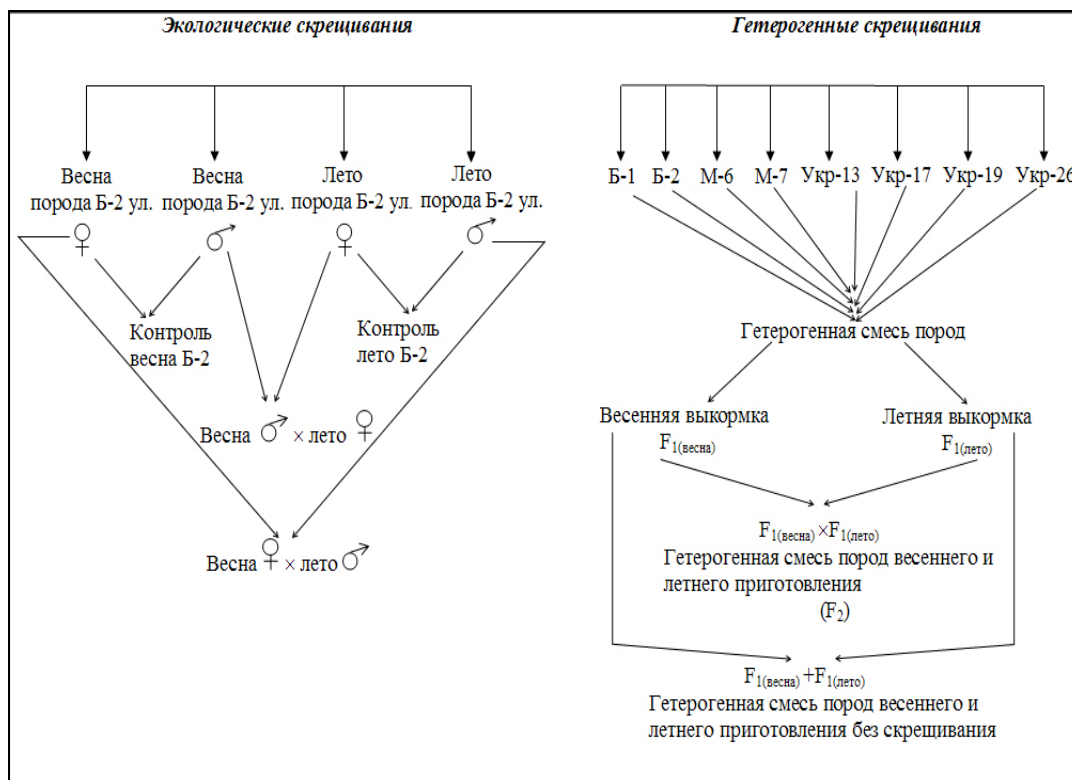


Рис. 5.13. Схема экологических и гетерогенных скрещиваний пород тутового шелкопряда

При изучении вопроса влияния гетерогенности биоматериала на его биологические и хозяйственно ценные признаки эксперимент предусматривал:

- получение гетерогенной смеси пород тутового шелкопряда и ее разносезонное поддержание в течение четырех поколений с целью стабилизации биоматериала.

- обогащение наследственности путем получения компонентов смеси пород разносезонного происхождения с их дальнейшим скрещиванием для получения экологического эффекта гетерозиса

Анализ биологических и хозяйственно ценных показателей культуры тутового шелкопряда в ходе исследования свидетельствует о повышении жизнеспособности и продуктивности в предложенных вариантах скрещиваний (табл. 5.34).

Таблица 5.34

**Биологические и хозяйственно ценные показатели тутового шелкопряда
при разносезонных скрещиваниях (четвертое поколение)**

Средняя масса кокона, г	Жизнеспособность гусениц, %	Шелконосность, %		Доля сортовых коконов, %	Урожай коконов из 1 г гусениц, кг
		самки	самцы		
Вариант 1: весенняя (в себе) – контроль					
2,2±0,01	74,7±1,11	16,2±0,18	19,5±0,13	73,0±1,07	3,4±0,17
Вариант 2: летняя (в себе)					
2,4±0,06	61,3±1,70	16,9±0,44	20,6±0,30	71,9±1,26	3,1±0,35
Вариант 3: весенние самки ×летние самцы					
2,2±0,03	75,0±1,22	16,2±0,46	19,3±0,40	75,5±1,88	3,5±0,19
Вариант 4: летние самки × весенние самцы					
2,2±0,08	74,5±1,57	16,5±0,31	19,9±0,27	81,8±1,02	3,7±0,07
Вариант 5: гетерогенная смесь пород зимнего хранения					
2,2±0,06	85,7±1,13**	17,7±0,47	20,8±0,41	87,9±1,60**	4,3±0,18*
Вариант 6: гетерогенная смесь пород весеннего и летнего приготовления					
2,2±0,03	87,8±1,28**	16,8±0,18	19,7±0,70	82,0±1,14**	5,0±0,21**

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,5$; ** – при $p < 0,01$

Показатель жизнеспособности гусениц в варианте гетерогенной смеси зимнего хранения значимо превышал контрольный вариант (весна в себе) на 10,99 % ($p < 0,01$), а этот же показатель в варианте гетерогенной смеси пород весеннего и летнего приготовления составлял 87,84 %, значимо превышал контрольные значения на 13,15 % ($p < 0,01$) и был в этом варианте самым высоким. Эти же варианты отличались высокими показателями доли сортовых коконов и их урожая по сравнению с другими вариантами. Так, доля сортовых коконов в варианте использования гетерогенной смеси пород зимнего хранения значимо превышала контроль на 14,95 % ($p < 0,01$).

В варианте использования гетерогенной смеси пород весеннего и летнего приготовления доля сортовых коконов составила 81,98 %, значимо превышая значение в контроле на 8,99 % ($p < 0,01$). Урожай коконов был

значимо выше, чем в контроле, на 0,93 кг (27,35%) и 1,60 кг (47,06%) соответственно ($p<0,05$; $p<0,01$). В вариантах скрещивания «весенних» самок с «летними» самцами и «весенних» самцов с «летними» самками отмечена тенденция к увеличению изучаемых показателей жизнеспособности и продуктивности, однако значимых отличий от контроля не выявлено.

Сравнение результатов хозяйственно ценных показателей при гетерогенных скрещиваниях пород между собой показало, что высокими показателями средней массы кокона, жизнеспособности гусениц, процента сортовых коконов, урожая коконов из 1 г гусениц характеризовался вариант, где применяли гетерогенную смесь пород весеннего и летнего приготовления (табл. 5.35).

Таблица 5.35

**Хозяйственно ценные показатели тутового шелкопряда
при межпородных скрещиваниях (4-е поколение)**

Вариант гетерогенной смеси	Средняя масса кокона, г	Шелконосность, %		Доля сортовых коконов, %
		самки	самцы	
Исходная	1,9±0,08	17,3±0,29	20,8±0,06	64,0±1,17
Зимнего хранения	2,2±0,06	17,7±0,47	20,8±0,41	87,9±1,60
Весеннего и летнего приготовления	2,2±0,03*	16,8±0,18	19,7±0,70	82,0±1,14**

Примечание: * – различия значимы при $p<0,01$; ** – при $p<0,001$

Средняя масса кокона в этом варианте опыта была значимо выше на 0,29 г (14,87 %) ($p<0,05$) по сравнению с контролем, а доля сортовых коконов – на 18,01 % ($p<0,001$)

Превышение показателей жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда относительно контроля было значимым ($p<0,001$) и составило в варианте 1 (– гетерогенная смесь пород зимнего хранения) – 20,49 %, а в варианте 2 (гетерогенная смесь пород весеннего и летнего приготовления) –

22,65 % (рис. 5.14).

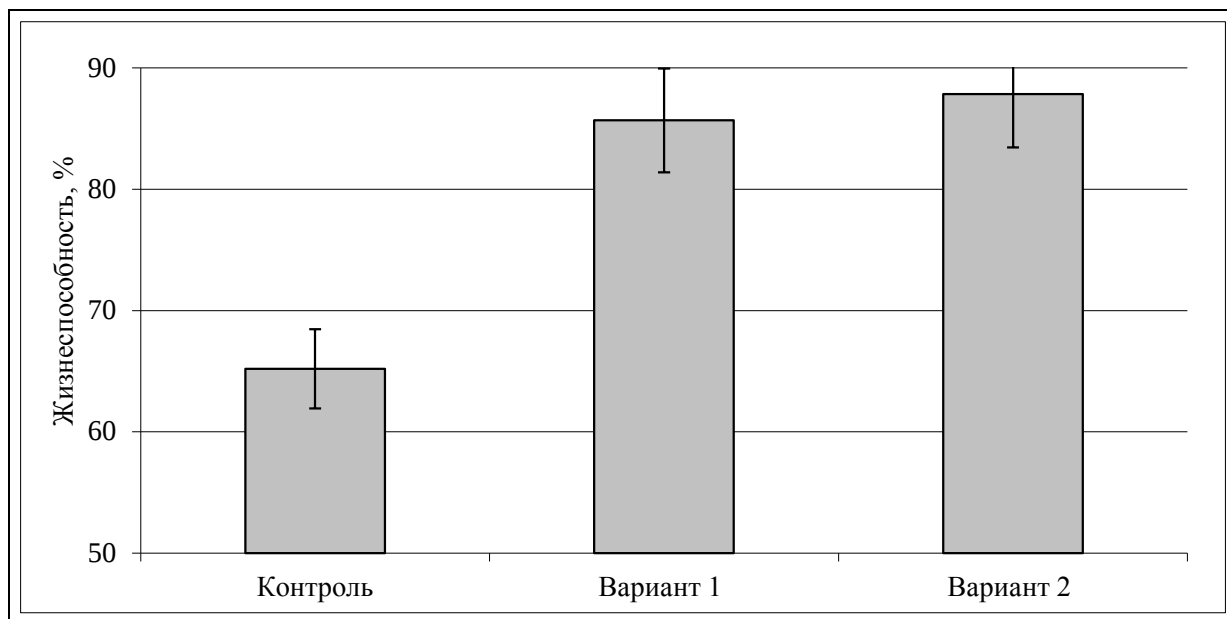


Рис. 5.14 Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда при межпородных скрещиваниях (весна 2004 год, четвертое поколение; вариант 1 – гетерогенная смесь пород зимнего хранения; вариант 2 – гетерогенная смесь пород весеннего и летнего приготовления)

Урожай коконов тутового шелкопряда в варианте, где использовали гетерогенную смесь пород весеннего и летнего приготовления значительно ($p < 0,01$) превышал показатели контроля – на 2,78 кг (рис. 5.15). Показатели средней массы кокона и доли сортовых коконов тутового шелкопряда в варианте, где использовали гетерогенную смесь пород зимнего хранения имели лишь тенденцию к повышению относительно контроля (см. табл. 5.44). Таким образом, нами установлено положительное влияние межпородных и разносезонных скрещиваний тутового шелкопряда на жизнеспособность и продуктивность культур.

Показано, что при создании гетерогенной смеси разных пород (Б-1 ул., Б-2 ул., Мерефа-6, Мерефа-7, Укр.-13, Укр.-17, Укр.-19, Укр.-26) значительно повышаются показатели жизнеспособности, средней массы кокона, доли сортовых коконов, урожая коконов из 1 г гусениц.

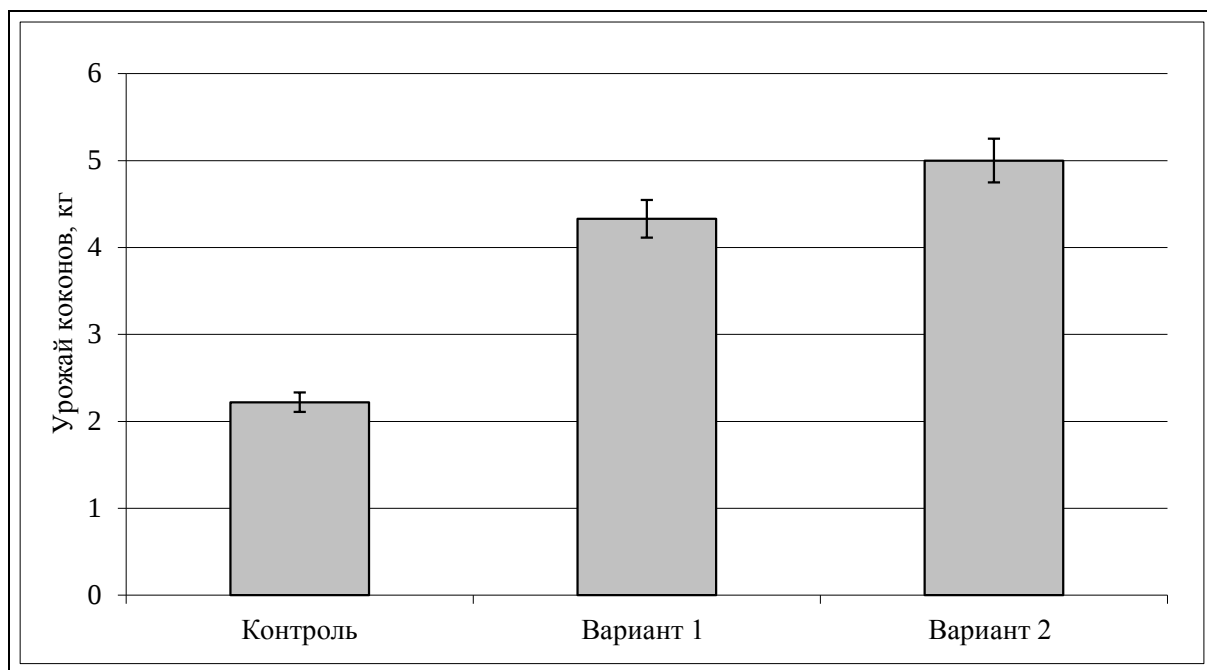


Рис. 5.15 Урожай коконов из 1 г гусениц тутового шелкопряда (кг) при межпородных скрещиваниях (весна 2004 год, четвертое поколение; вариант 1 – гетерогенная смесь пород зимнего хранения; вариант 2 – гетерогенная смесь пород весеннего и летнего приготовления)

Особенно существенно эффект гетерозиса проявился при гетерогенном скрещивании пород весеннего и летнего сезонов выкармли за счет дополнительного эффекта экологических скрещиваний. При скрещивании особей в пределах одной породы в разные сезоны приготовления грены (весенняя и летняя выкармли) отмечалась тенденция к повышению изучаемых показателей.

5.5.2. Влияние скрещивания линий зерновой моли разного происхождения на их жизнеспособность и продуктивность

Для подтверждения общебиологического характера полученных закономерностей данный прием оптимизации биоматериала был апробирован на лабораторной культуре зерновой моли.

Исследована возможность оптимизации культуры зерновой моли по

жизнеспособности и продуктивности путем повышения ее гетерогенности при скрещивании линий различного географического происхождения. Такой прием, на наш взгляд, должен был привести к повышению жизнеспособности гусениц зерновой моли и выхода яиц из 1 кг зерна ячменя.

Полученные данные вполне согласуются с известными из литературы и полученными нами в опытах, связанных с повышением гетерогенности тутового шелкопряда. Биологические показатели полученного гибрида (табл. 5.36) были значимо выше.

Таблица 5.36

Влияние скрещиваний Харьковской и Белгородской линий зерновой моли на биологические и хозяйственные показатели культуры (первое поколение F₁)

Жизнеспособность гусениц, %	Плодовитость самок, шт		Доля яйцекладущих самок, %	Выход гусениц из яиц, %	Выход яиц из 1 кг ячменя, г
	10 день лета бабочек	15 день лета бабочек			
Харьковская линия					
81,4±1,2**	56,3±6,1**	103±8,2*	74,9±1,0 **	81,7±1,3*	6,5±0,3**
Белгородская линия					
67,7±1,3	49,9±8,9***	80,6±6,2**	70,0±1,1 **	77,0±1,5*	5,8±0,4**
Харьковская × Белгородская					
93,9±1,4	70,1±7,0	129,5±5,3	82,1±1,3	88,1±1,2	8,2±0,3

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,05$; ** – при $p < 0,01$; *** – при $p < 0,001$

Так, жизнеспособность гибридных гусениц зерновой моли была выше на 12,5 % по сравнению с показателями Харьковской линии и на 26,2 % – по сравнению с Белгородской.

В этом же варианте значимо увеличился выход гусениц зерновой моли из яиц: на 6,4 % по сравнению с Харьковской линией и на 11,1 % – по

сравнению с Белгородской линией. Возросла доля яйцекладущих самок на 7,2 и 12,1 % по сравнению с Харьковской и Белгородской линиями соответственно. Выход яиц из 1 кг ячменя был выше на 1,7 г (20,73 %) по сравнению с Харьковской линией и на 2,4 г (29,27 %) – по сравнению с Белгородской. Таким образом, проведенный опыт свидетельствует о наличии у зерновой моли эффекта гетерозиса в F_1 .

Эффективность предложенного приема повышения гетерогенности и, как следствие, жизнеспособности культуры зерновой моли была проверена при изучении последствий межлинейных скрещиваний (табл. 5.37).

Таблица 5.37

**Влияние межлинейных скрещиваний в культуре зерновой моли
на биологические и хозяйственные показатели потомства
(четвертое поколение F_4 ,)**

Жизнеспособность гусениц, %	Плодовитость самок, шт.		Доля яйцекладущих самок, %	Выход гусениц из яиц, %	Выход яиц из 1 кг ячменя, г
	10-й день лета бабочек	15-й день лета бабочек			
Харьковская линия					
80,0±1,3**	54,3±8,1	94±9,1*	73,9±1,1*	80,9±1,5*	6,4±0,3*
Белгородская линия					
68,1±1,5**	50,2±9,0	81,8±6,2*	69,9±1,3**	78,0±1,6**	5,9±0,4*
Харьковская × Белгородская					
88,3±1,1	65,3±7,0	122,1±5,9	79,8±1,1	86,7±0,8	7,8±0,2

Примечание: * – различия значимы при $p < 0,05$; ** – при $p < 0,01$

Несмотря на некоторое снижение показателей в F_4 по сравнению с F_1 , они все же выше, чем у исходных родительских линий, что, очевидно, связано с повышением общей гетерогенности гибридного материала и его большей жизнеспособностью и продуктивностью. Результаты исследований

свидетельствуют о значимо более высоких показателях полученного гибрида: по жизнеспособности гусениц гибрид превышал Харьковскую линию на 8,3 %, а Белгородскую – на 20,2 %, по доле яйцекладущих самок – на 5,9 и 9,9 % соответственно. Выход гусениц из яиц был наиболее высоким у гибрида и составлял 86,7 %, что превышает показатели Харьковской и Белгородской линий на 5,8 и 8,7 % соответственно. Выход яиц зерновой моли из 1 кг ячменя составлял 7,8 г и был выше, чем в Харьковской линии, на 1,4 г (17,95 %), и на 1,9 г (24,36 %) относительно Белгородской.

Таким образом, скрещивание двух линий зерновой моли (Харьковской и Белгородской) приводит к значимому повышению жизнеспособности гусениц, выхода яиц из 1 кг зараженного зерна, доли яйцекладущих самок, выхода гусениц из яиц. Полученные данные позволяют рекомендовать проведение скрещивания линий зерновой моли различного географического происхождения с целью повышения жизнеспособности и продуктивности культуры. В результате проведенных исследований показана возможность оптимизации генетической структуры искусственных популяций насекомых, что способствует повышению жизнеспособности и продуктивности биоматериала.

5.6. Выводы к главе

Разработаны способы оптимизации искусственных популяций с учетом механизмов поддержания популяционного гомеостаза за счет регуляции структурных параметров культур насекомых [236].

Предложена схема, включающая 6 основных направлений оптимизации структурных параметров культур насекомых. Проанализировано, изучено и экспериментально апробировано 13 методов оптимизации, позволяющих повысить как биологические, так и хозяйственно ценные показатели культур насекомых.

1. Экспериментально доказана возможность повышения жизнеспосо-

бности и продуктивности культур чешуекрылых насекомых путем регулирования параметров пространственной структуры популяций по месту расположения и по чувствительности к плотности содержания в техноценозе.

2. Содержание культур насекомых на протяжении нескольких поколений при повышенной плотности особей приводит к формированию группы, наиболее адаптированной к таким условиям содержания. Дальнейшее их культивирование в оптимальных условиях дает возможность значительно повысить показатели жизнеспособности и продуктивности исследуемых объектов [175; 179].

3. Впервые экспериментально доказана возможность оптимизации параметров возрастной структуры культур насекомых на:

- стадии личинки, путем дифференцированного отбора первоперелинявших на 2-й возраст гусениц;
- стадии имаго, путем отбора самок по продолжительности жизни с целью повышения жизнеспособности и продуктивности культуры.

4. Впервые предложены способы оптимизации половой структуры популяции путем:

- воздействия на грену парами сернистого эфира. Способ позволяет значительно повышать жизнеспособность биоматериала и другие, хозяйственно ценные, показатели культуры за счет увеличения количества более жизнеспособных самок;
- отбора гусениц-мурашей по интенсивности хемотаксиса. Способ дает возможность изменить соотношение полов, увеличивая в популяции количества самцов;
- отбора 50 и 25 % первоперелинявших на 2-й возраст гусениц тутового шелкопряда с целью увеличения доли самцов и повышения шелконосности коконов;
- отбора бабочек-самок по продолжительности жизни. Для увеличения доли самцов целесообразно получать потомство от самок, имеющих максимальные показатели продолжительности жизни.

5. Показано, что способ отбора бабочек по продолжительности жизни и отбор первоперелинявших на второй возраст гусениц в течение трех поколений приводят к оптимизации возрастной структуры популяции тутового шелкопряда, способствуя повышению показателей жизнеспособности.

6. Разработаны способы оптимизации экологической структуры популяций насекомых с помощью:

- однократной отбраковки слабых особей, реагирующих на запах нетрадиционных кормовых растений; приводящей к повышению показателей жизнеспособности и продуктивности культуры;

- отбора самцов, проявивших большую двигательную активность после охлаждения, что приводит к улучшению основных биологических и хозяйственно ценных показателей потомства;

- дифференцировки популяции по интенсивности фототаксиса гусениц, что дает возможность отбирать наиболее чувствительный и соответственно наиболее жизнеспособный биоматериал уже на ранних стадиях развития.

7. Впервые на примере трех видов чешуекрылых, отличающихся особенностями биологии, экологии и задачами их практического использования, экспериментально доказана возможность оптимизации параметров генетической структуры популяций с целью повышения их жизнеспособности и продуктивности [176; 178]. Предложенные способы увеличения гетерогенности популяций приводят к значимому повышению жизнеспособности и продуктивности потомства .

ГЛАВА 6

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ КАК БИОИНДИКАТОРОВ СОСТОЯНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Интенсивное загрязнение экосистем продуктами антропогенного происхождения в настоящее время приобретает угрожающий характер. В связи с этим одной из важнейших задач современности является глобальный мониторинг состояния окружающей среды, в котором достойное место занимает биоиндикация и биотестирование с использованием в качестве индикаторов различных видов растений и животных.

Химические и физико-химические методы определения загрязнителей среды – дорогостоящие, требуют специального оборудования и не всегда эффективны, так как рассчитаны на определение конкретного соединения. Однако, многие соединения, попадая в окружающую среду, в результате участия в метаболизме живых организмов, превращаются в дериваты, определить которые данный вид анализа не всегда в состоянии [26]. В таких случаях метод биоиндикации загрязнителей в среде эффективно справляется с данной задачей, если загрязнитель не утратил технических свойств по отношению к тест-объекту, используемому для биоиндикации [13; 57; 58; 64; 138; 184].

Однако, по нашему мнению, безусловное предпочтение должно быть отдано методам активной биоиндикации токсикантов с использованием определенных видов в качестве тест-объектов [245]. Именно активная биоиндикация дает возможность быстро выявить наличие токсикантов и принять необходимые меры по минимизации их отрицательного влияния на человека и окружающую среду. Точность биоиндикации токсикантов в окружающей среде во многом зависит от биологических особенностей биоиндикатора (тест-объекта).

Как показали исследования коллег [134], среди всех используемых для биоиндикации тест-объектов только один вид – тутовый шелкопряд (*Bombyx*

mori L.), лабораторная культура которого доступна круглогодично, полностью отвечает требованиям, предъявляемым к «идеальному» биоиндикатору. Разработанные методы реактивации диапаузы тутового шелкопряда позволяют получать биоматериал в необходимый момент времени, а существующие методы оптимизации его культуры [24; 25; 168; 238] позволяют получать биоматериал одного времени выхода из яиц, одинакового физиологического состояния, нужного пола и определенной степени гетерозиготности (инбредные линии, партеноклоны, гибридный материал и т.п.). Тестирование можно проводить на гусеницах-мурашах (гусеницы в момент выхода из яиц) без проведения выкармливания, что значительно снижает затратность методик.

В связи с этим нами предложен новый подход к биоиндикации окружающей среды, где в качестве вида биоиндикатора наличия токсикантов мы предлагаем использовать шелковицу белую (*Morus alba* L.), а в качестве тест-объекта индикации – гусениц тутового шелкопряда. В данном случае шелковица является поглотителем токсикантов, а их наличие определяется путем сравнения показателей смертности гусениц-мурашей в контрольном и исследуемом вариантах. По нашему мнению, это дает возможность определять наличие загрязнения окружающей среды инсектицидами, а также использовать предложенный подход для индикации качества воды и почвы.

Экспериментальную проверку выдвинутых положений проводили на кафедре зоологии ХНПУ имени Г.С. Сковороды. Для тестирования была использована грена тутового шелкопряда породы Б2-улучшенная.

Целью наших исследований была разработка технологических приемов использования гусениц-мурашей тутового шелкопряда в биоиндикации состояния окружающей среды.

К разрабатываемым технологиям выдвигались такие основные требования:

- чувствительность метода не должна зависеть от состояния инсектицида в субстрате;

– метод должен быть простым в исполнении и экономически малозатратным.

Реализуя поставленную цель, мы решали следующие задачи:

– разработать технологические приемы использования гусениц-мурашей тутового шелкопряда для биоиндикации загрязнения окружающей среды инсектицидами;

– разработать технологические приемы использования гусениц-мурашей тутового шелкопряда для биоиндикации загрязнения воды и почвы солями тяжелых металлов;

– установить возможности применения предложенных методов с учетом временных и сезонных изменений в состоянии окружающей среды;

– выявить основные факторы, влияющие на чувствительность тест-объекта к действию стрессоров (на примере инсектицидов).

6.1. Биологическая оценка загрязнения окружающей среды инсектицидами

Развитие химических методов защиты от вредителей и болезней в сельскохозяйственном производстве вызвало необходимость лабораторного разведения насекомых и содержания их культур, для оценки первичной токсичности и эффективности новых инсектицидов [74; 468; 516; 552]. Еще в 1994 г. была предложена методика использования тутового шелкопряда как биоиндикатора для определения остаточных количеств инсектицидов в окружающей среде. [59; 134]. Однако недостатком этого подхода являлась необходимость выкармливать гусениц в течение некоторого времени, что приводило к дополнительным экономическим затратам на корм и постоянное содержание биоматериала в лаборатории.

В связи с этим, для биоиндикации загрязнения среды инсектицидами мы предложили использовать гусениц-мурашей [56]. Суть способа заключается в том, что гусеницам-мурашам один раз дают листья

шелковицы, которая произрастает в зоне загрязнения инсектицидами, и в дальнейшем определяют показатель выживания особей в течение 3-х суток. Результаты сравнивают с контролем, где гусениц кормят листом с "чистых" плантаций. Факт гибели от инсектицида и их принадлежность к пиретроидам или фосфорорганическим соединениям определяется по времени гибели и симптомам отравления гусениц. Под действием пиретроидов гусеница погибает в течение 0,5–2 часов, а под действием фосфорорганических соединений – в течение 8–48 часов.

С целью изучения эффективности данного способа тестирования был проведен эксперимент, в котором гусеницам-мурашам давали лист шелковицы с плантации, находящейся рядом с полем, обработанным раствором инсектицида Marshal (Маршал) 250 ЕС в концентрации 0,01 % ДВ. При этом учитывали, что плантация шелковицы тесно граничит с полем, и снос на неё инсектицида неотвратим. В контрольном варианте гусениц кормили чистым листом.

Проводимые исследования показали, что гибель гусениц, поедающих отравленный лист, наступает в течение 24 часов, а гусеницы в контроле остаются живыми в течение 72 часов (даже без дополнительного кормления) и начинают гибнуть лишь на четвертые сутки (табл. 6.1).

Таблица 6.1

**Динамика гибели гусениц-мурашей тутового шелкопряда
при воздействии инсектицидом Marshal (Маршал) 250 ЕС**

Варианты	Смертность гусениц, %.			
	1-й день	2-й день	3-й день	4-й день
Контроль – кормление чистым листом	0	0	0	7,4 ± 0,62
Кормление листом, загрязненным инсектицидом	100	—	—	—

Полученные данные свидетельствуют о высокой чувствительности тест-объекта и его пригодности для биоиндикации инсектицидов в окружающей среде. Способ доступен, технологически прост, позволяет получить результаты тестирования в течение 24–72 часов.

Одним из слабых мест биоиндикации всегда является невозможность определения концентрации загрязняющих веществ. Без сомнения, дать химически точный ответ на этот вопрос, используя метод биоиндикации, невозможно. Пытаясь значимо приблизиться к ответу, мы провели эксперимент, в котором использованы три варианта концентрации раствора инсектицида Marshal 250 ЕС (0,01 %, 0,001 % и 0,0001 %). Им обрабатывали лист шелковицы перед вскармливанием гусениц. Каждый вариант насчитывал по 5 повторностей (по 58 особей гусениц-мурашей в каждой). В контрольном варианте лист обрабатывали чистой водой. Наблюдения за динамикой гибели проводили на протяжении четырех дней.

Полученные данные свидетельствуют о том, что гусеницы погибли в течение 2-х дней при использовании инсектицида во всех трех концентрациях (табл. 6.2).

Таблица 6.2

**Динамика гибели гусениц-мурашей при кормлении листьями
шелковицы, обработанными инсектицидом Marshal 250 ЕС
различной концентрации**

Варианты	Смертность гусениц, %			
	1-й день	2-й день	3-й день	4-й день
Контроль – кормление чистым листом	0	0	0	7,4 ± 0,62
Лист, обработанный инсектицидом (0,01 %)	100*	—	—	—
Лист, обработанный инсектицидом (0,001 %)	100**	—	—	—
Лист, обработанный инсектицидом (0,0001 %)	56,9 ± 0,49	39,6 ± 4,12	—	—

Примечание: * – гусеницы погибли в течение 4-х часов; ** – гусеницы погибли в течение суток.

Однако, учитывая общую картину отравления гусениц, а также то, что при концентрации 0,01 % гибель их наступила в течение 4-х часов, следует считать, что в первом опыте (см. табл. 6.1) концентрация инсектицида на листьях плантации шелковицы составила 0,001 %.

Этот вывод согласуется также с данными первого опыта, в котором полная гибель гусениц отмечалась уже в первые сутки. Следовательно, проводя такую биоиндикацию, можно выявить не только наличие инсектицидов в окружающей среде, но и установить их приблизительную концентрацию.

Можно предположить, что существует некий диапазон концентраций инсектицида, определяющий степень гибели гусениц от минимального до максимального значений. В связи с этим оказалось уместным предложить шкалу степени загрязнения. В данном случае лист в контроле, не содержащий инсектицидов, соответствует I уровню загрязнения. Концентрация инсектицида 0,0001 % (гибель около 60 % гусениц в течение суток) соответствует II уровню загрязнения. Концентрация инсектицида, большая на один-два порядка (гибель 100 % гусениц в течение четырех часов) соответствует III уровню загрязнения.

Таким образом, предложенный нами способ биоиндикации загрязнения среды инсектицидами оказался высокочувствительным, технологически простым, имеющим безусловные перспективы для использования в весенне-летне-осенний период для биоиндикации состояния окружающей среды.

6.2. Способ биологической оценки загрязнения воды солями тяжелых металлов

В настоящее время наиболее распространенным способом биотестирования воды является использование в качестве тест-организмов отдельных видов дафний и моллюсков (International Standart Organization, 1989). Недостатком этого способа является тот факт, что дафнии, и токсичность воды оценивается косвенно. Также известен способ оценки загрязнения вод солями тяжелых металлов, основанный на оценке изменения поведенческих реакций моллюска *Ampula gigas*, специально выведенного путем близкородственного скрещивания в стандартных «экологически

чистых» условиях (Патент РФ № 2082137601 № 33/18, 20.06.1997). Основным недостатком этого способа является недостаточная устойчивость видов к действию токсикантов различных групп, необходимость постоянной поддержки культуры, а также наличия большого количества тест-организмов при серийном производстве работ.

Целью наших дальнейших исследований, с учетом предложенного нового подхода, являлась апробация гусениц-мурашей тутового шелкопряда в качестве тест-объекта биоиндикации солей тяжелых металлов в воде. Для проведения эксперимента отбирали пробы воды, содержащие соли тяжелых металлов (СТМ), таких как: кобальт, цинк, кадмий, медь, а также образец с содержанием смесей этих солей. В контроле использовали чистую воду.

В качестве поглотителя солей тяжелых металлов из воды использовали облиственные побеги шелковицы белой, которые после обрезки минимум на сутки ставили в воду, содержащую указанные соли тяжелых металлов. Затем этими листьями кормили гусениц-мурашей в течение трех суток (по разу в день), а в дальнейшем биоматериал хранили в холодильнике при $+5^{\circ}\text{C}$ (с целью замедления метаболических процессов) и ежедневно учитывали количество погибших особей (рис. 6.1).

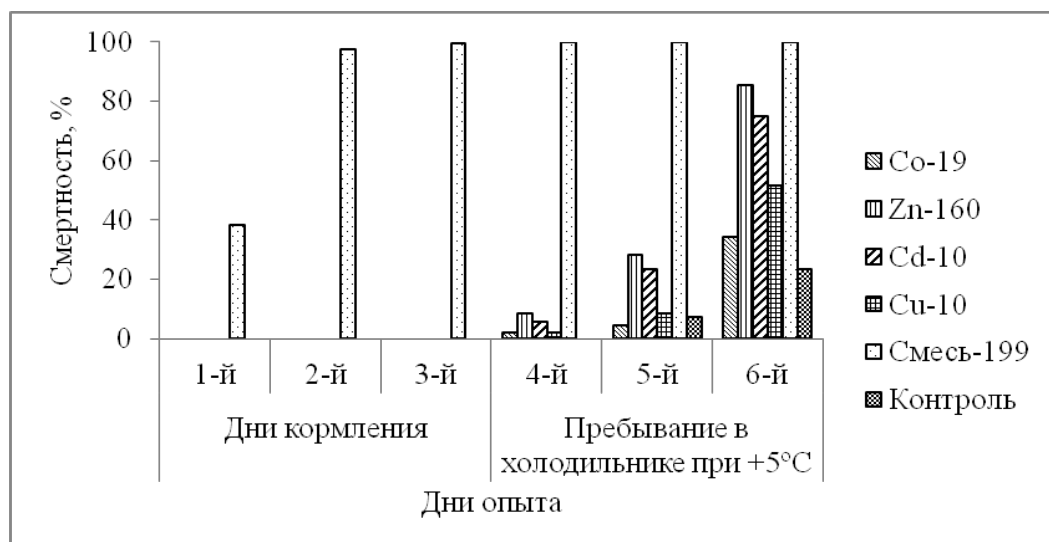


Рис. 6.1 Влияние солей тяжелых металлов в воде на динамику гибели гусениц-мурашей тутового шелкопряда

В случае загрязнения водных источников смесью солей тяжелых металлов, концентрация которой в 2,5–3 раза превышает предельно-допустимую (ПДК), отмечается эффект аддитивности. Из рис. 6.1 видно, что при загрязнении воды отдельными солями тяжелых металлов гибели гусениц-мурашей в первые трое суток кормления не отмечалось. В то же время в варианте со смесью солей смертность гусениц достигла 100 % (см. рис. 6.1). В контроле гибель гусениц началась только на пятые сутки (по-видимому, от голода), а в варианте тестирования смеси солей тяжелых металлов, где их концентрация значительно превышала фоновые значения, к этому времени погибли все гусеницы. Таким образом, по картине гибели гусениц мы можем судить о наличии СТМ в воде.

Предложенный новый способ биоиндикации загрязнения воды отличается простотой исполнения и может найти применение в течение всего года, так как существует технология реактивации диапаузы яиц тутового шелкопряда. Побег с листьями шелковицы можно получить и зимой, используя тепличные растения или побеги с плантаций, «выгоняемые» в лаборатории, путем помещения их в ёмкости с водой при +20° С.

6.3. Способ биологической оценки загрязнения почв солями тяжелых металлов

Интенсивное развитие промышленности в XX веке и значительное увеличение количества автотранспорта породили одну из серьезнейших экологических проблем – загрязнение почв тяжелыми металлами. Проникновение последних по цепям питания в организм человека приводит к увеличению числа хронических и онкологических заболеваний. В связи с этим поиск быстрых и эффективных способов определения солей тяжелых металлов (СТМ) в почвах особенно важен.

Способ установления техногенного загрязнения почв солями тяжелых металлов с помощью химического анализа разработан Е.В. Аринушкиной

[14]. Однако для его применения необходимо наличие сложного оборудования, определенных реактивов, а также специально подготовленных специалистов. Кроме того, этот способ не позволяет определить соотношение подвижных форм СТМ в различных слоях почвы, что важно в случае, когда почву планируется использовать под посадки сельскохозяйственных культур, так как корневая система может распространяться на значительную глубину.

Наряду с химическими, разработаны методы биологической оценки СТМ в почве с использованием тест-объектов. Установлено, что под влиянием СТМ происходит структурная трансформация эффекта пыльцевых зерен растений (шиповатая структура пыльцевых зерен). Данный эффект положен в основу анализа загрязнения почв СТМ по наличию атипичного полиморфизма растений-индикаторов (Патент України на корисну модель № 20040705328 № 4632A UA AO1G7/00, 17.01.2005).

Однако, достаточно сложная процедура определения изменений атипичного полиморфизма пыльцы, требующая специальной цитологической подготовки исполнителей, а также возможность применения способа только во время цветения растений-индикаторов (10–20 дней в году) делает его малоэффективным.

Целью наших исследований была экспериментальная проверка возможности использования гусениц-мурашей тутового шелкопряда как тест-объекта биоиндикации СТМ в почве.

Для опытов были отобраны образцы песка из карьера массой 1 кг каждый. В контрольном варианте песок увлажняли дистиллированной водой, содержание СТМ в нем оставалось фоновым – 8 мг/кг. В других вариантах опыта песок увлажняли растворами солей тяжелых металлов (никеля, кобальта, цинка и кадмия) в концентрации, превышающей фоновую в 2 и 4 раза.

В качестве биоиндикатора использовали однолетние саженцы шелковицы белой, высаженные заранее в почву, подлежащую биоиндикации. Гусениц-мурашей выкармливали листьями этих растений ежедневно по разу

в день. Наблюдения за гибелью особей проводили в течение 5-ти дней.

Результаты исследований показали (рис. 6.2), что однолетние саженцы шелковицы способны активно поглощать соли тяжелых металлов из почвы и накапливать их в листьях.

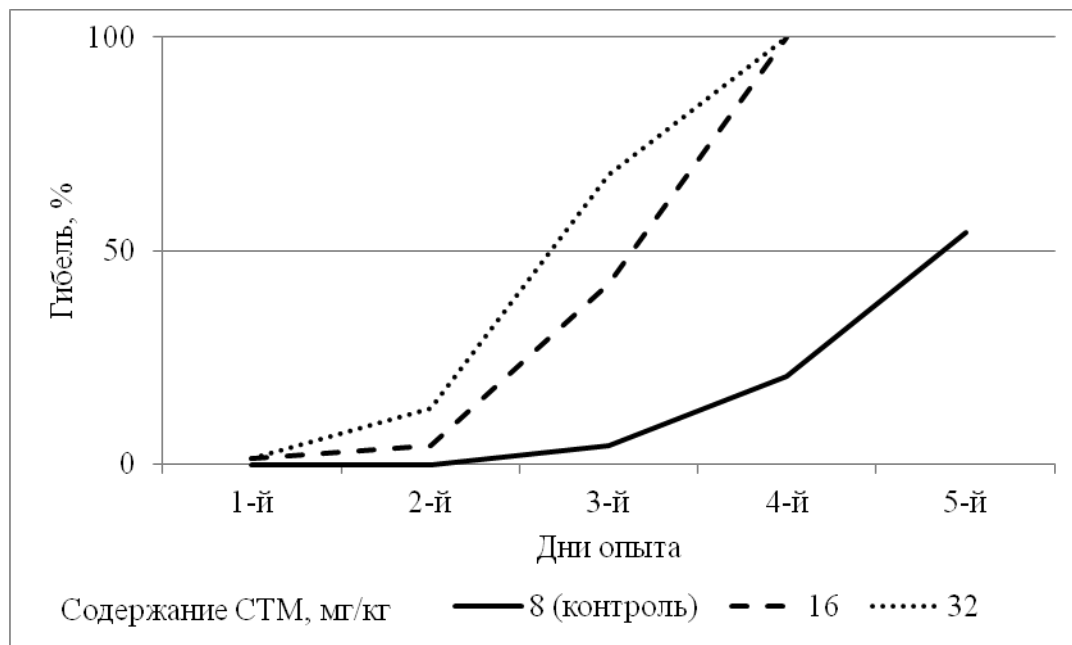


Рис. 6.2 Влияние содержания солей тяжелых металлов в почвах на динамику гибели гусениц-мурашей тутового шелкопряда

При кормлении гусениц лиственной такой саженцев, их гибель отмечали с первого дня, в то время как в контроле первые погибшие гусеницы появились лишь на 3-й день. В вариантах, где содержание СТМ в 2–4 раза превышало фоновые значения, уже на 4-й день 100 % особей погибли, в то время как в контроле гибель гусениц на 4-й день составляла лишь 20,6 %.

Таким образом, была показана возможность использования тутового шелкопряда для биоиндикационных исследований при выявлении СТМ в почвах.

Опираясь на полученные положительные результаты эксперимента, в дальнейшем мы провели анализ почвы, увлажненной (по предложенной методике) сточными водами Харьковского коксохимического завода. В качестве сравнительного образца была взята почва, содержащая СТМ в концентрации, которая 6 раз превышала фоновый уровень.

В результате проведенных исследований установлена высокая смертность гусениц в варианте обработки почв сточной водой (рис. 6.3).

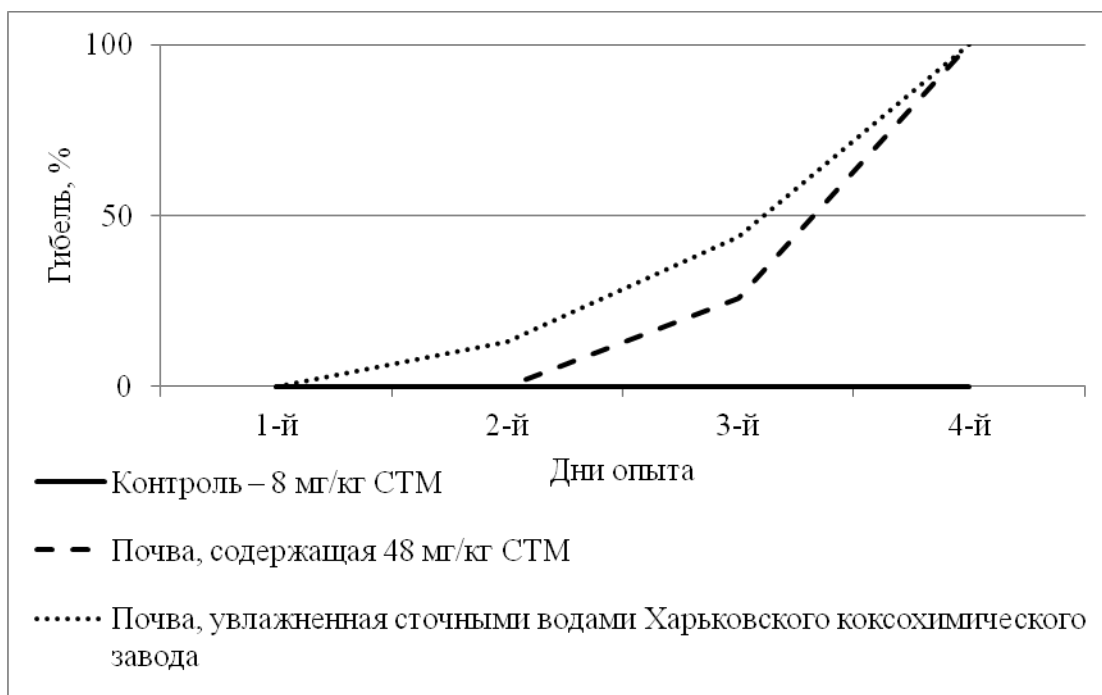


Рис. 6.3 Влияние содержания солей тяжелых металлов в почве на динамику гибели гусениц-мурашей тутового шелкопряда

Гибель гусениц в варианте использования сточных вод Харьковского коксохимического завода отмечена со второго дня, а на третий день смертность гусениц в этом варианте была значимо ($p \leq 0,001$) более высокой по сравнению с вариантом, где содержание СТМ превышало фоновое в 6 раз. Это свидетельствует о том, что сточные воды (и, соответственно, почва в данном варианте) содержат значительно большую концентрацию СТМ.

Таким образом, нами предложен новый, технологически простой способ биоиндикации солей тяжелых металлов в почве. Это достигается путем кормления гусениц листьями однолетних саженцев шелковицы, поглощающих СТМ из тестируемой почвы. Наличие СТМ определяют по скорости отпада и уровню смертности гусениц в течение пяти дней кормления. Способ можно применять в течение всего года, сохраняя однолетние саженцы в погребе или холодильной камере.

Неоспоримыми преимуществами указанных выше трех способов биоиндикации является следующее:

- определение наличия загрязнителей ведется с помощью гусениц-мурашей, получение которых возможно в любое время года в необходимом количестве;
- результаты теста становятся известными в короткий срок – от одних до пяти суток;
- отсутствует необходимость в дорогостоящем оборудовании, так как определение загрязнителей можно проводить в помещении с температурой +20–25° С;
- чувствительность биоиндикатора к загрязнителям высока, в ряде случаев значительно превышает их ПДК в окружающей среде;
- используя набор концентраций установленного загрязнителя, можно установить методом пробит-анализа его концентрацию в среде, сравнивая гибель гусениц-мурашей в вариантах эксперимента.

6.4. Определение порогов чувствительности насекомых-биоиндикаторов к действию стрессоров (на примере инсектицидов) при различных температурных условиях

Показав неоспоримые преимущества тутового шелкопряда как тест-объекта биоиндикации, мы считали необходимым выяснить границы его чувствительности к действию стресс-факторов на примере инсектицидов [240; 247].

Мы предположили, что границы чувствительности биоиндикаторов могут быть обусловлены теми же факторами, которыми определяется предел чувствительности насекомых к действию биостимуляторов и биологически активных веществ в целом. В этом плане заслуживают внимания данные об особенностях и механизме действия биостимуляторов на насекомых [137; 260].

По нашему мнению это:

- физиологическое состояние биоиндикатора во время действия стрессора;
- активность (концентрация, или «сила действия») стрессора и продолжительность его влияния;
- механизмы действия стрессора на организм биоиндикатора;
- гидротермические и световые условия проведения тестирования;
- точность и однозначность признаков состояния биоиндикаторов, по которым можно судить о степени загрязнения тестируемого объекта.

Изучение теоретических аспектов проблемы показало, что реализация поставленной цели принципиально возможна при учете указанных ниже положений.

Физиологическое состояние биоиндикатора определяется интенсивностью процессов метаболизма (прежде всего активностью ферментных систем). Оно зависит обычно от возраста, уровня обеспеченности оптимальными условиями существования, а также от генетических особенностей особей как части популяции. Среди последних первостепенное значение имеют:

- степень гетерозиготности популяции;
- возрастная однородность (выравненность популяции);
- половое соотношение особей в популяции;
- особенности прохождения биологических ритмов активности отдельными особями.

Анализ литературных источников показал, что в подавляющем большинстве случаев имеется прямая зависимость между чувствительностью биоиндикатора, концентрацией действующего стрессора и продолжительностью его влияния на тест-объект.

Нашими исследованиями [260; 264] доказано, что границы чувствительности биоиндикатора к действию стрессора зависят от наличия дополнительных (случайных) стрессоров и могут изменяться в случае

потенцирования или синергизма их действия. Возможны также случаи проявления олигодинамического действия (эффект чрезвычайно малых концентраций).

Существенное значение при определении границ чувствительности биоиндикатора к токсикантам имеют особенности преобразования токсикантов при их поступлении в организм биоиндикатора [74].

Наиболее распространенной реакцией организма на проникновение чужеродного вещества является его разложение с возникновением продуктов, имеющих меньшее или большее токсическое действие (явления детоксикации или активации токсина).

У насекомых-биоиндикаторов разложение токсикантов продолжается после их попадания в гемолимфу, часть веществ обезвреживается в жировом теле (особенно при попадании через кожные покровы) и выводится через мальпигиевы сосуды и с хитином при линьке.

Токсичность загрязнителей во многом зависит от способности их к растворению в воде и липидах организма биоиндикатора. Очень высокую устойчивость к токсикантам обнаруживают яйца насекомых, покрытые плотной хитиновой оболочкой, а также большинство насекомых в состоянии диапаузы (независимо от стадии развития) [11; 477; 562].

Некоторые биоиндикаторы обладают способностью вырабатывать особые защитные реакции, препятствующие поступлению загрязнителя (токсиканта) в организм. Так при отравлении при приеме пищи это – рвота, понос, при отравлении газами – закрытие дыхалец, а при действии контактным путем – выделение слизи, которая скрепляет частицы загрязнителя, образуя защитный чехол, в результате чего количество токсиканта, попадающего в организм биоиндикатора, существенно уменьшается.

В процессе определения предельных границ чувствительности биоиндикаторов необходимо также учитывать явление устойчивости определенных групп организмов (возможных биоиндикаторов) к

токсикантам, которое заключается в возможности организма сопротивляться токсическому действию токсиканта, нормально функционировать, развиваться и размножаться в среде, содержащей токсикант [449].

Таким образом, токсичность загрязнителя относительно определенного индикатора может быть установлена только для конкретных условий среды, в которой происходит действие токсиканта, с учетом продолжительности его воздействия на тест-объект.

Целью нашей работы было определение порогов чувствительности тутового шелкопряда как тест-объекта биоиндикации к действию стрессоров и экспериментальное изучение влияния абиотических факторов среды на результаты такого биотестирования.

В опытах по определению границ чувствительности тест-объекта к действию инсектицида использовали гусениц-мурашей тутового шелкопряда (порода Б-2 улучшенная) одного времени выхода из яиц в день их отрождения.

В качестве токсиканта был взят фосфорорганический инсектицид фосфамид в диапазоне концентраций от 0 до 0,1 мг / л, что обеспечило гибель гусениц от 0 до 100 %. Учет погибших гусениц проводили ежедневно. Полученные результаты (значение смертности в процентах) переводили в пробиты для установления линейной зависимости эффекта (смертности) от дозы инсектицида. Полученная корреляционная зависимость позволяла определять границы чувствительности биоиндикатора к инсектициду.

Усредненные результаты опыта по изучению чувствительности (смертности, %) гусениц-мурашей тутового шелкопряда к различным концентрациям раствора фосфамида приведены в табл. 6.3.

Представленные данные могут служить основой для расчетов чувствительности популяций тутового шелкопряда к различным дозам инсектицида. Для этого обычно строят график зависимости эффекта гибели от дозы.

Таблица 6.3

**Чувствительность гусениц-мурашей тутового шелкопряда
к раствору фосфамида (по доле погибших особей, в %)**

Концентрация фосфамида, мг/л	Доля погибших особей по дням наблюдений, %			
	1	2	3	4
контроль	0	0	0	$2,8 \pm 1,4$
0,001	0	0	$2,8 \pm 1,4$	$20,1 \pm 2,2$
0,004	0	0	$5,2 \pm 1,7$	$41,1 \pm 3,3$
0,008	0	$6,5 \pm 3,9$	$28,1 \pm 3,1$	$79,0 \pm 3,1$
0,01	0	$15,0 \pm 3,8$	$38,7 \pm 3,1$	$89,8 \pm 4,7$
0,04	$7,3 \pm 3,3$	$41,0 \pm 4,2$	$84,0 \pm 5,2$	$97,4 \pm 3,7$
0,08	$19,7 \pm 2,1$	$72,6 \pm 4,1$	$96,0 \pm 4,4$	100
0,1	$42,3 \pm 4,5$	$88,0 \pm 3,6$	100	—

Однако экспериментальные данные свидетельствуют, что зависимость эффекта (в %) от дозы химиката выражается несимметричной S-образной кривой, так как растущие дозы инсектицида дают, как правило, постепенное угасание эффекта. Это затрудняет определение. Если для построения графика брать не абсолютные значения доз, а их логарифмы, то кривая принимает вид симметричной S-образной кривой, и при средних значениях эффекта приближается к прямой. В то же время при дозах, вызывающих эффект, близкий к 0 или 100 %, связь существенно отличается от прямолинейной. Отсюда понятно, что для определения порога минимальной чувствительности биоиндикатора к инсектициду (а именно он расположен в зоне 0–20 % гибели) и максимальной дозы токсичности (она расположена в интервале смертности 80–100 %) данная таблица зависимости гибели гусениц (в %) от доз токсиканта использована быть не может.

Для выравнивания этой линии мы использовали метод пробит-анализа, при котором значения смертности в процентах переводят в условные вероятностные единицы – пробиты [199]. Нами построен график зависимости

смертности (в пробитах) от дозы (в десятичных логарифмах) и на основании этой зависимости графически или путем вычислений найдены пороговые значения чувствительности биоиндикатора к дозам инсектицидов (рис. 6.4).

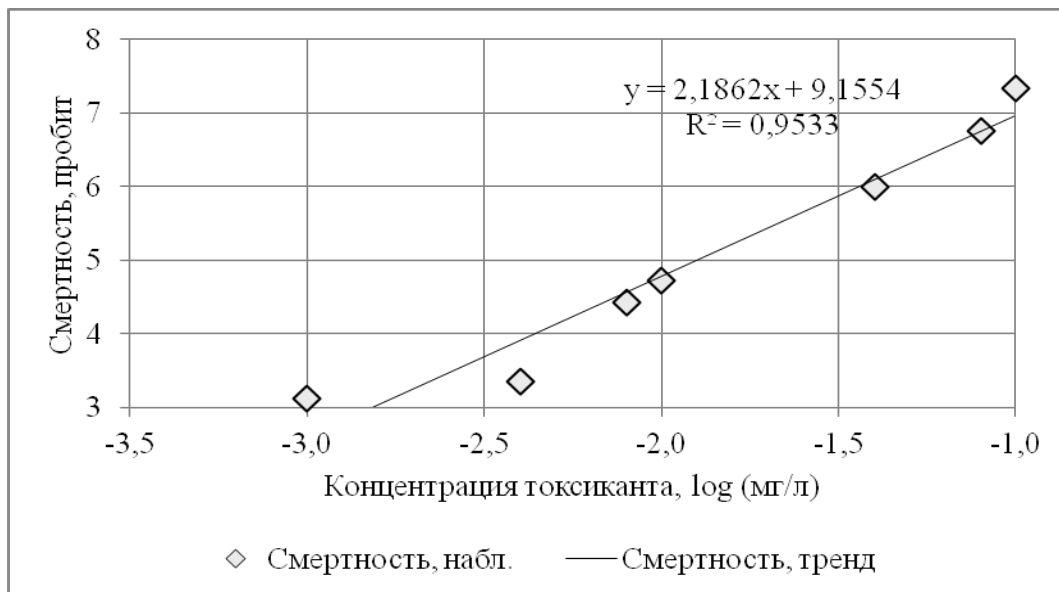


Рис. 6.4 Зависимость гибели гусениц-мурашей тутового шелкопряда от концентрации токсиканта (по результатам пробит-анализа)

Нижнюю границу чувствительности биоиндикатора определили как первое значимое отличие проявления соответствующих реакций тест-объекта на дозу токсиканта по сравнению с контролем. То есть в нашем случае это – наименьшая концентрация фосфамида, которая вызывает смертность до 10 % особей.

Верхний предел токсичности в данном случае – минимальная концентрация токсиканта, которая вызвала гибель 100 % особей биоиндикатора в опыте.

Таким образом, в этом эксперименте было установлено, что нижняя граница чувствительности гусениц тутового шелкопряда составляет 3 % (концентрация фосфамида 0,002 мг / л), а верхний предел – 96 % (концентрация фосфамида 0,08 мг / л). На основании нами предложен новый способ определения предельных значений чувствительности тест-объектов к действию токсикантов [317].

Среди внешних (абиотических) факторов среды наиболее

существенное влияние на токсичность стрессоров (токсикантов) оказывает температура воздуха. Так под влиянием температуры изменяется активность действующих веществ токсиканта, а также реакция организма на них. При повышении температуры воздуха возрастает токсичность фосфорорганических токсикантов, но уменьшается токсичность синтетических пиретроидов. В то же время, в условиях оптимума повышается интенсивность процессов метаболизма в организме биоиндикатора, и растет его чувствительность к действию токсиканта. Особое значение это приобретает при работе с пойкилотермными организмами. Учитывая, что действие стресс-факторов во многом зависит от условий среды, особенно действия температуры окружающей тест-объект среды, мы сочли целесообразным экспериментально изучить влияние различных температур (в пределах экологического оптимума) на изменение границ чувствительности гусениц-мурашей к действию фосфорорганического инсектицида – фосфамида по описанной выше схеме. Выбор фосфамида в данном эксперименте обусловлен установленным фактом повышения токсичности данного препарата с увеличением температуры в пределах 20–30°C [268].

Исследования показали существование прямой зависимость между степенью чувствительности тест-объекта к токсическому действию фосфамида и температурными условиями тестирования (рис. 6.5–6.7).

В то же время при 30 °C (рис. 6.7) гибель гусениц в первый день отмечалась уже при концентрации фосфамида – 0,008 мг / л.

Если исходить из базовой температуры 25°C (оптимум для гусениц-мурашей), то по всем изученным концентрациям чувствительность к токсиканту в условиях повышенной температуры (30°C) существенно возросла, в то время как при температуре 20°C, наоборот, отмечается повышение устойчивости тест-объекта к токсиканту во всех вариантах опыта (концентрациях).

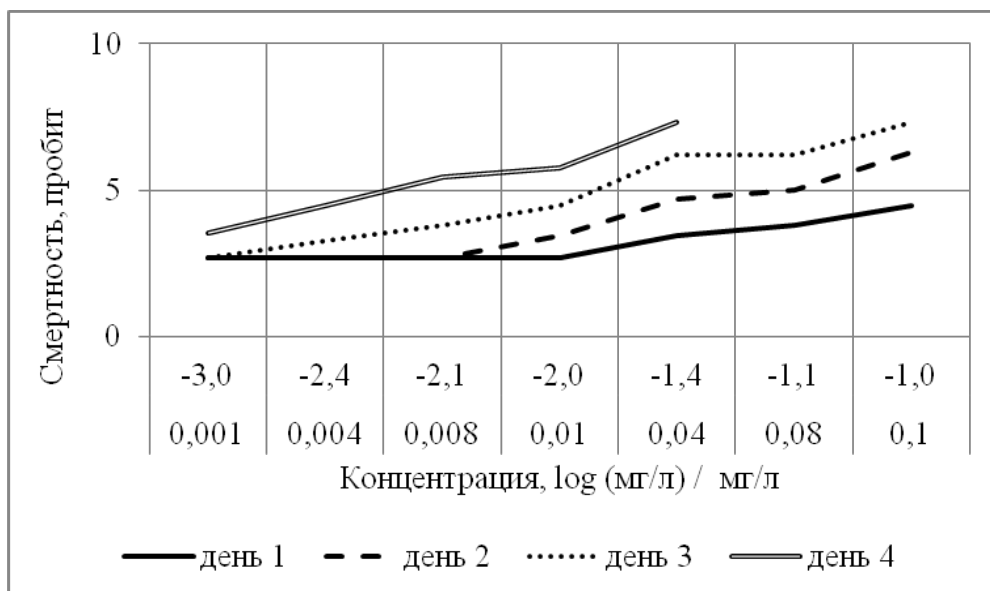


Рис. 6.5. Зависимость гибели гусениц-мурашей (в пробитах) от концентрации фосфамида при 20°C

Как показано на рис. 6.5, при 20°C минимальная, значительно отличающаяся от контрольной, гибель гусениц в первый день отмечается при концентрации фосфамида 0,04 мг / л, что свидетельствует о смещении порога чувствительности к токсикантам за счет повышения устойчивости особей.

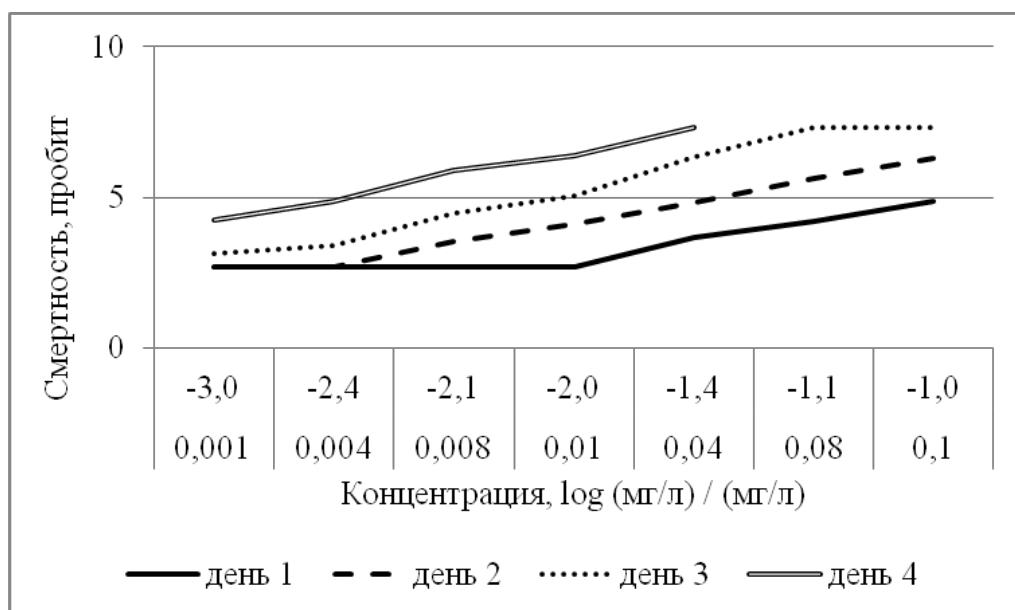


Рис. 6.6. Зависимость гибели гусениц-мурашей (в пробитах) от концентрации фосфамида при 25°C

Приведенные данные (рис. 6.5.–6.7) позволяют сравнить зависимость смертности гусениц на третий день опыта от концентрации токсиканта в вариантах содержания при разной температуре и в разные дни учета.

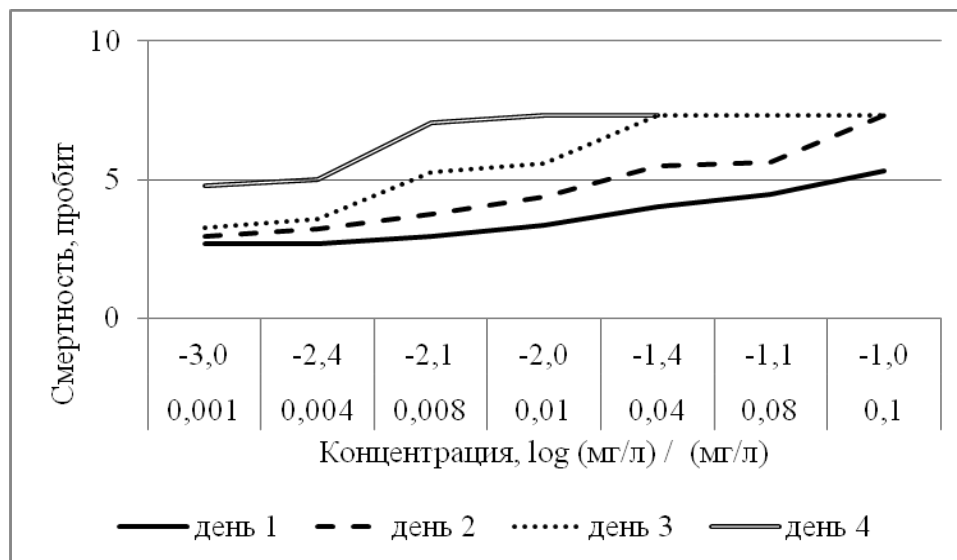


Рис. 6.7. Зависимость гибели гусениц-мурашей (в пробитах) от концентрации фосфамида при 30°C

Так, из рис. 6.8 видно, что при содержании гусениц при температуре 20°C их смертность при применении токсиканта в любой концентрации минимальна, а при 30°C – максимальна.

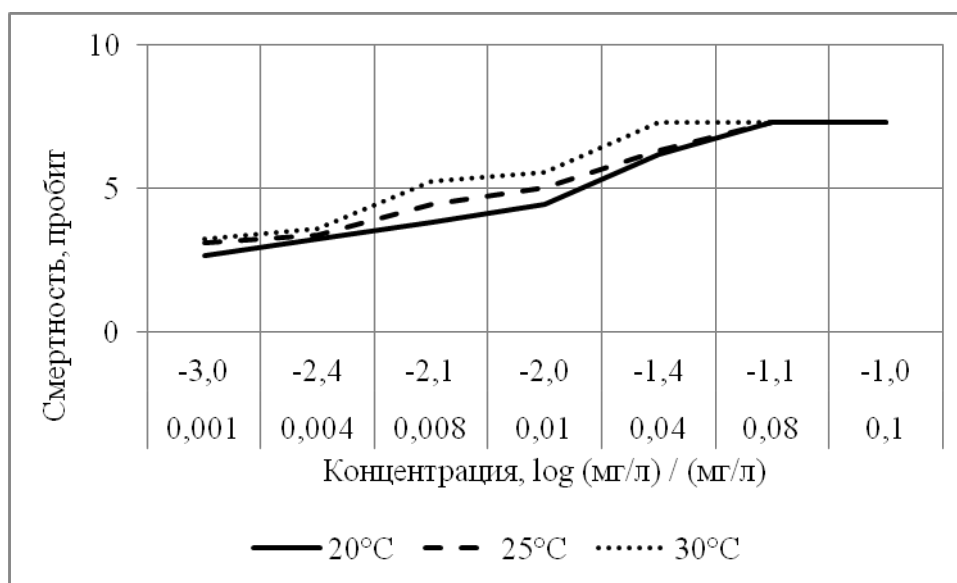


Рис. 6.8 Зависимость гибели гусениц-мурашей (в пробитах) на 3-й день от концентрации фосфамида при разной температуре содержания

В то же время, для определения пороговых доз токсиканта, вызывающих гибель 10 % (3,72 пробита) и 98 % (7,05 пробита) особей, такая форма представления данных не подходит, поскольку значения концентраций изменяются неравномерно.

Использование точечной диаграммы (рис. 6.9) позволяет построить линию тренда зависимости смертности гусениц в пробитах от концентрации токсиканта (в десятичных логарифмах), определить соответствующие параметры уравнения регрессии и вычислить пороговые дозы токсиканта (табл. 6.4). Для проведения такого расчета задаем значения Y в пробитах, соответствующие смертности гусениц 10 и 98 %, берем параметры уравнений связи $Y = ax + b$, полученные из рис. 6.9, вычисляем концентрацию фосфамида в десятичных логарифмах, а затем находим антилогарифмы – концентрацию фосфамида в процентах.

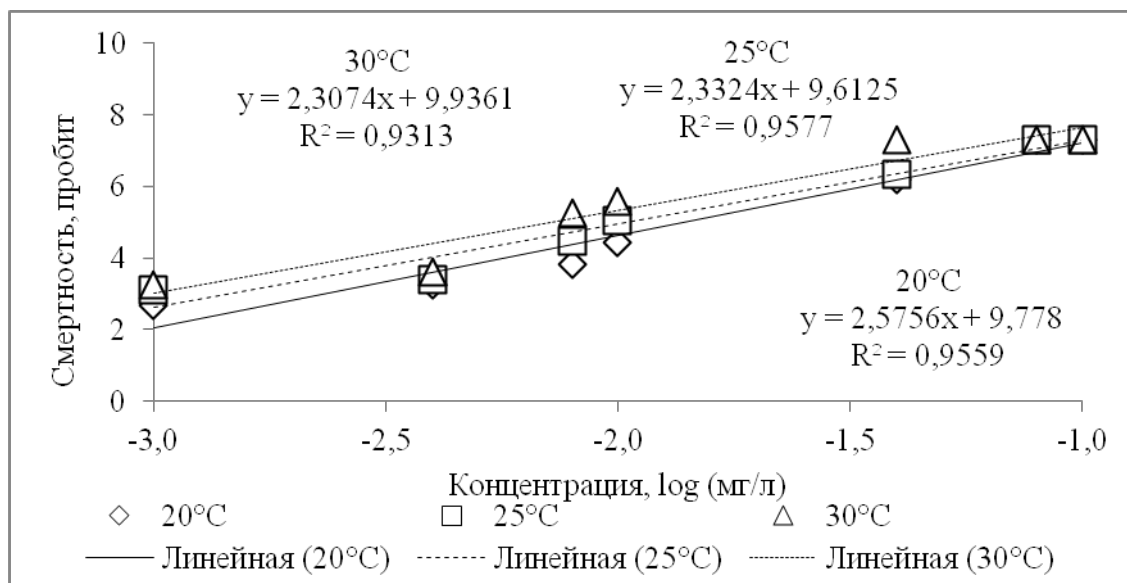


Рис. 6.9 Зависимость гибели гусениц-мурашей (в пробитах) на 3-й день от концентрации фосфамида при разной температуре содержания

Подобным образом можно вычислить концентрацию токсиканта, вызывающую смертность 25 %, 50 % и любой другой доли особей.

Таким образом, нижней пороговой концентрацией фосфамида для гусениц-мурашей при температуре 20, 25 и 30°C является 0,004; 0,003 и 0,002 мг/л, а верхней пороговой концентрацией при такой же температуре – 0,087;

0,080 и 0,056 мг/л.

Таблица 6.4

Расчет пороговых доз фосфамида для гусениц-мурашей тутового шелкопряда при разной температуре содержания

Параметры	Значения параметров при температуре содержания гусениц, °С		
	20	25	30
Y_{10} – пробит, соответствующий смертности 10 %	3,72	3,72	3,72
b	9,7780	9,6125	9,9361
a	2,5756	2,3324	2,3074
$\log X$ (10 %)	-2,352	-2,526	-2,694
X_{10} – нижняя пороговая концентрация	0,004	0,003	0,002
Y_{98} – пробит, соответствующий смертности 98 %	7,05	7,05	7,05
b	9,7780	9,6125	9,9361
a	2,5756	2,3324	2,3074
$\log X$ (98 %)	-1,059	-1,099	-1,251
X_{98} – верхняя пороговая концентрация	0,087	0,080	0,056

Примечание: параметры "a" и "b" уравнений связи $Y = ax + b$ получены из рис. 6.9.

Полученный эффект в зависимости от температуры связан, по нашему мнению, со следующими обстоятельствами. Известно, что токсичность фосфорорганических инсектицидов связана с их ингибирующим действием на холинэстеразы (особенно на ацетилхолин), принимающих участие в передаче импульсов через синапс. У пойкилотермных организмов, к которым относится тутовый шелкопряд, интенсивность физиологических процессов полностью зависит от температуры окружающей среды, и возрастает с повышением температуры. В свою очередь растет и активность холинэстераз, ферментов, обуславливающих подавляющее большинство жизненных процессов насекомых.

С другой стороны, как известно из литературных источников,

повышение токсичности фосфамида происходит в результате повышения температуры воздуха. Повышение температуры в пределах жизненного оптимума насекомых приводит к увеличению ферменто-ингибирующего действия токсиканта по отношению к холинэстеразам.

Таким образом, разработанное нами биологическое обоснование принципов определения порогов чувствительности гусениц-мурашей тутового шелкопряда к действию токсикантов позволило предложить способ определения границ чувствительности тест-объекта к стрессору (например гусениц-мурашей тутового шелкопряда к фосфамиду). Данный способ включает оценку воздействия нескольких концентраций токсиканта и определение нижнего и верхнего порогов чувствительности [252; 256].

При определении пределов чувствительности насекомых к инсектицидам и другим стрессорам обязательно необходимо учитывать особенности действия токсикантов и физиологическое состояние тест-объекта (интенсивность процессов метаболизма). При определении технических условий для проведения тестирования необходимо учитывать влияние абиотических факторов (особенно температуры). Таким образом, основным требованием к проведению работ по тестированию с помощью предложенного нами метода является обеспечение оптимальных для вида (тест-объекта) температурных условий.

6.5. Жизнеспособность популяций насекомых как показатель уровня загрязнения окружающей среды

Специальных исследований, экспериментально подтверждающих связь уровней техногенного загрязнения экосистем с жизнеспособностью листогрызущих насекомых, до сих пор не проводилось.

Целью наших исследований было изучение влияния различных уровней загрязнения окружающей среды на жизнеспособность двух видов чешуекрылых насекомых — тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) и

непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.). Выбор объектов был обусловлен возможностью практического применения установленных закономерностей в биоиндикационных исследованиях. Как было отмечено выше, тутовый шелкопряд является эффективным тест-объектом для активной биоиндикации техногенного загрязнения среды. Непарный шелкопряд повсеместно распространен в природе и может быть использован как для активной, так и для пассивной биоиндикации техногенного загрязнения среды.

Учитывая тот факт, что г. Харьков и его ближайшие окрестности являются сильно трансформированной урбанистической территорией с мощной техногенной нагрузкой, выделить участок с наиболее благоприятными условиями (I уровень содержания загрязняющих веществ) нам не удалось. Для объективной характеристики состояния техногенного загрязнения выбранных биоценозов был взят наиболее стабильный показатель загрязнения — содержание солей тяжелых металлов (СТМ) в верхнем слое почвы (до 20 см глубины). Проведенный анализ позволил выделить четыре биоценоза со следующими уровнями загрязнения: II — нормальный (условный контроль), III — субнормальный, IV — неблагоприятный, V — крайне неблагоприятный (рис. 6.10).

Анализ содержания солей тяжелых металлов в почве, выбранных для исследования районов свидетельствует, что на контрольном участке содержание СТМ немного превышает их фоновое значение (ПДК). В субнормальном по техногенному загрязнению биоценозе оно в 2,77 раза выше фонового. Неблагоприятный по уровню техногенного загрязнения биоценоз характеризовался превышением фонового значения содержания СТМ в 3,98 раза. В крайне неблагоприятном биоценозе наблюдалось превышение фоновых значений в 7,9 раза.

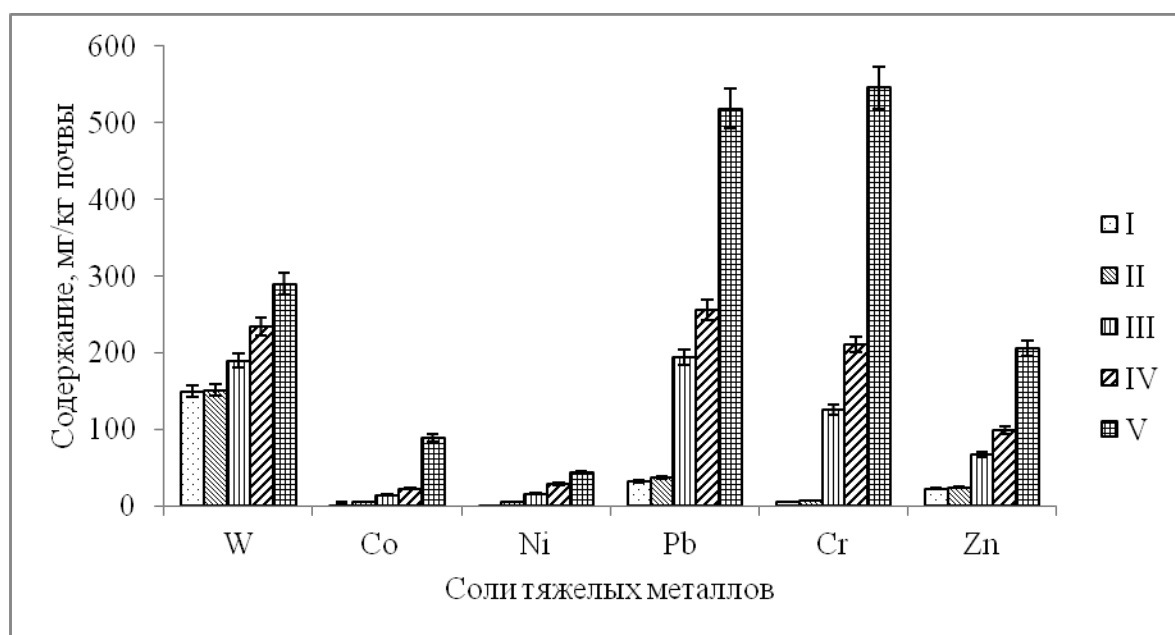


Рис. 6.10 Содержание солей тяжелых металлов (СТМ) в почве (мг/кг почвы) в зависимости от уровня техногенного загрязнения биотопа (I–V)

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о значительной разнице в содержании СТМ на выбранных участках. Это согласуется с работами, где было доказано увеличение содержания СТМ в листе деревьев шелковицы, произрастающей на загрязненных почвах [112]. Отрицательное влияние антропогенного загрязнения на популяции непарного шелкопряда отмечено и в работе Е.В. Колтунова с соавторами [181]. На основании этого можно предположить, что проведение выкормок гусениц листом растений с этих участков позволит получить объективную информацию о зависимости биологических показателей тутового и непарного шелкопрядов от уровня техногенного загрязнения биоценоза.

Принимая во внимание накопление продуктов техногенного загрязнения в листе, для кормления гусениц тутового шелкопряда использовали листья шелковицы белой (*Morus alba* L.), а непарного шелкопряда — листья дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Лист для каждого варианта заготавливали на соответствующем по уровню техногенного загрязнения участке.

Для проверки возможности биотестирования уровней загрязнения

биоценозов по физиологическим и поведенческим реакциям насекомых параллельно была изучена интенсивность таксисов у потомства предложенных тест-объектов. При этом мы руководствовались установленным нами правилом зависимости интенсивности проявления таксисов от уровня жизнеспособности популяций насекомых [145; 248].

Результаты влияния уровней техногенного загрязнения биоценозов на жизнеспособность гусениц и интенсивность проявления трофотаксиса потомства представлены на рис. 6.11.

Полученные результаты свидетельствуют о значимом снижении показателя жизнеспособности гусениц при кормлении листом с загрязненных территорий. Так, жизнеспособность тутового и непарного шелкопрядов при кормлении листом, взятом на участка с субнормальным уровнем загрязнения, была меньшей, чем на контроле, на 24 и 31,6 % соответственно. При кормлении листом с участка, характеризующегося неблагоприятным уровнем загрязнения, жизнеспособность тутового и непарного шелкопрядов на 57,6 и 51 % по сравнению с контролем (рис. 6.11).

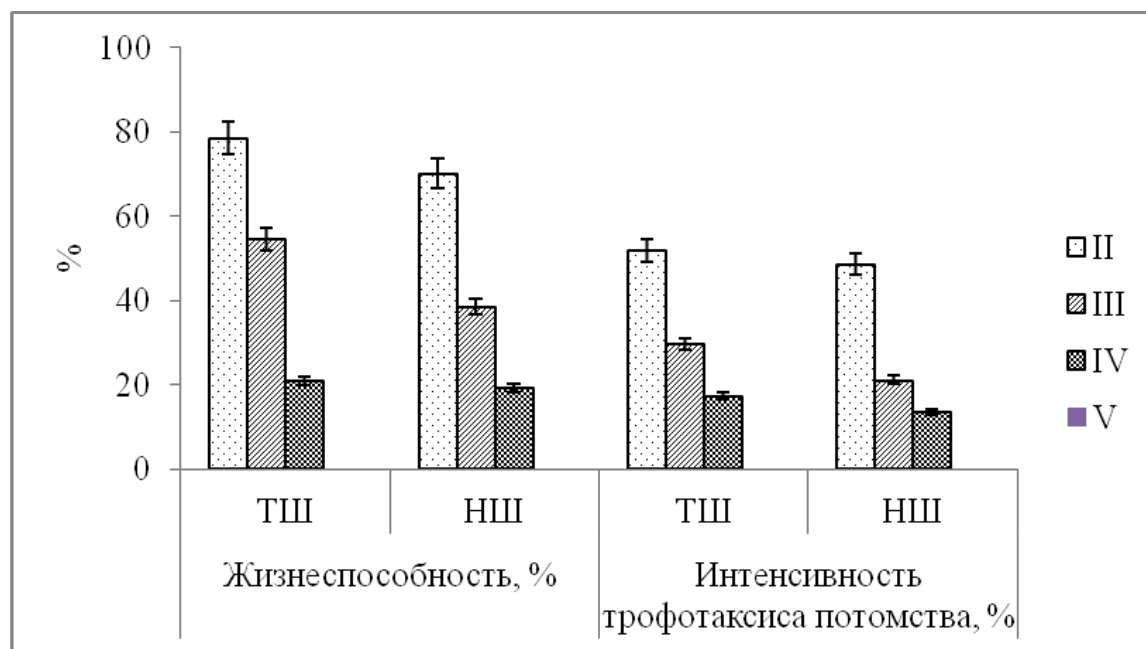


Рис. 6.11. Влияние техногенного загрязнения (II–V – уровни техногенного загрязнения) на жизнеспособность тутового (ТШ) и непарного (НШ) шелкопряда и интенсивность трофотаксиса их потомства

В четвертом варианте (крайне неблагоприятный уровень загрязнения) отмечена гибель всех гусениц в младших возрастах. Таким образом, через кормовое растение загрязняющие вещества оказывают значительное влияние на жизнедеятельность насекомых. В ходе эксперимента впервые показана обратная зависимость между жизнеспособностью чешуекрылых насекомых и уровнем загрязнения окружающей среды.

Анализируя возможность биоиндикации уровней загрязнения биоценозов с использованием предложенных нами объектов, можно предложить следующую шкалу:

- если в эксперименте отмечается гибель от 30 до 50 % особей тест-объекта, данный биоценоз характеризуется субнормальным уровнем загрязнения;
- гибель около 70 % особей свидетельствует о неблагоприятном уровне загрязнения окружающей среды;
- гибель всех особей младших (I–III) возрастов говорит о крайне неблагоприятном уровне загрязнения.

Как установлено нами ранее [248], интенсивность трофотаксиса насекомых положительно коррелирует с показателями жизнеспособности популяции. В ходе данных исследований было отмечено существенное уменьшение интенсивности трофотаксиса у потомства, полученного от особей, выкормленных листьями растений, выросших в техногенно загрязненных участках. Необходимо отметить совпадение тенденции в изменении показателей жизнеспособности и интенсивности трофотаксиса (см. рис. 6.11). В варианте субнормального загрязнения окружающей среды интенсивность трофотаксиса у тутового и непарного шелкопрядов снизилась на 22,6 и 27,5 % соответственно. Это соответствует интервалу от 30 до 50 % по показателю жизнеспособности. В варианте с неблагоприятным уровнем загрязнения интенсивность трофотаксиса упала до 34,6 и 35,1 % (см. рис. 6.11), что составляет около 70 % особей обоих тест-объектов.

Этот факт позволяет проводить биоиндикационные исследования с

использованием разных насекомых как тест-объекты, непосредственно отбирая их яйца в биоценозе. По интенсивности трофотаксиса вышедших из них гусениц можно определить уровень техногенного загрязнения, сравнивая этот показатель с таковым у особей из популяций, находящихся в биоценозе с низким уровнем техногенного загрязнения.

В дальнейшем нами было изучено влияние загрязнения окружающей среды на секс-таксис самцов непарного и тутового шелкопрядов. Результаты влияния степени техногенного загрязнения биотопа на интенсивность проявления секс-таксиса у имаго самцов обоих видов насекомых, гусеницы которых кормились листом из разных по степени загрязнения биоценозов, приведены на рис. 6.12.

Полученные данные свидетельствуют о том, что интенсивность секс-таксиса самцов исследованных видов насекомых значительно снижалась по мере повышения уровня загрязнения.

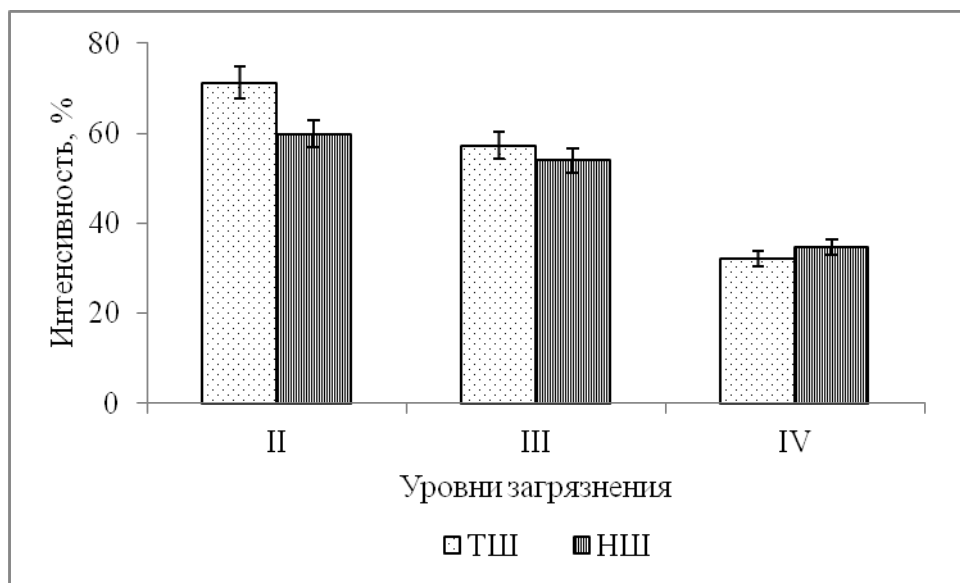


Рис. 6.12 Влияние техногенного загрязнения биоценозов на интенсивность проявления секс-таксиса самцами тутового (ТШ) и непарного (НШ) шелкопрядов

Нами доказано негативное влияние загрязнения на достаточно важную физиологическую характеристику имаго. Снижение секс-таксиса у родительского поколения может привести к снижению численности

потомства в результате неспособности самцов к поиску самок.

Таким образом, в результате проведенных экспериментальных исследований впервые установлена обратная зависимость между уровнем загрязнения биоценозов и жизнеспособностью популяций насекомых [253; 257]. Доказана эффективность способа биоиндикации состояния техногенного загрязнения среды путем определения жизнеспособности и интенсивности проявления некоторых таксисов насекомых-фитофагов.

6.6. Выводы к главе

Предложен новый подход к биоиндикации токсикантов в окружающей среде путем использования растения-поглотителя (накопителя токсиканта) – шелковицы белой и универсального тест-объекта биоиндикации – гусениц-мурашей тутового шелкопряда.

Установлено, что в системе комплексной оценки экологического состояния окружающей среды гусеницы-мураши могут быть успешно использованы для определения наличия инсектицидов, а также солей тяжелых металлов в почве и воде на всей территории Украины (ареал шелковицы занимает всю Украину) в период вегетации шелковицы.

В связи с обнаруженной высокой чувствительностью тест-объекта к токсикантам, использование предложенных методов возможно, как в случае самостоятельного исследования при подозрении на загрязнение, так и для подтверждения присутствия токсикантов в случае проведения биоиндикационных исследований на других объектах.

Экспериментально доказано существование обратной зависимости между степенью загрязнения биоценозов и жизнеспособностью насекомых.

Установлено, что степень загрязнения среды можно определять по уровню гибели гусениц. Предложено считать, что гибель от 30 до 50 % особей тест-объекта соответствует субнормальному уровню загрязнения биоценоза. Гибель около 70 % особей свидетельствует о неблагоприятном

уровне загрязнения окружающей среды. Гибель всех особей в младших (I–III) возрастах говорит о крайне неблагоприятном уровне загрязнения.

Установлено значимое снижение интенсивности секс-таксиса у самцов тутового и непарного шелкопряда по мере загрязнения биоценозов. Отмечено изменение интенсивности трофотаксиса у потомства особей, выкармливаемых листом растений, выросших на территориях, характеризующихся разным уровнем загрязнения. Предложенные способы биоиндикации закреплены патентами Украины [310; 311; 315; 316; 319; 321; 322]/

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ РАЗВЕДЕНИЯ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Необходимость охраны редких и исчезающих видов насекомых широко обсуждается не только энтомологами-фаунистами и экологами-теоретиками, но и людьми, непосредственно связанными с решением природоохранных задач.

Использование зоокультуры редких насекомых перспективно также в целях поддержания устойчивого состояния естественных популяций в резерватах и переселения этих видов в восстанавливаемые биотопы. Получаемый биоматериал дополнительно может быть использован для пополнения музейных коллекций и изготовления наглядных пособий, необходимых при подготовке специалистов природоохранного профиля.

Как отмечалось ранее (глава 1), несмотря на некоторые успехи, работа по воссозданию искусственных популяций редких и исчезающих видов насекомых находится на стадии становления. Последнее издание Красной книги Украины почти не содержит сведений о разведении насекомых, что и обусловило актуальность наших исследований на примере отдельных «краснокнижных» видов бабочек.

Целью данных исследований было изучение биологических и экологических особенностей и разработка методики разведения в лабораторных условиях видов *Zerynthia polyxena* (Denis et Schiffermuller, 1775) и *Saturnia pyri* (Denis et Schiffermuller, 1775), отнесенных к категории "уязвимых". Отбор исходного материала был проведен в естественных условиях. Яйца поликсены были собраны на кирказоне обыкновенном (*Aristolóchia clematítis* L.) в Харьковской области, коконы грушевой сатурнии – на Крымском полуострове вблизи г. Керчь. Насекомых содержали в садках при оптимальных гигротермических условиях на естественном корме.

В результате проведенного анализа литературных источников установ-

лено, что основной причиной сокращения численности и ареала поликсены является нарушение биотопов в результате хозяйственной деятельности человека: вырубки лесов, выпаса скота и сенокосения, затопления островов и пойм (в результате создания водохранилищ), применения пестицидов, усиления рекреационных нагрузок на биоценозы. Отрицательно влияют на численность вида также резкие колебания уровня воды в водоемах в течение суток, что может привести к гибели гусениц и куколок.

Исчезновение грушевой сатурнии обусловлено уничтожением природных биотопов (кустарников, редколесья, особенно диких розоцветных, и т.д.), применением пестицидов в лесах, парках и садах. Кроме того, этот вид имеет и коммерческое значение, что приводит к его активному отлову в природе.

Таким образом, не оспаривая приоритет сохранения редких и исчезающих видов в естественных условиях обитания, мы считаем необходимым разрабатывать и совершенствовать методики лабораторного содержания данных видов с последующим заселением их в места естественного обитания [237].

Первым этапом наших исследований был поиск и отбор исходного материала для создания лабораторной культуры насекомых.

7.1. Отбор исходного материала для создания лабораторных культур поликсены и грушевой сатурнии

Отбор исходного материала – первый и основной этап создания культуры насекомых. От его успешного проведения зависит эффективность реализации той или иной программы технической энтомологии..

Перед началом разведения насекомых была проведена комплексная оценка целевой эффективности вида, который будет вводиться в культуру. Для этого были изучены биологические характеристики полученного из природы материала (табл. 7.1).

Таблица 7.1

**Биологические характеристики исходного материала
для создания лабораторных культур**

Биологические показатели	Поликсена	Грушевая сатурния
Количество исходного материала (шт.)	64	23
Жизнеспособность яиц, %	73±3,1	89±2,4
Жизнеспособность гусениц, %	37±2,3	54±2,1
Жизнеспособность куколок, %	84±1,2	83±2,7
Индивидуальная плодовитость самок, (шт.)	17±5,3	75±13,9

Как видно из приведенных данных, наиболее уязвимы данные виды на стадии гусеницы. Особенно высокая гибель отмечалась в первом, втором и третьем гусеничных возрастах.

Самки откладывают небольшое количество яиц. Спаривание поликсены происходит днем. При содержании этого вида следует учитывать также несогласованность выхода из куколки самцов и самок. При небольшом количестве особей можно не успеть получить оплодотворенные яйца.

Спаривание грушевой сатурнии начинается в сумерках и продолжается до утра и даже на следующий день. Питание гусениц происходит на кормовом растении в течение солнечного дня у поликсены и в течение суток у грушевой сатурнии.

7.2. Влияние гигротермических факторов на биологические показатели лабораторной культуры поликсены и грушевой сатурнии

Следующим этапом наших исследований было изучение оптимальных гидротермических условий содержания насекомых. Известно, что получение высоко жизнеспособного материала возможно только при условии создания жизненного экологического оптимума для конкретного вида.

Содержание поликсены в течение 3-х поколений в лабораторных

условиях позволило нам предложить следующие режимы выращивания:

- инкубацию яиц проводить при температуре 24°C в чашках Петри;
- содержание гусениц – в садках на букетах кирказона обыкновенного при температуре +24°C;
- влажность воздуха должна составлять 60–70 % как в период инкубации, так и в период выкармливания гусениц.

Рекомендуемый фотопериод составлял: 16 часов – день, 8 – ночь. Освещение осуществлялось лампами дневного света и естественным источником (табл. 7.2). Кормление проводили 3 раза в сутки свежими листьями кормового растения для гусениц младших возрастов, и букетами кормового растения – старших возрастов.

Таблица 7.2

Основные гигротермические условия для развития поликсены и грушевой сатурнии

Показатели	Поликсена	Грушевая сатурния
Температура, °C	24 ± 2	26 ± 2
Влажность, %	60 – 70	40 – 60
Фотопериод, часов (день/ночь)	16/8	16/8

Содержание грушевой сатурнии проводили при температуре 26-28 °C, влажность воздуха составляла 40-60%. Фотопериод: 16 часов – день, 8 – ночь. Яйца инкубировали в чашках Петри. Гусениц I–III возрастов удерживали в пластиковых лотках, давая им резаный лист груши. В дальнейшем (IV возраст), гусениц переводили на букеты из побегов груши. Корм задавали по мере поедания.

Действие температуры и влажности на кормовой субстрат насекомых фитофагов при разведении проявляется только в регулировании длительности его пригодности для питания [124]. Таким образом, в условиях разведения действие оптимальных гидротермических факторов в ряде случаев может приводить к некоторому снижению жизнеспособности и

продуктивности культуры насекомых. Это обусловлено некоторой коррекцией в прохождении стабилизирующего отбора в искусственных популяциях.

В природе свет влияет на продолжительность развития и число поколений насекомых, их плодовитость и поведение. В условиях лабораторного разведения действие светового фактора проявляется реже, чем в природе, поскольку в искусственных условиях индивидуальные возможности насекомых ограничены, особенно в реализации приспособительных реакций. Часто световой фактор находится в диспропорции с изменением суточных температур и возрастными потребностями вида. Последнее приводит к нежелательным изменениям эндокринных процессов, нарушениям диапаузы, общей жизнеспособности и продуктивности популяции, а некоторые виды проявляют высокую чувствительность к уровню освещённости, равномерности и направленности света [599].

Поэтому при разведении насекомых необходимо учитывать, что свет может вызывать как стимулирующее, так и подавляющее действие на жизнеспособность культуры, действуя на характер эндокринных процессов. В связи с этим, необходима оптимизация лабораторного материала при разведении.

Оптимизация является одним из важных этапов культивирования насекомых с целью получения более жизнеспособного материала. Известным приемом повышения жизнеспособности культур насекомых является использование переменных температур при содержании гусениц [48]. Переменные температуры способствуют повышению плодовитости имаго и жизнеспособности потомства.

С целью оптимизации биоматериала было исследовано влияние переменных температур на сроки развития и жизнеспособность гусениц поликсены и грушевой сатурнии. Опыт включал 2 варианта. В первом гусениц содержали при постоянной температуре. Во втором варианте

температуру содержания снижали ночью до +18 °С. В результате проведенных исследований установлено, что переменные температуры положительно повлияли на жизнеспособность гусениц обоих видов бабочек и не оказали влияния на продолжительность их развития (табл. 7.3).

Таблица 7.3

Влияние температурных условий содержания на жизнеспособность и продолжительность развития поликсены и грушевой сатурнии

Показатели	Поликсена		Грушевая сатурния	
	постоянная	переменная температура	постоянная	переменная температура
Жизнеспособность гусениц, %	37±2,3	41,6±1,2*	54±2,1	65,3±1,5*
Продолжительность развития, сутки	31±4	33±3	47±5	46±4

* $p < 0,05$ (по t-критерию Стьюдента)

Жизнеспособность поликсены при содержании в условиях переменных температур значимо выросла на 4,6 % по сравнению с вариантом содержания при постоянной температуре. Жизнеспособность грушевой сатурнии повышалась на 11,3 % в варианте культивирования гусениц с при переменных температурах.

7.3. Влияние корма как фактора среды при разведении насекомых

Известно, что кормовой фактор может оказывать регулирующее (зависящее от плотности популяций), и модифицирующее (не зависящее от плотности популяций) влияние на динамику численности насекомых.

При искусственном разведении насекомых регулирующая роль кормового фактора существенно меняется. Это связано с необходимостью адаптации отдельных особей к новому корму.

Для выяснения влияния корма на биологические показатели

исследуемых видов нами проведены эксперименты с грушевой сатурнией. Родительское поколение кормили листьями сливы. В дальнейшем были заложены два варианта опыта, в которых дочернее поколение (2 генерации A_1 и A_2) кормили листьями сливы (один вариант) и груши (второй вариант). Несмотря на то, что грушевая сатурния – олигофаг, выращивание родительского поколения на определенном корме влияет на кормовые предпочтения потомства, гусеницы неохотно воспринимают новый корм, что отражается на биологических показателях культуры (табл. 7.4).

Таблица 7.4

**Влияние качества корма на биологические показатели потомства
лабораторной культуры грушевой сатурнии**

Показатели	Родительское поколение, A_0 , слива	Дочернее поколение, A_1 , слива / A_2 слива	Дочернее поколение, A_1 , груша / A_2 груша
Жизнеспособность, %	67,5±1,2	69,3±2,1 / 66,7±1,4	49,5±1,8* / 64,2±1,3
Продолжительность развития, сутки	49±2	47±3 / 49±2	46±4 / 49±2
Индивидуальная плодовитость, шт..	79±13	58±17 / 83±15	74±16 / 81±9

* $p < 0,05$ (по t-критерию Стьюдента)

В результате исследований установлено, что дочернее поколение (A_1) *Saturnia pyri* отдает предпочтение тому кормовому растению, на котором развивалось родительское поколение. Жизнеспособность культуры при переводе на другой корм снижалась на 18 %. Однако благодаря трофической пластичности вида уже в следующем поколении (A_2), показатель жизнеспособности повысился и достиг среднего популяционного уровня (64 %). Продолжительность развития гусениц и индивидуальная плодовитость бабочек при этом значимо не изменились.

Поликсена – монофаг, что и обуславливает ее уязвимость в естественных условиях обитания. Лабораторное культивирование также

может быть лимитировано наличием корма. Поэтому для эффективного культивирования данного вида необходимо поддерживать посадки кирказона, создавая микрозаказники в местах его произрастания.

7.4. Влияние плотности содержания на жизнеспособность культур поликсены и грушевой сатурнии

Физиологическое состояние особей, их жизнеспособность, продуктивность, внутривидовые и биоценозные взаимоотношения во многом определяются плотностью популяций.

Культура насекомых при разведении чрезвычайно чувствительна к повышению плотности особей. Как показывает опыт технической энтомологии, избежать некоторого "компромиссного" повышения плотности культуры при разведении часто бывает невозможным, так как биологически оптимальная плотность популяции, определяемая для каждого вида экспериментально (с учетом особенностей онтогенеза), не совпадает с экономически приемлемой. Именно поэтому изучение влияния уплотненного содержания на биологические показатели особей является одной из задач при разработке методики культивирования насекомых. Так, показано, что гусеницы *Inachis io* L. живут большими группами и, в отличие от многих других видов чешуекрылых, не страдают от скученного содержания [188]. Напротив, оптимальными условиями для них является содержание крупной колонии гусениц [380; 594].

Наши наблюдения показали, что поликсена в инсектарии достаточно чувствительна к плотности содержания. Даже при полной обеспеченности кормом повышение плотности культуры в первом возрасте приводит к росту смертности и снижению общей жизнеспособности. Отмеченное явление обусловлено тем, что в природе пространственная структура популяции данного вида имеет относительно агрегированный характер. На кормовое растение бабочка откладывает по несколько яиц, чем обеспечивает

оптимальное пространственное распределение будущих личинок. В условиях техноценоза этого не происходит, что приводит к нарушению свойственного виду пространственного распределения особей и вызывает необходимость в их дополнительной адаптации. Это, в свою очередь, отрицательно влияет на биологические показатели культуры.

Нами исследовано влияния уплотненного содержания гусениц на жизнеспособность культур поликсены и грушевой сатурнии. В результате было установлено, что увеличение плотности содержания гусениц поликсены до 5 особей на ветку длиной 30 см приводит к торможению развития с последующей гибелью в среднем до 40 % особей. При этом гусеницы перестают потреблять пищу и умирают от голода (табл. 7.5). Существенную роль в снижении жизнеспособности и плодовитости культуры играет раздражимость особей при их контакте, что в природе приводит к миграции. При разведении, вследствие невозможности миграции, создается стрессовое состояние и нарушается этологическая структура популяции.

Таблица 7.5

**Влияние плотности содержания на биологические показатели
грушевой сатурнии и поликсены**

Вид	Жизнеспособность гусениц, %	
	оптимальные условия содержания	содержание с повышенной плотностью
Грушевая сатурния	54±2,3	51±2,1
Поликсена	37±2,3	14,8±2,3*

* $p < 0,05$ (по t-критерию Стьюдента)

При изучении влияния плотности на жизнеспособность грушевой сатурнии показано, что вид не чувствителен к содержанию с повышенной плотностью при достаточном количестве корма. При недостатке корма гусеницы наносят друг другу повреждения, что может привести к снижению жизнеспособности культуры. Проведенные нами исследования дают основание утверждать, что возобновлению природных популяций поликсены

может способствовать только увеличение численности и площадей кормового растения. В связи с невысокой индивидуальной плодовитостью самок (до 30 яиц), низкой жизнеспособностью гусениц (до 37 %) и невозможностью вида мигрировать он становится крайне уязвимым при сокращении ареала кормового растения.

Что касается грушевой сатурнии, то в связи с тем, что этот вид, как элемент биоценозов охраняется во многих заповедниках Юга Украины, целесообразно проводить его выращивание и заселение на территории охраняемых объектов. Во избежание отлова вида в природе возможно использование материала, культивируемого в лабораторных условиях,

7.5. Выводы к главе

В ходе проведенных исследований показана возможность успешного культивирования видов, занесенных в Красную книгу Украины, а подобранные гидротермические режимы позволяют получать максимальное количество биологического материала для дальнейшего выпуска особей в естественные биоценозы, что может способствовать поддержанию численности «уязвимых» видов.

1. Выращивание гусениц при переменных температурах приводит к увеличению показателей жизнеспособности.

2. Повышение плотности содержания снижает жизнеспособность лабораторной культуры поликсены на 22 %.

3. Лабораторная культура грушевой сатурнии при достаточном количестве корма мало чувствительна к плотности содержания. Переход потомства в культуре грушевой сатурнии на другой кормовой субстрат по сравнению с родительским поколением приводит к снижению жизнеспособности особей на 18 %.

ВЫВОДЫ

В результате многолетних комплексных исследований впервые теоретически обоснована и экспериментально подтверждена возможность использования гомеостатических свойств искусственных популяций насекомых для управления их структурными параметрами с целью оптимизации жизнеспособности и продуктивности биоматериала.

1. Искусственные популяции насекомых, несмотря на априори пониженную гетерогенность, сохраняют структурную организацию, способны к саморегуляции и функционируют по принципу обратной связи, благодаря существованию разнокачественных групп особей в составе пространственной, половой, возрастной, экологической и генетической структуры.

2. Механизмы поддержания гомеостаза искусственных популяций насекомых, при нарушении и восстановлении пространственной структуры, имеют свои видоспецифические различия и происходят:

- у адаптированного к условиям техноценоза тутового шелкопряда (полная domestикация) – за счет изменения половой структуры в сторону увеличения самок, что приводит к увеличению численности;
- у непарного шелкопряда и зерновой моли (не доместифицированных видов) – за счет увеличения индивидуальной плодовитости самок.

Во всех вариантах зарегистрирован рост гетерогенности в следующем поколении, способствующий восстановлению оптимальных структурных параметров культур насекомых.

3. Экспериментально установлена экологическая разнокачественность культуры тутового шелкопряда по отношению к корму. До 30% особей в популяции реагируют на нетипичный для вида корм и имеют низкую жизнеспособность. Обеспечение стабильной численности такой группы осуществляется за счет их повышенной плодовитости в сравнении с показателями группы, реагирующей на традиционный корм.

4. Установлено, что чувствительность особей к действию стресс-факторов дифференцирована по полу, что способствует сохранению половой структуры и обеспечивает оптимальную численность популяции. Соотношение полов культуры тутового шелкопряда значительно меняется на разных этапах онтогенеза: первичное – в пользу самцов, вторичное соотношение – тенденция к увеличению самок, третичное – значимое увеличение доли самок. Дифференцированную реакцию самцов и самок на способы оптимизации структурных параметров необходимо учитывать для успешной реализации программ разведения насекомых.

5. Длительная оптимизация культур насекомых по жизнеспособности «включает» механизмы саморегуляции и снижает эффективность программы разведения. В случае отбора высокожизнеспособных особей уже на ранних этапах селекции (в 4-м поколении) рост жизнеспособности прекращается, снижаются плодовитость самок и доля высокожизнеспособных особей в популяции. Реакция на отбор на пониженную жизнеспособность регистрируется в течение 2-х поколений, после чего увеличивается общая численность популяции и доля самок, что предотвращает наступление кризисной ситуации. После прекращения отбора параметры популяции восстанавливаются до контрольного уровня.

6. Уровень жизнеспособности искусственных популяций насекомых (при содержании в песимальных и оптимальных условиях) является интегральным показателем, отражающим уровень адаптированности культур. Снижение жизнеспособности при культивировании стимулирует проявление механизмов поддержания гомеостаза.

7. Установлено и экспериментально подтверждено общебиологическое правило прямой зависимости интенсивности таксисов насекомых от уровня жизнеспособности популяции ($r = 0,976$; $p > 0,99$): особи с высокой интенсивностью проявления таксисов более жизнеспособны и обеспечивают выживание популяции в меняющихся условиях.

8. Интенсивность проявления таксисов, как критерий уровня жизнеспособности популяции, целесообразно использовать для прогнозирования динамики численности, жизнеспособности, определения степени гетерозиготности, отбора исходного материала для закладки лабораторной культуры различных видов насекомых, а также для выбора наиболее перспективных пород тутового шелкопряда для промышленного производства.

9. Предложен подход, включающий 6 основных направлений оптимизации структурных параметров искусственных популяций насекомых с учетом механизмов поддержания популяционного гомеостаза и 13 экспериментально апробированных способов оптимизации. Внедрение этих способов позволяет повысить биологические и хозяйственноценные показатели культур насекомых (жизнеспособность на 2,8–25 %%, продуктивность – на 8–27 %%).

10. Жизнеспособность гусениц тутового и непарного шелкопрядов, а также интенсивность их секс- и трофотаксисов значительно снижаются при увеличении техногенного загрязнения окружающей среды. Установленная зависимость позволяет использовать гусениц-мурашей тутового шелкопряда, как универсальный и доступный тест-объекта биоиндикации для определения наличия инсектицидов, а также солей тяжелых металлов в почве и воде.

11. Экспериментально доказана возможность успешного культивирования редких и исчезающих видов насекомых на примере *Zerynthia polyxena* та *Saturnia pyri*. Разработаны способы оптимизации условий их разведения с использованием переменных температур, что значительно ($p < 0,05$) повышает жизнеспособность популяций (для поликсены на 4,6 %, для грушевой сатурнии – на 11,3 %) по сравнению с контролем и позволяет получать максимальное количество биоматериала для решения природоохранных задач.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПРОИЗВОДСТВУ

1. При реализации программ технической энтомологии рекомендуется:

- учитывать изменения структурных параметров и проявление гомеостатических свойств, присущих искусственным популяциям насекомых, для повышения эффективности оптимизации культур по жизнеспособности и продуктивности;

- осуществлять отбор личинок по интенсивности хемотаксиса на традиционный кормовой раздражитель с последующей выкормкой на оптимальной площади для вывода биоматериала из стресс-ситуации, вызванной увеличением плотности содержания;

- применять отбор личинок по интенсивности хемотаксиса для получения исходного материала при закладке культур насекомых.

2. В программах массового разведения тутового шелкопряда целесообразно:

- применять отбор бабочек-самок с максимальной продолжительностью жизни с целью повышения хозяйственно-ценных показателей пород;

- отбраковывать гусениц-мурашей по реакции предпочтения на нетрадиционный кормовой раздражитель при производстве племенного материала.

3. Для повышения эффективности программ биометода защиты растений с целью поддержания племенных линий целесообразно отбирать:

- особей непарного шелкопряда, окукливающихся в верхней части инсектария, с целью повышения жизнеспособности потомства;

- особей зерновой моли, развивающихся в нижних слоях зерна, для повышения конкурентоспособности и жизнеспособности культуры при разведении.

4. При реализации программ природоохранного направления:

– использовать гусениц-мурашей тутового шелкопряда как тест-объект биоиндикации для оценки уровня загрязнения окружающей среды инсектицидами и солями тяжелых металлов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Абдурахманов А. Влияние качества корма на усвояемость и продуктивность тутового шелкопряда : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. с.-х. наук : спец. 16.00.10 „Энтомология” / А. Абдурахманов. – Ташкент, 1967. – 30 с.
2. Авт. свид. № 400851. Корм для разведения зерновой моли / А. З. Злотин, И. А. Тремль, А. И. Ковалик. – 1975, Бюлл. № 7.
3. Адашкевич Б. П. Разведение зерновой моли на биофабриках / Б. П. Адашкевич // Сельское хозяйство Узбекистана. – 1987. – № 4. – С. 39–40.
4. Адашкевич Б. П. Стандартизация энтомофагов / Б. П. Адашкевич // Защита растений. – 1988. – № 10. – С. 16.
5. Азимова Г. Д. Использование некоторых кормовых растений для питания гусениц тутового шелкопряда / Г. Д. Азимова. // “Интродукция нетрадиционных и ряда сельскохозяйственных растений” : матер. Всерос. науч.-произв. конф. – Пенза, 1998. – Т. 3. – С. 19-20.
6. Айала Ф. Современная генетика в 3-х томах / Ф. Айала, Дж. Кайгер; пер. с англ. – Т. 2. – М. : Мир, 1988. – 368 с.
7. Акименко Л. М. Отбор высоко жизнеспособных семей по чувствительности гусениц к низким температурам / Л. М. Акименко, А. З. Злотин, М. Е. Браславский // Шелководство. – 1977. – № 4. – С. 11–12.
8. Алексеев В. Р. Роль хеморецепции в формировании устойчивой популяции *Daphnia longispina* (модельные эксперименты) / В. Р. Алексеев, Т. И. Казанцева // Общая биология. – 2015. – Т. 76, № 5, сентябрь-октябрь, – С. 377–389.
9. Алексеев М. А. Исследование скорости развития резистентности к авермектинам в лабораторных условиях на примере комнатной мухи, *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae) : дис. ... кандидата биол. наук : 03.00.09 / М. А. Алексеев. – Москва, 2009. – 143 с.

10. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях : учебное пособие / Ю. П. Алтухов. – [3-е изд. перераб. и доп.]. – М. : ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
11. Андреева Е. М. Показатели роста, развития и питания у гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от суммы эффективных температур, необходимой для реактивации после диапаузы / Е. М. Андреева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – СПб. : СПбГЛТА, 2011. – Вып. 196. – С. 4–11.
12. Анисимов А. И. Клещи из рода *Amblyseius* для биологической борьбы с трипсами в теплицах / А. И. Анисимов, С. А. Доброхотов // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины. – 2007. – С. 11-12.
13. Апробація способів біоіндикації екологічного стану Донбасу / [Беспалова С.В., Горецкий О.С., Глухов О.З та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межведомственный сборник научных работ. – Донецк : ДонНУ, 2008. – Вып. 8. – С. 24–34.
14. Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв / Е. В. Аринушкина. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – 487 с.
15. Артамонова В. С. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях : доказательство ведущей роли отбора в эволюции / В. С. Артамонова, А. А. Махров // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 3. – С. 310–324.
16. Астауров Б. Л. Действие высоких температур на грену шелковичного червя / Астауров Б. Л., Беднякова Т. А., Верейская В. М. [и др.] / – М. : изд-во АН СССР, 1962. – 126 с.
17. Астауров Б. Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда : экспериментальное исследование / Б. Л. Астауров. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 136 с.
18. Астауров Б. Л. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль / Б. Л. Астауров. – М. : Наука, 1968. – 102 с.

19. Афонина В. М. Влияние переменных температур на развитие зерновой моли / В. М. Афонина, В. Б. Ченышев : сборник "Трихограмма (биология, разведение, применение) // 111 Всесоюзное Совещание по трихограмме, (11-16 марта 1991 г.) : тезисы докл. – М., 1991. – С. 53–55.

20. Барсов В. А. Перспективы введения в зоокультуру редких и исчезающих видов насекомых степной зоны Украины / В. А. Барсов, Е. Л. Воробейчик // I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры. – М., 1986. – Ч. 2. – С. 10–11.

21. Бахвалов С. А. Роль трофического фактора в динамике численности насекомых : анализ проблемы / Бахвалов С. А., Бахвалова В. Н., Мартемьянов В. В. // Успехи соврем. биол. – 2006. – Т. 126, № 1. – С. 49–60.

22. Бачинська Я. О. Оптимізація структури культур лускокрилих комах для програм біологічного методу захисту рослин : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 16.00.10 „Ентомологія” / Я. О. Бачинська. – Харків, 2005. – 19 с.

23. Бачинская Я. А. Оптимизация пространственной структуры культур непарного шелкопряда, *Limantria dispar* L. (Lepidoptera: Lemantriidae) и зерновой моли, *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera: Gelechiidae) / Я. А. Бачинская, А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // Изв. Харьк. энт. об-ва. – 2003 (2004). – Т. XI, вып. 1–2. – С. 197–202.

24. Бачинская Я. А. Разработка приемов оптимизации пространственной структуры культур насекомых / Я. А. Бачинская, А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина. // Вісник Полтавської державної аграрної академії. – 2004. – № 4. – С. 29–34.

25. Бачинская Я. А. Оптимизация пространственной структуры популяции тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. / Я. А. Бачинская, Т. Ю. Маркина // Изв. Харьк. энт. об-ва. – 2002. – Т. XI, вып. 1–2. – С. 190–192.

26. Без'язична О. В. Шовковичний шовкопряд як біоіндикатор для визначення залишків інсектицидів у субстратах / О. В. Без'язична,

О. З. Злотін, В. О. Головка. – Х. : РВП "Оригінал", 1997. – 87 с.

27.Белецкий Е. Н. Массовые размножения насекомых. История, теория, прогнозирование / Е. Н. Белецкий. – Харьков : Майдан, 2011. – 172 с.

28.Белковый и аминокислотный состав куколок китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.M.) / [Денисова С. И., Шейбак В. М., Абакумова О. Ю. и др.] // Весн. Вісб. дзярж. ун-та. – 2007. – №1. – С. 143–149.

29.Бельченко В. В. Утилізація відходів виробництва ентомологічного препарату трихограми / В. М. Бельченко, В. С. Таргоня, Л. С. Саркісян // Зб. наук. праць УкрНДІПВТ ім. Л. Погорілого. – Дослідницьке. – 2008. – Вип. 12 (26). – С. 34–37.

30. *Беляев Д.К.* Генетика и проблемы селекции животных // Генетика. 1966. № 10. С. 36–48.

31.Белякова Н. А. Пути повышения экологической пластичности энтомофагов в условиях современных технологий растениеводства / Н. А. Белякова // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины. – 2007. – С. 30–31.

32. Беньковская Г. В. Стресс-реакция как механизм реализации адаптивного потенциала особей и популяций насекомых : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.09 – "Энтомология"; 03.00.15 – "Генетика" / Г. В. Беньковская. – Новосибирск, 2009а. – 40 с.

33. Беньковская Г.В. Репродуктивные показатели и продолжительность жизни при отборе на раннее и позднее репродуктивное усилие в лабораторных линиях комнатной мухи / Г.В. Беньковская // Материалы V съезда ВОГиС. М., 2009b. – Ч.1. – С.66.

34. Беньковская Г. В. Ассортативность спаривания и поддержание внутривидового полиморфизма в природных популяциях и лабораторных культурах насекомых / Г. В. Беньковская, Ю. М. Никоноров // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, № 6, март – апрель. – С. 421–428.

35. Беньковская Г. В. Защитные реакции при тепловом стрессе в

онтогенезе колорадского жука и участие в них системы метаболизма катехоламинов / Г. В. Беньковская, Е. С. Салтыкова, А. Г. Николенко. // Энтомологические исследования в Северной Азии : материалы VII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоол. конф.) ; 20-24 сент. 2006 г. – Новосибирск. – 2006. – С. 314–316.

36. Беньковская Г.В. Адаптивная достоверность формирующейся устойчивости к стрессорам разного типа в лабораторных популяциях комнатной мухи / Г.В. Беньковская, М.П. Соколянская // Экология. 2010. Т. 41. № 3. С. 264–268.

37. Березин М. В. Тенденции и перспективы развития коллекций беспозвоночных в Восточной Европе и Сибири / М. В. Березин // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков и инсектариумов : мат. Четвертого Междунар. семинара, (г. Москва, 18–23.10.2010 г.). – М. : Московский зоопарк, 2011. – С. 19–24.

38. Березин М. В. О проведении Пятого Международного семинара ЕАРАЗА "Беспозвоночные в коллекциях зоопарков и инсектариумов" в Черкасском городском зоопарке Украины / М. В. Березин // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков и инсектариумов : материалы Пятого Междунар. семинара ; Черкасский зоопарк, (г. Черкассы, Украина, 7–12 октяб. 2013 г.). – М. : Московский зоопарк, Анкил, 2014. – 168 с.

39. Березина Е. С. Популяционная структура, особенности поведения и морфологии свободноживущих собак и кошек и современное эпизоотическое и эпидемическое значение этих животных при бешенстве, токсокарозе и токсоплазмозе : автореф. дис. на соискание учен. степени докт. биол. наук : 03.02.08 „Экология” / Е. С. Березина. – Новосибирск, 2013. – 40 с.

40. Берлов О. Э. Биология развития *Carabus (Acortolabrus) Lopatini* (Coleoptera, Carabidae) в лаборатории / О. Э. Берлов, Э. Я. Берлов // Зоол. Журнал. – 1992. – Т. 71, вып. 6. – С. 151–153.

41. Берлов Э. Я. Заметки о крымской жужелице *Carabus (Procerus) Scabrosus tauricus* (Coleoptera, Carabidae) / Э. Я. Берлов, О. Э. Берлов, // Иркутск, Вестник ИГСХА, 1997. – Вып. 7. – С. 37–40.
42. Бигон М. Экология: особи, популяции, сообщества / М. Бигон, Дж. Л. Харпер, С. Р. Таунсенд. – Т. 1. – М. : Мир, 1989. – 667 с.
43. Биогенные амины как нейрогормоны регулируют репродуктивную функцию *Drosophila* / [Раушенбах И. Ю., Карпова Е. К., Грунтенко Н. Е. и др.] // Онтогенез. – 2007. – Т. 38. – № 1. – С. 52–58.
44. Биологический контроль окружающей среды : биоиндикация и биотестирование. – [Второе издание исправленное]. – М. : Академия, 2009. – 288 с.
45. Біоіндикація харчової безпеки плодів шовковиці білої (*Morus alba*) за допомогою шовковичного шовкопряда (*Bombyx mori* L.) / [Маркіна Т. Ю., Суханова І. П., Бровді А. А., Суханов С. В. // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2011. – Вип. 13. – С. 141–147.
46. Богаутдинов Н. Г. Влияние инфракрасных лучей на рост и развитие тутового шелкопряда / Н. Г. Богаутдинов, Н. В. Полянский, К. Н. Ярославцева // Тр. САНИИШ.— 1973.—Вып. 8.— С. 15—16.
47. Бойчук Ю. Д. Принципи і методи добору вихідного матеріалу для культивування комах : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.09 „Ентомологія” / Ю. Д. Бойчук. – Харків, 1996.– 25 с.
48. Бондаренко Ю. В. Біологічні основи оптимізації життєдіяльності культур комах під дією змінних температур на прикладі лускокрилих : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.09 „Ентомологія” / Ю. В. Бондаренко. – Харків : ХДПУ, 1999. – 18 с.
49. Бортнік Л. Н. Екологічна оцінка урболандшафтів у системі ґрунт – рослина на прикладі м. Харкова. : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 „Екологія” / Л. Н. Бортнік. – Дніпропетровськ : ДНУ, 1999. – 19 с.
50. Букварева Е. Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем /

Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125, № 4. – С. 337–347.

51. Булгаков Г. Н. Контроль природной среды, как совокупность методов биоиндикации, экологической диагностики и нормирования / Г. Н. Булгаков // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. Обзорная информация. – ВИНТИ, 2003. – № 4. – С. 33–70.

52. Бутовский Р. О. К вопросу о распределении тяжелых металлов в трофических цепях наземных членистоногих / Р. О. Бутовский // Агрохимия, 1994. – № 5. – С. 66–73.

53. Вайсерман А. М. Влияние рентгеновского облучения в раннем онтогенезе на жизнеспособность и продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* / А. М. Вайсерман, Н. М. Кошель, В. П. Войтенко // Проблемы старения и долголетия. – 2000. – Вып. 9, № 1. – С. 33–41.

54. Васильева Л. А. Динамика ответов на отбор и анализ причин селекционного плато в популяциях *Drosophila melanogaster* / Л. А. Васильева, З. С. Никоро // Генетика. – 1976. – Т. 12, № 4. – С. 1573–1583.

55. Вахрушев В. Концепции введения широкого плавунца *Dytiscus latissimus* L., 1758 (Coleoptera : Dytiscidae) в зоокультуру.) : межвед. сб. науч. и науч.-метод. тр., Московский зоопарк / Вахрушев В. // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков и инсектариюв : мат. Четвертого Междунар. семинара, (Москва, 18–23.10.2010 г.) – М. : Московский зоопарк, 2011. – С. 73.

56. Визначення меж чутливості біоіндикаторів до дії стресору за різних температурних умов / [Злотін О. З., Маркіна Т. Ю., Єгорова О. А. та ін.] // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2011. – Вип.13. – С. 128–140.

57. Визначення нормованих параметрів біоіндикаторів для екологічного моніторингу / [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Злотін О. З. та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межведомств. сб. науч. работ. – Донецк : ДонНУ, 2012. – № 1 (12). – С. 41–56.

58. Визначення порогів чутливості біоіндикаторів на дію екологічно несприятливих факторів середовища [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Глухов О. З. та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межведомств. сб. науч. работ. – Донецк : ДонНУ, 2010. – № 1 (10). – С. 9–26.

59. Використання шовковичного шовкопряда як біоіндикатору для визначення залишків інсектицидів у навколишньому середовищі : методичні рекомендації / [Злотін О. З., Головкин В. О., Без'язична О. В., Чепурна Н. П.]. – Харків : РВП «Оригінал», 1996. – 32 с.

60. Використання нових біостимуляторів на племінних та промислових вигодовлях шовковичного шовкопряда / [Злотін О. З., Ісиченко Н. В., Садовська Л. М., Маркіна Т. Ю.] // Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : зб. наук. праць. – 2009. – Вип. 19. – Ч. 1. – С. 115–121. – (Сільськогосподарські науки).

61. Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых / Г. А. Викторов // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, № 3. – С. 361–372.

62. Вилкова Н. А. Пищевая ценность сортов и ее значение в устойчивости растений к вредителям / Н. А. Вилкова, И. Д. Шапиро // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – Л. – 1973. – № 37. – С. 30–40

63. Виноградова Е. Б. Влияние пищи и температуры на репродукцию мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) – популярного модельного объекта биологических исследований / Е. Б. Виноградова // Энтомол. обозрение. – 2009. – Т. 88, № 1. – С. 38–45, 233.

64. Випробування способів біоіндикації економічного стану Донбасу / [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Злотін О. З. та ін.] // Проблеми екології охорони природи техногенного регіону : міжвід. зб. наук. праць ДОНТУ. – 2009. – № 8. – С. 24–33.

65. Влияние биогенных аминов на метаболизм ювенильного гормона в норме и при тепловом стрессе у самцов *Drosophila* / [Раушенбах И. Ю.,

Карпова Е. К., Грунтенко Н. Е. и др.] // Докл. РАН. – 2007. – Т. 413, N 1. – С. 135–137.

66. Влияние корпозина (β -аланинL-гистидин) на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*. / [Юнева А. О., Крамаренко Т. Г., Ветрещак Т. В. и др.] // Бюл. эксперим. биол. и мед. – 2002. – № 6. – С. 646–649.

67. Влияние постоянных и переменных температур на жизненные параметры *Trichogramma evanescens* Westw / [Чернышев В. Б., Гринберг Ш. М., Афолина В. М., Зотова В. А. и др.] // I Всесоюзн. конф. по пром. разведен. насекомых : тез. докл. – М. : МГУ, 1986. – С. 56.

68. Волкова Н. Е. Половое поведение в мутантных линиях *Drosophila melanogaster* в условиях разной плотности популяции / Волкова Н. Е., Шеремет О. Ю., Воровьева Л. И. // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 4. – С. 494–500.

69. Воронцова Н. Л. Биологические особенности зерновой моли на лабораторных популяций / Н. Л. Воронцова // Массовое разведение насекомых. – Кишинев : Штиинца, 1984. – С. 52–55.

70. Гайдук К. В. Добір високо життєздатного біоматеріалу за швидкістю виходу гусениць-мурашів шовковичного шовкопряда на світло при інкубації з затемненням / К. В. Гайдук // Известия Харьк. энтомол. общ-ва. – 2003. – С. 203–204.

71. Гайдук К. В. Диференціація гусениць шовковичного шовкопряда першого віку за реакцією переваги на певний кормовий подразник / Гайдук К. В., Злотін О. З., Маркіна Т. Ю. // Науково-технічний бюлетень. – Харків : Інститут тваринництва УААН, 2003. – № 84. – С. 43 – 46.

72. Гайдук К. В. Особливості харчової спеціалізації комах-фітофагів та їх використання при культивуванні / К. В. Гайдук, Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2005 (2006). – Т. XIII, вып. 1–2. – С. 195–199.

73. Галанова О. В. Оценка и прогнозирование качества пород и

гибридов тутового шелкопряда / О. В. Галанова, А. З. Злотин, В. А. Головки. – Харьков : РИП «Оригинал», 1998. – 80 с.

74. Гар К. А. Методы испытания токсичности и эффективности инсектицидов / К. А. Гар. – М. : Сельхозиздат, 1963. – 217 с.

75. Генсницкий И. П. Контроль физиологического состояния насекомого с помощью ионного "анализатора" / И. П. Генсницкий // I Всесоюз. конф. по промышленному разведению насекомых : тез. докл. – М. : МГУ, 1986. – С. 9–10.

76. Гершензон С. М. Явление реинверсии в половой хромосоме *Drosophila melanogaster*. / С. М. Гершензон : в кн.: Тр. IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов – Харьков – Киев : Госмедиздат, 1931. – С. 337.

77. Гилмур Д. Метаболизм насекомых / Д. Гилмур. — М.: Мир, 1968.— 230 с.

78. Гиляров А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

79. Гниненко Ю. И. Достижения и перспективы биологической защиты леса / Ю. И. Гниненко, В. Л. Мешкова // Лісівництво і агролісомеліорація. – Харків, 2003. – Вип. 104. – С. 207–212.

80. Головки В. А. Система мероприятий по оптимизации технологических процессов разведения тутового шелкопряда, профилактике и борьбе с болезнями / В. А. Головки, А. З. Злотин, И. А. Кириченко. – Харьков : РИП «Оригинал», 1992. – 57 с.

81. Головки В. О. Энциклопедический словарь по шелководству / В. О. Головки, А. З. Злотин, И. А. Кириченко. – Х. : РИП «Оригинал», 1995. – 202 с.

82. Головки В. А. Селекция и контроль качества культур насекомых / В. А. Головки, Н. П. Чепурная, А. З. Злотин. – Х. : Оригинал, 1995. – 174 с.

83. Голубець М. А. Екологічний потенціал наземних екосистем / М. А. Голубець. – Львів : Поллі, 2003. – 180 с.

84. Гомеостаз на различных уровнях организации биосистем / [В. П. Нефедов, А. А. Ясайтис, В. Н. Новосельцев и др.]. – Новосибирск : Наука. – Сиботделение, 1991. – 232 с.

85. Гордеев М. И. Адаптивные стратегии в популяциях малярийных комаров : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.15 „Генетика” / М. И. Гордеев. – Томск, 1997. – 42 с.

86. Горизонтов П. В. Гомеостаз / П. В. Горизонтов. – М. : Медицина, 1981. – 576 с.

87. Грамма В. Н. Методические рекомендации по увеличению численности диких пчел – опылителей люцерны / В. Н. Грамма, В. О. Заговора, Е. Н. Белецкий. – Х., 1976. – 21 с.

88. Греков Д. Проучване влиянието на ювенилния хормон «Манта» върху развитието и продуктивността на копринената пеперуда / Д. Греков // Животновъд. науки.— 1995.— Т. 32, № 3—4.— С. 171—172.

89. Гречаный Г. В. Эколого-генетические основы контроля динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии) : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.15 „Генетика” / Г. В. Гречаный. – Л. : ЛГУ, 1990. – 38 с.

90. Гречаный Г. В. Сезонная изменчивость популяции дрозофилы по асимметрии особей / Г. В. Гречаный, Д. Е. Гавриков, Л. А. Семенова // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 6, ноябрь - декабрь. – С. 471–483.

91. Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и её сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.

92. Гречаный Г. В. Направление отбора в экспериментальных популяциях дрозофилы при циклическом изменении их плотности / Г. В. Гречаный, В. М. Корзун // Генетика. – 1994. – Т. 30, № 3. – С. 349–355.

93. Гречаный Г. В. Плотность населения как фактор регуляции генетической структуры и численности популяций животных.

Фенотипическая изменчивость по реакции особей на увеличение плотности в популяциях дрозофилы / Гречаный Г. В., Корзун В. М., Бабушкина Е. А. // Генетика. – 1989. – Т. 25, № 9. – С. 1578–588.

94. Гречаный Г. В. Колебания численности ящичных популяций дрозофилы и селекционно-генетический механизм их регуляции / Г. В. Гречаный, В. М. Корзун, К. Л. Кравченко // Журн. общей биологии. – 2002. – Т. 63, № 51. – С. 382–392.

95. Гречаный Г. В. Изменение полового состава популяции дрозофилы при динамике численности / Г. В. Гречаный, М. В. Погодаева // Генетика. 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1349–1353.

96. Григорян Р. Д. Симбиотическое усложнение организмов: адаптация и гомеостаз / Р. Д. Григорян. – Киев, 2003. – 22 с.

97. Гринберг Ш. М. Применение трихограммы в борьбе с комплексом вредителей полевых культур (рекомендации). / Ш. М. Гринберг [и др.]. – Москва, ВО «Агропромиздат». – 1990. – 47 с.

98. Гринберг Ш. М. Научные основы биотехнологии производства и применения трихограммы : автореферат дис. на соискание ученой степени доктора биол. наук : спец. 03.00.09 "Энтомология" / Ш. М. Гринберг. – СПб., Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 1991. – 56 с.

99. Гринберг Ш. М. Методика оценки качества трихограммы / Ш. М. Гринберг, Э. М. Менчер, Л. В. Подберезская. – Кишинев, 1979. – 15 с.

100. Гринберг Ш. М. Стандарт на трихограмму в борьбе с совками / Ш. М. Гринберг, Л. В. Подберезская // Трихограмма. – Ч. 2. – Кишинев : "Штиинца", 1980. – С. 32–35.

101. Гринберг Ш. М. Порівняльна оцінка показників якості трихограми, розмножувана на яйцях різних живителів / Ш. М. Гринберг, Л. В. Подберезська // Захист рослин. – 1983. – № 30. – С. 39–41.

102. Гринберг Ш. М. Разработка теста поисковой активности

трихограммы / Ш. М. Гринберг, Л. В. Подберезская., Э. М. Менчер // Сельскохозяйственная биология. – 1983. – № 3. – С. 132–135.

103. Гринберг Ш. М. Об избирательной способности трихограммы / Ш. М. Гринберг, В. Б. Чернышев, В. М. Афонина [и др.] // II Всесоюз. конф. по промышл. развед. насекомых : тез. докл. – М., 1989. – С. 40–41.

104. Гриценко В. В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : 03.00.16 „Экология” / В. В. Гриценко. – Казань, 2008. – 45 с.

105. Гробов Е. М. Применение препарата «Белкозин» для повышения продуктивности зерновой моли на биофабриках / Е. М. Гробов, В. П. Кичеров, А. М. Баргузина // II Всесоюз. совещание по трихограмме : тез. докл. – Кишинев, 1985. – С. 27–28.

106. Груntenко Н. Е. Взаимодействие гонадотропинов и биогенных аминов в контроле адаптации имаго дрозофилы к стрессирующим условиям (генетико-физиологические аспекты) : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.09 „Энтомология”, 03.0015 „Генетика” / Н. Е. Груntenко. – Новосибирск, 2008. – 282 с.

107. Гурьев А., Лопатин Н. Влияние ультрафиолетового облучения гусениц на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда / А. Гурьев, Н. Лопатин // Науч. тр. УСХА. — 1974. — № 88. — С. 76—77.

108. Даньшина Е. В. Новый прием повышения жизнеспособности тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. Путем охлаждения яиц во время диапаузы / Е. В. Даньшина // Изв. ХЭО. – 2000. – Т. VIII, вып. 2. – С. 155–157.

109. Денисова Н. В. Плотность популяций некоторых видов серпокрылых молей (Lepidoptera, Plutellidae) в парке Лесотехнической академии / Н. В. Денисова // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины. – 2007. – С. 61.

110. Денисова С. И. Экспериментальный анализ развития

дендрофильных чешуекрылых в Беларуси : [монография] / С. И. Денисова. – Витебск : изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008. – 291 с.

111. Дешко И. Т. Влияние комбинированных подкормок на продуктивность гусениц тутового шелкопряда / И. Т. Дешко //Шелк.— 1978. — № 3.— С. 14.

112. Дехтярьова О. О. Вплив солей важких металів в листях шовковиці на життєздатність та продуктивність шовковичного шовкопряда / О. О. Дехтярьова, О. З. Злотін // Біологія та валеологія : зб. наук. праць ХНПУ. – 2006. – Вип. 8. – С. 22–28.

113. Джубарев М. Усвояемость шелкопрядами корма, обработанного электроактивной водой / М. Джубарев // Аграр. наука. – 2000. – № 7. – С. 26–27.

114. Дрозда В. Ф. Особенности оогенеза почвенных энтомофагов под действием аэронов / В. Ф. Дрозда, В. Н. Чайка //Сб. тез. междунар. науч.-техн. конф. «Итоги 8 лет работы по ликвидации последствий аварии на ЧАЭС», 1994.— Зеленый мыс, 1994.— С. 234

115. Дубко Л. А. Биологические основы культивирования некоторых видов волнянок (Lepidoptera: Orgyidae) : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09. "Энтомология" / Л. А. Дубко. – М., 1995. – 22 с.

116. Елизаров Ю. К. Специфичность двигательной реакции самцов тутового шелкопряда при раздражении запахом полового аттрактанта / Ю. К. Елизаров, М. Н. Барыбкина // Биологические науки. – 1974. – № 5. – С. 20–22.

117. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем / И. Г. Емельянов. – Киев : ИПЦ «Международный Соломонов университет», 1999. – 168 с.

118. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика случайной изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы / Е. Л. Ермаков // Известия ИГУ. Сер. «Биология. Экология» –

2010. – Т. 3, № 1. – С. 76–85.

119. Ермаков Е. Л. Сезонная динамика структуры природной популяции дрозофилы по количественным признакам : [монография] / Е. Л. Ермаков. – Иркутск : Изд-во Байкал-Инновация, – 2014. – 235 с.

120. Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих / О. А. Жигальский // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1078–1106.

121. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. / [под ред. М. Сулей]. – М. : Мир, 1989. – 224 с.

122. Загоринский А. А. Разведение бражника мертвая голова *Acherontia atropos* (L.) (Lepidoptera : sphingidae) : межвед. сб. науч. и науч.-метод. тр. / А. А. Загоринский, А. В. Сидоров, О. Г. Горбунов // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков и инсектариен : материалы Четвертого Междунар. семинара, (г. Москва, 18-23 октяб. 2010 г.) – М. : Московский зоопарк, 2011. – С. 92–97.

123. Загоринский А. А. Содержание и разведение махаона (*Papiliomachaon*, Lepidoptera, Papilionidae) в искусственных условиях : межвед. сб. науч. и науч.-метод. тр. / А. А. Загоринский, Е. Ю. Ткачева // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков : материалы Второго Междунар. семинара, (Москва, 15-20 нояб. 2004 г.) – М. : Моск. зоопарк, 2005. – С. 83–87.

124. Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых / В. А. Заславский. – Ленинградское отд. : Ин-т зоологии, 1984. – 120 с.

125. Злотин А. З. Влияние плотности популяции и химической обработки корма на развитие *Ocneria dispar* L. при лабораторном разведении / А. З. Злотин // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, № 12. – С. 1809–1812.

126. Злотин А. З. Экспериментальное обоснование методики круглогодичного разведения непарного шелкопряда и рекомендации по использованию в прикладной энтомологии : автореф. дис. на соискание учен.

степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09 „Энтомология” / А. З. Злотин. – Х., 1966. – 22 с.

127. Злотін О.З. Про харчові потреби шовковичного шовкопряда в основних групах поживних речовин / О.З. Злотін // Шовківництво. – 1970. – Вип. 7. – С. 41–46.

128. Злотин А. З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых / А. З. Злотин // Энтомологическое обозрение. – 1981. – Т. 60, № 3. – С. 494–510.

129. Злотин А. З. Разработка и биологическое обоснование приемов повышения жизнеспособности и продуктивности кладки на примере тутового шелкопряда, непарного шелкопряда и зерновой моли : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.00.09 "Энтомология" / А. З. Злотин. – Ленинград, 1982. – 43 с.

130. Злотин А. З. Техническая энтомология : справочное пособие / А. З. Злотин. – К. : Наук. думка, 1989. – 183 с.

131. Злотин А. З. Селекция насекомых / А. З. Злотин // Генетика и селекция насекомых ; Итоги науки и техники. Сер. Энтомология – М. : ВИНТИ, 1990. – Т. 10. – С. 96 – 179.

132. Злотин А. З. Практическое пособие по шелководству. – К. : Урожай, 1991. – 87 с.

133. Злотин А. З. Отбор высоко-жизнеспособных имаго-самцов тутового шелкопряда по чувствительности к бомбиколу / А. З. Злотин, Л. М. Акименко, М. Е. Браславский // Тр. Всесоюз. этномол. об-ва. – 1981. – Т. 63. – С. 185–186.

134. Злотін О. З. Новий тест-об'єкт для біологічної оцінки залишкових кількостей інсектицидів / О. З. Злотін, О. В. Без'язична // Доповіді АН України. – 1994. – № 3. – С. 175–177.

135. Злотин А. З. Отбор исходного материала для лабораторного культивирования насекомых / Злотин А. З., Бойчук Ю. Д. // Вестник зоологии. – 1997. – № 31 (4). – С. 89–93.

136. Злотин А. З. Экология популяций и культур насекомых / А. З. Злотин, В. А. Головкин. – Х. : РИП «Оригинал», 1998. – 231 с.

137. Злотин А. З. Биостимуляторы – как фактор повышения устойчивости и продуктивности тутового шелкопряда : метод. рек. / А. З. Злотин, В. А. Головкин, О. Ю. Мухина. – Харьков : РИП "Оригинал", 1993. – 83 с.

138. Злотін О. З. Біоіндикація стану забруднення вод токсикантами / О. З. Злотін, О. О. Дехтярьова // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2008. – Вип. 10. – С. 175–179.

139. Злотин А. З. Влияние температурного режима инкубации на соотношение самцов и самок тутового шелкопряда по дням выхода из грены / А. З. Злотин, Е. С. Кораблева. – Шелк. – 1970. – № 4. – С. 16–17.

140. Злотин А. З. Новый способ отбора высокожизнеспособного потомства тутового шелкопряда / А. З. Злотин, В. С. Кораблева, Л. М. Акименко // Докл. ВАСХНИЛ. – 1974. – № 3. – С. 30–33.

141. Злотін О. З. Підвищення однорідності коконів тутового шовкопряда за калібром за допомогою відбору гусені, що перша перелиняла / О. З. Злотін, О. С. Корабльова, А. Г. Москальова // Шовківництво. – 1971. – № 8. – С. 32 – 38.

142. Злотин А. З. Еще раз о критериях статуса «краснокнижных» видов насекомых / А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України : зб. наук. праць. – Київ, 2005. – С. 37–39.

143. Злотин А. З. Современное состояние проблемы создания и управления качеством культур насекомых / А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // «Современные проблемы популяционной экологии» : материалы IX междунар. науч.-практ. конф. (Белгород, 2-5 октяб. 2006 г.). – Белгород : Изд-во ПОЛИТЕРРА, 2006. – С. 76–77.

144. Злотін О. З. Сучасний стан і проблеми розвитку технічної ентомології в Україні / О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна // Захист і карантин

рослин. – 2007. – Вип. 53. – С. 327–334.

145. Злотін О. З. Правило залежності інтенсивності прояву таксисів від життєздатності популяцій, на прикладі комах / О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна // Доповіді НАН України. – 2009. – № 1. – С. 137–139.

146. Злотін О. З. Експрес-метод добору вихідного біоматеріалу для створення культур комах / О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна // Український ентомологічний журнал. – 2013. – № 2 (7). – С. 69–72.

147. Злотін О. З. Біоіндикація стану природного середовища : навч. посіб. / О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна. – Х : ХНПУ імені Г.С. Сковороди, 2014. – 114 с.

148. Злотин А. З. Перспективы технической энтомологии в системе органического земледелия / А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // «Фундаментальні та прикладні дослідження в зоології» : матеріали наук.-практ. конф., присвяченої 175-річчю кафедри зоології та ентомології ім. Б. М. Литвинова ХНАУ ім. В. В. Докучаєва (Харків, 21–22 трав. 2015 р.). – Х., 2015. – С. 60–62.

149. Злотін О. З. Новий спосіб прогнозування життєздатності популяцій комах, на прикладі *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). / О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна, Н. В. Ісиченко // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2013. – Вип. 15. – С. 23–29.

150. Злотин А. З. Новые подходы к мониторингу состояния популяций насекомых в экосистемах / А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина, Н. В. Исиченко // Український ентомологічний журнал. – 2014. – № 1 (8). – С. 63–68.

151. Злотин А. З. Словарь-справочник по шелководству / А. З. Злотин, И. Г. Плугару. – Кишинев : Штиинца, 1989. – 286 с.

152. Злотин А. З. Развитие непарного шелкопряда в лабораторных условиях / А. З. Злотин, А. Г. Тремль // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43, № 2. – С. 287–290.

153. Злотин А. З. Лабораторная оценка жизнеспособности непарного шелкопряда / А. З. Злоти А. Г. Тремль // Лесное хозяйство. – 1965. – № 7. –

С. 57.

154. Злотин А. З. Приемы повышения продуктивности зерновой моли /А. З. Злотин, И. А. Тремль, А. И. Ковалик // Докл. ВАСХНИЛ. – 1976. – №. 7. – С. 21–22.

155. Злотин А. З. Общие принципы контроля качества культур насекомых / А. З. Злотин, Н. П. Чепурная // Энтومол. обозрение. – 1994. – Т. 73, вып. 1. – С. 195–199.

156. Злотин А. З. Жизнеспособность популяций и культур насекомых / А. З. Злотин, Н. П. Чепурная // Изв. Харьк. энтومол. об-ва. – 1997.– Т. 5, вып. 1. – С. 146–154.

157. Зуб О. В. Оптимізація фізіологічного стану культури шовковичного шовкопряда / О. В. Зуб ; [за ред. О. З. Злотіна]. – Харків : Гармонія, 2004. – 50 с.

158. Зуб О. В. Комплекс нових прийомів оптимізації фізіологічного стану культури шовковичного шовкопряда // Вісник Полт. держ. аграр. академії. – 2005. – № 1. – С. 129–135.

159. Зуб О. В. Вивчення залежності між інтенсивністю реакції хемотаксису гусениць і ступенем чутливості імаго-самців шовковичного шовкопряда до статевого феромону самок / О. В. Зуб, О. З. Злотін, Л. М. Остапенко // Вісник Харк. нац. аграр. ун-ту. – 2004. – № 5. – С. 24–27.

160. Иванов В. П. Органы чувств насекомых и других членистоногих / В. П. Иванов. – М. : Наука, 2000. – С. 1–279.

161. Икрамов З. Влияние холодной задержки развития гусениц на урожайность и качество коконов / З. Икрамов, О. Тешабаев // Шелк. – 1983. – №4. – С. 9.

162. Ильиных А. В. Методика культивирования непарного шелкопряда (*Osneria dispar* L.) в лабораторных условиях / Ильиных А. В. // Биотехнология.– 1997. – № 9. – № 10. – С. 27–29.

163. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / [Ред. В. М. Захаров, Д. М. Кларк]. – М. : Московское Отделение

Международного Фонда "БИОТЕСТ", 1993. – 68 с.

164. Иобашвили М. Е. К вопросу изучения связи между жизнеспособностью и количеством макронуклеоцитов в гемолимфе тутового шелкопряда / М. Е. Иобашвили // Тр. Тбил. НИИШ. – Тбилиси, 1955. – С. 23–28.

165. Исмагуллаев А. У. Роль магнитного поля в повышении жизнеспособности гусениц тутового шелкопряда / А. У. Исмагуллаев // Продуктивность тутового шелкопряда и пути ее повышения: Тр. ТашСХИ.— 1975.— Вып. 48. — С. 41—48.

166. К вопросу определения объемов обитания энтомокультур в промышленных биотехнологических системах / [В. М. Бельченко, Б. М. Шейкин, А. В. Лешишак, Т. В. Бородавкина] // Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию ; Институт защиты растений : сб. науч. трудов «Защита растений». – г. Несвиж, 2013. – № 37. – С. 161–167.

167. Калініна О. О. Вплив диференційного добору гусениць під час першої линьки на тривалість вигодовлі та основні біологічні показники шовкоковичного шовкопряда / О. О. Калініна, Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // Шовківництво. – 2003. – Вип. 24. – С. 99–105.

168. Калініна О. О. Вплив диференційного добору гусениць під час першої линьки на тривалість вигодовування та основні біологічні показники шовковичного шовкопряда / О. О. Калініна, О. З. Злотін, Т. Ю. Маркіна // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Серія. "Ентомологія та фітопатологія". – 2004. – № 5. – С. 28–31.

169. Киреева И. М. Экология и физиология непарного шелкопряда / И. М. Киреева. – К. : Наук. думка, 1983.– 128 с.

170. Кияк В. Г. Репродуктивна ніша популяції / В. Г. Кияк // Біологічні Студії, *Studia Biologica*. – 2013. – Т. 7, № 3. – С. 233–246.

171. Кияк В. Г. Оцінка стану популяцій рослин за життєвістю / В. Г. Кияк // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку : матеріали наук. конф. (сmt Шацьк, 10-13 верес. 2015 р.). –

Львів : СПОЛОМ, 2015. – С. 13–19.

172. Климова А. А. Выкормка гусениц тутового шелкопряда : методические рекомендации / А. А. Климова, М. Н. Шулика. – Ставрополь, 1984. – 24 с.

173. Князев А. Н. Возможности использования лабораторных культур насекомых в решении современных проблем энтомологии и смежных дисциплин / А. Н. Князев // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков и инсектариумов : мат. Четвертого междунар. семинара, (Москва, 18–23 нояб. 2010 г.). – М. : Московский зоопарк, 2011. – С. 99–100.

174. Ковалев П. А. Гренаж и селекция тутового шелкопряда / П. А. Ковалев, А. А. Шевелева. – Ташкент : Учпедгиз УзССР, 1966. – 191 с.

175. Коваленко-Рудай Н. Н. Динамика показателей жизнеспособности и средней массы кокона культуры тутового шелкопряда при уплотненном способе выкормки / Н. Н. Коваленко-Рудай, А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // Шовківництво. – 2007. – Вип. 26. – С. 59–68.

176. Коваленко-Рудай Н. Н. Динамика биологических показателей гетерогенной смеси пород тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) в ряду поколений / Н. Н. Коваленко-Рудай, Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // VII з'їзд УЄТ (Ніжин, 14-18 серп. 2007 р.) : тези доповідей. – Ніжин, 2007. – С. 57.

177. Коваленко-Рудай Н. Н. Длительный отбор в популяциях тутового шелкопряда / Н. Н. Коваленко-Рудай, Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Живые объекты в условиях антропогенного пресса : материалы X Междунар. науч.-практ. эколог. конф., (Белгород, 15-18 сентяб. 2008 г.). – Белгород : ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008а. – С. 88.

178. Коваленко-Рудай Н. М. Динаміка біологічних показників гетерогенної суміші двох порід шовковичного шовкопряда в ряду поколінь / Н. М. Коваленко-Рудай, Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // Захист і карантин рослин. – 2008b. – Вип. 54. – С. 251–257.

179. Коваленко-Рудай Н. Н. Применение приема оптимизации пространственной структуры тутового шелкопряда, путем уменьшения

выкормочных площадей у пород меченных по полу / Н. Н. Коваленко-Рудай, Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // «Сучасні проблеми ентомології» (Умань, 12-15 жовт. 2010 р.) : тези доп. – Київ : Колобіг. – 2010. – С. 127–128.

180. Ковальчук І.І. Медоносні бджоли та мед – біоіндикатори забруднення навколишнього середовища важкими металами / І.І. Ковальчук, Р.С. Федорук // Біологія тварин.- 2008. - Т.10, №1/2. - С. 24-32.

181. Колтунов Е. В. Экология непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия / Е. В. Колтунов, В. И. Пономарев, С. И. Федоренко. – Екатеринбург : УрО РАН, 1998. – 217 с.

182. Кондорский В. М. Сравнительная оценка эффективности визуального метода определения жизнеспособности яиц непарного шелкопряда / В. М. Кондорский // Вопросы защиты леса. Охрана природы и озеленение городов. – М. : МПТИ, 1982. – Вып. 147. – С. 49–54.

183. Контроль чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. с использованием метода полимеразной цепной реакции в условиях Южного Урала / [Никоноров Ю. М., Беньковская Г. В., Поскряков А.В. и др.] // Генетика. – 1998.– № 11. – С. 1574–1577.

184. Концептуальні підходи до нормування в системі екологічного біомоніторингу / [Беспалова С. В., Злотін О. З., Маркіна Т. Ю. та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межведомств. сб. науч. работ. – Донецк : ДонНУ, 2013. – № 1 (13). – С. 8–15.

185. Коржова В. И. Технология массового разведения *Aphidius colemani* Vier / В. И. Коржова // Защита и карантин раст. – 2008. – № 1. – С. 31–32.

186. Корзун В. М. Плотностно-зависимая трансформация структуры популяций и сообществ насекомых (на примере дрозифилы и блох) : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 00.03.16 "Экология" / В. М. Корзун. – Иркутск, 2007. – 359 с.

187. Королькевич В. И. Оптимизация массового разведения и эффективность паразита *Aphidius colemani* Vier. (Hymenoptera, Aphidiidae) в

защите растений от тлей в теплицах : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 06.01.11 „Защита растений” / В. И. Королькевич. – Санкт-Петербург, 2009. – 139 с.

188. Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии / Ю.П. Коршунов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 424 с.

189. Коротин Н. С. Структурно-функциональный анализ популяций промысловых млекопитающих при антропогенных воздействиях : автореф. дис. на соискание учен. степени доктора биол. наук : спец. 03.02.08 „Экология”, 03.02.04 „Зоология” / Н. С. Коротин. – Екатеринбург, 2013. – 40 с.

190. Кривда Л. С. Влияние изменений структуры популяции на жизнеспособность и продуктивность чешуекрылых насекомых / Л. С. Кривда, А. З. Злотин, Т. Ю. Маркина // „Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах” (Днепропетровск, 17-20 сентяб. 2001 г.) : труды I Междунар. конф. – Днепропетровск : ДНЦ, 2001. – С. 75–77.

191. Кривда Л. С. Вплив змін в структурі популяцій комах на їх життєздатність на прикладі лускокрилих / Л. С. Кривда, Т. Ю. Маркіна // Біологія та екологія : зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2001. – Вип. 4. – С. 87–96.

192. Криволицкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле / Д. А. Криволицкий. – М. : Наука, 1994. – 269 с.

193. Криволицкий В.А. Биоиндикация наземных экосистем по насекомым / В.А. Криволицкий // Проблемы и перспективы общей энтомологии. XIII съезд Русского энтомологического общества: (9–15 сент. 2007 г.): тез. докл. – Краснодар, 2007. – С. 174–176.

194. Кривцов Н. И. Изменчивость и наследуемость хозяйственно-полезных признаков среднерусских пчел / Н. И. Кривцов // С.-х. биология. — 1980. — Т. 15, № 1. — С. 148—150.

195. Кудряков А. В. Простая модель функционально-возрастного

состава пчелиных семей и некоторые ее приложения / А. В. Кудряков // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2006. – Т.8, № 2. – С. 556–563.

196. Куликов А. Влияние плотности популяции на динамику вытеснения рецессивной летальной мутации $L(2)M167^{DTS}$ из экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* / А. Куликов, Ф. Марец, В. Митрофанов // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 3. – С. 326–333.

197. Кучугурова Т. Я. Влияние биостимуляторов на продуктивность тутового шелкопряда / Т. Я. Кучугурова, Р. С. Гребещенко // Шелк.— 1990.— № 1.— С. 16—17.

198. Лабораторная культура павлиноглазки Артемиды / [А. З. Злотин, И. А. Кириченко, А. И. Ковалик и др.]. – Пушкино, 1988. – 9 с.

199. Лакин Г. Ф. Биометрия : учеб. пособ. [для биол. спец. вузов]. / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.

200. Лапу Е. И. Применение энзиматических методов для контроля состояния трихограммы в процессе хранения / Е. И. Лапу, В. А. Шляхтич, И. В. Язловецкий // II Всес. сов. по трихограмме : тез. докл. – Кишинев, 1985. – С. 22–23.

201. Левич А. П. Структура экологических сообществ / А. П. Левич // Научные докл. высш. школы. биол. науки. – 1977. – № 10. – С. 63–74.

202. Левонтин Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин. – М. : Мир, 1978. – 351 с.

203. Легета У. В. Порівняння розвитку когорт *Drosophila melanogaster* Mg. за умов техногенного пресингу / У. В. Легета, О. І. Ситнікова // Екологія довкілля та безпека життєдіяльності. – 2008. – №2. – С. 81–84.

204. Лежнева И. П. Проблемы, возникающие в биологической защите тепличных культур в связи с переходом производства овощей на новые технологии, и пути их устранения на примере регуляции численности тлей / И. П. Лежнева // Овощевод. и теплич. х-во. – 2006. – № 10. – С. 43–50.

205. Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 5–13.

206. Литвенков А. А. Пути и перспективы разведения китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M.) в Беларуси / А. А. Литвенков // Весн. Віцеб. дзярж. ун-та. – 2010. – № 2. – С. 44–47.
207. Личинки *Gydrotea aenescens* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Muscidae) – биологические агенты, ограничивающие численность комнатной мухи на свинофермах и птице фабриках / [Маркина Т. Ю., Леженина И. П., Мищенко А. А., Сумакова О. В.] // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2011. – Т. XIX, Вып. 2. – С. 67–70.
208. Лукьянов О. А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих / О. А. Лукьянов, Л. Е. Лукьянова // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1107–1134.
209. Ляшенко Ю. В. Про можливості відбору вихідного матеріалу по життєздатності шовковичного шовкопряда в різних напрямках та його вплив на гетерогенність популяції / Ю. В. Ляшенко // Шовківництво. – 1999. – № 22. – С. 59–63.
210. Ляшенко О. А. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды : учеб. пособ. / О. А. Ляшенко. – СПб., 2012. – 67 с.
211. Мазохин-Поршняков Г. А. Тропизмы, таксисы и ольфакторная ориентация насекомых / Г. А. Мазохин-Поршняков // Хеморецепция насекомых. – Вильнюс : Мокслас, 1971. – С. 7–71.
212. Мазохин-Поршняков Г. А. Руководство по физиологии чувств насекомых : [под ред. проф. Г. А. Мазохина-Поршнякова]. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1977. – 224 с.
213. Макаренко Г. Н. Влияние качества яиц зерновой моли на разведение златоглазки обыкновенной / Г. Н. Макаренко // Тр. ВИЗР. – 1975. – Вып. 44. – С. 620.
214. Мамедалиева М. А. Исследование поведенческих признаков у мух *Drosophila lummei*, гомозиготных по нуль-аллелю гена эстеразы / М. А. Мамедалиева, Е. В. Полякова, Л. И. Корочкин // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 492–498.

215. Мамедова Ф. Н. Влияние меди, бора и их смеси на накопление белков в теле гусеницы и технологические свойства коконов тутового шелкопряда / Ф. Н. Мамедова // Шелк.— 1970.— № 2.— С. 21–25.

216. Маркина Т. Ю. Использование приема оптимизации культур насекомых при разведении диких видов чешуекрылых / Т. Ю. Маркина // Изв. Харьк. энтомол. об-ва.— 1998.— Т. 6.— Вып. 1.— С. 160—162.

217. Маркина Т. Ю. Новые приемы оптимизации культур насекомых по жизнеспособности и продуктивности / Т. Ю. Маркина // Вестник зоологии. – 2000. – № 14. – С. 206–208.

218. Маркіна Т. Ю. Теоретичне обґрунтування оптимізації структури штучних популяцій комах в умовах розведення / Т. Ю. Маркіна // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2004. – Вип. 6. – С. 20–24.

219. Маркіна Т. Ю. Механізми підтримання гомеостазу штучних популяцій комах / Т. Ю. Маркіна // Загальна і прикладна ентомологія в Україні : тези доп. наук. ентомол. конф., присвяченій пам'яті члена-кореспондента НАН України, доктора біол. наук, професора В.Г. Доліна (Львів, 15-19 серп. 2005 р.). – Львів, 2005. – С. 135–136.

220. Маркина Т. Ю. Механизмы адаптаций искусственных популяций насекомых к меняющимся условиям техноценоза / Т. Ю. Маркина // «Современные проблемы популяционной экологии» : материалы IX Междунар. науч.-практич. конф. (Белгород, 2-5 октяб. 2006 г.). – Белгород : Изд-во ПОЛИТЕРРА, 2006. – С. 119–120.

221. Маркина Т. Ю. Оптимизация структурных параметров искусственных популяций насекомых и их гомеостаз / Маркина Т. Ю. // «Екологія : наука, освіта, природоохоронна діяльність : матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. – К. : Наук. світ, 2007а. – С. 45–46.

222. Маркіна Т. Ю. Вплив спрямованого добору на зміни структурних параметрів штучних популяцій комах / Т. Ю. Маркіна // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2007b. – Вип. 9. – С. 35–42.

223. Маркина Т. Ю. Структурированность параметров искусственных

популяцій насекомых как основа их функциональной устойчивости / Т. Ю. Маркина // VII з'їзд УЄТ (Ніжин, 14-18 серп. 2007 р.) : тези доп. – Ніжин, 2007с. – С. 83.

224. Маркина Т. Ю. Структурированность искусственных популяций насекомых как основа их функциональной устойчивости / Т. Ю. Маркина // Изв. Харьков. энтомол. об-ва.–2007d (2008). – Т. XV, вып. 1–2. – С. 197–200.

225. Маркіна Т. Ю. Вивчення механізмів повернення до вихідного рівня життєздатності штучних популяцій шовковичного шовкопряда / Т. Ю. Маркіна // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2008а. – Вип. 10. – С. 66–73.

226. Маркина Т. Ю. Механизмы саморегуляции структурных параметров популяций тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) при нарушении пространственной структуры / Т. Ю. Маркина // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2008b. – Вип. 1(13). – С. 77–83.

227. Маркина Т. Ю. Динамика структурных параметров при оптимизации пространственной структуры искусственных популяций насекомых / Т. Ю. Маркина // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону : міжвід. зб. наук. праць. – Донецьк : ДонНУ, 2008с. – Вип. 8. – С. 110–118.

228. Маркіна Т. Ю. Життєздатність непарного шовкопряда на різних фазах спалахів масових розмножень та методи її прогнозування / Т. Ю. Маркіна // Лісівництво і агролісомеліорація : зб. наук. праць. – 2008d. – Вип. 113. – С. 260–264.

229. Маркина Т. Ю. Устойчивость и саморегуляция искусственных популяций насекомых / Т. Ю. Маркина // Живые объекты в условиях антропогенного пресса : материалы X Междунар. науч.-практ. эколог. конф. (Белгород, 15-18 сентября 2008 г.). – Белгород : ИПЦ «ПОЛИТЕРРА», 2008е. – С. 123–124.

230. Маркіна Т. Ю. Нові методи оцінки якості культури шовковичного

шовкопряда / Т. Ю. Маркіна // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2009а. – Вип. 11. – С. 67–71.

231. Маркіна Т. Ю. Динаміка життєздатності популяцій (*Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae) за дії добору / Т. Ю. Маркіна // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2009b, вип. 2 (17). – С. 102–108.

232. Маркіна Т. Ю. Изменения структурных параметров популяций тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.: Lepidoptera: Bombycidae) при оптимизации культивирования / Т. Ю. Маркіна // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. – 2009с, вип. 1 (16). – С. 99–105.

233. Маркіна Т. Ю. Методы управления искусственными популяциями насекомых при реализации программ технической энтомологии / Т. Ю. Маркіна // «Сучасні проблеми ентомології» (Умань, 12-15 жовт. 2010 р.): ентомолог. наук. конф. : тези доп. – Київ : Колообіг. – 2010. – С. 103–104.

234. Маркіна Т. Ю. Моніторинг стану популяцій комах за рівнем життєздатності її членів / Т. Ю. Маркіна // Національні природні парки – минуле, сьогодення, майбутнє : матеріали міжнар. наук-практ. конф. до 30-річчя створення Шацького національного природного парку. (Світязь, 23-25 квіт. 2014 р.). – К. : ЦП «КОМПРИНТ», 2014а – С. 282–285.

235. Маркіна Т. Ю. Особливості розведення рідкісних та зникаючих видів комах в лабораторних умовах / Т. Ю. Маркіна // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2014b. – Вип. 16. – С. 37–46.

236. Маркіна Т. Ю. Популяционные подходы к управлению культурами насекомых при разведении в лабораторных условиях / Т. Ю. Маркіна // Современные проблемы энтомологии Восточной Европы : материалы I Междунар. науч.-практ. конф. (Минск, 8-10 сентяб. 2015 г.). – Минск : «Экоперспектива», 2015а. – С. 193–194.

237. Маркіна Т. Ю. Розведення рідкісних комах як шлях до вирішення

природоохоронних завдань / Т. Ю. Маркіна // «Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень» (пгт. Путила, НПП «Черемошський», 24-25 квіт. 2015 р.) : Матеріали наук.-практ. конф. – пгт. Путила, 2015b. – С. 254–256.

238. Маркіна Т. Ю. Оптимізація генетичної структури популяцій на прикладі лускокрилих комах / Т. Ю. Маркіна, Я. О. Бачинська // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2005а. – Вип. 7. – С. 83–93.

239. Маркина Т. Ю. Оптимизация генетической структуры культур чешуекрылых насекомых / Т. Ю. Маркина, Я. А. Бачинская // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах : материалы 3-ей Междунар. науч. конф. – Днепропетровск : изд-во ДНУ, 2005b. – С. 237–239.

240. Маркіна Т. Ю. Використання культур комах у біоіндикаційних дослідженнях / Т. Ю. Маркіна, Я. О. Бачинська // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку (сmt. Шацьк, 10-13 верес. 2015 р.) : матеріали наук. конф. – Львів : СПОЛОМ, 2015. – С. 61-63.

241. Маркина Т. Ю. Оптимизация пространственной и возрастной структур искусственных популяций насекомых в условиях техноценоза / Т. Ю. Маркина, Я. А. Бачинская, О. А. Калинина // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах. : матеріали II Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2003. – С. 133–134.

242. Маркина Т. Ю. Механизмы поддержания гомеостаза в лабораторных популяциях насекомых / Т. Ю. Маркина, Г. В. Беньковская // Экология. – 2015. – № 4. – С. 294–299.

243. Маркина Т. Ю. К вопросу об оптимизации эффектов стимулирования при разведении насекомых / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Изв. Харьк. энтомол. об-ва.— 1997.— Т. 5.— Вып. 1.— С. 162—163.

244. Маркина Т. Ю. Биологические основы оптимизации структуры искусственных популяций насекомых для реализации программ разведения /

Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Приспособление организмов к действию экстремальных экологических факторов. – Белгород, 2002. – С. 47–49.

245. Маркина Т. Ю. Лабораторное разведение насекомых для оценки состояния природных популяций / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // «Фитосанитарное оздоровление экосистем» : матер. II Всерос. Съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 5-10 декаб. 2005 г.), – 2005. –Т. 1. – С. 269–271.

246. Маркина Т. Ю. Динамика структурных параметров искусственных популяций насекомых / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Проблемы и перспективы общей энтомологии : XIII съезд Русского энтомологического общества, (Краснодар, 9-15 сентяб. 2007 г.). : тез. док. – Краснодар, 2007. – С. 216–217.

247. Маркіна Т. Ю. Шовковичний шовкопряд як тест-об'єкт для біоіндикації забруднення довкілля / Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін : матер. Міжнар. науков. конф. присвяченої 50-ти річчю функціонування високогірного біологічного стаціонару Пожижевська (23-27 вересня 2008 р.). – Львів, 2008. – С. 272–273.

248. Маркина Т. Ю. Интенсивность проявления таксисов и жизнеспособность насекомых: общебиологические закономерности / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. – 2010. – Т. XVIII, вып. 2. – С. 66–71.

249. Маркіна Т. Ю. Новий метод визначення гетерозиготності популяцій комах / Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // «Захист рослин у XXI ст. проблеми та перспективи розвитку» (Харків, 14 верес. 2012 р.). : матеріали міжнар. наук.-практ. конф до 80-річчя з дня заснування факультету захисту рослин. – Харків. – 2012а. – С. 47.

250. Маркина Т. Ю. Интенсивность таксисов как критерий жизнеспособности насекомых при культивировании / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Материалы XIV съезда Русского энтомол. общества, (Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г.). – С.-Пб., 2012б. – С. 272.

251. Маркина Т. Ю. Механизмы поддержания разнообразия на популяционном уровне организации биосистем / Маркина Т. Ю., Злотин А. З. // «Біорізноманіття та сталий розвиток», (Сімферополь, 12-16 верес. 2012 р.) : II Міжнар. наук.-практ. конф. : тези доп. – Сімферополь. – 2012с. – С. 298–300.

252. Маркина Т. Ю. Определение границ чувствительности к токсикантам у тутового шелкопряда как тест-объекта биоиндикации. / Т. Ю. Маркина, А.З. Злотин // «Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки» (Белгород, 9-12 октяб. 2012 г.) : м-лы XII Междунар. науч.-практ. конф. – Белгород : БелГУ, 2012d. – С. 130–131.

253. Маркина Т. Ю. О существовании зависимости между уровнем загрязнения экосистем и жизнеспособностью популяций насекомых / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // VIII з'їзд ГО «Українське ентомологічне товариство», (26-30 серп. 2013 р.) : Зб. тез. – Київ. – 2013а. – С. 94.

254. Маркіна Т. Ю. Визначення гетерозиготності природних та штучних популяцій комах/ Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2013b. – Вип. 14. – С. 56–60.

255. Маркина Т. Ю. Прогнозирование жизнеспособности популяций насекомых на примере тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae)) / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Досягнення і перспективи ентомологічних досліджень : матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяченої 70-річчю з дня заснування кафедри ентомології ім. проф. М.П. Дядечка (20-23 трав. 2014). – К. : НУБіП України, 2014а. – С. 79–80.

256. Маркина Т. Ю. Создание чувствительных к действию стресса линий насекомых – биоиндикаторов / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Биоразнообразие и устойчивость живых систем : материалы XIII Междунар. науч.-практ. эколог. конф. (Белгород, 6-11 октяб. 2014 г.). – Белгород : ИД «Белгород» НИУ БелГУ, 2014b. – С. 166–167.

257. Маркина Т. Ю. Жизнеспособность популяций насекомых как

показатель уровня загрязнения окружающей среды при биоиндикационных исследованиях экосистем / Т. Ю. Маркина, О. З. Злотин // Изв. Харьк. Энтомол. о-ва. – 2014с. – Т. XXII, вып. 1–2. – С. 37–43.

258. Маркіна Т. Ю. Основи наукових досліджень у біології : навчально-методичний посібник [для вищих педагогічних закладів освіти] / Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін. – Харків : ХНПУ, 2015. – 103 с.

259. Маркіна Т. Ю. Новый метод прогнозирования жизнеспособности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantridae) / Маркіна Т. Ю., Злотін О. З., Бачинська Я. О. // Екологія – шляхи гармонізації відносин природи та суспільства : міжвуз. наук. конф. (Умань, 23-24 квіт. 2009 р.). : зб. тез. – Умань. – 2009. – С. 14–16.

260. Маркина Т. Ю. Теоретическое и экспериментальное обоснование приемов комплексной оптимизации культур насекомых по жизнеспособности и продуктивности / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин, В. А. Головки. – Харьков : РИП "Оригинал", 2001. – 108 с.

261. Маркина Т. Ю. Новый принцип повышения эффективности целевых программ разведения насекомых / Т. Ю. Маркина, Л. С. Кривда, А. З. Злотин // VI з'їзд Укр. ентомол. товариства, (Біла Церква, 8-11 верес. 2003 р.) : тези доп. – Ніжин : „Наука-сервіс”, 2003. – С. 65.

262. Маркіна Т. Ю. Методи регулювання статеві структури культури шовковичного шелкопряда / Т. Ю. Маркіна, О. А. Пальчик // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. – Харків : ХНПУ, 2006а. – Вип. 8. – С. 50–61.

263. Маркина Т. Ю. Половая структура популяции тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae) под действием стресс-факторов / Т. Ю. Маркина, О. А. Пальчик // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2006b (2007). – Т. XIV, вып.1–2. – С. 162–170.

264. Маркіна Т. Ю. Можливість використання бінарних сполук у боротьбі з непарним шелкопрядом як ефективний спосіб зменшення хімічного навантаження на екосистеми / Т. Ю. Маркіна, О. А. Чумак // Наук.-практ. конф. “Охорона навколишнього середовища та раціональне

використання природних ресурсів” (Донецьк, 15-17 квіт. 2003 р.) : зб. доп. – Донецьк, 2003. – С. 146–147.

265. Марков В. А. О миграциях дубовой зеленой листовертки *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera; Tortricidae) : аналитическое исследование / В. А. Марков // Журн. общей биологии. – 2000. – Т. 61, № 2. – С. 206–219.

266. Марков А. В. Половое размножение насекомых регулируется цитоплазматическими бактериями / А. В. Марков, И. А. Захаров // Онтогенез. – 2005. – Т. 36, № 4. – С. 280–291.

267. Материнский эффект маскирует адаптацию к неблагоприятным условиям и затрудняет дивергенцию у *Drosophila melanogaster* / [А. В. Марков, С. Б. Ивницкий, М. Б. Корнилова и др.] // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, № 6, ноябрь-декабрь. – С. 429–437.

268. Мельников Н. Н. Химия технология пестицидов / Н. Н. Мельников. – М. : Химия, 1974. – 768 с.

269. Метаболическая регуляция двух типов фенолоксидазной активности в онтогенезе комнатной мухи / [Беньковская Г. В., Салтыкова Е. С., Сухорукова О. В., Николенко А. Г.] // Онтогенез. – 2006. – Т. 37, № 2. – С. 142–148.

270. Метелев В. В. Водная токсикология / В. В. Метелев, А. И. Канаев, Н. Г. Дзасохова. – М. : Колос, 1971. – 247 с.

271. Методические рекомендации по разведению кормовых насекомых / [Березин М. В., Компанцева Т. В., Ткачева Е. Ю., Тюрина Е. С.]. – М. : Московский зоопарк, 2008. – 48 с.

272. Мешкова В. Л. Історія і географія масових розмножень комах-хвоєлистогризів / В. Л. Мешкова. – Харків : Майдан, 2002. – 244 с.

273. Мешкова В. Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых / В. Л. Мешкова. – Х. : Планета-принт, 2009. – 382 с.

274. Мешкова В. Л. Масові розмноження соснових пильщиків у насадженнях Луганської області : монографія / В. Л. Мешкова, М. С. Коленкіна. – Х. : Планета-Прінт, 2016. – 180 с.

275. Мешкова В. Л. Адвентивні шкідливі організми в лісах України / В. Л. Мешкова, В. П. Туренко, Г. В. Байдик // Вісник ХНАУ. Серія «Фітопатологія та ентомологія». – 2014. – № 1–2. – С. 112–121.

276. Михайлов Е. Н. Шелководство / Е. Н. Михайлов. – М. : Изд-во сельскохозяйственной литературы, 1950. – 496 с.

277. Молекулярно-биологические методы мониторинга резистентности к инсектоакарицидам в популяциях членистоногих / [Удалов М. Б., Поскряков А. В., Беньковская Г. В., Николенко А. Г.] // Агрохимия. – 2003. – № 6. – С. 81–88.

278. Монастырский А. Л. Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений : Справочник / А. Л. Монастырский, В. В. Горбатовский. – М. : Агро-промиздат, 1991. – 228 с.

279. Мороз М. С. Вплив чисельності батьківської колонії на оптимізацію лабораторної популяції лускокрилих / М. С. Мороз // Науковий вісник Національного аграрного університету. – К. : НАУ, 2002. – Вип. 53. – С. 119–131.

280. Мороз М. С. Биохимическая оценка искусственных питательных сред для выращивания шелкопрядов и других чешуекрылых в производственных и лабораторных условиях / М. С. Мороз, В. П. Кубайчук // Междунар. симпозиум «Актуальные проблемы мирового шелководства. – Харьков, 1992. – С. 67–68.

281. Москалев А. А. Реакція популяцій *Drosophila melanogaster* на хроническое облучение малыми дозами гамма-радиации, продолжительность жизни / А. А. Москалев // Междунар. конф. «Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере», (Сыктывкар, 15–17 сентяб. 1999 г.) : тез. докл. – Сыктывкар, 1999. – С. 150–151.

282. Мошкин М. П. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур / М. П. Мошкин, С. А. Шилова // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 33. – С. 307–320.

283. Мухина О. Д. Биологические основы применения биостимуляторов при культивировании насекомых / О. Д. Мухина, А. З. Злотин, В. А. Головкин — Х.: Оригинал, 1997.— 84 с.

284. Мыйня Р. И. Влияние трофического фантоза на развитие и продуктивность тутового шелкопряда : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. / Р. И. Мыйня. — Кишинев, 1974. — 20 с.

285. Некрасова Л. С. Морфологическая изменчивость имаго кровососущих комаров на техногенных территориях Южного Урала / Л. С. Некрасова // Экология. — 1997. — № 2. — С. 121–125.

286. Непарний шовкопряд у природі і лабораторії : посібник / Злотін О. З., Бойчук Ю. Д., Маркіна Т. Ю. [та ін.] — Харків : РВП «Оригінал», 2000. — 48 с.

287. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* L. на Южном Урале : особенности популяционной динамики и моделирование / [Суховольский В. Г., Пономарев В. И., Соколов Г. И. и др.] // Журнал общей биологии. — 2015. — Т. 76, № 3, май-июнь. — С. 179–194.

288. Никитин А. Я. Динамика численности моно- и гетероклонольных экспериментальных популяций двух видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea) : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.18 „Гидробиология” / А. Я. Никитин. — Иркутск, 1986. — 23 с.

289. Новий підхід до біоіндикації токсикантів у довкіллі / [Горецький О. С., Злотін О. З., Т. Ю. Маркіна., Дехтярова О. О.] // Біологія та валеологія : зб. наук. праць. — Харків : ХДПУ, 2010. — Вип. 12. — С. 125–134.

290. Новиков Е. А. Популяционные механизмы регуляции численности красной полевки : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.08 „Зоология” / Е. А. Новиков. — Новосибирск, 1991. — 17 с.

291. Новосельцев В. Н. Старение насекомых. Результаты экспериментальных исследований и современные концепции / В. Н. Новосельцев, Ж. А. Новосельцев, А. И. Яшин // Успехи геронтологии. —

2000. – №4. – С. 122–131.

292. Новые возможности повышения жизнеспособности и продуктивности дубового шелкопряда (*Antherea pernyi* E.) / [Литвин В. М., Шаламова О. А., Маркина Т. Ю. та ін.] // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. VIII, вып. 1. – С.162–165.

293. Новые методы прогнозирования и повышения жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда / [Шаламова О. А., Шахбазов В. Г., Головкич В. А., Казмирук В. В.] / – Харьков : РИП «Оригинал», 2000. – 118 с.

294. Нуманов М. И. Исследование влияния стероидных ювенильных гормонов и их аналогов на активность молекулярных форм ферментов и продуктивность тутового шелкопряда / М. И. Нуманов, М. М. Хидоятова, В. И. Клименко //Тез. докл. междунар. симпозиума «Актуальные, проблемы мирового шелководства» (Мерефа, 24—28 июня 1991 г.).— Х., 1992.—С.65—66.

295. Нуманов М. И. Влияние электроионизации воздуха в инкубаторе на оживляемость грены и продуктивность тутового шелкопряда / М. И. Нуманов, М. М. Хидоятова, В. И. Клименко //Тр. САНИИШ.— 1989.— Вып. 23.— С. 48—53.

296. Одум Ю. Экология : в 2-х т. / Ю. Одум : [пер. с англ.]. – М. : Мир, 1986. – Т. 2 – 376 с.

297. Омелюта В. П. Плотность лугового мотылька и обуславливающие ее факторы / В. П. Омелюта. // Исслед. по энтомологии и акарологии на Украине: Тез. докл. П съезда УЭО (Ужгород, 1—3 окт. 1980 г.).— К.: Наук. думка, 1980.— С. 122—123.

298. Осипов И. Н. Лабораторная культура малого ночного павлиньего глаза (*Lepidoptera, Saturniidae*) / И. Н. Осипов, А. С. Осипова // Современные проблемы Красной книги СССР. – М. : 1989. – С. 49 – 52.

299. Осипов И. Н. Лабораторное разведение редких видов чешуекрылых (*Lepidoptera*) в Приокско-Террасном биосферном заповеднике : мат. Первого Международного Семинара "Беспозвоночные животные в

коллекциях зоопарков", (Москва, 22-26 октяб. 2002 г.) / И. Н. Осипов, А. С. Осипова. – М. : Московский зоопарк, 2002. – С. 56–59.

300. Остапенко Л. М. Нові прийоми підвищення життєздатності і продуктивності шовковичного шовкопряда в процесі розведення : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06.02.01 "Розведення та селекція тварин" / Л. М. Остапенко. – Харків : Інститут тваринництва УААН, 2003. – 20 с.

301. Остапенко Л. Н. Отбор высокожизнеспособных гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. (Lepidoptera, Bombycidae) по реакции хемотаксиса / Л. Н. Остапенко, А. З. Злотин // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8, вып. 2. – С. 171–173.

302. Оцінки екологічного стану середовища за порогоми чутливості біоіндикаторів / [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Глухов О. З. та ін.] // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2011. – № 1 (11). – С. 25–44.

303. Пазюк И. М. Биологическое обоснование применения *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera, Miridae) в качестве энтомофага вредителей овощных культур в защищенном грунте : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук спец. : спец. 03.02.05 – "Энтомология" / И. М. Пазюк. – Санкт-Петербург, 2010. – 18 с.

304. Палий М. В. Особенности массового разведения зерновой моли / М. В. Палий, Г. В. Порбан, Ш. М. Гринберг // Массовое разведение насекомых. – Кишинев : Штиинца. 1981. – С. 16–17.

305. Пальникова Е. Н. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения / Е. Н. Пальникова, М. К. Метелева, В. Г. Суховольский // Лесоведение. – 2006. – № 5. – С. 29–35.

306. Пальчик О. О. Вплив добору за тривалістю життя на господарські показники та структурні параметри штучних популяцій шовковичного шовкопряда *Bombyx mori* L. (Lepidoptera : Bombycidae) / О. О. Пальчик,

Т. Ю. Маркіна // Зб. наук. праць Полтавського державного педагогічного університету імені В.Г. Короленка. Серія «Екологія. Біологічні науки». – Полтава, 2008. – Випуск 5 (63). – С. 82–89.

307. Панина Н. Б. Отбор проб при анализе яиц непарного шелкопряда / Н. Б. Панина // Лесное хоз-во. – 1980. – № 9. – С. 65–66.

308. Парсонс П.А. Поведение, стресс и возможности адаптации / П.А. Парсонс // Стресс и эволюция: концепция Д.К. Беляева и ее развитие / Под ред. В.К. Шумного, А.Л. Маркеля. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 95–102.

309. Патент 2390126 Российская Федерация, АО1К67/033 СО5F/00 Способ культивирования личинок синантропных мух. / Сороколетов О. Н., Бгатов А. В., Гудилин И. И., Жучаев К. В. ; заявитель патентообладатель ФГОУ ВПО Новосибирский государственный аграрный университет 2007144873; заявлено 12, 03.12.2007 ; опубликовано: 27.05.2010 Бюл. № 15

310. Патент України на корисну модель № 31429. Спосіб біологічної оцінки забруднення води солями важких металів / Злотін О. З., Беспалова С. В., Егорова О. А., Маркіна Т. Ю., Пальчик О.О., МаслодUTOва К. М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № u 2007 13166 ; заявл. 27.11.2007 ; опублiк. 10.04.2008, Бюл. № 7.

311. Патент України на корисну модель № 31432. Спосіб біоіндикації забруднення середовища інсектицидами / Злотін О. З., Беспалова С. В., Егорова О. А., Маркіна Т. Ю., МаслодUTOва К. М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № u 2007 13211 ; заявл. 27.11.2007 ; опублiк. 10.04.2008, Бюл. № 7.

312. Патент України на корисну модель № 32246. Спосіб підвищення життєздатності та продуктивності шовковичного шовкопряда / Маркіна Т. Ю., Ісіченко Н. В., Злотін О. З., Дегтярьова О. О. ; заявник і патентовласник Маркіна Т. Ю., Ісіченко Н. В., Злотін О.З., Дегтярьова О. О. – № u 2007 14789 ; заявл. 26.12.07 ; опублiк.12.05.2008, Бюл. № 9.

313. Патент України на корисну модель № 3370. Спосіб підвищення

продуктивності шовковичного шовкопряда / Ісіченко Н.В., Злотін О.З., Маркіна Т.Ю. ; заявник і патентовласник Ісіченко Н.В., Злотін О.З., Маркіна Т.Ю. – № у 2007 14801 ; заявл. 26.12.2007 ; опублік. 25.06.2008, Бюл. № 12.

314. Патент України на корисну модель № 39129. Спосіб визначення життєздатності комах / Маркіна Т.Ю., Злотін О.З. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г.С.Сковороди. – № у 2008 09514 ; заявл. 21.07.2008 ; опублік. 10.02.2009, Бюл. № 3.

315. Патент України на корисну модель № 42100. Спосіб біологічної оцінки забруднення ґрунтів солями важких металів / Злотін О.З., Беспалова С.В., Горецький О.С., Маркіна Т.Ю., Єсіпов Б.А., Маслодудова К.М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № у 2009 00008; заявл. 05.01.2009 ; опубл. 25.06.2009, Бюл. № 12.

316. Патент України на корисну модель № 51360. Спосіб біоіндикації стану технічного забруднення середовища / Злотін О.З., Беспалова С.В., Горецький О.С., Маркіна Т.Ю., Маслодудова К.М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № у 2010 01183 ; заявл. 05.02.2010 ; опубл. 12.07.2010, Бюл. № 13.

317. Патент України на корисну модель № 60667. Спосіб визначення граничних меж чутливості біоіндикатора до дії стресорів / Злотін О.З., Беспалова С.В., Горецький О.С., Маркіна Т.Ю., Ісіченко Н.В., Маслодудова К.М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № у 201014425 ; заявл. 02.12.2010 ; опубл. 25.06.2011, Бюл. № 12.

318. Патент України на корисну модель № 64760. Спосіб визначення гетерозиготності популяцій комах / Злотін О.З., Маркіна Т.Ю., Ісіченко Н.В. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г.С.Сковороди. – № у 2009 02292 ; заявл. 16.03.2009 ; опубл. 25.11.2011, Бюл. № 22.

319. Патент України на корисну модель № 76389. Спосіб визначення

граничних меж чутливості біоіндикатора до дії стресорів / Злотін О. З., Беспалова С. В., Горецький О. С., Маркіна Т. Ю., Маслодудова К. М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № u 2012 03271 ; заявл. 20.03.2012 ; опубл. 10.01.2013, Бюл. № 1.

320. Патент України на корисну модель № 82448. Спосіб прогнозування шкодочинності хлібних клопів-черепашок / Злотін О. З., Кушнарченко А. В. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г. С. Сковороди. – № а 2012 14018 ; заявл. 10.12.2012 ; опубл. 12.08.2013, Бюл. № 15.

321. Патент України на корисну модель № 82864. Спосіб біоіндикації стану техногенного забруднення середовища / Злотін О. З., Маркіна Т. Ю. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г. С. Сковороди. – № а 2012 14017 ; заявл. 10.12.2012 ; опубл. 27.08.2013, Бюл. № 16.

322. Патент України на корисну модель № 85691. Спосіб добору найбільш чутливих до дії стресорів ліній комах-біоіндикаторів / Злотін О. З., Беспалова С. В., Горецький О. С., Маркіна Т. Ю., Маслодудова К. М. ; заявник і патентовласник Донецький Національний університет. – № u 2013 07313 ; заявл. 10.06.2013 ; опубл. 25.11.2013, Бюл. № 22.

323. Патент України на корисну модель № 89211. Нове застосування способу визначення життєздатності комах / Злотін О. З., Маркіна Т. Ю. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г. С. Сковороди. – № u 2013 13689 ; заявл. 25.11.2013 ; опубл. 10.04.2014, Бюл. № 7.

324. Патент України на корисну модель № 91433. Спосіб прогнозування життєздатності популяції комах / Злотін О. З., Маркіна Т. Ю., Ісіченко Н. В. ; заявник і патентовласник ХНПУ імені Г. С. Сковороди. – № u 2013 13695 ; заявл. 25.11.2013 ; опубл. 10.07.2014, Бюл. № 13.

325. Перспективы использования трансгенных насекомых в программах биоконтроля / [А. П. Ткачук, М. В. Ким, В. Ю. Савицкий, М. Ю. Савицкий] // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 2, март – апрель. – С. 93–110.

326. Петрова Н. В. Удосконалення і розробка прийомів підвищення

життєздатності та продуктивності шовковичного шовкопряда на різних етапах розведення : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06.02.01 "Розведення та селекція тварин" / Н.В. Петрова. – Харків, 2001. – 17 с.

327. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 400 с.

328. Поливцев О. Ф. Биофизические методы контроля качества насекомых при их массовом разведении на ИПС / О. Ф. Поливцев, В. В. Гулий. // I Всесоюзн. конф. по пром. разведению насекомых : тез. докл. – М. : МГУ, 1986. – С. 17–18.

329. Пономарев В. И. Популяционно-генетические особенности вспышек массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) / В. И. Пономарев // Экология. – 1994. – № 5. – С. 81–88.

330. Пономарев В. И. Эффект группы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*, *Lepidoptera*, *Lymantriidae*) в зависимости от состава корма и популяционных характеристик / В. И. Пономарев, Е. М. Андреев, Н. В. Шаталин // Зоол. ж. – 2009. – Т. 88, № 4. – С. 446– 453.

331. Применение препарата грибного происхождения при некоторых заболеваниях дубового шелкопряда. / [Кучмеровская Т. М., Супрун С. М., Аретинская Т. Б., Трокоз В. А.] // Междисциплинарный микологический форум, (Москва, апр., 2009.) : тезы докл. // Иммунопатол. Аллергол. Инфектол. – 2009. – Т. 2, № 2. – С. 188–189.

332. Присный Ю. А. К вопросу о возможности использования частот проявления морфологических аномалий у насекомых для оценки качества среды / Ю. А. Присный // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях : сб. мат. III регион. конф. – Липецк : ЛГПУ, 2008. – С. 107–113.

333. Приставко В. П. Принципы и методы экспериментальной энтомологии / В. П. Приставко. – Минск : Наука и техника, 1979. – 133 с.

334. Приставко В. П. Чувствительность обоняния как критерий

жизнеспособности культур насекомых // Первое Всес. совещ. по проблемам зоокультуры : тез. докл. / В. П. Приставко – Ч. 3. – М., 1986. – С. 240 – 241.

335. Промислова біотехнологія виробництва ентомологічного препарату бракон для біологічного захисту рослин / [Л. І. Рудик, В. С. Таргоня, Д. П. Грогуленко та ін.] // Науково-виробничий журнал «Техніка і технології АПК», – 2013. – № 12 (59), грудень. – С. 29–33.

336. Промислова технологія виробництва ентомофага золотоочки для біологічного захисту рослин / [В. Ходорчук, В. Дубровін, В. Таргоня та ін.] // Науково-виробничий журнал «Техніка і технології АПК». – 2012. – № 12 (39), грудень. – С. 19–21.

337. Проценко А. В. Репродуктивный успех *Drosophila melanogaster* в природных популяциях с радиационно-загрязнённых территорий Украины / А. В. Проценко, И. А. Козерецкая, Б. А. Фуллер, и др. // «Дрозофила в экспериментальной генетике и биологии» : сб. науч. ст. – Харьков : ХНУ, 2008. – С. 89–91.

338. Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование. / Ю. Г. Пузаченко // Проблемы устойчивости биологических систем. – М. : Наука, 1992. – С. 5–32.

339. Разанов С. Ф. Вплив корму на накоплення цезію-137 у бджолиних стільниках / С. Ф. Разанов // Пасіка. – 1998. – № 8. – С. 21.

340. Раушенбах И. Ю. Стресс-реакция насекомых: механизм, генетический контроль, роль в адаптации / И. Ю. Раушенбах // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 8. – С. 1110–1118.

341. Регулирование диапаузы у насекомых при круглогодичном разведении / [Злотин А. З., Страшко О. Э., Бачинская Я. А. Маркина Т. Ю.] // «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 16-20 мая, 2011 г.) : материалы междунар. науч. конф. – СПб : Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. – С. 100.

342. Резник С. Я. Экзогенные и эндогенные факторы, индуцирующие диапаузу у *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera,

Trichogrammatidae) / С. Я. Резник, Т. С. Кац // Энтомол. обозрение. – 2004. – Т.83, № 4. – Р. 776–786, 943.

343. Резник С. Я. Экологическая и физиологическая реакция трихограммы на срок развития яиц хозяина // 2-е Всесоюзн. совещ. по трихограмме : тез. докл. / С. Я. Резник, Т. Я. Умарова. – Кишинев, 1985. – С.14.

344. Резник С. Я. Причины и последствия отказа от заражения у трихограммы // Трихограмма в защите растений / С. Я. Резник, Т. Я. Умарова. – М. : Агропромиздат, 1988. – С. 46–52.

345. Результаты экспериментов по созданию экспозиции тропических бабочек в Московском зоопарке / [Березин М. В., Ткачева Е. Ю., Ткачев О. А., Огнев А. В.] // в кн. : Научные исследования в зоологических парках. – М. – 2002, вып. 14. – С. 40–43.

346. Рекомендації по технології виробництва коконів шовковичного шовкопряда. – К. : Урожай, 1984. – 20 с.

347. Рекомендации по инкубации грены и выкормка гусениц тутового шелкопряда. – К. : Урожай, 1986. – 24 с.

348. Риклефс Р. Основы общей экологии. / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. – 352 с.

349. Розробка способів біоіндикації екологічного стану Донбасу / [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Говта М. В. та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межвед. сб. науч. работ. – Донецк : ДонНУ, 2007. – Вып. 7 – С. 49–55.

350. Розробка технології комплексної біоіндикаційної оцінки довкілля техногенного регіону [Беспалова С. В., Горецкий О. С., Глухов О. З та ін.] // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона : межведомственный сборник научных работ. – Донецк : ДонНУ, 2009. – № 1 (9). – С.12–24.

351. Рокицкий П. Ф. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе / П. Ф. Рокицкий, В. К. Савченко, А. И. Добина. –

Минск : Наука и техника, 1977. – 200 с.

352. Рославцева С. А. Исследование воздействия пестицидов на энтомо- и акарифагов / С. А. Рославцева, О. Ю. Еремина // Агрохимия, 1989. – № 7. – С. 123–136.

353. Савченко В. К. Селекционное плато при длительном отборе в экспериментальных популяциях дрозофилы / В. К. Савченко, М. В. Тананко, А. И. Добина // Генетика. – 1990. – Т. 26, № 10. – С. 1573–1583.

354. Самохвалова Г. В. Влияние влажности и качества корма на рост и продуктивность тутового шелкопряда / Г. В. Самохвалова // Вопр. экол. : матер. 4-й эколог. конф. – К. : Высш. шк., 1962. – Т. 7. – С. 214.

355. Самохвалова Г. В. Пищевая специализация тутового шелкопряда / Г. В. Самохвалова // Журн. общ. биол. – 1971. – № 3. – Вып. 32. – С. 366–376.

356. Самохвалова Г. В. Влияние факторов внешней среды на проявление наследственных особенностей организмов, их адаптацию и эффект селекции / Г. В. Самохвалова // Успехи совр. биологии. 1980. – 90. – № 3 (6). – С. 447–461.

357. Сапожникова М. М. Технологія отримання імаго звичайної золотоочки / М. М. Сапожникова, Ю. В. Білоусов, В. М. Бельченко // Міжвідом. темат. зб. "Вісник аграрної науки Південного регіону". – 2012а. – № 12–13. – С. 128–138.

358. Сапожникова М. М. Технологія вигодовування личинок звичайної золотоочки / М. М. Сапожникова, Ю. В. Білоусов, В. М. Бельченко // Міжвідом. темат. зб. "Вісник аграрної науки Південного регіону". – 2012б. – № 12–13. – С. 139–150.

359. Сафонкин А. Ф. Репродуктивное поведение, полиморфизм и хемокоммуникация как факторы поддержания разнообразия в семействе листоверток (Lepidoptera: Tortricidae) : дис. ... доктора биол наук : 03.00.09 / А. Ф. Сафонкин. – Москва, 2008. – 194 с.

360. Сафонова А. М. Влияние на потомство отбора тутового шелкопряда по продолжительности жизни бабочек-самцов / А. М. Сафонова

// Шелк. – 1974. – № 2. – С. 9.

361. Сафонова Т. В. Вдосконалення методів оцінки гібридів шовковичного шовкопряда в умовах України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06. 02. 01 – „Розведення та селекція тварин” / Т. В. Сафонова. – Харків, 2002. – 20 с.

362. Свирежев Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет. – М. : Наука, 1988. – 352 с.

363. Селекция тутового шелкопряда в Украине (достижения, проблемы и перспективы) / [Браславский М. Е., Головки В. А., Злотин А. З. и др.]. – Харьков : РИП «Оригинал», 2002. – 280 с.

364. Справочник по гидрохимии / [под ред. А. М. Никонорова]. – Л. : Гидрометиздат, 1989. – С. 49–55.

365. Сравнительный анализ продолжительности жизни линий НА и ВА *Drosophila melanogaster* / [Потапенко А. И., Рудаковская Е. Г., Кайданов Л. З., Акифьев А. П.] // Изв. РАН. Сер. «Биология». – 2000. – № 3. – С. 373–376.

366. Страшко О. Э. Методы регулирования диапаузы у насекомых и анализ их состояния / О. Э. Страшко, А. З. Злотин, В. А. Головки. – Харьков : РИП Оригинал, 1997. – 33 с.

367. Струнников В. А. Генетические методы селекции и регуляции пола тутового шелкопряда / В. А. Струнников. – М. : Агропромиздат, 1987. – 327 с.

368. Сунь-Юнь Пей. Биологический метод определения остатков пестицидов / Сунь-Юнь Пей // Успехи в области борьбы с вредителями растений : [под ред. Р. Л. Медкаф]. – М. : Изд-во ин. лит-ры, 1960. – С. 423–473.

369. Суханова І. П. Генетичні відміни у порід і гібридів шовковичного шовкопряда за стійкістю до хвороб, клітинний імунітет і гетерозис: Автореф. дис. ... канд. біол. Наук / І. П. Суханова. – Харків, 2001. – 20 с.

370. Тамарина Н. А. Техническая энтомология – новая отрасль

прикладной энтомологии : итоги науки и техники / Н. А. Тамарина // Итоги науки и техники. Сер. Энтомология. – М.: ВИНТИ, 1987. – С. 1–248.

371. Тамарина Н. А. Основы технической энтомологии. / Н. А. Тамарина. – М. : МГУ, 1990. – 204 с.

372. Танский В. И. Оценка роли кормового режима в динамике численности насекомых с точки зрения общей теории системы / В. И. Танский // Журн. общ. биологии. – 1975. – Т. 36, № 1. – С. 66–74.

373. Теоретическая основа и производственная эффективность температуросменного режима червокормления / Л. Ф. Рождественская // ДПелк.— 1979.— № 3.— С. 14—16.

374. Технічна ентомологія виробництва біопрепаратів захисту рослин як підгалузь агробіотехнології / [М. Д. Мельничук, В. М. Бельченко, О. О. Пилипчик та ін.] // «Наукові праці інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків». : зб. науков. праць – Київ, 2013. – Т. II, вип. 17. – С. 320 – 323.

375. Ткачев О. А. Бабочки в домашнем инсектарии / О. А. Ткачев, Е. Ю. Ткачева – М. : "Аквариум ЛТД", 2001. – 64 с.

376. Ткачева Е. Ю. Методы содержания и разведения махаона (*Papiliomachaon*, *Lepidoptera*, *Papilionidae*) / Ткачева Е. Ю., Загоринский А. А., Бейко В. Б. // Зоол. ж. – 2005. – 84 (5). – С. 628–632.

377. Ткачева Е. Ю. Опыт разведения трех видов бражников (*Lepidoptera*) в неволе. / Е. Ю. Ткачева, О. А. Ткачев // Научные исследования в зоологических парках. – 1995. – Вып. 5. – С. 2–7.

378. Ткачева Е. Ю. Разведение малого ночного павлиньего глаза *Eudiaravonia* (*Lepidoptera*; *Saturniidae*) в неволе : вторая науч.-практ. конф. “Животные в городе”, (Москва, 15-17 апр. 2002 г.) / Е. Ю. Ткачева, О. А. Ткачев. – М., 2003. – С. 249–250.

379. Ткачева Е. Ю. Сравнительные особенности содержания и разведения в неволе различных видов бражников (*Lepidoptera*, *Sphingidae*) средней полосы России : материалы Науч.-практ. конф., (МСХА, 04-06 февр.

2004 г.) / Е. Ю. Ткачева, О. А. Ткачев // в кн. : ред. Рожнов В. В. [и др.]. Зоокультура и биологические ресурсы. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. – С. 137–139.

380. Ткачева Е. Ю. Содержание, разведение и экспонирование бабочки павлиний глаз *Inachisio*, Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Nymphalidae) в Московском зоопарке / Е. Ю. Ткачева, О. А. Ткачев // Научные исследования в зоологических парках. – 2007. – Вып. 22. – С. 5–16.

381. Трут Л.Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии / Л.Н. Трут // Стресс и эволюция: концепция Д.К. Беляева и ее развитие / (ред. В.К. Шумного, А.Л. Маркеля). Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 7–14.

382. Турчин П. В. Есть ли общие законы в популяционной экологии / П. В. Турчин // Журн. общей биологии. – 2002. – Т. 63, № 1. – С. 3–14.

383. Тыщенко В. П. Физиология насекомых: Учеб. пособие для студентов ун-тов / В. П. Тыщенко.— М.: Высш. шк., 1986.— 303 с.

384. Удалов М.Б. Изменения уровня полиморфизма в популяциях колорадского жука на Южном Урале / М.Б. Удалов, Г.В. Беньковская // Экологическая генетика. – 2010. – Т. VIII (3). – С. 61–66.

385. Удосконалення методів добору високожиттєздатного вихідного матеріалу в селекційній роботі з шовковичним шовкопрядом / [Ляшенко Ю. В., Браславський М. Ю., Лютенко В. С., Ляшенко В. В.] // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2000. – Т. 8, № 1. – С. 166–172.

386. Уемов А. И. Системный подход и общая теория систем / А. И. Уемов. – М. : Наука, 1978. –157 с.

387. Ульмасбаева Р. Ш. Влияние белкового азота и жира в листьях шелковицы на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) : автореф. дис. на соискание учен. степени канд. с.-х. наук :. / Р. Ш. Ульмасбаева. – Ташкент, 1981. – 21 с.

388. Фенотипическая характеристика линий тутового шелкопряда, отобранных по двигательному поведению гусениц / Петков Н., Нечева Й., Ценов П. [и др.] // Изв. Харьков. энтомол. о-ва. – 2001 (2002). – Т. IX, вып. 1–

2. – С. 315–317.

389. Филиппович Ю. Б. Биохимические методы прогнозирования продуктивности, гетерозиса, и оценки физиологического состояния полезных и вредных насекомых : методические издания / Ю. Б. Филиппович. – М. : МГПИ им. Ленина, 1979. – 70 с.

390. Филиппович Ю. Б. Основы биохимии тутового шелкопряда / Ю. Б. Филиппович, Т. И. Лаптева, И. Л. Никитина. – М. : Прометей, 1992. – 308 с.

391. Халматов И. Х. Эффективность обработки грены в ПМП во время ее инкубации / И. Х. Халматов, А. У. Исматуллаев // Пути укрепления кормовой базы и повышение продуктивности тутового шелкопряда. — 1980. — Вып. 88. — С. 47—55.

392. Хедрик Ф. Генетика популяций / Ф. Хедрик. – М. : Техносфера, 2003. – 592 с.

393. Хоменко Л. С. Визначення стану популяцій непарного шовкопряда за особливостями фенотипічної структури / Л. С. Хоменко, Т. Ю. Маркіна, О. З. Злотін // Загальна і прикладна ентомологія в Україні : наук.-ентомол. конф., присвячена пам'яті член.-кор. НАН України, доктора біол. наук, проф. В. Г. Доліна (Львів, 15-19 серп. 2005р.). : тез. доп. – Львів, 2005. – С. 228–230.

394. Хоружая Т. А. Оценка экологической опасности / Т. А. Хоружая. – М. : Книга-сервис, 2002. – 208 с.

395. Царик Й. В. Пошук біомаркерів стану екосистем / Й. В. Царик, І. Й. Царик // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2008. – Вип. 46. – С. 78–82.

396. Цветаева И. А. Разведение насекомых для использования в биологической борьбе с вредителями растений / И. А. Цветаева. — М., 1969. — 66 с.

397. Ценов П. Влияние на температурата през стадиите предкакавида, какавида и пеперуда върху стойностите на репродуктивниде признаци при

копринената пеперуда (*Bombyx mori* L.) / П. Ценов // Животно. науки. – 1997. – Т. 34. – С. 112–116.

398. Ценов П. Проучване влиянието на температурата и нормата за хранене през пета възраст от развитието на бубите от чисти породи върху стойностите на найважните биологичне и репродуктивни признаци / П. Ценов // Животно. науки. – 1998. – Т. 35 – С. 44–47.

399. Цыбульская Г. Н. Применение трихограммы в борьбе с вредителями полевых культур на Украине / Г. Н. Цыбульская // Биологические средства защиты растений. – М. : Колос, 1974. – С. 172–179.

400. Цыбульская Г. Н. Перспективы использования метода массового разведения капустной совки – хозяина трихограммы : тез. докл. / Г. Н. Цыбульская, Н. Н. Кошевская // Биологическая защита овощных культур от вредителей организмов. – Кишинев, 1977. – С. 27–30.

401. Чепурная Н. П. Биологические основы контроля качества культур насекомых : автореферат дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09 "Этомология" / Н. П. Чепурная. – Киев, 1995. – 26 с.

402. Черній А. М. Біологічне обґрунтування застосування регуляторів життєдіяльності комах для обмеження їх чисельності : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора с.-г. наук : спец. 16.00.10 „Ентомологія” / А. М. Черній. – Київ, 2004. – 43 с.

403. Черныш С. И. Фармакологическое управление культурами насекомых / С. И. Черныш // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по промышл. разведению насекомых (Москва, 4— 6 февр. 1986 г.).— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986.— С. 24—25.

404. Чернышев В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. – М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1996. – 304 с.

405. Чернышев В. В. Сельскохозяйственная энтомология / В. В. Чернышев. – М. : Триумф, 2012. – 232 с.

406. Чернышев В. Б. Усовершенствование методики и устройства для определения качества трихограммы / В. Б. Чернышев, В. М. Афонина,

Ш. М. Гринберг // Первая Всесоюз. конф. по промышл. разв. насекомых : тез. докл. – М. : МГУ, 1986. – С. 54–55.

407. Чернявский Ф. Б. Популяционные циклы мелких грызунов: некоторые итоги и нерешенные проблемы / Ф. Б. Чернявский // Популяционная экология животных : матер. междунар. конф. – Томск, – 2006. – С. 48.

408. Шагов Е.М. Особенности формирования культур насекомых с заданными биологическими свойствами в условиях техноценоза / Е.М. Шагов, Л.К. Новикова // С.-х. биология. – 1985. – №6. – С.86–89.

409. Шапиро И. Д. Проблема численности насекомых и селекция / И. Д. Шапиро // Журн. общ. биологии.— 1966,— Т. 27, № 4.— С. 423—436.

410. Шапиро И.Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам / И.Д. Шапиро. – Л.: ЗИН, 1985. – 321 с.

411. Шапиро И. Д., Вилкова Н. А. Новое в защите растений от вредных организмов / И. Д. Шапиро, Н. А. Вилкова //Вестн. с.-х. науки.— 1973.— № 3.— С. 93—102.

412. Шапиро И. Д., Новожилов К. В. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства / И. Д. Шапиро, К. В. Новожилов //Чтения памяти Н. А. Холодковского.— М.: Наука, 1979.— С. 3—50.

413. Шарашова В. С. Устойчивость пастбищных экосистем : научное издание / В. С. Шарашова. – М. : Агропромиздат, 1989. – 240 с.

414. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса / С. С. Шварц. – Свердловск, 1969. – 200 с.

415. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М. : Наука, 1980. – 280 с.

416. Шилов И. А. Об общих принципах экологических адаптаций / И. А. Шилов // Научные доклады высш. школы биол. науки. – 1977а. – № 10. – С. 55–62.

417. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. – М. : МГУ, 1977б. – 263 с.
418. Шилов И. А. Об общих принципах экологических адаптаций / И. А. Шилов // Науч. доклады высш. школы, биол. науки. – 1982. – Т. 87. – № 4. – С. 23–32.
419. Шилов И. А. Популяционный гомеостаз / И. А. Шилов // Зоол. журнал. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1029–1047.
420. Шилов И. А. Экология / И. А. Шилов. – М. : Высш. шк., 2003. – 512 с.
421. Шилова С. А. Попытка направленного изменения внутрипопуляционных взаимоотношений некоторых млекопитающих-вредителей под воздействием нейротропных средств / С. А. Шилова, И. С. Туров // Доклады Академии наук СССР. – 1977. – Т. 233. – № 3. – С. 498–500.
422. Шилова С. А. Популяционный контроль численности мелких млекопитающих / С. А. Шилова // Структура популяций у млекопитающих. – Москва : Наука, 1991. – С. 173–203.
423. Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих / С. А. Шилова. – М. : Наука, 1993. – 201 с.
424. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии / Под общ. ред. и с предисл. Р. Л. Берг и А. А. Ляпунова. / И. И. Шмальгаузен. – Новосибирск, Наука, сиб. Отделение, 1968. – 224 с.
425. Шовківництво / Головки В. О., Злотін О. З., Браславський М. Ю. [та інші] ; під ред. Злотіна О. З., Бойчука Ю. Д. – Харків : РВП "Оригінал", 1998. – 416 с.
426. Штучні поживні середовища для гусениць фітофагів тест-культур / [В. М. Бельченко, І. А. Станкевич, Є. Д. Вишневецький, С. С. Сорока] // Міжвідом. темат. зб. "Вісник аграрної науки Південного регіону". – 2007. – № 8. – С. 154–157.

427. Шуршикова Н. В. Повышение продуктивности тутового шелкопряда путем перекрещивания особей, родители которых воспитывались в различные сезоны червокормления / Н. В. Шуршикова // Сб. реф. науч.-иссл. работ САНИИШ. –Ташкент. – 1955. – Кн. 2. – С.79–82.

428. Щепетильникова В. А. Методические указания по массовому разведению и применению трихограммы в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур / В. А. Щепетильникова, Г. В. Гусев, Н. М. Тронь. – М. : Колос, 1971. – 56 с.

429. Щипанов Н. А. Функциональная организация популяции – возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладной аспект (на примере млекопитающих) / Н. А. Щипанов // Зоол. журнал. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1048–1077.

430. Эдельман Я. М. Массовое разведение насекомых-фитофагов//Итоги науки и техники. Вып. Энтомология.— М.: ВИНТИ, 1972.— Т. 1.— С. 120—200.

431. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций / [Г. В. Гречаный, А. Я. Никитин, В. М. Корзун, И. А. Сосунова]. – Иркутск : Иркут. ун-т, 2004. – 302 с.

432. Эксперименты по созданию культуры павлиноглазки : атлас в Московском зоопарке / [Е. Ю. Ткачева, М. В. Березин, О. А. Ткачев, А. А. Загоринский]. // Беспозвоночные животные в коллекциях зоопарков): материалы II Междунар. Семинара, (Москва, Московский зоопарк, 15-20 нояб. 2004 г.) – М. : Московский зоопарк, 2005. – С. 183–187.

433. Энциклопедический словарь по шелководству / [В. О. Головкин, А. З. Злотин, И. А. Кириченко, И. Г. Плугару]. – Харьков : РИП Оригинал, 1995. – 224 с.

434. Эшби У. Р. Введение в кибернетику / У. Р. Эшби. – М. : Мир. – 1959. – 432 с.

435. Яблоков А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. – М. : Высш. шк., 1987. – 303 с.

436. Язловецкий И. Г. Искусственная питательная среда для эктопаразитирующих личинок *Elasmus albipennis* (Hymenoptera, Elasmidae) / И. Г. Язловецкий, Л. И. Агеева // Зоол. журн.— 1995.— Т. 74, № 9.— С. 90—96.

437. A semi-synthetic diet for rearing *Dipha aphidivora* (Lepidoptera: Pyralidae), a promising predator of woolly aphid in sugarcane / [V. Thiruvengadam, M. Pradanth, J. S. Kumar, S. Kottilingam, R. R. Jebamani, B.L. Lakshmi] // Biocontr. Sci. and Technol. – 2008. – Vol. 18, N 3–4. – P. 319–323.

438. Adler C. Zur Eiablage und Parasitierungsleistung von *Holepyris sylvanidis* (Hym., Bethylidae), einem Larvalparasitoiden des Amerikanischen Reismehlkafers *Tribolium confusum* : 56 Deutsche Pflanzenschutztagung, Kiel, (22-25 Sept., 2008) / C. Adler, C. Frielitz // Mitt. Julius Kuhn-Inst. – 2008, N 417. – P. 141.

439. Akai J. Juvenile hormone levels in *Bombyx* larve and their impairment after treatment with an amidazole derivative KK-42 / J. Akai., J. Bembold // Zool. Sci.— 1989.— Vol. 6, № 3.— P. 615—618.

440. Al Gazi A. D. Freitas. Preferencia alimentar de adultos de *Metriona elatior* Klug (Coleoptera: Chrysomelidae, Cassidinae) por diferentes híbridos de *Solanum melongena* Linnaeus (Solanaceae) / Freitas Al Gazi A. D., D. Gandolfo, R. A. Pitelli // Acta sci. Biol. Sci. – 2008. – Vol. 30, N 4. – P. 449–454.

441. Amitin E. G. Influence of developmental environment of male- and female-mediated sperm precedence in *Drosophila melanogaster*. / E. G. Amitin, S. Pitnick – Journ. Evol. Biol. – 2007. – Vol. 20, N 1. – P. 381–391.

442. An adaptive chromosomal polymorphism affecting size – related traits, and longevity selection in a natural population of *Drosophila buzzatii* / [F. M. Norry, J. C. Vilardi, J. J. Fanara, E. Hasson, C. Rodriguez] // Genetica, 1995 – 96 – N 3 – P. 285–291.

443. Anand H. Potential Value of Acridids as High Protein Supplement for Poultry Feed. / H. Anand, A. Ganguly, P. Halder // International Journal of Poultry Science. – 2008. – Vol. 7, № 7. – P. 722–725.

444. Archer M. A. Breakdown in correlations during laboratory evolution. II. Comparative analyses of *Drosophila* populations / M. A. Archer, J. P. Phelan, K.A. Beckman, M. R. Rose // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57. – P. 536–543.
445. Artificial diets for rearing the coconut hispine beetle *Brontispa longissima* and its parasitoid *Asecodes hispinarum* / [R. T. Ichiki, D. T. Dung, S.-I. Takano, S. Nakamura] // *Journ. Eur.* – 2009a – Vol. 106, №4 – P. 539–545.
446. Artificial diet for two flat-headed borers, *Capnodis* spp. (Coleoptera: Buprestidae) / [G. Gindina, T. Kuznetsova, A. Protasov, Sh. Ben Yehuda, Z. Mendel] // *Journ. Eur. Entomol.* – 2009b – Vol.106, N 4. – P. 573–581.
447. Bakker J. Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations / J. Bakker et al. // *Conservative Genetics*. – 2010. – Vol. 11. – P. 435–448.
448. Bale J. S. Biological control and sustainable food production / J. S. Bale, J. C. Van Lenteren, F. Bigler // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 363, № 1492. – P. 761–776.
449. Bartell S. M. Biomarkers, Bioindicators, and Ecological Risk Assessment / S. M. Bartell // *A Brief Review and Evaluation Environmental Bioindicators*. – 2006. – Vol. 1, №1. – P. 60–73
450. Barton Browne L. Ontogenetic changes in the rate of ingestion and estimates of food consumption in fourth and fifth instar *Helicoverpa armigera* caterpillars/ L. Browne Barton, D. Raubenheimer // *J. Insect Physiol.* – 2003. – Vol. 49, N 1. –C. 63–71.
451. Bashkar R. M. Effect of temperature on the fertility and gonadal organic composition of silkworm *Bombyx mori* L. / R. M. Bashkar, R. Rajashekar, S. Govindappa // *National conference on mulberry and sericulture*.– 1999. – Abst. № 151.
452. *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) : Factors affecting adult and nymph honeydew production / [T. J. Henneberry, L. Jech, D. L. Henrix, T. Steele] // *Southwest Entomol.* – 1999. –Vol. 24, № 3. – P. 207.

453. Bernklau E. J. Reinvestigation of host location by western corn rootworm larval (Coleoptera: Chrysomelidae): CO₂, is the only volatile attractant / E. J. Bernklau, L. B. Bjostad // J. Econ Entomol. – 1998. – № 91. – P. 1321–1340.
454. Bertram S. M. Temporally fluctuating selection of sex-limited signaling traits in the Texas field cricket, *Gryllus texensis* / S. M. Bertram // Evolution Int. J. Org. Evolution. 2002. – Vol. 56, № 9. – P. 1831–1839.
455. Biological and biochemical characteristics for quality control of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) reared on a liver-based diet / [L. Sighinolfi, G. Febvay, M. L. Dindo, M. Rey, J.-Fr. Pageaux, P. Baronio, S. Grenier] // Arch. Insect Biochem. and Physiol. – 2008. – Vol. 68, N 1. – P. 26–39.
456. Bitner-Mathe B. C. Plasticity of *Drosophila melanogaster* wing morphology: effects of sex, temperature and density / B. C. Bitner-Mathe, L. B. Klaczko // Genetica. – 1999. – Vol. 105. – P. 203–210.
457. Black W.C. Allosyme variation among populations of the Hessian fly (*Mayetiola destructor*) in the United States / W. C. Black, J. H. Hatchett, L. J. Krchma // J. Hered. – 1990. – Vol. 81, № 4. – P. 331–337.
458. Boppa D. Sex Determination in Insects : Variations on a Common Theme / D. Boppa, G. Saccone, M. Beyec // Sex Dev, 2014. – Vol. 8. – P. 20–28.
459. Borcescu A. *Actinaea liminii* asurpa virneluide matasc in diferite stadii de dezvoltare / A. Borcescu // Sericultura. — 1966. — № 4. — P. 12—14.
460. Bouletreau-Merle J. How to overwinter and be a founder: egg-retention phenotypes and mating status in *Drosophila melanogaster* / J. Bouletreau-Merle, P. Fouillet // Evol. Ecol. – 2002. – Vol. 16. – P. 309–332.
461. Bradley S. J. Factors influencing codling moth larvae response to a fornesene / S. J. Bradley, D. M. Suckling // Entomologia Experiment et Applicata. – 1995. – Vol. 7. – P. 221–227.
462. Bruden D. C. Identification and Bioassay of kairomones for *Helicoverpa zea* / D. C. Bruden, J. E. Young, R. M. Coodes // Journ. of Chem. Ecology. – 1996. – Vol. 22 (3). – P. 513– 525.
463. Budnik M. Quantitative analyses of genetic differentiation among

European and Chilean strains of *Drosophila pseudoobscura* / M. Budnik, L. Cifuentes, D. Brncic // *Heredity*. – 1991. – Vol. 67, № 1. – P. 29–33.

464. Burns C.W. Crowding-induced changes in growth, reproduction on morphology of *Daphnia* / C.W. Burns // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 43, № 1. – P. 19–29.

465. Bush G. L. Ecological genetics of the screwwormfly, *Cochliomyia hominivorax*, and its rearing on the quality control of mass reared insects / G. L. Bush, R. W. Nesb. – *Environ. Entomol.* 1976. – N 5. – P. 821–826.

466. Bush G. L. Population and ecological genetic, International biological programme studies in biological control / G. L. Bush, M. D. Huettel. – Cambridge University Press, New York, 1976. – P. 43–49.

467. Butovsky R. O. Accumulation effects of contaminants in soil organisms / R. O. Butovsky. – Moscow : Fund for sustainable Development, 2009. – 24 p.

468. Cain F. Aquatic insect as bioindicator of trace element contamination in cobble – bottom rivers Streams / F. Cain // *Canadian journal of fisheries aquatic sciences*. – 1992. – Vol. 49, № 10. – P. 214.

469. Cambell R. The disease complex of the gypsy moth/ I/ Major components / R. Cambell, J. Podvaitė // *J. invertebr. Pathol.* –2009. – Vol. 18. – № 1. – P. 101–107.

470. Cannon W. B. Organizations for physiological homeostasis / W. B. Cannon // *Physiol. Rev.* – 1929. – Vol. 9. – P. 399–431.

471. Chakir M. Quantitative morphometrical analysis of a North African population of *Drosophila melanogaster*: sexual dimorphism, and comparison with European populations / M. Chakir, H. Negoua, B. Moreteau, J. R. David // *Journ. Genet.* – 2008. – Vol. 87. – P. 373–382.

472. Chambers D. L. Putting the control in quality control in insect rearing / D. L. Chambers, F. R. Ashley // *Advances and challenges in insect rearing* USDA—ARS. Government Printing Office, Washington, D. C, 1984. – P. 256–269.

473. Chambers D. L. Quality control in mass rearing / D. L. Chambers //

Ann Rev. Entomol, 1977. – Vol. 22. – P. 289–308.

474. Chiesa F. Influenza della dieta su *Sitophilus granarius* (L.) e *S. oryzae* (L.). / F. Chiesa, F. Frilli // *Entomologica*. – 2006-2007. – Vol. 40. – P. 101–115.

475. Chippindale A. K. Experimental evolution of accelerated development in *Drosophila*. 1. Larval development speed and survival / A. K. Chippindale, J. A. Alipaz, H.-W. Chen, M. R. Rose // *Evolution* – 1997. – Vol. 51. – P. 1536–1551.

476. Chippindale A. K. Resource acquisition and the evolution of stress resistance in *Drosophila melanogaster* / A. K. Chippindale, A. G. Gibbs, M. Sheik, et al. // *Evolution*. – 1998. – Vol. 52. – P. 1342–1352.

477. Clinio L. Sea water quality criteria by Bioindicators. Possible classification based on metal contents in *Ulva rigida* and *tapes philippinarus* / L. Clinio // *Toxicological & Environmental Chemistry*. – 1999. – Vol. 71, № 3. – P. 345–446.

478. Cold hardiness in *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae): The backbone of the raw silk industry Abstr. TEMP, 2000: Symposium on Insect and Plant Cold Tolerance, Victoria, 28 May – 2 June, 2000 (O. A. Akinkunmi ed. // *Cryo-Lett.* – 2000. – Vol. 21, № 3. – C. 187.

479. Colombo P. C. Chromosomal polymorphism, morphometric traits and mating success in *Leptysma argentina* Bruner (Orthoptera) / P. C. Colombo, S. Pensel, R. M. Isabel // *Genetica*. – 2004. – Vol. 121. – P. 25–31.

480. David J. R. Genetic variations of *Drosophila melanogaster* natural populations / J. R. David, P. Capy // *Trends in Genetics*. – 1988. – Vol. 4. – P. 106–111.

481. David R. Nutritional Ecology of Entomophagy in Humans and Other Primates / R. David, J. M. Rothman. // *Annu. Rev. Entomol.* – 2013. – Vol. 58. – P. 141–160.

482. Ghosh S. Suitable food plants for mass rearing of the short-horn grasshopper *Oxya hyla hyla* (Orthoptera: Acrididae). / S. Ghosh, P. Halder, D. K. Mandal // *European Journal of Entomology* – 2014. – Vol. 111, №3. – P. 448–452.

483. De Jong G. Latitudinal clines in *Drosophila melanogaster*: body size,

allozyme frequencies, inversion frequencies, and the insulin-signalling pathway / G. De Jong & Z. Bochdanovits // *Journ. Genet.* – 2003. – Vol. 82. – P. 207–223.

484. De Weerd H. Evolution of altruistic punishment in heterogeneous populations / H. De Weerd, R. Verbrugge // [http : //www.ncbi.nlm.nih.gov / pubmed / 21903100](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21903100) 2011 – Vol. 290. – P. 88–103.

485. Dercole F. Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition / F. Dercole, R. Ferriere, S. Rinaldi // *Evolution Int. J. Org. Evolution.* 2002. – Vol. 56, № 6. – P. 1081 –1090.

486. Dietary program for rearing the larvae of a diving beetle, *Dytiscus sharpi* (Wehncke), in the laboratory (Coleoptera: Dytiscidae) / [T. Inoda, M. Hasegawa, Sh. Kamimura, M. Hori] // *Coleopterists Bull.* – 2009. – Vol. 63, N – P. 340–350.

487. Dimou I. Olive fruit fly [*Bactrocera (Dacus) oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae)] adult rearing diet without antibiotic / I. Dimou, P. Rempoulakis, A. P. Economopoulos // *J. Appl. Entomol.* – 2010. – Vol. 134, N 2. – P. 72–79.

488. Dindo M. L. A simplified artificial medium for the in vitro rearing of *Exorista larvarum* (Diptera: Tachinidae) / M. L. Dindo, L. Stangolini, E. Marchetti // *Biocontr. Sci. and Technol.* – 2010. – Vol. 20, N 4. – P. 407–410.

489. Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process / Th. Dobzhansky. – N.Y. - L. : Columb. Univ. press, 1971. – 520 p.

490. Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XVI. Additional and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* / Th. Dobzhansky // *Genetics.* – 1948. – Vol. 33, № 2. – P. 158–176.

491. Dube S. Effect of Including Some Insects as Feed Supplement on Broilers Reared in Zimbabwe / S. Dube, M. Tariro // *International Journal of Poultry Science.* – 2014.– Vol. 13, № 1. – P. 42–46.

492. Effect of elevated atmospheric CO₂ on oviposition behavior in *Manduca sexta* moths / [L. Abrell, P. G. Guerenstein, W. L. Mechaber, G. Stange, Th. A Christensen., K. Nakanishi, J. G. Hildebrand] // *Glob. Change Biol.* – 2005.

– Vol. 11, N 8. – C. 1272–1282.

493. Effect of log seasonality on reproductive potential of *Monochamus galloprovincialis* reared in Scots pine logs under laboratory conditions / [S. Akbulut, I. Baysal, A. Keten, B. Yuksel] // *Phytoparasitica*. – 2008. – Vol. 36, N 2. – P. 187–198.

494. El Kara-Ksy J. A., Jdriss M. Increased of yield silk from silkworm by the addition of ascorbic acid in the diet / J. A. El Kara-Ksy, M. Jdriss // *App. Entomol.*— 1990.—109, № 1.— C. 81—86.

495. Etges W. J. Ecological genetics of cactophilic *Drosophila* // *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities* / W. J. Etges, W. R. Johnson, G. A. Duncan et al. / Ed. R. Robichaux. – Tuscon : University of Arizona Press, 1999. – P. 164–214.

496. Fadmiaro H. Y. Reproductive performance and longevity of female European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. Effect of multiple mating, delay in mating and dult feeding / Y. H. Fadmiaro, Th. C. Baker // *J. Insect Physiol.* – 1999. – Vol. 45, № 4. – P. 385–392.

497. Fiori S. M. Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve / S. M. Fiori, S. M. Zalba // *Biodivers. and Conserv.* 2003 – Vol. 12, № 6. – P. 1261–1270.

498. Fluctuating asymmetry in insecticide-resistant and insecticide-susceptible strains of the maize weevil, *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae) / [B. Ribeiro, R.N.C. Guedes, A.S. Correa, C.T. Santos] // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 2007. – Vol. 53. – P. 77–83.

499. Friedrich E. Breeding butterflies and moths. A practical Handbook for British and European species. / E. Friedrich // Colchester : Harley Books, 1986. – 176 p.

500. Fuller B. A. Precision in sex allocation is influenced by mate choice in *Drosophila melanogaster* / B. A. Fuller, T. A. Mousseau // *Journ. Evol. Biol.* – 2007. – Vol. 20, N 5. – P. 1700–1704.

501. Gardiner B. O. C. A silkmothrearer's hand book / B. O. C. Gardiner //

The Amateur Entomologist's Society, 1982. – Vol. 12. – 257 p.

502. Genetic variation and aging. In: Annual Review of Genetics [J. W. Curtsinger, H. H Fukui, A. A. Khazaeli et al.] / Annual Reviews Inc., Palo Alto. – 1995. – P.553–575.

503. Gorbi G. Anticipatory maternal effects in two different clones of *Daphnia magna* in response to food shortage / G. Gorbi, F. Moroni, S. Sei, V. Rossi // J. Limnol. – 2011. – Vol. 70, № 2. – P. 1–9

504. Görür G. Relationships between developmental instability in morphological characters and fitness of *Aphis fabae* population reared on two host plants / G. Görür, C. Lomonaco, A. Mackenzie // Rus. J. of Ecology. – 2007. – Vol. 38, № 2. – P. 119–123

505. Hanski I. Metapopulation dynamics / I. Hanski // Nature. – 1998. – № 396. – P. 41–49.

506. Hanski I. Metapopulation dynamics : does it help to have more of the same? / I. Hanski // Trends in Ecology & Evolution. – 1989. – № 4. – P. 113–114.

507. Hinton H. E. Dietary requirements of insect. Amino acid and vitamins// Sci. Progress.— 1959.— 44.— P. 292—309.

508. Hoffmann A. A. *Drosophila* and selection in nature: from laboratory fitness components to field assessments // Adaptation and fitness in animal populations / A.A. Hoffmann / Eds. J. van der Werf et al. – Springer Science + Business Media B.V, 2009. – P. 169–182.

509. Hoskins W. M. Purification of plant material and separation of insecticides for bioassay / W. M. Hoskins, D. Schiller, W. R. Ervin // Presented at 48 th Ann. Convention, Nat. Canner's Assoc., Februaru. – 1955. – P. 257–259.

510. Hoy M. S. Genetic improvement of insects : fact of fantasy / M. S. Hoy // Environ. Entomol. – 1976. – Vol. 5. – N 5, – P. 883–889.

511. Huetted M. D. Monitoring the quality of laboratory reared insects: a biological and behavioral perspective / M. D. Huetted // Environm. Entomol., 1976. – Vol. 5. – P. 807–814.

512. Husted S. R. Intraspecific Kerndentri behavior and competition among

larvae of the Angoumois grain moth / Husted S. R., Milly R. B. // Trans. Kans. Acad. Sci. – 1969. – Vol. 72, № 1–4. – P. 252–258.

513. In situ and laboratory bioassays with *Chironomus riparius* larvae to assess toxicity of metal contamination in rivers: The relative toxic effect of sediment versus water contamination / [M. S. Faria, R. J. Lopes, A. J. A Nogueira, A. M. V. M Soares] // Environ. Toxicol. and Chem. – 2007. – Vol. 26, N 9. – P. 1968–1977.

514. Inbreeding and population structure in two pairs of cryptic fig wasp species / [Dr. Molbo, C. Machado, E. A. Herre, L. Keller] // Mol. Ecol. – 2004. – Vol. 13, N 6. – P. 1613–1623.

515. Indoor rearing of tasar silkworm, *Antheraea mylata* under Bangalore conditions / [B. K. Chikkaswamy, P. R. Chandra, P. N. Narasegowda, M. Shivashankar] // Journ. Ecobiol. – 2007. – Vol. 21, N 1. – P. 79–82.

516. Insect colonization and mass production / [Ed. G. N. Smith]. – New-Yorc. London : Acad. Press, 1966. – 613 p.

517. Ito T. Nutritional requirements of the silkworm, *Bombyx mori* / T. Ito // Proc. Japan. Acad.— 1965.— Vol. 43. – P. 11—13.

518. Janmaat A. F. H. Host-plant effects the expression of resistance to *Bacillus thuringiensis kurstaki* in *Trichoplusia ni* (Hubner): An important factor in resistance evolution / A. F. H. Janmaat, J. H. Myers // Journ. Evol. Biol. – 2007. – Vol. 20, N 3 – P. 62–69.

519. Jeyasingh P. D. Phosphorus availability mediates plasticity in lifehistory traits and predatorprey interactions in *Daphnia* / P. D. Jeyasingh & L. J. Weider // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 1021–1028.

520. Joly D. Male terminalia variation in the rainforest dwelling *Drosophila teissieri* contrasts with the sperm pattern and species stability / D. Joly, M-L. Cariou, T. Mhlanga-Mutangadura, D. Lachaise // Genetica. – 2010. – Vol. 138. – P. 139–152.

521. Joshi Amitabh. Selection for fast development and early reproduction in *Drosophila*. Al str. / Amitabh Joshi : XXVI International Ethological

Conference, Bangalore, 2-9 Aug., 1999 // Adv. Ethol. – 1999 – 34. – P. 89.

522. Kafka W. A. Physicochemical aspects of reception in insects / W. A. Kafka // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 1974. – Vol. 237. – P. 115–128.

523. Kageyama D. Insect Sex Determination Manipulated by Their Endosymbionts : Incidences, Mechanisms and Implications / D. Kageyama, S. Narita and M. Watanabe // Insects. – 2012. – N 3. – P. 161–199.

524. Kaissling K. E. Chemo-electical transduction olfactory receptors / K. E. Kaissling. // Annu. Rev. Neurosci. – 1986. – Vol. 9. – P. 121–145.

525. Kaissling K.E. Sensory transduction in insect olfactory receptors / K. E. Kaissling // Biochem. Sensory Funct. – 1974. – № 4 – P. 243–270.

526. Kalushkov P. K. *Coccinella septem punctata* / P. K. Kalushkov // Ecology – 1994. – N 25 – P. 133–116.

527. Kennedy J. S. Olfactory responses to distant plants and other odor sources / J. S. Kennedy // Chemical control of insect behavior. – N. Y., 1977. – P. 67–91.

528. Kido P. F. Themaning of intra-specific categories / P. F. Kido, T. J. Watanabe // Arg. Chem. Soc. Japan. – 1979. – Vol. 53. – № 4. – P. 123.

529. Kinoshita M. More highly female – biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica grandis* (Agaonidae). / M. Kinoshita, E. Kasuya, T. Yahara // Res. Popul. Ecol., 1998. – Vol. 40. – N 2. – P. 339 – 342.

530. Koivula M. Boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in managed spruce forests – a summari of Finnish case studies / M. Koivula & J. Niemela. – Silva Fennia. – 2009. – Vol. 36. – P. 423–436.

531. Koppler K. Neue Erkenntnisse zur Zucht der Kirschfruchtfliege *Rhagoletis cerasi* / K. Koppler, H. Vogt, V. Storch // Entomologentagung. – 2007, Innsbruck, 26 Febr.-1 Marz, 2007 – Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck, 2007. – P. 113.

532. Krebs C. J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation / C. J. Krebs // Canad. J. Zool. 1978. – Vol. 56, № 12. – P. 2463–2480.

533. Kulincevic I. M. Selection for length of life in the honeybee

(Apismellifera) / I. M. Kulinčević, W. C. Rothenbuhler // *Apidologie*. – 1982. – Vol. 13, № 4. – P. 347–352.

534. La Chance L. E. Genetics strategies affecting the success and economy of the sterile insect release method / L. E. La Chance // *Genetics in Relation to Insect Management: (Working Papers, The Rockefeller Foundation Conference, Bellagio, 1978)*. – New York: The Rockefeller Foundation, 1979. – P. 8.

535. Lamb F. C. Development of a simplified bioassay procedure for determining insecticide residues in raw and canned products / F. C. Lamb // *Journ. Econ. Entomol.* – 1955. – Vol. 48, № 70. – P. 175–179.

536. Lange W. H. Residual soil insecticide for the control of wireworms affecting vegetable crops / W. H. Lange, E. C. Carlson // *Annu. Rev. Entomol.* – 1956. – Vol., № 3. – P. 213–219.

537. Leclercq I. Ecologie et physiologie des populations de *Tenebrio molitor* / I. Leclercq // *Physiol. Comp. of Ecology*. – 1950. – N2. – P. 161–180.

538. Legay I. M. Le vrai modèle biologique / I. M. Legay // *C.R. Acad. Agr. Fr.* – 1979. – Vol. 65. – № 14. – P. 1212–1222.

539. Lenteren J. C. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake / J. C. Lenteren // *BioControl* – 2012. – Vol. 57, № 1. – P. 1–20.

540. Leonard D. E. Differences in development of the gypsy moth, *Porthesia dispar* (L.) / D. E. Leonard // *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.* – 1966. – 680 – P. 1–31.

541. Leppla N. S. Quality control in insect mass production: a review and model / N. S. Leppla, F. R. Ashley // *Bulletin of the Entomol. Soc. of Amer.*, 1989. – Vol. 34., № 4. – P. 33–44.

542. Leroi A. M. Long – term laboratory evolution of a genetic life – history trade – off in *Drosophila melanogaster*. 2. Stability of genetic correlations / A. M. Leroi, W. C. Royal, M. R. Rose // *Evolution (USA)*, 1994. – Vol. 48. – N 4. – P. 1258–1268.

543. Lidicker W. Z. Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands / W. Z. Lidicker // California grasslands: structure and productivity. – Junk W. Publ. The Hague. – 1987. – P. 273–278.

544. Lill J. T. Selection of herbivore life – history traits by the first and third trophic levels: The devil and the deep blue sea revisited / J. T. Lill // Evolution (USA), 2001. – 55 – N 11 – P. 2236–2247.

545. Lin Jian – rong. The regulation of sex ratio of silkworm interaction of gender and the environment / Jian – rong Lin, Fu – ping Liao, Hui – Chao Yan. // Yichuan – Hereditas. – 2002. – Vol. 24. – N 1. – P. 27–30. (Регуляция пола у шелковичного червя взаимодействием пола и окружающей среды)

546. Lipke H. Insect nutrition / H. Lipke, G. Fracnkel //Annu. Rev. Entomol.— 1956.— № 1. — P. 17—44.

547. Löser S. Exotische Insekten / S. Löser // Stuttgart : Ulmer, 1991. – 175 s.

548. Löwenberg A. Exotische Käfer. Ruhmanns felden / A.Löwenberg //Bede-Verlag Gmbh, 1999. – 103 s.

549. Lupi D. Adult feeding by the rice water weevil *Lissorhoptrus oryzophilus* on different host plants / D. Lupi, C. Cenghialta, M. Colombo // Bull. Insectol. – 2009. – Vol. 62, N. 3 – P. 229–236.

550. Makkar H. Towards sustainable animal diets: a survey-based study / H. P. Makkar, P. Ankers // Anim. Feed Sci. Technol. – 2014. – Vol. 198. – P. 309–322.

551. Mallet J. Inference from clines stabilized by frequency-dependent election / J. Mallet, N. Barton // Genetics. – 1989. – Vol. 22, № 4. – P. 967–976.

552. Mansour S. A. Is it possible to use the honey bee adult as a bioindicator for the defecting of pesticide residues in plants / S. A. Mansour // Acta boil. hung. 38. – 1987. – № 1. – P. 69–76.

553. Marchetti E. In vitro rearing of the tachinid parasitoid *Exorista larvarum* with exclusion of the host insect for more than one generation / E. Marchetti, P. Baronio, M. L. Dindo // Bull. Insectol. – 2008. – Vol. 61, N 2. – P.

333–336.

554. Markovek I. Volatile involved in the nonhost rejection of *Fraximus pennsylvanica* by *Zymantia dispar* larvae / I. Markovek, D. M. Morris, F. Webster // *Journ. Agru Food Chemm.* – 1996. – Vol. 44 (3). – P. 925–935.

555. Mass Production of Beneficial Organisms, Invertebrates and Entomopathogens / (Eds. Morales-Ramos, R. Shapiro) // *Ilan : Academic Press*, 2013. – 764 p.

556. Mathavan S. Effect of X-ray irradiation on developing eggs of the silkworm / S. Mathavan // *Experientia.*— 1983.— Vol. 39, № 9.— P. 1037—1039.

557. Mating in a communal bee, *Andrena agilissima* / [R.J. Paxton, M. Giovanetti, F. Andrietti, E. Scamoni, B. Scanni] // *Ethol. Ecol. And Evol.* – 1999. – Vol. 11. – N 4. – P. 372–382.

558. Matthew R. W. Insect behavior / R. W. Matthew, J. R. Matthew. – *Malabac : Florida L. : Robert Krieger Publish Corp.* – 1988. – 507 p.

559. Meada S. Ecological factors in speciation / [S. Meada et al.] // *Nature.* – 1985. – Vol. 31. – № 6. – P.592–594.

560. Morgan E. D. Chemical words and phrases in the language of pheromones for foraging and recruitment / E. D. Morgan // *Insect communication.* – *L. : Acad. Press*, 1984. – P. 169–194.

561. Mueller L. D. Can population managers manage emergent properties? Does population stability evolve? / L. D. Mueller, A. Joshi, D. J. Borash // *Ecology.* 1999. – Vol. 81. – P. 1273–1285.

562. Muramoto Joji Bioindicators : Use for Assessing Sustainability of farming Practices Encyclopedia of Pest / Joji Muramoto, Stephen R. Gliessman. – 2006. – 345 p.

563. Murthy C V. Effect of thyrokin on growth and development of the silkworm *Bombyx mori* / C V. Murthy, H. K. Hyrkadly, B. S. Thygaraya // *Journ. Sericult. Sci.Japan.*— 1987.— Vol. 56, № 4.— P. 351—352.

564. Murthy C V. Effect of cobalt on silkworm growth and cocoon cropa. Performance / C V. Murthy, S. Govindappa // *Indian. J. Sericult.*— 1988.— Vol.

27, № 1.— P. 45—47.

565. Nevo E. Genetic polymorphisms in subterranean mammals (*Spalax ehrenbergi* superspecies) in the Near East revisited: patterns and theory / E. Nevo, M.G. Filipucci, G. Beiles // *Heredity*. – 1994. – Vol. 72. – P. 465–487.

566. Ngyyen Thi Th. B. Effect of gamma irradiation on the viability of silkworm *Bombyx mori* / Ngyyen Thi Thanh Binh, Dao Hong Canh, Tran Thi Ha // *Nong nghiep cong nghiep thuc pham*. – Arg. and Food ind.— 1994.— № 10.— P. 380—382.

567. Nicholson A. J. Competition for food among *Luciliacuprina* larvae / A. J. Nicholson // *Proc. of 8 th Intern. Cong. Entom.* –1948. – P. 277–281.

568. Norry F. M. Altitudinal patterns for longevity, fecundity and senescence in *Drosophila buzzatii* / F. M. Norry, P. Sambucetti, A. C. Scannapieco & V. Loeschcke // *Genetica*. – 2006. – Vol. 128. – P. 81–93.

569. Ohno Suguru New host records for *Ostrinia orientalis* (Lepidoptera, Grambidae, Pyraustinae), with an occurrence of female – biased sex ratio. / Suguru Ohno // *Trans. Lepidopterol. Soc. Jap.*, 2000. – Vol. 51. – N 1. – P. 44–48.

570. Oku Shintarou. Factors affecting female – biased sex ratio in a trep – nesting wasp, *Trypoxylon malaisei*. / Shintarou Oku, Takayoshi Nishida // *Res. Popul. Ecol.* – 1999. – Vol. 41. – N 2. – P. 169–175.

571. Peric V. The effect of host plant on survival and development of the gypsy moth caterpillars *Lymantria dispar* L. Origination from different populations / V. Peric, J. Jvanovic, M. Jankovic-Hladni // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* – 1996. – Vol. 87. – P. 288–294.

572. Pescod K. V. Aphid responses to plants with genetically manipulated phloem nutrient levels // K. V. Pescod, W. P. Quick, A. E. Douglas // *Physiol. Entomol.* –2007. – Vol. 32, N 3 – C. 253–258.

573. Peterson S. C. Chemoorientation of tent caterpillars to trail pheromone, 5b-cholestane 3, 24-dione / S. C. Peterson, T. D. Fitzgerald // *J. Chemical Ecology*. – 1991. – Vol. 17 (10). – P. 1963–1973.

574. Pevkota B. Lifespan and fecundity of *faiolopus thalassinus* exposed to

dietary heavy metals (Hg, Pb, Cd)/ B. Pevkota , G. H. Schmidt // Boll. Zool. Agr. Bachicolt., 2000. – Vol. 32, № 2. – P. 119–134.

575. Prasad N. G. Evolution of reduced pre-adult viability and larval growth

rate in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* selected for shorter development time / N. G. Prasad, M. Shakarad, V. M. Gohil et al. // Genet. Res. – 2003. – Vol. 76. – P. 249–259.

576. Punitham M. T. Effect of mating duration on fecundity and fertility of eggs in *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) / M. T. Punitham, M. A. Haniffa, S. Arunachalam // Entomon. – 1987. – Vol. 12. – P. 5–8.

577. Rajabaskar D. Stage preference and predatory potential of the bug *Chrysoperla carnea* against jasmine leaf webworm *Nausinoe geometralis* / D. Rajabaskar // Journ. Ecobiol. – 2006. – Vol. 19, N 1. – P. 97–99.

578. Rasmuson M. Variation in persistence of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* / M. Rasmuson // Hereditas. – 1970. – Vol. 65, № 1. – P.57–63.

579. Raubenheimer D. Nutritional Ecology of Entomophagy in Humans and Other Primates / D. Raubenheimer, J. M. Rothman // Annu. Rev. Entomol. – 2013. – Vol. 58. – P. 141–160.

580. Rearing method and life-table data for the cocoa mirid bug *Sahlbergella singularis* Haglund (Hemiptera: Miridae)/ [R. Babin, D. H. B Bisseleua., L. Dibog, J. P. Lumaret] // J. Appl. Entomol. – 2008. – Vol. 132, N 5. – P. 366–374.

581. Scwerc A. Distribution and spatial preferences of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in a forest-field landscape in Poland. / A. Scwerc & J. Szysko // Baltik : Journ. Coleopterol. – 2009. – Vol. 9. – P. 5–15.

582. Selection of age at reproduction in *Drosophila melanogaster* / [C. M. Sgro, G. Geddes, K. Fowler, L. Partridge] In: Female mating frequency as a correlated response // Evolution (USA). – 2000. – Vol. 54, №6 – P. 2152–2155.

583. Servia M. J. Effects of short-term climatic variations on fluctuating

asymmetry levels in *Chironomus riparius* larvae at a polluted site / M. J. Servia, F. Cobo, V. A. Gonzalez // *Hydrobiologia*. – 2004. – Vol. 523. – P. 137–147.

584. Sexual selection on chromosomal polymorphism in *Drosophila subobscura* [M. Santos, R. Tarrio, C. Zapata, G. Alvarez] / *Heredity*. – 1986. – Vol. 57, № 2. – P. 161–169.

585. Shan Sun. A preliminary study on the magnetic effect on the development of silkworm / Shan Sun, Yiug Huang // 19 Intern. Congr. Entomol. (Beijing, June 28—July 4, 1992): Proc. Abstr.— Beijing, 1992.— P. 639.

586. Shankar M. A. Effect of feeding silkworm (*Bombyx mori* L.) with mulberry obtained by different sources of nitrogen on drainage parameters of NB₄D₂ / M. A. Shankar, B. T. Rangaswamy, A. Peter // *Crop Res.* – 1999. – Vol. 18, № 3. – P. 373–377.

587. Shi Ming-Zhu. Sex ratio of *Lucilia sericata*, grown indoors / Shi Ming-Zhu, Xu Bing-Hong, Zhao Xiao-Rui. // *J. Xinxiang Med. Coll.*, 2001. – Vol. 18, № 3. – P. 165–166, 168.

588. Shirdam R. Phytoremediation of hydrocarbon-contaminated soils with emphasis on the effect of petroleum hydrocarbons on the growth of plant species / R. Shirdam, A. Daryabeigi Zand, G. Nabi Bidhendi, N. Mehrdadi // *Phytoprotection*. – 2008. – Vol. 89, № 1. – P. 21–29.

589. Shukla Abhishek Managing agricultural pests through entomopathogenic viruses / Abhishek Shukla // *Everyman's Sci.* – 2006. – Vol. 40, N 3. – P. 189–191.

590. Sing P. Artificial diets for insects: a compilation of references with abstracts (1970—1972) / P. Sing // *New Zealand Dep. Sci. Int. Res. Bull.*— 1977.— P. 214.

591. Smith R. H Genetic control of insect population / R. H. Smith, R. C. von Borstel // *Science*, 1972. – 178. – P. 1164–1174.

592. Sondergaard L. Mating competition in artificial populations of *Drosophila melanogaster* polymorphic for *eboni*. II. A test for minority male mating advantage / L. Sondergaard // *Genet. Res.* – 1986. – Vol. 47, № 3. – P.

205–208.

593. Srivastava A. K. Life table studies of muga silkworm, *Antheraea assama* west wood (Saturniidae: Lepidoptera) on three different host plants / A. K. Srivastava, P. K. Mishra, J. Jayaswal // *Ann. Entomol.* – 1996. – Vol. 14, № 1. – P. 33–38.

594. Stone J. L.S. Keeping and breeding butterflies and other exotica. / J. L. S. Stone. – London : Blandford, 1992. – 192 p.

595. Studies of sex ratio in two popular races of silkworm *Bombyx mori* L. / [M.K. Singh, A.K. Roy, B.D. Singh, P.K. Mishra, U.P. Griyaghey] // *Ann. Entomol.*, 1996. – Vol. 14, № 2. – P. 21–22.

596. Sun Y. P. Some important factors affecting microbiossay of insecticides residues / Y. P. Sun, Y. T. Sun // *Journ. Econ. Entomol.* — 1952. – Vol. 45, № 26. – P. 178–183.

597. Szysko J. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic Carabidae / J. Szysko et all. // Warsaw : Agricultural Universiti Pres, 2009. – 96 p.

598. Takafumi N. S. A male-killing *Wolbachia* carries a feminizing factor and is associated with degradation of the sex-determining system of its host / Sugimoto N. Takafumi, I. Yukio // *Biology letters.* – 2012. – № 4. – P.14–17.

599. Tampion J. The Living Tropical Greenhouse, creating a haven for butterflies / J. Tampion & M. Tampion // GMC Publications Ltd. Lewes UK., 1999. – 119 p.

600. Tauber M. J. Masaki S. Seasonal adaptations of insects / M. J. Tauber, C. A. Tauber. – Oxford Univ. Press, 1986. – 247 p.

601. Tazima Y. The genetics of the silkworm. L. / Y. Tazima. – Logos Press. – 1964. – 215 p.

602. Tazima Y. The silkworm important labolatory tool. / Y. Tazima, H. Doira. – Tokyo, 1978. – 247 p.

603. Teuschl Y. Correlated responses to artificial body size selection in

growth, development, phenotypic plasticity and juvenile viability in yellow dung flies / Y. Teuschl, C. Reim, W. U. Blanckenhorn // *Journ. Evol. Biol.* – 2007. – Vol. 20, N 1. – C. 87–103.

604. The effects of a meridic diet on the sex ratio of offspring, on glycogen and protein content, and on productivity and longevity of adult *Pimpla turionellae* L. (Hymenoptera: Ichneumonidae) for five generations / [M..Coskun, T. Kayis, P. Ozalp, K. Kocalar, Cagla Irem Tatlicioglu, I. Emre] // *Belg. J. Zool.* – 2009. – Vol. 139, N 2. – P. 103–108.

605. The evolution of population stability as a by-product of life-history evolution / [N. G. Prasad, S. Dey, M. Shakarad, A. Joshi] // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2003. – Vol. 270, Suppl. 1. – P. 84–86.

606. Tkacheva E. Moth husbandry in Moskow Zoo. / E. Tkacheva, O. Tkachev. – *EAZA News*, 2002. – 39 – P. 12.

607. Tristram D. W. Pheromones and Animal Behavior : Communication by Smell and Taste / D. W. Tristram. – Cambridge Univ. Press, 2003. – 408 p.

608. Utilization of house fly-maggots, a feed supplement in the production of broiler chickens / [J. Hwangbo, E. Hong, A. Jang, H. Kang, J. Oh, B. Kim, B. Park] // *Journ. Environ Biol.* – 2009. – Vol. 30, № 4. – P. 609–614.

609. Verboom J. A. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape / J. A. Verboom, P. O. Schotman, J. A. J. Metz. – *Oikos*. – 1991a – № 61. – P. 149–156.

610. Verboom J. Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models / J. Verboom, K. Lankester, J. A. J. Metz. // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1991b. – № 42. – P. 39–55.

611. Watanabe H. The silkworm an important laboratory tool. / H. Watanabe – Tokyo, 1978. – P. 279.

612. Wilkinson J. D. Angoumois grain moth: grain treatment and infestation level effect on rearing / J. D. Wilkinson, R. K. Morrison // *Journ. Econ. Entomol.* – 1973. – Vol. 66, № 1. – P. 107–109.

613. Witting L. Population cycles caused by selection by density dependent

competitive interactions / L. Witting // Bull. Math. Biol. – 2000. – Vol. 62, № 6. – P. 1109–1136.

614. Wolff J. O. Population regulation in mammals : An evolutionary perspective / J. O. Wolff // J. Anim. Ecol. – 1997. – Vol. 66, № 1. – P. 1–13.

615. Wood R.I., Buch G.L., Petersen E. Possible genetic sexing mechanisms for *Ceratitis capitata* Wied. (IAEA-SM-255/15), 1982. – P. 279.

616. Zakharov I. A. The Stockholm's populations of *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) / I. A. Zakharov, E. V. Shaikevich // Hereditas. – 2001. – Vol. 134. – N 3. – P. 263–266.

617. Zwaan Bas. Artificial selection for developmental time in *Drosophila melanogaster* in relation to the evolution of aging: Direct and correlated responses / Bas Zwaan, R. Bulsma, R.F. Hoekstra // Evolution (USA). – 1995 a – Vol. 49 – N 4 – P. 635 – 648.

618. Zwaan Bas. Direct selection on line span in *Drosophila melanogaster* / Bas Zwaan, R. Bulsma, R.F. Hoekstra // Evolution (USA), 1995 b – Vol. 49 – N 4 – P. 649–659.