



УДК 595.7.082.26

Новые подходы к контролю качества культур насекомых при разведении

Т.Ю. Маркина

Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, Харьков, Украина

Предложены новые способы контроля качества культур на основе правила зависимости интенсивности таксисов от уровня жизнеспособности насекомых. На породах тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) и лабораторной культуре непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) проведены испытания предложенных способов контроля и прогнозирования жизнеспособности биоматериала. Гусеницы высокожизнеспособных пород тутового шелкопряда демонстрируют более высокую интенсивность хемотаксиса. Интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий состояния популяции. Тестирование гусениц «мурашей» по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на всех стадиях. Оценка интенсивности хемотаксиса имаго самцов на половой феромон самки позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства. Усовершенствован способ отбора биоматериала по интенсивности хемотаксиса путем сокращения времени отбора гусениц с 30 до 15 минут и их предварительного голодания. Отмечено достоверное повышение жизнеспособности пород гибридов тутового шелкопряда при данном способе отбора в весенний и летний выкормочные сезоны. Апробирован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, базирующийся на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности их трофотаксиса. Экспериментально установлено, что показатели интенсивности хемотаксиса и жизнеспособности соответствуют определенному уровню гетерозиготности популяции. Установленный факт может быть использован для мониторинга состояния естественных популяций насекомых в зонах с высокой антропогенной нагрузкой.

Ключевые слова: разведение насекомых; контроль качества; таксисы; жизнеспособность

New approaches to quality control for cultures of insects for rearing

T.Y. Markina

H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, Ukraine

An analytical review of existing methods of quality control for cultures of insects for rearing is presented. It is shown that there is a need to search for new approaches to solving this problem. The suggested methods for quality control for insect cultures are based on the rule of taxis intensity dependence on insect viability level. Testing of new methods of control and prediction of biological material viability was carried out on several breeds of silkworm (*Bombyx mori* L.) and a laboratory culture of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.). It was established that the caterpillars of silkworm breeds with high viability show higher chemotaxis intensity. It was found that intensity of taxis manifestation can be considered as a criterion of population condition. Selection of the most promising breeds of silkworm can be carried out at the moment of hatching without expensive rearing. It was shown that testing of neonate caterpillars by chemotaxis intensity provides the control of viability in all stages of insect development. Evaluation of chemotaxis intensity of adult males on female sex pheromone gives the possibility to select the specimens with the highest physiological properties for hybridization as well as to predict viability for progeny. The method of biological material selection by chemotaxis intensity was improved due to decrease the time of selection from 30 to 15 minutes and preliminary starvation of these insects. Positive correlation was evaluated between general viability of silkworm culture and intensity of chemotaxis of neonate larvae to the smell of mulberry leaf during 15 minutes after 12 hours of starvation. A significant increase of viability for silkworm breeds and hybrids was registered using such selection method during the spring and summer rearing. This selection method can be used also for assessment of culture viability. A new express-method of biological material selection for insect cultures establishment has been approbated. It is based on the positive correlation between insect viability parameters and their trophotaxis intensity. It is shown that for establishment of a laboratory culture of gypsy moth it is necessary to obtain the material from populations with the highest chemotaxis intensity. It was experimentally proved that parameters of chemotaxis intensity and insect viability reflect a certain level

Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, ул. Алчевских, 29, Харьков, 61002, Украина
H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Alchevskih Str., 29, Kharkov, 61002, Ukraine
Tel.: +38-050-103-22-52. E-mail: t.yu.markina@gmail.com

of population heterozygosity. The higher is the intensity of chemotaxis, the higher is the relative level of population heterozygosity. This fact gives the possibility to determine the level of heterozygosity for artificial insect populations by testing larvae for chemotaxis intensity. This method may be suitable for monitoring of natural populations condition in zones with intensive anthropogenic loading.

Keywords: insect cultivation; quality control; taxis; viability

Введение

В технической энтомологии контроль качества массовых культур насекомых является важнейшим условием эффективности производства. Он включает проверку соответствия выращиваемых насекомых требованиям стандарта, а также специальный контроль (Zlotin and Cherupnaya, 1994). В настоящий момент, несмотря на имеющийся арсенал методов контроля, эти вопросы в технической энтомологии остаются наименее разработанными (Chambers and Ashley, 1984; Leppla and Ashley, 1989; Zlotin and Golovko, 1998).

Программы массового разведения насекомых традиционно делят на несколько категорий (Zlotin, 1981; Raubenheimer and Rothman, 2013; Ghosh et al., 2014), в связи с чем контроль качества должен учитывать их целевое назначение (Zlotin and Cherupnaya, 1994). Составляющей каждой программы разведения являются два технологических процесса: производство насекомых для целевого использования (массовая культура) и для воспроизводства (маточная культура) (Monastyrskij and Gorbatovskij, 1991). В этой связи критерии контроля качества, используемые в настоящий момент, также делят 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 ее применении (Golovko et al., 1995).

В обширной литературе отражены попытки создания методов контроля, которые позволили бы непрерывно следить за качеством культур насекомых (Makarenko, 1975; Bush and Nesk, 1976; Hoy, 1976; Huetted, 1976; Greenberg and Podberezskaya, 1980, 1983; Zlotin, 1981; Adashkevitch, 1988; Tamarina, 1987; Leppla and Ashley, 1989; Greenberg, 1991; Belyakova and Kozlova 2010; Mass Productions..., 2013). В настоящее время для контроля 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. Разнообразие популяций насекомых в естественных экосистемах позволяет им успешнее адаптироваться к изменяющимся условиям среды (Korolev and Brygadyrenko, 2014). Морфологическое, физиологическое и генетическое разнообразие популяций является их адаптацией к изменчивому составу кормов (Brygadyrenko and Nazimov, 2014, 2015; Svyrydchenko and Brygadyrenko, 2014; Reshtnyak, 2015), воздействию разных поллютантов (Kulbachko et al., 2011; Brygadyrenko and Ivanyshyn, 2015), урбанизации и комплексному промышленному загрязнению экосистем (Brygadyrenko and Reshetniak, 2014). В связи с этим разрабатываются методы оценки жизне-

способности культур насекомых на разных стадиях развития. Так, в культуре тутового шелкопряда на стадии яйца оценивают жизнеспособность по количеству отрожденных личинок (Danshina, 2000) или по глубине диапаузы (Galanova et al., 1998). На стадии личинки используют методы оценки жизнеспособности культуры тутового шелкопряда по состоянию гемолимфы; по устойчивости к инфекционным заболеваниям (Golovko et al., 1992), по интенсивности хемотаксиса (Ostapenko and Zlotin, 2000; Zub et al., 2004). На стадии куколки жизнеспособность оценивают по максимальным и минимальным показателям массы куколки (Samokhvalova, 1980) или по количеству в партии коконов-«глухарей» (Petrova et al., 1999). На стадии имаго жизнеспособность оценивают по продолжительности жизни имаго, по чувствительности к запаху полового феромона самок (Zlotin and Kirichenko, 1987; Zlotin and Boychuk, 1997). В работе Т.В. Сафоновой (Safonova, 2002) 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 (Zlotin, 1981, Galanova et al., 1998), в связи с чем жизнеспособность культур потенциально падает.

В 1994 году сформулированы биологические основы контроля качества и предложен индекс общей жизнеспособности культуры как важнейший показатель, определяющий качество всех культур при реализации большинства программ разведения (Zlotin and Cherupnaya, 1994). Использование такого подхода позволяет оценить качество культуры по результатам выкормки, а также уменьшить количество контролируемых параметров. Однако недостатком данного способа является его высокая трудоемкость, требующая материальных затрат на проведение полной выкормки. Имеются немногочисленные данные, связанные с особенностями технологического процесса производства зерновой моли (Greenberg and Podberezskaya, 1980, 1983; Vorontzova, 1984; Adashkevitch, 1988). Разработан экспресс-метод оценки технологического процесса производства зерновой моли (Greenberg, 1991). Заслуживают внимания биофизические и биохимические методы контроля качества культур насекомых (Polivtsev and Gulij, 1986), контроль по гемолимфе с использованием ионного анализатора, исследование динамики активности тирозиназы и дофаоксидазной активности в онтогенезе комнатной мухи и медоносной пчелы (Benkovskaya et al., 2006; Saltykova et al., 2007).

Анализ имеющихся публикаций свидетельствует о том, что поиск новых эффективных способов контроля культур насекомых и разработка экспресс-методов определения их состояния являются актуальными. По нашему мнению, необходим новый подход к изучению данной проблемы, базирующийся на механизмах поддержания гомеостатических свойств искусственных популяций и их связи с показателем жизнеспособности

(Markina and Benkovskaya, 2015). Комплексные исследования динамики структурных параметров искусственных популяций насекомых показали их разнокачественность по реакции на кормовой раздражитель (Haiduk et al., 2003). В дальнейшем нами экспериментально обосновано правило зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от жизнеспособности популяции (Zlotin and Markina, 2009; Markina and Zlotin, 2010). В практическом аспекте интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий жизнеспособности популяции и использоваться для прогноза динамики численности и контроля качества биоматериала.

В этой связи целью нашей работы явилось экспериментальное обоснование эффективности нового подхода к контролю качества культур насекомых, базирующегося на зависимости между интенсивностью таксисов насекомых и их жизнеспособностью.

Материал и методы исследований

Исследования проводили на породах тутового шелкопряда (*Bombyx mori* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera, Bombycidae) – Б-2 улучшенная (Б-2 ул.), Б-1улучшенная (Б-2 ул.), Мерефа 6, Украинская 11, Украинская 12, Украинская 14, Украинский 2, Скороспелая 2 и гибридах – Украинский 14 x Украинская 20, Украинский 21 x Мерефа 6, Мерефа 6 x Мерефа 7.

Часть исследований проводили с лабораторными культурами и выборками природных популяций непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758)) (Lepidoptera, Lymantriidae). Выбор объектов исследования обусловлен большим практическим значением данных видов насекомых. Тутовый шелкопряд – продуцент сырья и продуктов питания для животных и человека (Golovko et al., 1998; Raubenheimer and Rothman, 2013; Ghosh et al., 2014). Непарный шелкопряд – опасный и широко распространенный фитофаг, наносящий значительный урон лесному и садово-парковому хозяйству многих областей Украины (Meshkova, 2009). Культуру непарного шелкопряда выращивают для решения задач биологического метода защиты растений – наработки энтомопатогенных препаратов, применение которых значительно снижает химическую нагрузку на экосистемы.

Биоматериал (кладки непарного шелкопряда) отбирали из очагов разной фазы градации: Купянский лесхоз Харьковской области – начало роста численности; Цюрупинское лесничество Херсонской области – фаза кризиса. Насекомые культивировались по общепринятым методикам (Golovko et al., 1998; Dubko, 1995).

В экспериментах с тутовым и непарным шелкопрядами каждый вариант опытов насчитывал три повторности: по 50 мг гусениц для тутового шелкопряда (110 штук на одну повторность) и десять повторностей по 25 гусениц для непарного шелкопряда. В ходе эксперимента учитывали следующие показатели: жизнеспособность яиц (%), жизнеспособность гусениц (%), жизнеспособность куколок (%), общую жизнеспособность (%), интенсивность хемотаксиса (шт. за 30 мин), среднюю плодовитость самок (шт.), урожай коконов (кг с 1 г грен), среднюю массу кокона (г). Жизнеспособность яиц определяли как отношение гусениц, вышедших из

яиц, к общему количеству яиц, взятых для опыта, жизнеспособность гусениц – как отношение числа окуклившихся гусениц (давших здоровую куколку) к исходному количеству гусениц, взятых в эксперименте, жизнеспособность куколок – как отношение количества бабочек, вышедших из куколок, к общему количеству куколок.

Общую жизнеспособность рассчитывали по оригинальной формуле (Golovko et al., 1995). Интенсивность проявления таксиса определяли по количеству особей, прореагировавших на раздражитель.

Изучение трюфотаксиса тутового и непарного шелкопрядов при контроле качества на стадии гусеницы и прогнозировании жизнеспособности биоматериала. Для установления связи между интенсивностью трюфотаксиса и уровнем жизнеспособности особей изучаемых видов использован отбор гусениц после выхода из яйца на пергаментную бумагу, натертую кормовым растением (Ostapenko and Zlotin, 2000). Для тутового шелкопряда как привлекающий сигнал использовали листья шелковицы белой (*Morus alba* L.), для непарного шелкопряда – дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.). На выкормку отбирали гусениц (как наиболее чувствительных), которые на протяжении 30 минут переползли на не натертую сторону бумаги (ослабление интенсивности привлечения). В контрольном варианте отбирали гусениц, перешедших на натертую сторону бумаги. За 30 минут это составляет 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.

Изучение чувствительности самцов к половому феромону самок у тутового шелкопряда при контроле качества на стадии имаго. До начала работ готовили экстракт полового аттрактанта самок тутового шелкопряда согласно методике Elizarov and Barybkina (1974). В качестве растворителя использовали метиленхлорид. Концентрация экстракта составляла в 1 см³ растворителя пяти желез вергильных самок. Методом разведения активность полученного экстракта доведена до $1 \cdot 10^{-12}$ – $1 \cdot 10^{-14}$. Самцов переносили в помещение, в котором до этого никогда не было самок, и рассаживали их 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 $1 \cdot 10^{-12}$. 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 с самками. Потомство самок, спаренных с самцами контрольного (без отбора на аттрактант) варианта и варианта, в котором производили отбор, выращивали отдельно.

Выращивание насекомых проводили по общепринятым методикам. Гигротермические условия содержания соответствовали оптимуму для вида (Golovko et al., 1998; Zlotin et al., 2000).

Статистическую обработку полученных данных проводили, используя однофакторный дисперсионный анализ с помощью программы Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Для экспериментального подтверждения возможности контроля жизнеспособности культуры тутового шелкопряда, используя в качестве критерия интенсивность таксисов, провели опыты с четырьмя породами. После выхода гусениц из яиц по указанной выше методике определяли интенсивность их хемотаксиса. В дальнейшем была проведена выкормка данных пород и установлены биологические показатели культуры. В ходе эксперимента отмечена достоверная разница интенсивности

хемотаксиса у отдельных пород (табл. 1). Наиболее интенсивно на запах листа шелковицы реагировали породы Б-2 улучшенная и Б-1 улучшенная. Изучение влияния отбора на общую жизнеспособность культуры позволило установить прямую позитивную зависимость между интенсивностью хемотаксиса гусениц-«мурашей» и общей жизнеспособностью культуры. Этот факт дает основания утверждать, что показатель интенсивности хемотаксиса действительно может быть использован для контроля состояния культуры тутового шелкопряда на стадии гусеницы при ее выходе из яйца.

Таблица 1

Зависимость биологических показателей тутового шелкопряда от интенсивности хемотаксиса гусениц-«мурашей»

Порода	Интенсивность хемотаксиса, %	Жизнеспособность, %				Урожай коконов с 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 улучшенная	61,0 ± 2,40*	98,0 ± 0,58	94,7 ± 1,96	99,0 ± 0,58	91,8 ± 1,68*	3,6 ± 0,38*
Украинская-11	37,0 ± 0,88	95,3 ± 0,33	87,9 ± 1,23	100,0 ± 0,00	83,8 ± 1,08	2,5 ± 0,13
Б-1 улучшенная	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 ± 0,00	55,1 ± 1,43	2,6 ± 0,07

Примечание: * P < 0,001.

Таким образом, существует возможность отбора наиболее перспективного для выкормки биоматериала. В наших экспериментах наиболее перспективной оказалась порода Б-2 улучшенная, в которой 61% гусениц-«мурашей» прореагировали на запах листа шелковицы. Общая жизнеспособность этой породы на выкормке была достоверно выше (на 4,6%), чем породы Б-1 улучшенная (P < 0,001), на 8,04% выше породы Украинская-11 (P < 0,001) и на 36,8% – породы Мерефа 6 (P < 0,001). Достоверно выше был и показатель урожая коконов породы Б-2

улучшенная. Установленная ранее связь между сенсорной чувствительностью взрослых самцов и жизнеспособностью гусениц (Zub, 2004), по нашему мнению, также может быть эффективным критерием оценки культуры тутового шелкопряда, но 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. 2).

Таблица 2

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

Порода	Интенсивность хемотаксиса, %	Жизнеспособность, %				Урожай коконов с 1 г гусениц, кг
		грены	гусениц	куколок	общая	
Б-2 улучшенная	65,0 ± 1,20	94,3 ± 1,67	87,1 ± 0,47	100,0 ± 0,00	82,2 ± 0,44	3,9 ± 0,06
Украинская-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 улучшенная	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 ± 1,40	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.

Наибольшую интенсивность хемотаксиса продемонстрировали самцы породы Б-1 улучшенная. После проведения выкормки потомства, полученного от таких самцов, отмечено достоверное (P < 0,001) 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. Показатели урожая коконов у высокожизнеспособной породы были выше в среднем на 1 кг.

Таким образом, показана 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.

В дальнейшем нами усовершенствована существующая методика отбора гусениц по интенсивности хемотаксиса. Первоначально предложенная Л.Н. Остапенко и А.З. Злотиным методика (Ostapenko and Zlotin, 2000) предусматривает 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 выдерживанием гусениц в течение 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-часового голодания.

Мы провели экспериментальную оценку общей жизнеспособности породы Б-2 улучшенная и гибрида Б-2 улучшенная × Б-1 улучшенная, при отборе гусениц «мурашей» по интенсивности хемотаксиса в течение 15 минут после 12-часового голодания. Для дифференцирования материала по жизнеспособности в период испытаний необходимы условия, выходящие за рамки оптимальных. При этом реализуются скрытые возможности особей и популяций в целом, что обеспечивает приспособление

организма к меняющимся условиям существования (Mamedallieva et al., 1990). В этой связи эксперимент был проведен на оптимальном и пессимальном агрофонах в период весенней и летней выкормки тутового шелкопряда. Результаты весенних выкормок (табл. 3) показали, что интенсивность хемотаксиса у гусениц, и породы, и гибрида, подвергавшихся голоданию, достоверно ниже на 10% по сравнению с вариантом контроля. Жизнеспособность при содержании материала на оптимальном фоне возрастала на 11% у гибрида, и на 6% – у породы.

Таблица 3

Влияние отбора по интенсивности хемотаксиса и голодания на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два весенних сезона)

Варианты	Интенсивность хемотаксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов с 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2 улучшенная × Б-1 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	46,0 ± 1,65	78,5 ± 1,31	75,3 ± 2,36	3,5 ± 0,18	3,2 ± 0,03
Отбор 15 мин.	41,3 ± 0,33	80,5 ± 1,67	79,4 ± 1,99	3,8 ± 0,39	3,6 ± 0,09
Отбор 15 мин. после голодания	36,3 ± 0,88**	87,9 ± 0,77**	85,6 ± 1,48**	4,1 ± 0,27*	3,8 ± 0,13
Б-2 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	37,7 ± 0,67	77,8 ± 0,16	77,1 ± 1,65	3,7 ± 0,76	3,8 ± 0,31
Отбор 15 мин.	31,3 ± 0,33**	79,4 ± 0,11**	78,6 ± 0,12	3,7 ± 0,09	3,9 ± 0,22
Отбор 15 мин. после голодания	27,0 ± 1,15***	83,4 ± 0,78***	81,7 ± 1,62	4,1 ± 0,21	3,9 ± 0,18

Примечание: * – P < 0,05, ** – P < 0,01, *** – P < 0,001; ОПФ – оптимальный фон, ПФ – пессимальный фон.

Показатель общей жизнеспособности на оптимальном фоне во всех вариантах превышал таковой на пессимальном фоне, что объясняется влиянием провокационного фона выкормки, где угнетающими факторами служат ухудшение качества корма, уменьшение его количества, понижение температуры. При этом показатели урожая коконов не имели достоверных отличий. Эксперимент показал, что голодание гусениц приводит к ослаблению особей, это проявляется в снижении двигательной активности и, в свою очередь, отражается на показателе интен-

сивности хемотаксиса. В вариантах «Отбор 15 мин. после голодания» и у породы, и у гибрида снижение интенсивности хемотаксиса сопровождается повышением общей жизнеспособности культуры. Это объясняется тем, что при таком отборе на пергамент успевают переползти самые подвижные особи, а, соответственно, и более жизнеспособные. При отборе в течение 30 мин. на пергамент попадают особи с разной двигательной активностью и, соответственно, с разной жизнеспособностью. Подобные результаты получены и в период летних выкормок (табл. 4).

Таблица 4

Влияние отбора по интенсивности хемотаксиса и голодания на жизнеспособность и продуктивность тутового шелкопряда (среднее за два летних сезона)

Варианты	Интенсивность хемотаксиса гусениц, %	Общая жизнеспособность, %		Урожай коконов с 1 г гусениц, кг	
		ОПФ	ПФ	ОПФ	ПФ
Б-2 улучшенная × Б-1 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	43,0 ± 1,31	70,0 ± 0,74	67,6 ± 0,95	3,4 ± 0,16	3,3 ± 0,44
Отбор 15 мин.	41,3 ± 0,33	73,1 ± 2,39	69,7 ± 1,48	3,5 ± 0,31	3,4 ± 0,11
Отбор 15 мин. после голодания	37,7 ± 0,28**	74,6 ± 0,43**	70,7 ± 0,57**	3,5 ± 0,13	3,4 ± 0,46
Б-2 улучшенная					
Контроль – отбор 30 мин.	30,0 ± 0,61	68,6 ± 1,14	68,0 ± 0,66	3,2 ± 0,19	3,2 ± 0,18
Отбор 15 мин.	27,3 ± 0,33*	71,0 ± 0,12	69,7 ± 0,45	3,7 ± 0,16	3,7 ± 0,29
Отбор 15 мин. после голодания	26,7 ± 1,03	78,7 ± 1,96**	74,4 ± 1,41*	3,7 ± 0,28	3,9 ± 0,24

Примечание: * – P < 0,05, ** – P < 0,01; ОПФ – оптимальный фон, ПФ – пессимальный фон.

Однако при летних выкормках 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.

Таким образом, нами установлена положительная зависимость между общей жизнеспособностью культуры тутового шелкопряда и интенсивностью хемотаксиса гусениц «мурашей» на запах листа шелковицы в течение 15 мин. после 12-часового голодания. Отмечено

достоверное повышение жизнеспособности как пород, так и гибридов тутового шелкопряда при данном способе отбора в весенний и летний сезоны. Это дает возможность использовать данный способ отбора для оценки жизнеспособности культуры. Так как способ позволяет отбирать наиболее жизнеспособный биоматериал, его также можно считать способом оптимизации культуры при разведении.

Следующий этап наших исследований посвящен изучению возможности использования показателя интенсив-

ности хемотаксиса при отборе исходного материала для создания искусственных популяций насекомых.

Успех всех программ технической энтомологии по массовому разведению насекомых зависит, в первую очередь, от удачного выбора исходного биоматериала для закладки культуры (Zlotin, 1989; Lyashenko, 1999). В связи с этим разработаны основные принципы и методы отбора исходного биоматериала для создания культур насекомых (Zlotin and Boychuk, 1997). 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, 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 закладки культур насекомых в период экспедиций, в связи с их ограниченностью во времени. Отсюда возникает необходимость разработки новых методов. В этой связи мы предложили новый экспресс-метод оценки исходного материала, используя правило зависимости интенсивно-

сти таксисов насекомых от их жизнеспособности. 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-производителей сырья, медицинских препаратов, продуктов питания (отбор исходного материала проводят из уже существующих культур насекомых).

В этой связи исследования проведены на представителях, отобранных для этих двух направлений. Непарного шелкопряда как исходный материал по первому направлению собирали в его природных популяциях. Представителем программ второго направления выбран тутовый шелкопряд. 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.

Отобранные кладки непарного шелкопряда тестируют, определяя интенсивность трофотаксиса гусениц, после их выхода из яиц (табл. 5). Отмечена достоверная ($P < 0,001$) разница по показателю интенсивности трофотаксиса между образцами из двух популяций.

Таблица 5

Зависимость биологических показателей непарного шелкопряда от интенсивности трофотаксиса гусениц

Вариант	Интенсивность трофотаксиса, % за 30 мин.	Жизнеспособность гусениц, %	Средняя масса куколки, мг	Средняя плодовитость самок, шт.	Гибель от болезней, %
Непарный шелкопряд из очага в фазе нарастания численности	78,1 ± 2,8*	74,3 ± 1,9*	1126 ± 18*	312 ± 21*	1,2 ± 0,9*
Непарный шелкопряд из очага в фазе кризиса численности	5,8 ± 2,0	3,2 ± 2,4	531 ± 23	29 ± 12	66,2 ± 2,3
Тутовый шелкопряд, порода Украинская 12	79,8 ± 3,1*	92,3 ± 1,1*	2,40 ± 0,32*	638 ± 9*	1,8 ± 1,2*
Тутовый шелкопряд, порода Скороспелая 2	41,3 ± 2,2	74,1 ± 1,0	1,49 ± 0,14	481 ± 11	4,6 ± 1,1

Примечание: * – $P < 0,001$.

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, для закладки маточных культур необходимо определять интенсивность таксиса гусениц после их выхода из яйца. Эксперимент показал, что кладки яиц из популяции, находящейся в фазе кризиса (резкое снижение численности), непригодны для закладки культуры, так как наблюдается значительная (до 96%) гибель гусениц в процессе культивирования.

Аналогичные данные получены при применении нового метода оценки жизнеспособности насекомых в программе разведения производителей сырья и продуктов питания (тутовый шелкопряд). 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 достоверно меньший показатель жизнеспособности (на 18,2%; $P < 0,001$). Новая селекционная порода Украинская 12 также

имела достоверно более высокие показатели ($P < 0,001$) средней массы коконов (на 0,9 г) и плодовитости самок (на 157 шт.). Отмечено и уменьшение количества особей, погибших от болезней (на 2,8%).

Таким образом, предложенный и апробированный новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала может быть успешно использован в реализации программ технической энтомологии. Для закладки культур насекомых из тестируемых популяций необходимо выбирать те, которые характеризуются максимальным значением показателя интенсивности трофотаксиса.

В технологическом процессе разведения насекомых очень важно поддерживать генетическую гетерогенность культуры. Гетерогенные популяции имеют большую адаптивную способность в меняющихся условиях среды за счет более высокой жизнеспособности (Lyashenko, 1999). Высокая гетерогенность популяций наряду с другими факторами обуславливает их гетерозиготность – генетическое явление, возникающее при скрещивании разнокачественных гамет в зиготе. Оно широко распространено в природе и является одной из причин гетерозиса (Gilyarov, 1990). Практическое опре-

деление 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 (Gilyarov, 1990). Однако этот процесс довольно трудоемок и длителен. 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 зави-

симости интенсивности таксисов насекомых от их жизнеспособности (Zlotin and Markina, 2009) и установленной прямой зависимости между уровнем гетерозиготности популяций насекомых и их жизнеспособностью (Gilyarov, 1990), мы предложили новый простой способ определения гетерозиготности популяций насекомых.

Цель нашего дальнейшего исследования – 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 использованы три искусственные популяции тутового шелкопряда с разным уровнем гетерозиготности, созданные на базе породы Б-2 улучшенная: партеногенетическая линия, чистая порода, межпородный гибрид. Определяя интенсивность хемотаксиса гусениц-«мурашей», мы отметили самые низкие показатели у партеногенетической линии, а высокие – у межпородного гибрида (табл. 6).

Таблица 6

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 улучшенная – партеногенетическая линия	24,3 ± 1,4 ^a	53,6 ± 1,8 ^d	гомозиготная популяция
Б-2 улучшенная – чистая порода	58,0 ± 1,6 ^b	70,1 ± 1,6 ^e	относительная гетерозиготность
Б-2 улучшенная x Б-1 улучшенная – межпородный гибрид	72,3 ± 1,4 ^c	89,8 ± 1,1 ^f	высокая гетерозиготность

Примечание: разными латинскими буквами помечены значения достоверно ($P < 0,01$), отличающиеся друг от друга.

Зная априори, что первая линия гомозиготна, а гибрид безусловно гетерозиготен, мы можем говорить о существовании положительной корреляции между показателями интенсивности хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции. Для чистой породы характерны средние, но достоверно отличающиеся ($P < 0,01$) от других вариантов показатели интенсивности хемотаксиса. Ее можно считать условно гетерозиготной. При изучении жизнеспособности гусениц в вариантах экспериментально подтверждено, что 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.

Анализ результатов свидетельствует, что показатели интенсивности хемотаксиса и жизнеспособности соответствуют определенному уровню гетерозиготности популяции. Чем выше интенсивность хемотаксиса, тем выше относительный уровень гетерозиготности. Установленный факт дает возможность определять степень гетерозиготности искусственных популяций насекомых, проводя тестирование по интенсивности хемотаксиса личинок. Также этот способ может быть пригоден для мониторинга состояния естественных популяций насекомых, особенно в зонах с высокой антропогенной нагрузкой.

Таким образом, говоря о выборе критериев для оценки искусственных популяций насекомых, можно утверждать, что анализ структурных параметров показывает и степень приспособленности культуры к искусственным условиям разведения и возможности ее воспроизводства.

Особое значение для контроля качества имеет оценка пространственно-этологической, а также анализ генетической структуры популяции (Smith and Borstel, 1972; Zlotin, 1989). Для решения этих задач имеют значение биохимические исследования динамики активности жизненно важных ферментов в зависимости от физиологического состояния особей, режимов и сроков хранения биоматериала (Lapu et al., 1985; Benkovskaya et al., 2006). На модельной выборке имаго колорадского жука показана возможность комплексного применения молекулярно-биологического (двунаправленная аллель специфичная полимеразная цепная реакция), фенетического и токсикологического методов для анализа популяционной структуры вида (Benkovskaya et al., 2008; Benkovskaya, 2009).

Методы оценки адаптивного поведения насекомых разработаны слабо. Предлагается использовать половые феромоны и другие привлекающие вещества, антифеданты, репелленты, паразитов или их жертв (Chernij, 2004). Показанная нами структурированность популяции по степени чувствительности к химическим раздражителям (Zlotin and Markina, 2009) легла в основу предложенных и успешно апробированных новых методов контроля качества биоматериала в решении задач технической энтомологии.

Выводы

В результате проведенных исследований экспериментально обоснован новый подход к контролю качества культур насекомых при реализации программ технической энтомологии, базирующийся на установленном

нами правило зависимости интенсивности проявления таксисов насекомых от уровня их жизнеспособности.

Интенсивность проявления таксисов может рассматриваться как критерий состояния популяции и использоваться при выборе для промышленного производства наиболее перспективных пород тутового шелкопряда и линий непарного шелкопряда. Тестирование гусениц «мурашей» по интенсивности хемотаксиса обеспечивает контроль жизнеспособности на всех стадиях. Оценка имаго позволяет отобрать наиболее физиологически качественный материал для скрещивания, а также прогнозировать жизнеспособность потомства.

Предложен и обоснован новый экспресс-метод отбора исходного биоматериала при закладке культур насекомых, основанный на положительной корреляции показателей жизнеспособности насекомых и интенсивности их трофотаксиса. Установлена положительная корреляция между интенсивностью хемотаксиса и степенью гетерозиготности популяции (на примере тутового шелкопряда).

Библиографические ссылки

- Adashkevitch, B., 1988. Standartyzatsiya entomophagow [Standardization of the entomophagous]. *Zaschita Rastenij* 10, 16 (in Russian).
- Belyakova, N., Kozlov, E., 2010. Nowye standarty i control kachestwa pri massovom razvedenii entomofagov [New standards and quality control in mass breeding of entomophagous]. *Izvestiya Sankt-Petersburgskogo Agramogo Universiteta* 18, 104–107 (in Russian).
- Benkowskaya, G., 2009. Stress reaktzii kak mekhanizm realizatsii adaptivnogo potentsiala osobej i populyatsij nasekomikh [Stress reaction as a mechanism for the implementation of the adaptive capacity of individuals and populations of insects]. Novosibirsk (in Russian).
- Benkowskaya, G., Saltykov, E., Sukhorukova, O., Nikolenko, A., 2006. Metabolicheskaya regulyatsiya dvukh tipov fenoloksidaznoj aktivnosti v onthogeneze komnatnoj mukhi [The metabolic regulation of two types of activity in ontogenesis fenoloksidaznoy housefly]. *Ontogenesis* 37(20), 142–148 (in Russian).
- Benkowskaya, G., Udalov, M., Khusnutdinova, E., 2008. Geneticheskaya osnova i fenotipicheskie proyavleniya rezistentnosti koloradskogo zhuka k fosfororganicheskim insektitsidam [Genetic basis and phenotypic manifestations of resistance of the Colorado potato beetle to the organophosphorus insecticides]. *Genetics* 44(5), 638–644 (in Russian).
- Braslavskiy, M., Golovko, V., Zlotin, A., Shchukin, A., Ostapenko, L., 2002. Selektziya tutovogo shelpokopyrada w Ukraine (dostizheniya, problemy i perspektivy) [Silkworm selection in Ukraine (achievements, problems and prospects)]. Original, Kharkov (in Russian).
- Brygadyrenko, V., Ivanyshyn, V., 2015. Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. *J. Forest Sci.* 61(9), 369–376.
- Brygadyrenko, V.V., Nazimov, S.S., 2014. Nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) when fed on leaves of trees, shrubs and liana plants in the conditions of a laboratory experiment. *Baltic Journal of Coleopterology* 14(1), 59–72.
- Brygadyrenko, V.V., Nazimov, S.S., 2015. Trophic relations of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) with leaves of cultivated and uncultivated species of herbaceous plants under laboratory conditions. *ZooKeys* 481, 57–68.
- Brygadyrenko, V.V., Reshetniak, D.Y., 2014. Morphological variability among populations of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae): What is more important – the mean values or statistical peculiarities of distribution in the population? *Folia Oecol.* 41(2), 109–133.
- Bush, G., Nesk, R., 1976. Ecological genetics of the Screw worm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) and its bearing on the quality control of mass-reared insects. *Environ. Entomol.* 5(5), 821–826.
- Chambers, D., Ashley, F., 1984. Putting the control in quality control in insect rearing. *Advances and challenges in insect rearing USDA-ARS. Government Printing Office, DC, Washington*, pp. 256–269.
- Chemij, A., 2004. Biologichne obgruntuwannya zastosuwannya regulyatoriw zhyttdiyal'nisti komakh dlya obmezheniya ikh chyselnosti [The biological justification of the using of insect vital activity regulators for limiting their abundance]. Kyiv (in Ukrainian).
- Danshina, E., 2000. Novyi priem povysheniya zhynsesposobnosti tutovogo shelpokopyrada *Bombyx mori* L., putem okhlazhdeniya yaitz vo wremya diapausy [New methods of increasing the viability of the silkworm *Bombyx mori* L. by cooling of the eggs during diapauses]. *The Kharkov Entomological Society Gazette* 8(2), 55–157 (in Russian).
- Dubko, L., 1995. Biologicheskije osnovy kultivirovaniya nekotorykh vidow wolnyanok (Lepidoptera: Orgyidae) [Biological bases of cultivation of some species of Tussock moths (Lepidoptera: Orgyidae)]. Moscow (in Russian).
- Elizarov, Y., Barybkina, M., 1974. Specificchnost' dvigatelnoj reaktzii samtzov tutovogo shelpokopyrada pri razdrzhenii zapakhom polovogo attraktanta [Specificity motor response of male silkworm during stimulation of sexual attractant]. *Biological Sciences* 5, 20–22 (in Russian).
- Galanova, O., Zlotin, A., Golovko, V., 1998. Otzenka i prognozirovaniye kachestva porod i hybridov tutovogo shelpokopyrada [Estimation and forecasting of quality of breeds and hybrids of silkworm]. Original, Kharkov (in Russian).
- Ghosh, S., Haldar, P., Mandal, D.K., 2014. Suitable food plants for mass rearing of the short-horn grasshopper *Oxya hyla hyla* (Orthoptera: Acrididae). *Eur. J. Entomol.* 111(3), 448–452.
- Gilyarov, A., 1990. Populyatsionnaya ekologiya [Population ecology]. MGU, Moscow (in Russian).
- Golovko, V., Chepurnaya, N., Zlotin, A., 1995. Selektziya i kontrol' kachestva kul'tur nasekomykh [The selection and quality control of insect's cultures]. Original, Kharkov (in Russian).
- Golovko, V., Zlotin, A., Kirichenko, I., 1992. Sistema meropriyatij po optimizatsii tekhnologicheskikh protsessov razvedeniya tutovogo shelpokopyrada, profilaktike i bor'be z boleznyami [System of measures for process optimization of breeding silkworm, prevention and control of diseases]. Original, Kharkov (in Russian).
- Golovko, V., Zlotin, O., Braslavskiy, M., Kirichenko, I., Pilipenko, B., Bojchuk, Y., Kazmiruk, V., 1998. Showkiwnytztwo. [Silk-culture]. Original, Kharkov (in Ukrainian).
- Greenberg, S., 1991. Nauchnye osnovy biotekhnologii proizvodstva i primeneniya trikhogrammy [Scientific bases of biotechnology, production and using of *Trichogramma*]. All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg (in Russian).
- Greenberg, S., Podberezkaya, L., 1980. Standart na Trichogrammu v bor'be s sowkami [Standard on the *Trichogramma* for control cutworms]. *Trichogramma* 2, Chisinau, pp. 32–35 (in Russian).
- Greenberg, S., Podberezkaya, L., 1983. Poriwnyalna otzinka pokaznykiw yakosti trykhogrammy, rosmnozhuwanoi na yaitzyakh riznykh zhywiteliw [Comparative evaluation of the quality of *Trichogramma*, multiplying on the eggs of various hosts]. *Zakhyst Roslyn* 30, 39–41 (in Ukrainian).
- Haiduk, K., Zlotin, O., Markina, T., 2003. Dyferentziatsiya gusenutz' shovkoychnogo showkopryadu pershogo wiku za reakziyu perewagy na pewnyj kormowj pidraznyk [Differentiation of caterpillars of the silkworm of the first age benefits by reaction to certain feeding stimulus]. *Naukovo-Tekhnichny Bulletin* 84, 43–46 (in Ukrainian).
- Hoy, M.A., 1976. Genetic improvement of insects: Fact of fantasy. *Environ. Entomol.* 5(5), 833–839.
- Huettel, M.D., 1976. Monitoring the quality of laboratory reared insects: A biological and behavioral perspective. *Environ. Entomol.* 5(5), 807–814.

- Korolev, O.V., Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of individual variation in the trophic spectra of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) on the adaptation possibilities of its population. *Folia Oecol.* 41(1), 34–43.
- Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.
- Lapu, E., Shlyakhtich, V., Yazlovetskij, I., 1985. Primenenie enzimatskikh metodov dlya kontrolya sostoyaniya *Trichogrammy* w protsesse khraneniya [Application of enzymatic methods for control of *Trichogramma* state during storage]. II All-Union meeting by *Trichogramma*, Abstracts, Chisinau, 22–23 (in Russian).
- Leppla, N.C., Ashley, T.R., 1989. Quality control in insect mass production: A review and model. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 70, 33–44.
- Lyashenko, Y., 1999. Pro mozlywosti widbiru vykhidnogo materialu po zhyttezdatnosti showkownogo showkopryada w riznykh napryamkakh ta yogo wplyw na geterogennist' populyatziy [On the possibility of the selection of source material for silkworm viability in different directions and its impact on population heterogeneity]. *Showkiwnitstvo* 22, 59–63 (in Ukrainian).
- Makarenko, G., 1975. Vliyanie kachestva yaitz zernovoi moli na razvedenie zlatoglazki obyknovnoyi [The influence of the quality of the grain moth eggs on the breeding of lacewing]. *Trudy VIZR* 44, 620 (in Russian).
- Mamedaliev, M., Polyakova, Y., Korochkin, L., 1990. Issledovanie povedencheskikh priznakov much *Drosophila lummei*, gomozygotnykh po nul'-allelyu gena esterazy [The study of behavior patterns among flies *Drosophila lummei*, homozygous by zero-allele of esterase gene]. *Zh. Obshch. Biol.* 51(4), 492–498 (in Russian).
- Markina, T., Benkovskaya, G., 2015. Mekhanizmy podderzhaniya gomeostaza v laboratornykh populyatziyakh nasekomykh [Mechanisms of homeostasis maintenance in laboratory populations of insects]. *Russ. J. Ecol.* 46(4), 294–299 (in Russian).
- Markina, T., Zlotin, A., 2010. Intensivnost' proyavleniya taksisov i zhysnesposobnost' nasekomykh: Obschebiologicheskie zakonomernosti [Intensity of taxes manifestations and viability of insects: General biological regularities]. *The Kharkov Entomological Society Gazette* 18(2), 66–71 (in Russian).
- Meshkova, V., 2009. Sezonnoe razvitie khvoegryzushchykh nasekomykh [Seasonal development of foliage browsing insects]. *Planeta-Print, Kharkov* (in Russian).
- Monastyrskij, A., Gorbatskij, V., 1991. Massovoe razvedenie nasekomykh dlya biologicheskoi zashchity rastenij [Mass breeding of insects for biological protection of the plants]. *Agropromizdat, Moscow* (in Russian).
- Morales-Ramos, J.A., Rojas, M.G., Shapiro-Ilan, D.I. (eds.), 2013. Mass production of beneficial organisms: Invertebrates and entomopathogen. Academic Press.
- Ostapenko, L., Zlotin, A., 2000. Novyi sposob otbora, vysokozhynsesposobnykh gusenitz tutovogo shelkopryada po reaktzii khemotaksisa [A new method of selection high viability silkworm caterpillars by chemotaxis reaction]. *The Kharkov Entomological Society Gazette* 8(1), 73–75 (in Russian).
- Petrova, N., Zlotin, O., Zaliznyak, N., 1999. Wplyw kilkosti kokoniw-glukhariw u sim'yakh na biologichni pokaznyki dochimiogo pokolinnya [The impact of the number of cocoon-grouse in families on biological indicators of daughter's generation]. *Showkiwnitstvo* 22, 96–98 (in Ukrainian).
- Politsev, O.F., Gulij, V.V., 1986. Biophysicheskie metody kontrolya kachestva nasekomykh pri ikh massovom razvedenii na IRS [Biophysical methods for quality control of insects in their mass rearing on IRS]. *First All-Union Conference of Mass Rearing of Insects. Moscow State University, Moscow*, pp. 17–18 (in Russian).
- Raubenheimer, D., Rothman, J.M., 2013. Nutritional ecology of entomophagy in humans and other primates. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 141–160.
- Reshtnyak, D.Y., 2015. Morfologicheskaya izmenchivost' gemotsitov *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) pri pitanii kormami rastitel'nogo i zhivotnogo proiskhozhdeniya [Morphological variability of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) hemocytes with regard to food of vegetable and animal origin]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 5(1), 133–144 (in Russian).
- Safonova, T., 2002. Wdoskonalennya metodiw otkynki khybrydiw showkownogo showkopryada w umowakh Ukrainy [Improving the methods of evaluation of the silkworm hybrids in Ukraine]. *Kharkiv* (in Ukrainian).
- Saltykova, E., Bienkowskaya, G., Nikolenko, A., 2007. Vnutrividovye razlichiya v mekhanizmakh formirivaniya zaschytnykh protsessov u medonosnoj pchely *Apis mellifera* [Intraspecific differences in the mechanisms of formation of protective processes of the honeybee *Apis mellifera*]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 43(2), 162–167 (in Russian).
- Samokhvalova, G., 1980. Vliyanie faktorov vneshnei sredy na proyavlenie nasledstvennykh osobennosti organizmow, ikh adaptatziyi i effect selektzii [Influence of environmental factors on the expression of hereditary characteristics of organisms, their adaptation and selection effects]. *Uspekhi Sovremennoi Biologii* 90(3), 447–461 (in Russian).
- Smith, R.H., von Borstel, R.C., 1972. Genetic control of insect population. *Science* 178, 1164–1174.
- Svyrydchenko, A.O., Brygadyrenko, V.V., 2014. Trophic preferences of *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) for the litter of various tree species. *Folia Oecol.* 41(2), 202–212.
- Tamarina, N., 1987. Tekhnicheskaya entomologiya – novaya otrasl' prikladnoi entomologii [Technical entomology – a new branch of applied entomology]. *Results of Science and Technology. Ser. Entomology. VINITI, Moscow* (in Russian).
- Vorontzova, N., 1984. Biologicheskie osobennosti zernovoi moli v laboratornykh populyatziyakh [Biological features of the grain moth populations in laboratory]. In: *The mass breeding of insects. Chisinau: Shtiintsa*, pp. 52–55 (in Russian).
- Zlotin, A., 1981. Teoreticheskoe obosnowanie massovogo razvedeniya nasekomykh [Theoretical substantiation of the mass rearing of insects]. *Entomological Review* 60(3), 494–510 (in Russian).
- Zlotin, A., Boychuk, Y., 1997. Otorb iskhodnogo materiala dlya laboratornogo kultivirovaniya nasekomykh [Selection of the starting material for the laboratory cultivation of the insects]. *Vestnik Zoologii* 31(4), 89–93 (in Russian).
- Zlotin, A., Boychuk, Y., Markina, T., Golovko, V., Kazmiruk, V., Young, Y., Ostapenko, L., 2000. Neparnyi showkopryad u pryrod i laboratorii [Gypsy moth in nature and laboratory: manual]. *Original, Kharkov* (in Ukrainian).
- Zlotin, A., Chepumaya, N., 1994. Obschie printyipy kontrolya kachestwa kultur nasekomykh [General principles of quality control insect cultures]. *Entomological Review* 73(1), 195–199 (in Russian).
- Zlotin, O., Markina, T., 2009. Prawilo zalezhnosti intensywnosti proyawu taksisuw vid zhyttezdatnosti populyatziy na prykladi komakh [The rule of dependence of taxes demonstration on populations viability on example of insects]. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine* 1, 137–139 (in Ukrainian).
- Zub, O., 2004. Optymizatziya fiziologichnogo stanu kultury showkownogo showkopryada [Optimization of the physiological state of culture silkworm]. *Harmony, Kharkov* (in Ukrainian).
- Zub, O., Zlotin, O., Ostapenko, L., 2004. Wuwchennya zalezhnosti mizh intensywnistyu reaktzii khemotaksysu gusenytz' i stupenem chutlywosti imago-samtziw showkownogo showkopryada do statewogo feromonu samytz [The study the relationship between chemotaxis intensity of caterpillars and sensitivity silkworm males to females ex pheromone]. *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University* 5, 24–27 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 04.03.2016