

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет защиты растений

Кафедра фитопатологии, энтомологии и защиты растений

# ТЕХНИЧЕСКАЯ ЭНТОМОЛОГИЯ

## Курс лекций

для обучения по программам подготовки научно-педагогических  
кадров в аспирантуре – 06.06.01 Биологические науки,  
направленность (профиль) – Энтомология



Краснодар

КубГАУ

2015

*Составители:* А. С. Замотайлов, И. В. Бедловская,

**Техническая энтомология** : курс лекций для обучения по программам подготовки научно-педагогических кадров в аспирантуре – 06.06.01 Биологические науки, направленность (профиль) – Энтомология / сост. А. С. Замотайлов, И. В. Бедловская. – Краснодар : КубГАУ, 2015. – 109 с.

Изучение аспирантами основ технической энтомологии и методов создания, содержания и совершенствования культур насекомых в интересах биологической защиты растений от вредителей, болезней и сорняков в сельскохозяйственном производстве.

Процесс изучения дисциплины направлен на формирование следующих компетенций: способность к критическому анализу и оценке современных научных достижений, генерированию новых идей при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях; способность проектировать и осуществлять комплексные исследования, в том числе междисциплинарные, на основе целостного системного научного мировоззрения с использованием знаний в области истории и философии науки; способность самостоятельно осуществлять научно-исследовательскую деятельность в соответствующей профессиональной области с использованием современных методов исследования и информационно-коммуникационных технологий; готовность организовать работу исследовательского коллектива в научной отрасли, соответствующей направлению подготовки.

В курс лекций вошли следующие темы: основы теоретической энтомологии; выбор исходного биологического материала; введение биоматериала в техноценоз; культивирование насекомых и его методы; методы разведения.

Рассмотрено и одобрено методической комиссией факультетов защиты растений, агрохимии и почвоведения Кубанского госагроуниверситета, протокол № \_\_\_ от «\_\_» «\_\_\_\_\_» 2015 г.

Председатель  
методической комиссии

В. И. Терпелец

© Замотайлов А. С., Бедловская И. В., 2015  
© ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет», 2015

## **1 ВВЕДЕНИЕ В ТЕХНИЧЕСКУЮ ЭНТОМОЛОГИЮ**

Рассматриваемые вопросы:

### **1.1 Техническая энтомология как отрасль прикладной энтомологии**

Техническая энтомология – отрасль прикладной энтомологии, ставящая своей задачей изучение теоретических и практических аспектов воспроизводства культур насекомых с заданными свойствами. Она базируется, прежде всего, на фундаментальных знаниях физиологии, генетики, экологии и этологии насекомых, а также на сопряженных дисциплинах, таких, как экологическая физиология, физиологическая экология, экологическая и популяционная генетика, селекция. Так, на стадии выбора исходного материала для разведения первостепенное значение имеет изучение популяции как целостной биологической системы, выяснение роли комплекса физиологических процессов в ее приспособлении к внешней среде и взаимодействию элементов системы, что является предметом изучения физиологической экологии. В отечественной литературе термин «техническая энтомология» введен Н. А. Тамариной в 1981 г. взамен использовавшегося ранее «энтомотехника», предложенного в 1980 г. М. С. Гиляровым.

Экологическая физиология, изучающая изменения физиологических процессов на всех уровнях (от организменного до популяционного) под влиянием экологических факторов и адаптивное значение этих изменений для организма (популяции), приобретает ведущее значение, в период введения популяции в лабораторию и формирования культуры насекомых.

Изучение влияния экологических факторов на изменение генетической структуры популяции как адаптивного процесса на организменном и популяционном уровне — предмет экологической генетики.

В процессе типизации, стандартизации и придания насекомым заданных свойств важная роль отводится методам селекции насекомых.

Для реализации многих программ разведения насекомых существенное

значение имеют поведенческие адаптации насекомых, изучаемые этологией. Техническая энтомология использует также некоторые приемы таких дисциплин, как зоотехния, биотехния и биотехнология.

При оценке пригодности пищевого субстрата для разведения насекомых важное значение имеют биохимические исследования.

## **1.2 Методологические основы технической энтомологии**

Техническая энтомология переживает период своего становления. Поэтому особое значение следует придавать трактовке ее основных терминов и определений. Прежде всего, до сих пор нет четкой трактовки термина «культура насекомых». По мнению группы экспертов ВОЗ, которое разделяют и другие исследователи, лабораторная культура – это популяция насекомых, которые завершили в лаборатории не менее чем один полный жизненный цикл. А. З. Злотиным было дано более точное определение: культура насекомых – это искусственно созданная, экологически изолированная популяция с заданными, устойчиво наследуемыми свойствами, приспособленная к длительному существованию в условиях техноценоза как замкнутой биотехнической экосистемы.

В техноценозе взаимосвязи организмов формируются во многом под влиянием экспериментатора. Характер этих взаимосвязей и его влияние на состояние культур подробно будут рассмотрены в главе «Теоретические основы технической энтомологии».

До сих пор нет единого мнения о принципах выделения этапов создания культур насекомых. П. Пал и Н. А. Тамарина выделяют три этапа:

I – введение вида в лабораторию;

II – создание культур разных типов, отвечающих требованиям конкретной программы, и их стандартизация;

III – создание массовых культур с заданными свойствами. Е. М. Шагов и Л. К. Новикова выделяют четыре этапа:

I – выбор исходного биоматериала и его введение в технобиоцепоз;

II – оптимизация культуры как полифакторной системы;

III – стандартизация маточной культуры, используемой для воспроизводства;

IV – непрерывное культивирование стандартных насекомых. Обе эти трактовки этапов культивирования являются неполными.

Для четкого разграничения этапов разведения необходимо учитывать специфику решаемых задач и особенности культуры насекомых как искусственной популяции. В основу изучения искусственных популяций насекомых должны быть положены те же принципы и подходы, что и при изучении природных популяций с обязательным учетом связи искусственных популяций с исходными (популяциями основателей) и влияния на них техноценоза.

Отличительная особенность искусственных популяций заключается в том, что обязательным условием их существования является «воспроизводство» с сохранением заданных свойств, что возможно лишь при оптимизации условий существования по определенным параметрам с участием экспериментатора. Исходя из этого, существенное значение при выборе исходного материала, закладке, создании и поддержании искусственных популяций должно придаваться изучению структуры популяции, ее размерам и взаимосвязи с другими популяциями.

На всех этапах создания и оптимизации искусственных популяций основными подходами при их изучении должны стать: онтогенетический, генетический, экологический, морфологический, биохимический, физиологический, этологический и фенетический. Искусственные популяции должны рассматриваться с эволюционных позиций. В основу всех подходов должен быть положен принцип рассмотрения искусственных популяций как единиц управления при «содействии» экспериментатора с учетом всех особенностей техноценоза как замкнутой биотехнической экосистемы (Злотин, 1981, 1986).

Основываясь на изложенном, можно выделить шесть этапов создания культур насекомых:

I Выбор исходного материала, отвечающего требованиям программы разведения. На этом этапе дают всестороннюю эколого-генетическую оценку популяции насекомых и степени ее пригодности в качестве исходного материала для закладки культуры и решения вопросов программы разведения.

II Введение биоматериала в техноценоз и создание исходной популяции (основателей). При этом решают вопросы освобождения биоматериала от хищников, паразитов, патогенов, сопутствующих видов и т.п., совместности различных популяций в техноценозе, синхронизации циклов развития для гетерогенных популяций, оценки возможности адаптации к техноценозу и т.п.

III Оптимизация культивирования по основным параметрам содержания, типизация и стандартизация культуры. На этом этапе в связи с необходимостью завершения адаптации насекомых к условиям техноценоза основное внимание уделяют выбору пищевого субстрата, обеспечивающего физиологические потребности насекомых, созданию оптимальных условий их круглогодичного содержания, проводят закладку культур определенного типа и добиваются стандартизации культуры по основным биологическим и этологическим признакам. Достижение стандартов свидетельствует о полной адаптации культуры к условиям техноценоза. Причем стандарты для лабораторного и массового разведения устанавливают отдельно, так как при массовом разведении на последнем этапе вступают в силу требования рентабельности культуры и решаются иные задачи.

IV Придание культуре заданных, стабильно наследуемых свойств. К этому этапу можно приступить лишь после типизации и стандартизации. Основным здесь является селекционно-генетический метод оптимизации культуры в нужном направлении — селекция по заданным признакам.

VI Закладка племенной (маточной) культуры для длительного воспро-

изводства насекомых с заданными свойствами. При этом определяют методы поддержания культуры (система племенной работы), позволяющие сохранить ее заданные свойства; приемы оптимизации материала; методы подготовки материала при необходимости перехода к массовому разведению (использование гибридного потомства и др.).

VII Создание и массовое производство культур насекомых с заданными свойствами и приемлемой себестоимостью производимого биоматериала. Если программа разведения предусматривает массовое производство насекомых, прежде всего, должны быть решены технологические вопросы производства: механизация получения яиц, ухода за личинками, сбора куколок, сбора и спаривания имаго и других процессов, включая обеспечение пищей и ее раздачу; создание оптимальных условий содержания и профилактики заболеваний, методы контроля качества массового материала и др. На этом этапе существенное значение приобретает поиск методов оптимизации ведения культуры под заданный уровень продукции с использованием эволюционного планирования с помощью компьютерных технологий и поточных линий с программированным управлением. Этот этап относится к наименее разработанным.

### **1.3 Характеристика основных программ разведения насекомых**

Техническая энтомология как наука своими истоками связана с пчеловодством и шелководством.

Успехи в разведении диких видов насекомых-фитофагов и их энтофагов были достигнуты в основном в последние 40–50 лет и связаны с развитием биометода (особенно метода стерилизации). Этому способствовало также изучение возможности использования искусственных питательных сред для выращивания насекомых. В 50–60-е годы XX века была доказана возможность разведения на синтетических средах кукурузного мотылька, мальвовой и хлопковой молей, хлопковой совки, луковой мухи и других насекомых, однако метод не получил широкого применения в связи с недо-

статком знаний о питании насекомых, особенно о роли отдельных компонентов корма. Это не позволяло правильно планировать состав питательных сред, они оказывались дорогими, содержали много химически чистых веществ (35–40 компонентов), требовали сложной стерилизации и соблюдения антисептики и не гарантировали от проникновения грибов и бактерий. Исследования 50–60-х годов были направлены на устранение этих недостатков. Было проведено детальное изучение роли отдельных компонентов пищи в росте, развитии и плодовитости насекомых.

Особенно успешно продвигались эти работы в шелководстве. Детальное изучение потребности тутового шелкопряда во всех группах веществ пищи позволило перейти к более простым и дешевым полусинтетическим средам с меньшим числом компонентов (10–20). Были найдены эффективные ингибиторы плесеней, позволившие решить проблему загнивания сред. В 70-е годы были предложены составы сред для сотен видов насекомых.

Опыт непрерывного разведения насекомых на протяжении многих поколений создал предпосылки для перехода к массовому (промышленному) разведению как фитофагов, так и энтомофагов. Достигнуты определенные успехи и в выращивании насекомых на естественных пищевых субстратах — заменителях основного корма. Однако количество видов, для которых было освоено массовое разведение, росло медленно из-за сложности создания механизированных линий для разведения, учитывающих особенности развития и биологии отдельных видов. Хотя и достигнуты значительные успехи в механизации разведения зерновой моли, тутового шелкопряда, хлопкового долгоносика, карадрины, хлопковой моли, капустной металловидки, кукурузного мотылька, раневой мухи, нескольких видов совок и других видов, все же механизация разведения насекомых — ахиллесова пята технической энтомологии, тормоз в снижении себестоимости культивирования насекомых.

Еще одним слабым звеном технической энтомологии как науки следует считать недостаточную разработку теоретических и методологических основ



массового разведения насекомых. Первая попытка теоретического обоснования принципов массового разведения насекомых была сделана лишь в 1981 г. А. З. Злотиным. Н. А. Тамарина (1981, 1987) предприняла попытку расширить сформулированные Р. Т. Гастом (Gast, 1968) методологические основы технической энтомологии, а также углубить некоторые теоретические положения.

В настоящее время массовое разведение насекомых освоено более чем для 130 видов, ежедневная продукция биофабрик многих фирм, специализирующихся на массовом разведении насекомых, составляет сотня миллионов и даже миллиардов особей.

По характеру разведения насекомых все программы делятся на лабораторные и массовые (промышленные). В исследованиях по массовому разведению насекомых можно выделить два направления, несколько отличных по решаемым задачам. Первое из них — разведение с целью получения культур насекомых для последующего использования при реализации программ, связанных с биологическим подавлением вредных видов, второе – разведение хозяйственно полезных видов насекомых – продуцентов сырья, продуктов питания, медицинских и биологических препаратов, утилизаторов отходов и др.

Целевая направленность программы разведения определяет принципы и методы работы с культурами и требования, к ним предъявляемые. Так, при решении программ первого направления главное условие – получение культур насекомых, которые по физиологическим, генетическим и этологическим особенностям приближаются к диким популяциям вида. В противном случае может возникнуть нежелательный экотип. Эти программы рассчитаны в основном на сравнительно более короткий срок, чем программы второго типа, и культура сохраняет следы связи с исходным биоценозом. Однако в ряде программ насекомые могут отличаться от природных, что не исключает их успешного использования. Второе направление, наоборот, преследует целью получение экотипа с определенными заданными свойствами, максимально

соответствующими целям разведения, вплоть до полной доместикиации (например, тутовый шелкопряд), и характеризуется частичной или полной потерей связей с исходным биоценозом, так как поддержание культур осуществляется длительное время.

Для реализации программ первого направления решающим является создание таких условий разведения, которые бы рационально приближались к природным для вида, что является одним из условий конкурентоспособности культур. При осуществлении программ второго направления, носящих непрерывный длительный характер, успех может быть обеспечен при умелом сочетании в чередующихся поколениях требований к получению монокультур, способных поддерживать высокий уровень жизнедеятельности и выживаемости при частичном исключении действия биоценологических факторов (отсутствие энтомофагов, стерильное содержание и кормление стерильными питательными средами и др.). Например, при массовом получении культур в шелководстве — это разведение па предварительных этапах размножения в условиях преднамеренно дозированного воздействия экстремальных условий среды. Без этого стабильного эффекта разведения монокультуры получить не удастся, ибо длительное разведение в «стерильных условиях» приводит к вырождению культур. Исключение составляют ряд тест-культур и разведение насекомых-гнотобионов в связи со спецификой программ.

В последние годы интерес к массовому разведению насекомых как у нас в стране, так и за рубежом, резко возрос. Обусловлено это теми большими возможностями, которые открывает разведение насекомых для решения актуальных задач прикладной энтомологии. Прежде всего, это связано с дальнейшей интенсификацией и переводом на промышленную основу массового разведения хозяйственно полезных видов насекомых — продуцентов сырья и продуктов питания.

Потребность в культурах насекомых резко возросла также в связи с необходимостью разработки интегрированных способов защиты растений, животных и человека от вредных членистоногих. Среди таких способов пер-

востепенная роль отводится созданию устойчивых к вредным организмам сортов растений, биологическим методам борьбы (включая генетические методы), изысканию аттрактантов, репеллентов, гормонов, безопасных для человека биоинсектицидов и других веществ. Применение указанных способов, в свою очередь, невозможно без успешного разрешения вопросов массового разведения насекомых-вредителей.

#### **1.4 Хозяйственное использование насекомых-продуцентов сырья и продуктов питания, опылителей растений**

Издавна человек использует пчел для получения меда и воска. Широко применяют в лечебных целях пчелиный мед, пчелиное молочко – секрет аллотрофических желез рабочих пчел, известный в медицине под названием апилак (*apilacum*), пчелиный яд, клей (прополис), пыльцу и пергу. Во многих странах разводят медоносных пчел, шмелей и пчел-листорезов для опыления сельскохозяйственных культур. Шесть видов шелкопрядов окультурены человеком и разводятся в промышленных масштабах для получения ценнейшего сырья — натурального шелка. Отходы шелководства имеют большую кормовую ценность.

Некоторых насекомых, например хирономид, разводят в качестве корма для рыб и птиц, а кошениль, лакового червеца, восковую щитовку – в качестве продуцентов красок, лаков и воска.

Насекомых-копрофагов успешно используют для утилизации сельскохозяйственных отходов (например, мух – для утилизации свиного навоза, с последующим использованием их куколок для откорма свиней; эти работы удалось механизировать), для утилизации отходов в системах космического жизнеобеспечения, а также для рекультивации почв. Особую группу составляют насекомые-ксилофаги, разведение которых уже освоено.

Специалисты в области генной инженерии предполагают, что в будущем удастся создать насекомых, усваивающих токсические отходы и остатки полезных ископаемых в шахтах, которые уже истощены.

### **1.5 Использование насекомых в биотехнологии**

В последние годы благодаря успехам биотехнологии получен ряд продуктов микробиологического синтеза, незаменимых в медицине и экономике. Среди них особое место занимает интерферон, продуцируемый микроорганизмами, – эффективное средство для профилактики многих вирусных заболеваний. Однако такой способ производства интерферона характеризуется низким выходом конечного продукта.

Японские ученые предложили использовать для производства интерферона гусениц тутового шелкопряда. Было установлено, что один из вирусов усиливает синтез белка в организме зараженной гусеницы, а при замене в геноме этого вируса одного из генов человеческим геном, контролирующим синтез интерферона, в организме шелкопряда начинается активный синтез альфа-интерферона.

### **1.6 Разведение энтомофагов и их жертв**

Среди комплекса мероприятий, применяемых для защиты растений от вредителей и сорняков, существенное место занимают биологические методы борьбы, которые при сравнительно небольших затратах могут дать большой экономический эффект, так как не только обеспечивают подавление жизнедеятельности вредных видов, но и предупреждают их массовое размножение. Кроме того, биометод практически безвреден для человека и домашних животных.

В настоящее время получены положительные результаты по разведению и эффективному использованию в практике защиты растений многих видов энтомофагов – трихограммы, габробракона и др.

Применению многих полезных в сельском хозяйстве видов энтомофагов предшествует их массовое размножение в инсектариях или производственных лабораториях, которых только в конце XX века в России насчитывалось более 1,5 тыс. Искусственное разведение энтомофагов и выпуск их в

естественные условия необходимы потому, что некоторые перспективные хищники и паразиты часто появляются в местах размножения вредителей в незначительных количествах. Если же в начале появления того или иного вредителя выпускать в местах его резервации энтомофагов, размноженных в искусственных условиях, то их роль в снижении численности вредителя резко возрастает. В искусственных условиях размножают не только энтомофагов, но и их жертв – хозяев. Так, в России работало около 700 механизированных линий по разведению зерновой моли.

В России ведущей по объему применения среди энтомофагов является трихограмма – паразит, разводимый на зерновой моли, распространяемый на площади 15,1 млн га из 16,2 млн га, на которых осуществляют биологические методы борьбы с вредителями. В настоящее время применяют пять видов трихограммы против вредителей полевых, овощных, технических, садовых, лесных и других культур.

В связи с тем, что разведение трихограммы на яйцах зерновой моли, принятое в России, ведет к снижению жизнеспособности яйцеда, ведутся работы по подбору новых хозяев, а также по созданию искусственных питательных сред. Большое внимание уделяют поддержанию генофонда племенной (маточной) культуры, использованию приемов гибридизации и других генетических методов для повышения жизнеспособности материала, оптимизации методов разведения, совершенствованию средств механизации производства. Механизированные линии по разведению трихограммы позволили значительно снизить ее себестоимость, а использование средств механизации ее выпуска существенно снизило стоимость работ по трихограммированию, что открывает хорошие перспективы дальнейшего увеличения объемов применения трихограммы в биологической защите растений. Разработаны приемы повышения продуктивности ситотроги, в частности метод криоконсервации ее яиц.

На втором месте по объему применения в нашей стране стоит габробракон (0,9 млн. га), применяемый для борьбы с совками, вредящими хлоп-

чатнику и другим культурам. Технология его разведения на южной амбарной огневке, мельничной огневке и вошинной моли разработана довольно хорошо.

Значительные успехи достигнуты в применении энтомофагов в защищенном грунте. Так, в конце XX века хищный клещ *Phytoseiulus persimilis* был распространен на площади 36 млн м<sup>2</sup>, паразит белокрылки энкарзия – на 375 тыс. м<sup>2</sup>, златоглазка обыкновенная и галлица афидимиза – на 300 тыс. м<sup>2</sup>. Ведутся успешные работы по совершенствованию технологии разведения энтомофагов, особенно против карантинных вредителей.

### **1.7 Разведение фитофагов**

Насекомых-фитофагов разводят как продуцентов шелка, как хозяев для разведения энтомофагов, в качестве среды для наработки микробиологических препаратов и как агентов аутоцидной борьбы. Для их разведения успешно используют естественные пищевые субстраты или искусственные питательные среды.

Основными объектами массового разведения, кроме продуцентов шелка, являются многие виды совок: озимая, капустная, хлопковая, ипсилон и др. Значительные успехи достигнуты в массовом разведении яблонной плодовой жоржки, используемой в аутоцидной борьбе. Выведены линии плодовой жоржки — носители рецессивных, сцепленных с полом леталей, более эффективные в аутоцидной борьбе. Решены вопросы механизации массового разведения гроздовой листовертки. Достигнуты значительные успехи в разведении для целен прикладной энтомологии вредящих лесу насекомых из отряда чешуекрылых, а из двукрылых – капустных, плодовых мух.

### **1.8 Разведение гематофагов**

Разведение паразитов человека и животных, зачастую и переносчиков заболеваний, планируется в рамках программ генетической борьбы, а также

как тест-объектов и для подавления вредных видов позвоночных.

С этими целями разработана методика массового культивирования малярийного комара, позволяющая получить до 236 тыс. яиц в час и по 237 тыс. куколок ежедневно комаров рода *Anopheles*, выполнен ряд работ по культивированию москитов и мокрецов, лабораторных культур мошек.

В связи с функционированием программы аутоцидной борьбы с мухами-цеце в странах Африки разработаны методы массового разведения этих мух. Предложен метод массового культивирования мух рода *Stomoxys*, обеспечивающий выход 80–140 тыс. куколок ежедневно.

Мясная муха калитрога (*Cochliomyia hominivorax* Coq.) – первый объект, против которого был успешно применен генетический метод борьбы, в настоящее время в промышленной культуре нарабатывается в объемах 200 – 500 млн особей в неделю. Разработан способ культивирования вольфартовой мухи.

Особое направление в технической энтомологии представляет разведение наскомых-гнотобнонгов.

### **1.9 Микробиологическая борьба с вредителями**

Одним из решающих факторов, определяющих эффективность микробиологической борьбы с насекомыми-вредителями, является способ передачи инфекционного начала. Наиболее простой способ искусственного распространения инфекции – разбрасывание погибших от болезней или еще живых зараженных насекомых. Метод основан на предварительном инфицировании специально разводимых насекомых.

В настоящее время широкое применение получил способ обработки зараженных вредителем растений заводскими культурами микроорганизмов, полученных культивированием определенных видов возбудителей на искусственных питательных средах. Этот способ не требует разведения насекомых для получения культуры возбудителя, дешев и удобен, однако не всегда возможен, так как многие виды облигатных паразитов из простейших, грибов,

большинства вирусов и многих бактерий не могут развиваться на питательных средах. Таких патогенов необходимо размножать на специально разводимых насекомых. Так, для не растущей на питательной среде энтомопатогенной бактерии *Bacterium popilliae* предложен эффективный способ размножения па личинках японского жука.

На живых тест-объектах успешно размножают энтомопатогенные фильтрующие вирусы, возбудителей протозойных заболеваний и др.

Разведение насекомых в искусственных условиях дает возможность не только оценить степень вирулентности возбудителей заболеваний, но и повысить ее. Так, вирулентность вируса соснового пилильщика была повышена путем пассажей через особей того же вида, но из других районов, а вируса полиэдроза непарного шелкопряда – путем пассирования па несвойственном хозяине. Применение указанных приемов возможно лишь при постоянном наличии живого биоматериала, разводимого в искусственных условиях.

### **1.10 Генетическая борьба с вредителями**

Последние достижения физики и химии сделали возможным применение метода половой стерилизации и других генетических методов борьбы с вредными насекомыми, предсказанных академиком А. С. Серебровским еще в 1940 г.

Метод половой стерилизации заключается в том, что в инсектариях разводят насекомых в массовых количествах, имаго-самцов облучают гамма-лучами или подвергают воздействию хемотрестерилиантов и выпускают партиями и природные условия. Стерильные самцы обладают достаточной потенцией и спариваются с самками природной популяции, в результате отложенные яйца оказываются нежизнеспособными.



### **1.11 Биологическая борьба с сорной растительностью**

В мировой энтомологической практике накоплен опыт успешного использования насекомых для борьбы с карантинными сорняками, который отличается высокой экономичностью. Так, в России фитомизу (*Phytomyza orobanchia*) применяют для борьбы с заразихой на площади более 0,25 млн га. В США исследуется возможность применения насекомых для уничтожения 80 видов сорняков.

Для успешного осуществления биологической борьбы с сорной растительностью необходимо завезти и предварительно размножить растительноядные виды насекомых-монофагов или олигофагов, питающихся тем видом растения, против которого планируется истребительная кампания.

### **1.12 Оценка устойчивости сортов, гибридов и линий растений**

В системе интегрированной борьбы с вредными насекомыми важная роль принадлежит созданию и внедрению в производство устойчивых сортов и гибридов растений как наиболее эффективному и безопасному для окружающей среды приему регулирования численности вредных организмов. Основные направления и биологическое обоснование исследований по созданию устойчивых к насекомым-вредителям сортов и гибридов растений сформулированы в работах ряда российских и зарубежных исследователей.

Работы по созданию устойчивых к вредителям сортов ведутся во всем мире. Важнейшей задачей при решении указанных вопросов является разработка надежных методов выявления устойчивых форм растений.

Ученым США удалось разработать метод энтомологической оценки перспективных линий хлопчатника по их влиянию на циклы развития лабораторной культуры хлопкового долгоносика. Метод заключается в следующем. Цветочные почки различных сортов хлопчатника растирают в порошок и готовят особую питательную смесь из каждого сорта. В стеклянные пробирки, содержащие определенное количество этой смеси, помещают яйца

долгоносика и выдерживают их при температуре 31° С и 50 %-ной влажности. Влияние растений различных сортов на развитие долгоносика оценивают по числу дней, необходимых для превращения личинок во взрослых насекомых, и по массе последних. Из 177 линий хлопчатника, проверенных этим методом, 17 оказались перспективными, так как выращенные на них насекомые обладали самой низкой массой. Этот метод значительно облегчает работу селекционеров по выведению сортов, устойчивых к повреждениям хлопковым долгоносиком.

Способность зерновой моли повреждать сорта кукурузы с минимальным содержанием амилозы была использована американскими исследователями для отбора сортов с повышенным содержанием амилозы в зернах.

Российские исследователи разработали способ оценки устойчивости сортов пшеницы к повреждениям клопом-черепашкой по степени «атакуемости» крахмала зерновки ферментами слюны клопа. Аналогичные работы проведены по оценке устойчивости сортов пшеницы к гессенской мухе. Применение подобных методов в селекции других культур также должно дать положительные результаты.

Для успешного проведения указанных работ необходимо лабораторное разведение соответствующих видов насекомых. Причем более объективные результаты получают при использовании гетерогенных культур насекомых, характеризующихся большим спектром реакций на изменяющиеся условия существования.

### **1.13 Первичная оценка (скрининг) токсичности инсектицидов**

При выборе тест-объекта для испытания инсектицидов должны быть соблюдены следующие требования:

- 1 Прежде всего, определяют способы испытания инсектицидных свойств данного соединения: контактным путем, путем скармливания с пищей (кишечное действие), в качестве фумиганта или системного (внутрирастительного) инсектицида и т. д.

2 Точно устанавливают видовую принадлежность насекомого, против которого желательно найти новый инсектицид.

3 Испытания проводят на многих объектах, применяя различные способы их обработки в связи с необходимостью изыскания высокоизбирательных инсектицидов. При этом учитывают возрастную устойчивость, а также устойчивость самцов и самок к действию яда.

Исключительно большое значение для нормального развития насекомых и получения сравнимых результатов испытаний имеет состав и качество пищи, которой питаются подопытные особи.

Проблему обеспечения потребностей в биоматериале для проведения работ по первичной оценке инсектицидов можно решить при условии планового круглогодичного разведения необходимых для работы видов насекомых в лабораторных условиях. Это позволит получить необходимый ассортимент и нужное количество одновозрастного биоматериала в течение всего года, независимо от погоды и географического положения.

#### **1.14 Определение остатков пестицидов**

Широкое применение новых пестицидов, высокая токсичность многих из них для теплокровных животных и способность к аккумуляции в организме требуют тщательного определения микроколичеств пестицидов в тканях растений и животных. Основными методами определения остаточных количеств инсектицидов являются химические. Однако на ранних этапах применения препаратов специфического метода их определения может не быть, либо он оказывается недостаточно чувствительным или точным вследствие присутствия определенных веществ в анализируемых тканях. Даже при наличии надежных методов анализа районные лаборатории не всегда могут воспользоваться ими из-за отсутствия соответствующего оборудования или реактивов.

Во всех перечисленных случаях биологический метод определения инсектицидов может быть применен как самостоятельно, так и в качестве до-

полнительного к стандартному методу. Простота и универсальность позволяют применять этот метод для определения остатков инсектицидов даже в полевых условиях, а высокая чувствительность отдельных видов насекомых к инсектицидам — определять наличие самых незначительных их количеств, не поддающихся обнаружению современными методами химического анализа.

Биологическое обоснование метода и техника проведения работ по биологическому определению остаточных количеств инсектицидов подробно изложены в ряде публикаций и в специальной инструкции ВОЗ. Для проведения этих работ исследователю необходимы организмы-индикаторы. Практически может быть использован любой, удобный для работы, тест-объект. Однако высокой степенью чувствительности (0,1–1,0 мг/кг) к токсическим веществам обладают лишь немногие виды насекомых.

Для лабораторного определения остаточных количеств фосфор- и хлорорганических инсектицидов используют следующие виды насекомых: комнатная муха, комар *Aedes aegypti* L., дрозофила *Drosophila melanogaster* Mg., таракан-прусак, молочайный клоп, и др. Методика воспитания перечисленных видов в лабораторных условиях разработана и описана в энтомологической литературе.

### **1.15 Прогноз изменений численности вида**

Составление научно обоснованных прогнозов развития и динамики численности насекомых в природе во многих случаях невозможно без воспитания насекомых в инсектариях и наблюдения за ними.

Разведение насекомых в лаборатории в зимний период позволяет определить степень поражения популяции болезнями или паразитами и на основе полученных результатов составить прогноз изменений численности вида. По числу погибших насекомых можно более надежно оценить дальнейший ход развития вредителя.

Для непарного шелкопряда разработана методика зимнего воспитания

на желудях, позволяющая по выживаемости особей определить ход развития популяций в процессе воспитания и составить прогноз ожидаемых изменений его численности в предстоящем сезоне. По результатам лабораторного воспитания можно прогнозировать количество генераций и сроки развития отдельных стадий насекомых, понять многие особенности экологии воспитываемых насекомых.

Кроме описанных выше аспектов лабораторного разведения насекомых к прогнозу прибегают также при исследовании активности феромонов и гормонов насекомых, для получения тест-объектов при биологических экспериментах и обеспечения учебных программ. Особую статью представляет разведение «поющих» насекомых.

Таковы основные направления разведения насекомых в прикладной энтомологии.

## **2 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТЕХНИЧЕСКОЙ ЭНТОМОЛОГИИ**

Рассматриваемые вопросы:

### **2.1 Общие положения**

Для успешного решения вопросов технической энтомологии необходимо теоретическое обоснование основных принципов массового разведения насекомых. В первую очередь необходимо познать механизмы тех физиологических и генетических изменений, которые претерпевает культура насекомых в процессе разведения. Только зная природу этих изменений, можно целенаправленно оптимизировать массовое разведение насекомых. Для выяснения этих вопросов использован комплексный эколого-генетический подход к изучению экспериментальных популяций насекомых.

Эксперименты на мучных хрущах, дрозофиле, мясной мухе показали, что при содержании культуры из особей одного вида на регламентированном суточном рационе в ограниченном объеме ее численность растет в соответ-

ствии с логистической кривой, достигает верхней асимптоты и удерживается на этом уровне, сохраняя некоторую постоянную плотность, обусловленную равновесием между способностью к размножению и обеспеченностью пищей или другими факторами, связанными с плотностью культуры.

Для изучения закономерностей, регулирующих изменения численности культуры насекомых, в принципе могут быть использованы логические модели, основанные на положениях общей теории систем, — как совокупности взаимодействующих элементов. Однако в силу изменения характера среды обитания в культуре и упрощения пищевых цепей «саморегулирование» достигается действиями экспериментатора по оптимизации замкнутой биотехнической экосистемы. Характер изменений в культурах насекомых во многом зависит от адаптационных резервов вида (адаптации — это постоянно возникающие, изменяющиеся, совершенствующиеся, а иногда и исчезающие эволюционные приспособления организма к среде). Приспособляемость организма к меняющимся условиям существования основывается на реализации скрытых возможностей, присущих каждому индивиду, популяции и каждому виду в целом. Эти скрытые возможности — следствие накопления мутационной и комбинационной изменчивости за весь предшествующий период развития индивида и популяции, мобилизационный или приспособительный резерв.

Мобилизационные резервы складываются из рецессивных мутаций и, вероятно, в значительной степени из генов с неполным доминированием. Попадая в новые условия, организм мобилизует все свои резервы, позволяющие ему адаптироваться. При сохранении этих условий в ряде поколений происходит отбор наиболее устойчивых особей, а новая реакция усиливается и закрепляется наследственно.

Согласно общей теории систем всякая биологическая система состоит из подсистем. Системы низших уровней служат компонентами системы более высокого уровня и оказывают на них влияние через свое состояние. Системы высших уровней влияют на низшие, координируя их функции. Рас-

смотрение с этих позиций роли отдельных экологических и биологических факторов в динамике численности насекомых при разведении позволит вскрыть экологические механизмы преобразований генетической структуры популяции и ее физиологического состояния и обосновать ведущие принципы оптимизации массового разведения насекомых.

Эколого-генетические изменения в культуре насекомых во времени целесообразно рассмотреть на примере стандартной культуры насекомых, культивируемой по стабильному регламенту, при воспроизведении которой применяют традиционные методы оптимизации по физическим факторам среды, плотности содержания и обеспеченности пищей. Естественно, качество такой культуры из-за постоянного временного дрейфа системы (сезонного, генетического) и действия неконтролируемых факторов будет изменяться и может привести к кризисной ситуации. Для лучшего понимания механизмов этого процесса целесообразно провести сравнительную оценку реакций популяций и лабораторных культур на изменение тех или иных экологических и биологических факторов и определить их влияние на преобразование генетической структуры популяции.

Численность популяций в каждой генерации контролируется комплексным действием ряда взаимосвязанных факторов. Четыре основных популяционных процесса оказывают влияние на изменение численности популяции: рождаемость, смертность, иммиграция и эмиграция. Все популяционные параметры варьируют в зависимости от экологических условий. Со времен Ч. Дарвина и Д. Уоллеса накопилось достаточно данных, позволяющих с уверенностью говорить о возможности отбора в популяции насекомых факторами внешней среды.

Численность лабораторных культур зависит в основном от соотношения рождаемости и смертности особей в лабораторной популяции, так как иммиграция и эмиграция в замкнутой биотехнической экосистеме практического значения не имеет. Что касается популяционных параметров культуры, то они также варьируют в зависимости от условий среды обитания. Имеется

достаточно данных, подтверждающих возможность отбора в культурах насекомых факторами среды, поскольку разные генотипы обладают разными экологическими характеристиками. При этом ведущая роль отдельных факторов меняется во времени и зависит также от биологических особенностей разводимого вида. Все параметры контролируются экспериментатором.

И. В. Кожанчинов считал основными критериями жизненного оптимума инициальный расход энергии на рост и развитие, низкую смертность и максимальную плодовитость популяции. В связи со сложностью выражения энергетических критериев Н. И. Горышин предложил практическими критериями жизненного оптимума признать минимальную смертность, минимальную вариабельность всех фаз и показателей развития и максимальную плодовитость особей. Н. А. Тамарина, разделяя эти взгляды, указывает, что с точки зрения оптимизации систем под зоной оптимума следует понимать пределы изменения внешних факторов, в которых срабатывают компенсаторные механизмы, поддерживающие популяцию на уровне оптимальной интенсивности жизнедеятельности.

Под жизненным пессимумом понимаются условия, неблагоприятные для существования вида, когда пределы изменчивости внешних факторов шире компенсаторных возможностей популяции. Между экологическим оптимумом и экологическим пессимумом лежит так называемый эволюционный оптимум: «Эволюционный оптимум есть определенное сочетание (специфическое для каждого вида и популяции) экологически пессимальных и экологически оптимальных факторов, причем движущим началом и – через посредство естественного отбора – творцом эволюционных изменений являются относительно пессимальные факторы, тогда как роль оптимальных факторов сводится лишь к созданию достаточного физического потенциала популяции и каждой ее особи, т. е. их достаточной жизнеспособности, обеспечивающей возможность эволюционного действия пессимальных факторов. Так как неоспоримым (хотя и относительным) является единство строения, функций органов и экологии любых организмов, то понятия оптимума и песс-



симума охватывают все стороны существования особи, популяции и вида; экологический оптимум (или пессимум) обычно соответствует оптимуму (или пессимуму) физиологическому и морфологическому.

При создании экологического оптимума в замкнутой биотехнической экосистеме достигается определенная стабилизация культуры, нарушаемая неконтролируемыми факторами и временным дрейфом. К неконтролируемым факторам, кроме так называемых технических причин, следует отнести и ошибки экспериментатора, связанные с недостаточностью знаний биологии и экологии вида, а также с уровнем технических возможностей при создании экологического оптимума. Все эти факторы являются основной причиной изменения качества культур. Кроме того, в зоне экологического оптимума вида нет места селектирующему на жизнеспособность действию экстремальных факторов, что меняет характер действия стабилизирующего отбора в культурах, так как позволяет выжить и участвовать в процессе размножения части ослабленных особей.

## **2.2 Температура и влажность как элемент микроклимата**

Хотя все физические факторы среды влияют на насекомых комплексно, действие каждого из них неравноценно. В связи с пойкилотермностью насекомых температура их тела в очень большой степени зависит от температуры окружающей среды, которая и определяет интенсивность их обмена веществ, темпы онтогенеза, продолжительность жизни и плодовитость, количество генераций, интенсивность питания, размеры тела и его окраску, поведенческие реакции. Действие температуры неотделимо от влияния влажности. Температура и влажность оказывают как прямое воздействие на численность популяции, ее жизнеспособность, вызывая гибель отдельных организмов при резком отклонении их значений от экологического оптимума (экстремальные температуры и влажность), так и косвенное – прежде всего через корм.

При разведении насекомых действие температуры и влажности также носит двоякий характер. С одной стороны, для большинства видов насеко-

мых может быть создан гигротермический оптимум, что положительно сказывается на жизнеспособности индивидов и культуры в целом. С другой стороны, в этих условиях факторы температуры и влажности утрачивают важную функцию – механизма отбора в период естивации и зимовки (действие экстремальной температуры и влажности), которую они выполняют в природе, вызывая «вымораживание» и «высушивание» ослабленной части популяции и таким образом усиливая ее жизнеспособность вследствие исключения ослабленных особей из процесса размножения.

В лабораторных условиях из-за ограниченности технических возможностей и неполноты знаний биологии и экологии насекомых часто невозможно создать динамику суточных и сезонных температур и влажности, аналогичную природной, к тому же связанную с ритмом суточной активности насекомых. Между тем показано, что насекомые, подвергшиеся в период диапаузы действию переменных температур в зоне ниже порога развития с амплитудой изменений 1–4 суток, обладали большей жизнеспособностью, чем находившиеся в условиях постоянной температуры. Переменные температуры благоприятно влияют на плодовитость имаго и жизнеспособность потомства при разведении. Природа данного явления сложна и не до конца ясна. Исследованиями последних лет показано, что во время анабиоза в клетках могут происходить различные физические и физико-химические процессы, изменяющие структуру клеточных компонентов.

В настоящее время устойчивость к низким температурам при отсутствии жизнедеятельности рассматривается как физическая устойчивость биологических объектов, в противоположность физиологической (биологической) устойчивости, проявляющейся при активном образе жизни. Функционирующей биосистеме кроме этого присущи репаративные, адаптивные и другие свойства.

Действие температуры и влажности на кормовой субстрат насекомых-фитофагов при разведении проявляется лишь в регулировании времени его пригодности для питания (время пригодности искусственных питательных

сред и естественных пищевых субстратов для питания насекомых с повышением температуры и уменьшением влажности воздуха обычно сокращается). Иногда при разведении насекомых-энтомофагов на несвойственном для них хозяине, при несовпадении гигротермических оптимумов развития энтомофага и хозяина влияние температуры и влажности может оказаться более существенным.

Таким образом, в условиях разведения как прямое, так и косвенное действие оптимальных гигротермических факторов в ряде случаев может приводить к некоторому снижению жизнеспособности и продуктивности культуры насекомых. Это обусловлено невозможностью удовлетворить онтогенетические требования вида и изменением характера действия гигротермических факторов в зоне оптимума в связи с утратой ими функции фактора стабилизирующего отбора.

### **2.3 Свет как элемент микроклимата**

В природе свет в сочетании с другими факторами среды оказывает прямое и косвенное влияние на насекомых, в первую очередь на продолжительность развития и число генерации (в связи с диапаузой), плодовитость потомства, поведение. Косвенное действие проявляется через систему высшего порядка путем влияния на качество корма (для фитофагов – через фотосинтез) или характер хозяино-паразитарных отношений (для энтомофагов) в связи с диапаузой или изменением физиологического состояния объекта. Положительное влияние на жизнеспособность и продуктивность насекомых оказывает ультрафиолетовая часть спектра.

В условиях лабораторного или промышленного разведения прямое действие светового фактора проявляется резче, чем в природе, в связи с тем, что в искусственных условиях зачастую ограничены индивидуальные возможности насекомых в реализации приспособительных реакций.

Свет в сочетании с температурой часто определяет скорость развития насекомых, интенсивность физиологических процессов, вольтинизм, сроки

наступления и продолжительность диапаузы, условия реактивации, репродуктивный потенциал особей. Установлено прямое влияние длины светового дня на интенсивность дыхания, динамику яйцекладки, плодовитость и качество яиц у тутового шелкопряда, лугового мотылька, клопа-черепашки и других видов.

Косвенное действие света на насекомых проявляется в частичном подавлении сопутствующей патогенной микрофлоры.

В условиях разведения длина светового дня легко регулируется, но возникают трудности в изменении интенсивности освещения и спектрального состава света на протяжении суток, отвечающих специфическим потребностям вида. Зачастую световой фактор находится в диспропорции с изменением суточных температур и возрастными потребностями вида. Последнее часто приводит к нежелательным изменениям эндокринных процессов, нарушению диапаузы, общей жизнеспособности и продуктивности популяции.

Следовательно, в условиях разведения свет может оказывать как стимулирующее, так и угнетающее действие на жизнеспособность и продуктивность культуры, в силу изменения характера эндокринных процессов.

#### **2.4 Ветер (аэрация) как элемент микроклимата**

Роль ветра в жизни насекомых естественных биоценозов значительна, так как он способствует расселению отдельных видов, переходу с растений на растения, изменяет характер и условия питания, ускоряет испарение влаги, влияет на характер действия других климатических факторов. Косвенное действие ветра выражается в изменении структуры биоценоза в результате адаптации растений.

При разведении в инсектариях ветер существенного значения не имеет, но создаваемая искусственно аэрация может благоприятно влиять на газообмен (удалять углекислоту и другие газы), ускоряя испарение лишней влаги, улучшая санитарные условия содержания культуры насекомых. Излишнее

вентиляцию иногда может привести к высушиванию и гибели яиц некоторых видов насекомых. Косвенное действие аэрации может проявляться в высушивании пищевого субстрата и ухудшении его поедаемости, что отрицательно сказывается на жизнеспособности культуры.

## **2.5 Почва и лесная подстилка как факторы среды**

Жизнь 80 % видов насекомых в тот или иной период времени связана с почвой. Почва обеспечивает насекомым оптимальный микроклимат, пищу, укрытие от врагов, благоприятные условия перезимовки.

При лабораторном разведении, в связи с опасностью загрязнения культуры насекомых сопутствующими видами или заражения патогенными микроорганизмами, почву как субстрат для разведения подвергают стерилизации или заменяют другими субстратами, например песком. В большинстве случаев такая замена не является равноценной, вследствие чего среда обитания насекомых лишь частично удовлетворяет сложившимся в процессе онтогенеза требованиям вида, что отрицательно влияет на жизнедеятельность культуры.

## **2.6 Пища как фактор динамики численности насекомых**

В настоящее время большинство исследователей считает, что кормовой фактор оказывает на динамику численности насекомых как регулирующее (зависящее от плотности популяций), так и модифицирующее (независящее от плотности популяции) влияние, хотя существуют и иные мнения.

Регуляция численности насекомых осуществляется биоценозом на трех уровнях биологической системы и выражается в изменении пищевой ценности растений после повреждения (уровень особи), в снижении доступности пищи (уровень популяции) и в ухудшении набора кормовых растений (биоценотический уровень). Если ухудшение кормового фактора происходит по причинам, не зависящим от насекомых (действие климата, почвы, хозяй-

ственная деятельность человека), то проявляется модифицирующее влияние корма.

При разведении насекомых регулирующая роль кормового фактора претерпевает ряд существенных изменений. В связи с тем, что в подавляющем большинстве случаев при круглогодичном разведении насекомых используют искусственные питательные среды или естественные пищевые субстраты – заменители основного кормового растения, на первый план выступает адаптация отдельных особей к новому корму.

В природе переход фитофагов на новые кормовые растения или энтомофагов на несвойственного хозяина часто оказывается благоприятным для вида, как это имело место с картофельным листоедом при переходе на культурные сорта картофеля, зерновой совки – на посевы пшеницы, клопа-черепашки – на посевы полиплоидных сортов пшениц.

При разведении энтомофагов на искусственных средах обычно наблюдается обратная картина – жизнеспособность и продуктивность многих видов снижаются. Аналогичные явления наблюдаются при переводе насекомых на естественные пищевые субстраты – заменители основного кормового растения: снижается устойчивость насекомых к бактериальным и вирусным инфекциям.

К недостаткам специфического действия пищевого фактора при разведении следует отнести опасность попадания в полусинтетические среды и естественные пищевые субстраты остаточных количеств пестицидов и возникновения неконтролируемых изменений в культуре; трудности в учете возрастных потребностей к качеству корма, что в связи с ограниченной избирательностью отрицательно сказывается на состоянии индивидов; возможность потери пищевым субстратом влаги в период между дачами корма, что снижает степень его доступности и отрицательно сказывается на общем состоянии культуры в связи с недоеданием.

К положительным аспектам действия пищевого фактора при разведении насекомых следует отнести возможность включения в состав корма ве-

ществ, стимулирующих его усвоение, а также различных биостимуляторов и терапевтических средств. Однако при этом необходимо помнить, что в ряде случаев включение в состав корма различных биологически активных веществ может стать причиной возникновения различных мутаций. В целом корм является одним из важнейших регулирующих и модифицирующих агентов и кроме положительного влияния на культуру может оказывать негативное действие на ее жизнеспособность и продуктивность, в частности из-за того, что искусственный корм не всегда является равноценной заменой основного кормового растения, что становится заметным уже во 2–4-м поколении.

## **2.7 Фактор непрерывного развития**

Основная задача подавляющего большинства программ разведения – получение в необходимое время максимального количества насекомых с заданными свойствами культуры при минимальных затратах и в кратчайший срок. К сожалению, иногда экономическая сторона дела превалирует над биологической. В результате культура насекомых в силу снижения жизнеспособности или изменения поведенческих реакций индивидов может оказаться непригодной для реализации определенных программ.

Особенно сильно снижается жизнеспособность культуры при непрерывном разведении в течение длительного времени – фактор непрерывного развития. Каковы причины указанного явления? Как уже отмечалось выше, ведение культуры в условиях экологического оптимума не исключает ее негативных изменений, обусловленных временным дрейфом, действием неконтролируемых факторов и изменениями характера действия стабилизирующего отбора, которые приводят к некоторому снижению жизнеспособности и продуктивности культуры. Причем негативные изменения накапливаются в культуре из поколения в поколение в связи с отсутствием искусственного отбора по жизнеспособности. Кроме того, отрицательное влияние на общую жизнеспособность культуры оказывает бездиапаузное развитие.

Диапауза играет важную роль в адаптации насекомых к неблагоприятным условиям существования. Особи, не вставшие в диапаузу к моменту наступления неблагоприятных условий существования, погибают. Таким образом, диапауза служит естественным фактором отбора, повышающим общую жизнеспособность популяции, и играет важную роль в онтогенезе насекомых. Диапауза служит также одним из факторов резкого повышения жизнеспособности особей в природных популяциях благодаря обогащению фонда наследственности. Это происходит, когда представляется возможность спаривания физиологически разнокачественных особей разных поколений (экологические скрещивания), имеющих различные диапаузы (например, у колорадского жука).

Физиологические и генетические механизмы диапаузы наиболее подробно изучены на тутовом шелкопряде. Установлено наличие генов диапаузы, контролирующей работу подглоточного ганглия. Гистологическими методами показано, что гормон продуцируется парой нейросекреторных клеток типа В. У бабочек, откладывающих недиапаузирующую грену (яйцекладку), эти клетки загружены нейросекреторным материалом, а у откладывающих диапаузирующую грену – они почти пусты, так как секрет по мере синтеза выделяется в гемолимфу. Гормон диапаузы тутового шелкопряда выделен в чистом виде, его химическая природа установлена. Его инъекции в куколку приводят к откладке диапаузирующих яиц бабочкой, ранее детерминированной к откладке недиапаузирующих яиц.

Гормон диапаузы – единственный известный в настоящее время гормональный фактор, оказывающий ингибирующее действие широкого спектра. Помимо основной функции – торможения эмбриогенеза на определенной стадии, в эксперименте он замедляет частоту сокращений сердца гусениц тутового шелкопряда и других насекомых, а также увеличивает продолжительность гусеничного периода тутового шелкопряда.

Многочисленные эксперименты по пересадке разных компонентов нейроэндокринной системы тутового шелкопряда показали сложный харак-



тер взаимодействия между подглоточным ганглием, мозгом и *corpora allata* в процессе синтеза и выделения гормона диапаузы. В регуляции этого процесса участвуют две системы: мозг – подглоточный ганглий, выполняющая главную роль, и мозг – *corpora allata*, выполняющая второстепенную, модифицирующую роль. Первая система ответственна за выделение ингибирующего фактора – гормона диапаузы – и регулирует диапаузное развитие; вторая – регулирует бездиапаузное развитие, поскольку выделяемый *corpora allata* ювенильный гормон является антагонистом гормона диапаузы и оказывает активирующее воздействие на многие функции организма. В результате взаимодействия этих систем в организме самки устанавливается определенный гормональный баланс, детерминирующий соответствующий тип сезонного развития ее потомства.

Итак, диапауза яиц тутового шелкопряда определяется содержанием гормона диапаузы в организме куколки и бабочки: при достаточном его количестве откладываются диапаузирующие яйца, а при небольшом – недиапаузирующие. Экспериментально установлено, что активность подглоточного ганглия наиболее высока у моновольтинных пород тутового шелкопряда и слаба у поливольтинных, которые вообще не откладывают диапаузирующих яиц, так как содержание гормона диапаузы в их гемолимфе не достигает эффективных концентраций. Установлено, что у моновольтинных пород секреторную активность подглоточного ганглия стимулирует мозг, а у поливольтинных – *corpora allata*, причем стимуляция не зависит от температуры и светового режима во время инкубации яиц. Напротив, функции мозга бивольтинных рас изменяются под действием внешних факторов так же, как моновольтинных при высокотемпературной инкубации на свету, и поливольтинных при низкотемпературной инкубации в темноте.

Если механизмы выделения гормона диапаузы ясны, то его воздействие исследовано значительно хуже. Установлено, что гормон диапаузы действует на яичники тутового шелкопряда наиболее активно в первые три дня после окукливания. На гормон диапаузы реагируют только ооциты определенного

возраста, масса которых превышает 500 мкг, расположенные в задней части овариол. Поэтому в первых порциях кладки (из задней части овариол) меньше недиапаузирующей грены. При асинхронизации между условиями синтеза гормона диапаузы и темпами развития ооцитов возникает грена с неглубокой диапаузой.

У насекомых, диапаузирующих на личиночной и кукольной стадиях, наблюдается более сложная картина. Можно предположить, что передаваемая материнским организмом информация определенным образом взаимодействует с информацией, накопленной в ходе индивидуального развития дочерней особью; сумма этих информации, переведенная на язык эндокринной системы дочерней особи, определяет направление ее развития. Выделяют три способа передачи морфогенетической информации от одного поколения к другому в зависимости от места сосредоточения в оплодотворенном яйце: генотипический, цитоплазматический и кортикальный.

Исходя из сказанного, можно предположить, что экологические условия при разведении насекомых существенно влияют на работу эндокринной системы насекомых через изменения в характере работы генетического аппарата. На эти изменения накладываются изменения в характере информации о детерминировании диапаузы, передаваемой потомству по другим каналам, что в конечном итоге в сочетании с отбором на бездиапаузность развития приводит к получению бездиапаузных насекомых. Такая перестройка работы эндокринной системы иногда может отражаться негативно на общем состоянии культуры.

Существует прямая зависимость между глубиной диапаузы и жизнедеятельностью у тутового шелкопряда. Искусственное устранение диапаузы при разведении приводит к потере ее функции как существенного фактора повышения жизнеспособности насекомых. Кроме того, разведение насекомых с применением реактивации в период хранения при пониженных температурах для получения биоматериала к любому сроку (без устранения диапаузы в цикле развития вида) часто приводит к тому, что сроки хранения диа-

паузирующей стадии превышают необходимые для ее реактивации из-за различной глубины диапаузы, варьирующей по годам. Хранение же биоматериала после реактивации, когда организм настраивается на бездиапаузное развитие, сопровождающееся более интенсивным расходом питательных веществ, приводит к снижению его жизнеспособности, как это показано для тутового шелкопряда.

Таким образом, непрерывное развитие насекомых в силу изложенных причин может оказывать некоторое отрицательное влияние на жизнеспособность культуры.

## **2.8 Плотность популяции**

Физиологическое состояние особей, их жизнеспособность, продуктивность, внутривидовые и биоценотические взаимоотношения во многом определяются плотностью популяции. Роль плотности популяции в динамике численности насекомых в природе в различных аспектах является предметом многочисленных исследований.

Культура насекомых при разведении весьма чувствительна к повышению плотности, так как расселение и миграция, являющиеся следствием повышенной плотности популяции в природных условиях, исключаются при искусственном разведении. Однако поведенческие особенности, обуславливающие эти явления, сохраняются.

Избежать некоторого «компромиссного» повышения плотности культуры при разведении часто не представляется возможным, так как биологически оптимальная плотность популяции, определяемая для каждого вида экспериментально (с учетом онтогенеза), не совпадает с экономически приемлемой.

Вопросу влияния повышенной плотности популяции на выживаемость различных фаз, соотношение полов и плодовитость самок посвящены многочисленные исследования. Однако в большинстве работ данный фактор рассматривается в целом, без учета возрастных особенностей популяции. Ис-

следования показали, что повышенная плотность популяции оказывает наиболее резкое отрицательное влияние на жизнедеятельность видов в той стадии развития насекомого, в которой происходит расселение и миграция вида.

Для непарного шелкопряда, даже при полной обеспеченности кормом, повышение плотности культуры в первом возрасте приводит к росту смертности и снижению общей продуктивности. Отмеченное явление обусловлено тем, что вид расселяется путем разноса гусениц первого возраста ветром, а так как в условиях техногенеза этого не происходит, то нарушается свойственная виду пространственная структура популяции и возникает необходимость в дополнительной адаптации, что негативно влияет на культуру.

Отрицательное влияние повышенной плотности культуры в пассивной фазе обусловлено нехваткой корма в активной фазе, механическими воздействиями особей друг на друга, вмешательством человека в период ухода за культурой, накоплением продуктов метаболизма, ростом инфекционной нагрузки, наличием или отсутствием специфических эффектов («эффект группы», доминирование, конкуренция, каннибализм и др.).

Существенное значение в снижении жизнеспособности и плодовитости культуры, очевидно, имеет раздражимость при контакте особей, стимулирующая в природе миграцию. При разведении, вследствие невозможности миграции, создается состояние, близкое к стрессовому, и нарушается этологическая структура популяции. Нельзя не учитывать конкуренцию между имаго и личинками за корм, а также между самками за место откладки яиц.

В связи с высокой плотностью имаго нарушается характер реакции самцов на половой аттрактант самки. В лабораторных условиях половой феромон продуцируется слабо, реакция самцов на самку также несколько снижена. Теряет свое значение способность самца отыскивать самок при слабой концентрации полового феромона, что в свою очередь отрицательно влияет на жизнеспособность культуры, ибо существует прямая зависимость между

степенью чувствительности самца к половому феромону самки и жизнеспособностью полученного потомства (по отцовской линии). В настоящее время разработаны методы математической оптимизации плотности культуры в условиях лаборатории.

### **3 ВЫБОР ИСХОДНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА. ПАТОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ**

Рассматриваемые вопросы:

#### **3.1 Биологические сведения о разводимых насекомых**

От успешного выбора исходного материала – популяции основателей – зависит в основном успех дальнейшей реализации программы разведения. На этом этапе исследователь, располагая данными об особенностях биологии и экологии нескольких популяций объекта разведения, проводит их всестороннюю эколого-генетическую оценку, включающую сведения о биологии, экологии, численности популяции, ее пространственной и этологической структуре, гетерогенности по основным признакам, зараженности энтомофагами и болезнями, характеру диапаузы, предпочитаемым кормовым растениям и др.

На основании такого анализа делается вывод о пригодности тех или иных популяций вида для разведения. Если вывод положителен, то исследователь переходит к отбору исходного материала для создания культуры насекомых. Если природные сборы невозможны, то иногда прибегают к получению нужной культуры из инсектариев. Однако последний способ для многих программ непригоден в связи с тем, что культура из других инсектариев несет и следы «прошедшей адаптации», а так как нет двух совершенно одинаковых техноценозов, то повторная адаптация может сказаться отрицательно на ее качестве, а также привести к дальнейшему снижению гетерогенности культуры, что весьма нежелательно для ряда программ.

Рассмотрим последовательно характер работ на данном этапе.

Прежде чем приступать к разведению того или иного вида насекомого, необходимо собрать данные о его биологии и экологии. Частично эта информация может быть получена в ходе наблюдений за разводимым объектом.

В первую очередь необходимо собрать сведения о зонах оптимума и пессимума для разных стадий развития вида по гигротермическим и световым параметрам, о продолжительности развития вида при тех или иных температурах, о пищевой специализации и возможностях замены основного природного корма новым пищевым субстратом.

Успех разведения во многом зависит от выбора оптимальной плотности посадки насекомых, которую обычно определяют экспериментально в зависимости от возрастного состава личинок. Одно из важных условий успешного ведения культуры видов с полным превращением – наличие благоприятных мест для окукливания личинок.

Существенным препятствием в разведении многих видов являются нарушения в характере спаривания имаго. Копуляция и попытки отложить яйца не всегда служат подтверждением того, что самка оплодотворена. Некоторые виды нуждаются в однократном спаривании, другие – в многократном. В лабораторной практике разведения отдельных видов выработаны специфические приемы побуждения к спариванию, описанные в специальных руководствах (Flanders, 1955; Рукавишников, 1968). Для осуществления нормального спаривания необходимо соблюдать суточный цикл освещения инсектария и учитывать тип активности насекомого – дневной, ночной, сумеречный, а также наличие диапаузы у разводимого вида и факторы, ее контролирующие. У некоторых видов самцы вылетают раньше самок и к моменту выхода последних достигают половой зрелости (готовы к спариванию), у других – созреванию половых продуктов предшествует определенный период дополнительного питания.

Потенциальная плодовитость самок многих видов реализуется через обеспечение их субстратом для откладки яиц и создание оптимальных условий существования в этот период. В противном случае потенциальная

плодовитость многих видов реализуется лишь частично и эффективность ведения культуры падает. Потенциальная плодовитость часто зависит от продолжительности репродуктивной жизни имаго (особенно у энтомофагов). Для ее увеличения часто используют подкормку имаго.

У некоторых видов энтомофагов в условиях культуры происходят изменения в соотношении полов под действием условий среды. Так, температура 6,6–8,3°C, при которой находилась *Trichogramma evo-nescens* Wast, в течение двух недель, привела к избытку самцов в потомстве (Schread, Garman, 1933), а хранение оплодотворенных самок афелинида *Aphytis lingnanensis*– паразита желтой померанцевой щитовки, при –1,1°C в течение 6 ч привело к гибели всей спермы в семяприемниках; многие самцы, хранившиеся в этих условиях, оказались стерильными (De Bach et al., 1955).

Для успешного ведения культуры необходимо создать такие условия для насекомых, которые бы максимально соответствовали онтогенетическим потребностям вида, а это во многом определяется нашими знаниями особенностей биологии и экологии объекта разведения.

Предполагается, что видовая принадлежность насекомых не вызывает сомнений. При наличии нескольких видов, пригодных для реализации данной программы, пользуются аннотированным списком видов для выбора перспективного (Тамарина, 1987).

### **3.2 Обнаружение насекомых и оценка численности популяций**

Методы определения численности насекомых базируются на знаниях их биологии и экологии, особенностей пространственной и этологической структуры их популяций. Существует много приемов обнаружения и оценки численности популяций некоторых видов насекомых в конкретных биогеоценозах, которые детально описаны в ряде руководств (Charman, 1926; Знаменский, 1927; Бей-Биенко, 1930; Конаков, 1939; Кожанчиков, 1961; Драховская, 1962; Ильинский, Тропин, 1965; Поляков, 1976, и др.).

При оценке численности насекомых также следует исходить из факта неравномерного распределения особей популяции на различных участках ареала. Участки, более благоприятные для жизни вида, заселяются гуще, менее благоприятные – реже или вообще не заселяются. Неравномерность распределения обусловлена климатической, почвенной и растительной зональностью (Бей-Биенко, 1930; Кожанчиков, 1938; Uvarov, 1932; Кожанчиков, 1961; Злотин, 1981, и др.).

При переживании насекомыми пессимальных условий и массовом размножении их распространение приурочено к оптимальным для вида станциям. Именно здесь легче всего обнаружить и собрать насекомых.

Остановимся на некоторых приемах обнаружения насекомых и оценки численности их популяций, используемых в энтомологии. При этом следует заметить, что в связи с большим видовым разнообразием насекомых (более миллиона) и различиями в их биологии и экологии универсального метода их учета быть не может.

Общим для всех видов насекомых приемом исследования является лишь метод экологического профиля (Forel, 1901; Мельниченко, 1949; Кожанчиков, 1961), в котором рельеф и положение территории над уровнем моря или под уровнем водной поверхности рассматриваются как главные дифференцирующие факторы внешней среды. Эти факторы определяют условия освещения, распределение тепла и влажности, характер почв, химический состав среды, видовой состав кормовых растений и т. п. Методом экологического профиля можно быстро установить приуроченность данного вида насекомого к определенному рельефу, климату, почве, растительности. Он позволяет составить первую экологическую характеристику местообитания вида, получить представление о пространственной и этологической структуре популяции. Метод экологического профиля подготавливает почву для дальнейших инструментальных методов оценки условий обитания и учета численности насекомых.



Из множества методов инструментальной оценки условий обитания и учета численности насекомых остановимся на основных.

**Приманочный метод.** Плотность популяции некоторых видов насекомых можно оценивать путем вылавливания их на приманки или в разнообразные ловушки. Применяют ловушки световые, пищевые, секс-ловушки и другие, способ действия и конструкция которых описаны в специальных руководствах (Кожанчиков, 1961; Джекобсон, 1976), а также клеевые щитки, ловчие пояса, притягивающие приманки, приманки для откладки яиц и т. п. Кроме того, используют различные уловители насекомых (пневматические, механические и др.). Можно также прибегать к ручному сбору (Щеголев, 1955). Плотность популяции определяют в расчете на ловушку, дерево, единицу площади и т. п.

Необходимо помнить, что эффективность учета насекомых приманочным методом во многом зависит от климатических условий в период отлова.

**Метод взятия проб.** Численность насекомых при их достаточном обилии может быть определена методом взятия проб. В этом случае в пробах учитывают или всех насекомых, или интересующий экспериментатора вид. Объем проб для получения достоверных результатов может быть различным, в зависимости от плотности популяции изучаемого вида и среды его обитания.

Для учета наземных насекомых применяют биоценометры различных конструкций, для водных насекомых – батометры, планктонособиратели и дночерпатели. Техника работы с приборами и их описание даны в ряде руководств (Знаменский, 1927; Кожанчиков, 1961, и др.). Однако эти методы непригодны для учета численности видов, обитающих на деревьях, и др. Во всех случаях пробы разбирают в лаборатории и определяют численность и видовую принадлежность насекомых. Для обнаружения мелких объектов в пробах используют специальные методы, описанные в ряде руководств (Кожанчиков, 1961; Драховская, 1962, и др.).

**Скашивание и стряхивание с растений.** Скашивание насекомых с растений производят энтомологическим сачком, представляющим собой обруч с одетым на него плотным холщовым мешком, куда попадают насекомые. Учет ведется на 50 или 100 взмахов сачка. Для кошения выбирают растения, однообразные в видовом, возрастном и иных отношениях.

Для сбора насекомых с крупных деревьев применяют метод стряхивания. На приствольный круг расстилают полотнище или полиэтиленовую пленку, на которые стряхивают насекомых. Метод дает представление о видовом составе и обилии видов, но весьма трудоемок и для некоторых видов непригоден.

Следует помнить, что даже насекомые одного вида, находящиеся на разных стадиях развития, вылавливаются с неодинаковой частотой, а цепко держащиеся объекты скашиваются и стряхиваются плохо. Не попадают в учет и виды, живущие на поверхности почвы или на нижней части растений. Для них используют различные земляные и приземные ловушки.

Наиболее трудоемким бывает обнаружение, учет и сбор яиц насекомых при их низкой численности и мелких насекомых. Необходимо знать место откладки яиц, характерное для вида (если вид откладывает яйца на кормовые растения, то эта задача облегчается), а также период массовой яйцекладки. Довольно сложно и определение вида насекомого по яйцам. Количество гусениц и куколок насекомых обычно легче установить, чем количество яиц и имаго.

**Методы расчета численности.** Результаты учета численности имаго во многом зависят от знания этологии вида, выбора способов обнаружения, учета и сбора. Для характеристики популяции насекомых существенное значение имеет знание таких показателей, как численность, ее изменение во времени и пространстве, интенсивность размножения, уровень сопротивления среды. Эти данные позволяют оценить физиологическое состояние популяции, ее пространственную и этологическую структуру, тенденции развития и прогнозировать еще до детального физиолого-генетического анализа сте-

пень ее пригодности для культивирования по определенной программе. Заселенность биотопа может быть абсолютной, средней или относительной. Абсолютная заселенность зависит от особенностей биологии насекомого, метода и техники учета заселения им биотопа. Ее определяют числом особей, приходящихся в среднем на одну учетную единицу (1 м<sup>2</sup>, 1 дерево, 100 взмахов сачка и т. п.), и вычисляют по формуле:

$$Ч_a = K/I,$$

где K — количество здоровых насекомых в пробе;

I — количество учетных единиц в пробе,

Коэффициент нарастания численности — отношение энергии размножения насекомого в данном году (поколении) к этому показателю в предыдущем году (поколении). Он дает представление о темпах роста численности. На практике в качестве коэффициента нарастания численности часто используют коэффициент размножения.

### 3.3 Выбор популяции для отбора исходного материала

От выбора популяции для отбора исходного материала во многом зависит успех реализации программы разведения насекомых.

Термином «популяция» принято называть группу особей одного вида, занимающих определенную территорию и характеризующихся морфобиологической общностью и устойчивыми функциональными взаимосвязями (Наумов, 1963; Шилов, 1985). Устойчивость популяции зависит от степени сбалансированности взаимоотношений совокупности особей, составляющих популяцию, со средой и от того, насколько структура и внутренние свойства популяции адаптированы к постоянно меняющимся условиям существования (Шилов, 1985). Популяция как целостная биологическая система существует благодаря поддержанию динамического равновесия со средой — гомеостазу.

Отличительным свойством популяции как системы является то, что составляющие ее особи способны к самостоятельному существованию и не об-

разуют в составе популяции специализированных функциональных подсистем, подобных таковым в организме. Все формы взаимосвязи популяции со средой и выполнение общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей (Шилов, 1985). «Это возможно лишь при определенных формах интеграции деятельности, в результате которой физиологические процессы в организмах отдельных животных осуществляются в направлении, адаптивном на уровне популяции в целом. Именно эти процессы и лежат в основе сложных форм внутривидовых отношений, в результате которых общий тип и конкретный характер пространственной структуры, уровень и динамика плотности населения и другие свойства популяции приводятся в соответствие с условиями их существования» (Шилов, 1985).

Генетическая структура популяции как элементарной единицы эволюционного процесса рассматривается с генетико-эволюционных позиций. С этой точки зрения интерес представляют видовой специфика генетических свойств организма, их адаптивность, изменение генофонда популяции под влиянием отбора и специфических генетических механизмов, связанных с экологическими особенностями популяции, характером популяционных волн численности, особенностями размножения. Однако специфика и степень гетерогенности генофонда популяции связаны не только с эволюционными процессами, но и с «буднями» ее существования в разнообразных и динамичных условиях среды. Поэтому генофонд популяции включает не только общевидовые свойства, но и особенности, связанные с приспособлением к конкретным условиям среды обитания. Широкий диапазон индивидуальной изменчивости – основное условие устойчивости популяции при отклонении условий от типичных для вида. Чем генетически разнородней популяция, тем сильнее выражена ее экологическая пластичность и больше шансы выжить в меняющихся условиях среды (Шварц, 1980).

Генетическую гетерогенность популяции следует рассматривать с двух позиций: общего генофонда популяции (генетический полиморфизм) и генома каждой особи (степень гетерозиготности).

Поддержание определенного соотношения гомо- и гетерозигот в популяции насекомых подчинено закону Харди-Вайнберга, согласно которому в панмиктической популяции, не подверженной давлению отбора, эти параметры стабилизируются уже после одной смены поколения. Среди механизмов, снижающих уровень инбридинга и способствующих поддержанию генетической гетерогенности популяции, следует указывать на миграции и иммиграции, подвижность и расселение, некоторую половую избирательность, а также «возрастной кросс» (спаривание особей, принадлежащих к разным возрастным группам), спаривание особей с разной диапаузой (из разных сезонов развития). Все это, вместе взятое, позволяет популяции эффективно поддерживать высокий уровень генетической гетерогенности и гетерозиготность отдельных генотипов.

### **3.4 Методы оценки состояния популяций**

При выборе исходного материала для создания культур насекомых необходимо оценить физиологическое состояние популяций насекомых. Методы оценки во многом зависят от целей программ разведения и биологических особенностей вида и других факторов. При оценке состояния популяции используют качественные, количественные и экспериментальные методы.

Мы сделали попытку собрать основные методы экспериментальной оценки физиологического и генетического состояния культур (популяций) насекомых, имеющиеся в мировой энтомологической литературе. При использовании приведенных методов необходимо помнить следующее:

1 Отдельные методы разработаны для конкретных видов насекомых и при использовании требуют определенной доработки.

2 Ряд методов носит взаимозаменяемый характер, и выбор конкретного метода должен диктоваться условиями проведения работ или биологическими особенностями объекта исследований.

3 Многие из приведенных методов могут быть использованы не только для определения физиологического состояния популяции — донора исходного материала, но и для контроля физиологического и генетического состояния культур в ходе разведения.

Самые простые методы оценки – количественные. Они заключаются во взятии проб насекомых из популяции и дают представление о количестве и структуре популяции (числе особей, соотношении яиц, личинок и имаго, числе погибших особей, соотношении полов, массе самок и др.). Точность этих методов зависит от того, насколько полно взятые пробы характеризуют изучаемую популяцию. Методы взятия проб и их статистический анализ подробно описаны в ряде руководств по биометрической обработке материала (Константинов, 1952; Урбах 1963; Ушаков, 1978; Приставко, 1979, и др.).

Качественные методы оценки популяции дают представление о состоянии популяции (соотношении нормальных и неоплодотворенных яиц, числе пораженных паразитами и больных особей и т. п.).

Экспериментальные методы оценки популяции связаны с использованием специальных методов исследований, они позволяют получить наиболее полное представление о ее физиологическом состоянии.

**Оценка по изменчивости окраски насекомых.** Многочисленными наблюдениями над популяциями насекомых, склонных к циклическим изменениям численности, установлено, что потемнение окраски – один из наиболее достоверных показателей вспышки роста численности; потемнение свидетельствует об интенсивном протекании физиологических процессов. Обычно потемнение окраски отмечается у многих хвое- и листогрызущих насекомых на стадии личинки, но иногда и у взрослых насекомых. Потемнение окраски наблюдается не у всех особей в популяции и выражено в разной степени у разных особей. Так, чем интенсивнее вспышка массового раз-

множения у массовых хвое- и листогрызущих насекомых, тем большая часть особей популяции темнеет, вплоть до появления интенсивно-темных особей (например, у непарного шелкопряда). При этом в популяции сохраняется часть типично окрашенных особей и можно выделить переходные по окраске формы. В период кризисного состояния популяции темноокрашенные особи уступают место светлоокрашенным. В специальных руководствах (Ильинский, Тропин, 1965; Драховская, 1962, и др.) дано описание нормальной окраски отдельных видов насекомых и тех изменений, которые она претерпевает в период роста численности вида. При выборе исходного материала для закладки культуры насекомых следует оценивать состояние популяции по изменению окраски.

**Оценка по соотношению полов в популяции.** Соотношение полов в популяции характеризует ее качественное состояние, так как увеличение числа самок свидетельствует о тенденции к увеличению численности, а их сокращение и увеличение числа самцов – противоположной тенденции. Следует различать первичное и вторичное соотношение полов в обоеполых популяциях. Первичное соотношение полов обусловлено генетическими механизмами, характерными для того или другого вида. Вторичное соотношение полов связано обычно с дифференциальным выживанием того или иного пола.

У многих видов насекомых в пессимальных условиях выживают преимущественно самцы, зато самки у большинства видов более устойчивы к возбудителям инфекционных заболеваний и инсектицидам. У некоторых видов популяции полностью состоят из особей женского пола (партогенез) или наблюдается сезонное изменение соотношения полов. У насекомых, дающих вспышки массового размножения (например, многие хвое- и листогрызущие насекомые), в период первых двух фаз вспышки соотношение полов приблизительно равно или несколько преобладают самки. В третьей и четвертой фазах вспышки численности в перенаселенных биотопах, когда уже сказывается нехватка пищи, у видов, самцы которых мельче самок, преобладание сам-

цов тем значительнее, чем выше перенаселенность данного биотопа; в аналогичных случаях преобладают самки, если они мельче самцов.

Устанавливать соотношение полов удобнее и надежнее всего по куколкам. У куколок чешуекрылых самцы от самок легко отличаются по расположению половой и анальной щелей. Анальная щель у обоих полов размещается на 10-м сегменте брюшка, половая же щель у самцов – на 9-м, у самок – на 8-м. Между этими двумя щелями у самцов хорошо заметна одна граница (бороздка) между 9-м и 10-м сегментами, а у самок заметны две границы – между 8 и 9-м, 9 и 10-м сегментами. Половая щель самца хорошо видна из-за двух выпуклостей, расположенных по бокам щели.

Если возникают затруднения в определении пола куколки, то можно определять соотношение полов после выхода имаго. Для видов, самки которых выходят из куколок с готовыми половыми продуктами и не нуждаются в дополнительном питании, соотношение полов в затруднительных случаях может быть определено путем их вскрытия.

**Оценка качества популяции по пробам яиц.** Стадия яйца – одна из наиболее удобных стадий развития насекомого для отбора исходного материала и закладки культуры, особенно если на этой стадии насекомому присуща диапауза. Качество яиц можно оценивать по многим параметрам. Наиболее простой метод оценки качества яиц насекомого – анатомо-морфологический. Он предусматривает строго специфическую для каждого вида оценку типичности яиц (по их форме и цвету на разных стадиях развития), выявление дефектных, сухих, неоплодотворенных, аномальных яиц, а также оценку типичности места откладки. Затем проводят количественную оценку качества яиц – определяют среднюю массу яйца по формуле.

В шелководстве для определения средней массы яйца и количества яиц в 1 г грены принято брать среднее из четырех навесок по 100 мг яиц. Такой объем выборки дает статистически достоверные результаты (Михайлов, Ковалев, 1956). Для определения массы полноценной фракции яиц в общем объеме яйцекладки из разных участков слоя яиц, раскладываемых на плотной



поверхности, отбирают три средних образца, по 300 мг каждый, и сортируют. Выделяют следующие фракции яиц: нормальные; неоплодотворенные (не меняющие цвет в процессе эмбрионального развития); дефектные (с отличающимся от нормального цветом, формой и т. п.); погибшие (сухне, темно-бурые с разложившимся содержимым); несвоевременно ожившие (скорлупа яиц). Каждую фракцию взвешивают отдельно и выражают в процентном отношении к исходной массе навески образца. Такой метод оценки качества популяции применяют в шелководстве и при разведении трихограммы.

Иногда применяют метод флотации: наиболее легкая часть яиц (дефектных, погибших, последних порций откладки) всплывает в солевом растворе. Таким же способом иногда можно освободить популяцию от сопутствующих видов насекомых. В шелководстве методом флотации отделяют дефектную часть грены от полноценной фракции.

При посемейном разведении определяют качество отдельных яйцекладок путем просчета в них нормальных и дефектных яиц, а также определяют массу яйцекладки, среднюю массу яйца. Яйцекладки, содержащие много брака, выбраковывают.

**Исследование насекомых в состоянии диапаузы.** Диапауза насекомых – одна из форм адаптации к изменяющимся условиям обитания. Обязательная диапауза связана с деятельностью гормональной системы насекомых и контролируется генами диапаузы. Из зимующих яиц тутового шелкопряда удалось выделить гормон диапаузы (Fukuda, Takeuchi, 1967). Для большинства видов насекомых перезимовка особей, не вставших в диапаузу, невозможна. Диапауза характеризуется остановкой развития и резким замедлением интенсивности физиологических и биохимических процессов в организме. Существует прямая зависимость между длительностью диапаузы яиц у разных пород тутового шелкопряда и жизнеспособностью вышедших из них гусениц. Связано это с тем, что хранение яиц после окончания диапаузы отрицательно сказывается на жизнеспособности личинок, так как завершившие диапаузу эмбрионы развиваются по «бездиапаузной программе» и более ин-

тенсивно расходуют питательные вещества яйца, что и приводит к их ослаблению (Злотин, Кириченко, 1978). Поэтому при отборе исходного материала в диапаузе для закладки культур насекомых целесообразно определить глубину (продолжительность) диапаузы материала. Существенное значение имеет глубина диапаузы и при селекции недиапаузирующих линий насекомых, предназначенных для использования в интегрированной защите растений.

Наиболее достоверным тестом для определения продолжительности диапаузы яиц насекомых может стать биохимический метод. Так, на диапаузирующей и развивающейся после завершения диапаузы грене тутового шелкопряда показано, что свободные нуклеотиды яиц на разных стадиях их развития представлены моно-, ди- и трифосфатами гуанозина, а также ди- и трифосфатами аденозина (Коничев, 1974). Содержание ДНК в яйцах после оплодотворения возрастает.

### **3.5 Основные болезни насекомых**

При соблюдении действующих правил разведения насекомых роль паразитов и хищников в снижении численности культуры практически сводится на нет, кроме тех случаев, когда программа разведения специально предусматривает их размножение на жертве-хозяине. Такая ситуация имеет и негативную сторону, так как хищники перестают выполнять функцию санитаров, селективирующих популяцию на общую жизнеспособность, уничтожая преимущественно больных, ослабленных и отстающих в развитии особей, что часто происходит в биоценозах.

В отличие от паразитов и хищников роль патогенных микроорганизмов в ограничении численности культуры при разведении резко возрастает, и тем значительнее, чем выше плотность. Обусловлено это тем, что повышенная плотность культуры увеличивает частоту контактов между насекомыми и способствует передаче инфекции, а общее снижение жизнеспособности бла-

гоприятствует возникновению эпизоотии и активации латентной инфекции.

Экспериментально показана различная степень устойчивости популяции к инфекции в зависимости от ее жизнеспособности. На возникновение и распространение эпизоотии влияет и возрастной состав культуры. Так как цель большинства программ – иметь одновозрастной биоматериал, возрастные различия в устойчивости к инфекции теряют свое стабилизирующее значение, что обуславливает более массовый характер эпизоотии в лабораторных культурах по сравнению с природными популяциями.

Существующие способы антимикробной защиты биоматериала не могут гарантировать успех при трансвариальной передаче инфекции. Применение различных препаратов и биостимуляторов для предупреждения эпизоотии иногда оказывается довольно эффективным. Однако в этих случаях устраняется фактор отбора на устойчивость к инфекции, которая часто сопряжена с общей жизнеспособностью.

Таким образом, при разведении насекомых микроорганизмы оказывают на них прямое действие, вызывая гибель отдельных особей либо культуры в целом (при эпизоотиях). Косвенное действие микроорганизмов связано с потерей их роли в качестве селектирующего на устойчивость к болезням фактора, что может приводить к снижению общей жизнеспособности культуры. Болезни насекомых оказывают огромное влияние на динамику численности популяций как в природе, так и в культуре. Известны многочисленные случаи, когда скрытое вирусоносительство или зараженность культуры микроспоридиями было одной из основных причин гибели культур в инсектариях.

Насекомые подвержены многим заболеваниям, вызываемым различными микроорганизмами – бактериями (бактериозы), вирусами (вирозы) и грибами (микозы), простейшими из класса *Sporosoa* — споровиками (протозоозы), червями – гельминтами, нематодами (гельминтозы, нематодозы).

В природе заболевания насекомых часто имеют сложную этиологию, так как вызываются несколькими возбудителями, например вирусом и простейшим, полиэдренным вирусом и энтомофторовым грибом и т. п. Это спо-

способствует более быстрому развитию эпизоотии и приводит к глубоким изменениям в организме, влияет на развитие и численность потомства.

При разведении насекомых инфекционные заболевания быстро распространяются и приводят культуру к гибели. Поэтому в период, предшествующий закладке культуры, исходный материал должен быть тщательно исследован на наличие патогенов. Для этого необходимо знать основные признаки заболеваний и их этиологию. Несмотря на то, что они описаны в ряде руководств (Штейнхауз, 1950, 1952; Вейзер, 1972; Михайлов, 1984, и др.), на них следует коротко остановиться.

**Бактериозы.** Бактериальные болезни насекомых могут быть причиной значительной смертности насекомых в природе и культуре, хотя они редко носят столь массовый характер, как вирозы и микозы. Бактериозы часто предшествуют возникновению смешанных заболеваний.

Практический интерес представляют некоторые споровые и беспоровые бактерии. Среди споровых значительной патогенностью обладает группа специализированных энтомопатогенных бактерий, приспособленных к размножению исключительно в теле насекомых; ими поражаются преимущественно представители отряда жуков. Более широко распространены болезнетворные споровые бактерии, продукты жизнедеятельности которых токсичны для насекомых. По своим культуральным и физиологическим свойствам они сходны с *Bacillus cereus* Frank L., обитающей в почве. Споровые бактерии были выделены из многих видов чешуекрылых, пилильщиков, клопов и других насекомых в период эпизоотии. При спорообразовании в них образуются включения, содержащие токсины.

Кристаллообразующие бактерии, обладающие энтомопатогенным действием, отнесены к виду *Bacillus thuringiensis* Berl. Патогенное действие этих бактерий проявляется в параличе, который развивается вскоре после попадания спор и клеточных включений в кишечник насекомого. Насекомые прекращают питание, в их крови могут появляться бактериальные клетки (обычно незадолго до гибели или после гибели, когда тело чернеет).

В природе часто наблюдается гибель насекомых от красного бактериоза, вызываемого беспоровой бактерией *Serratia marcescens* Vizio. Скопление этих бактерий, имеющих вид мелких палочек красного или розового цвета, в теле насекомого придает ему красную окраску.

Из беспоровых энтомопатогенных бактерий представляют интерес флюоресцирующие бактерии *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. pyocyanea* и *Bacterium proteus*.

Иногда возбудителями заболеваний насекомых становятся бактерии, обычно присутствующие в кишечном тракте в качестве нормальной микрофлоры. При ослаблении организма насекомых такие бактерии массово размножаются в кишечнике, проникают в полость тела и во все ткани, вызывая расстройство деятельности кишечника или септицемию. Среди них – беспоровые формы типа кишечной палочки, коккобактерин, а также споровые бактерии.

**Вирозы.** Вирусные болезни насекомых относятся к числу наиболее распространенных. Вспышки вирусных заболеваний носят преимущественно массовый характер. Известны следующие вирусные болезни насекомых: полиэдрозы, характеризующиеся образованием включений в виде многогранных телец – полиэдров; гранулезы, при которых образуются включения в виде овальных телец – гранул или капсул, и вирусные заболевания, при которых не образуются включения. Форма и размеры включений зависят от вида возбудителя вироза и вида насекомого, в организме которого протекает патологический процесс.

Полиэдренные болезни бывают ядерного типа, когда вирусы поражают ядра клеток различных тканей, и цитоплазматические – вирус размножается в цитоплазме клеток. Вирусы ядерного полиэдроза (палочкообразные) относятся к роду *Borrelinavirus*, а вирусы цитоплазматического полиэдроза (сферические) – к роду *Smithiavirus*. Энтомопатогенные вирусы встречаются среди аденовирусов, бакуловирусов и др.

Несмотря на то что вирусы могут быть обнаружены лишь под электронным микроскопом, полиэдренные болезни легко диагностируются по характерным полиэдренным включениям, хорошо различимым под оптическим микроскопом.

Наиболее распространенным полиэдренным заболеванием, поражающим более 100 видов насекомых, особенно чешуекрылых, некоторых жуков, двукрылых и перепончатокрылых, является ядерный полиэдроз общего типа. Для этой болезни характерно поражение почти всех тканей насекомых. Ядра клеток увеличиваются в размерах, превращаясь в почти сплошные скопления полиэдров. К концу болезни тело насекомого разлагается и все его ткани превращаются в мутную жидкость, вытекающую через легко разрывающиеся покровы тела. Жидкость не имеет запаха и состоит из массы полиэдров. В основном страдают личинки, реже — куколки и бабочки. Вирус может передаваться через отложенные больными бабочками яйца следующему поколению и тогда гусеницы заболевают вскоре после выхода из яйца.

Кроме ядерного полиэдроза общего типа у некоторых перепончатокрылых встречается форма полиэдроза, при которой поражаются только ядра эпителиальных клеток средней кишки. Так как кожные покровы при этой форме заболевания не претерпевают видимых изменений, оно может быть обнаружено лишь при исследовании эпителия средней кишки.

Цитоплазматический полиэдроз описан у нескольких десятков видов насекомых, в основном чешуекрылых. Вирус развивается в цитоплазме клеток эпителия преимущественно средней кишки, часто у насекомых, уже больных ядерным полиэдрозом. Заражение происходит так же, как и при ядерном полиэдрозе.

Гранулез вызывают вирусы рода *Bergoldiavirus*. Поражаются преимущественно чешуекрылые насекомые. Патологические изменения отмечаются главным образом в клетках жировой ткани. Клетки заполняются зернистыми включениями — гранулами (0,2–0,3 мкм), содержащими инфек-

ционное начало. Обильное их скопление придает жировой ткани фарфорово-белую окраску.

Вирусные болезни, при которых в теле насекомых не образуется каких-либо включений, требуют специальных методов диагностики (Вейзер, 1972).

Среди насекомых особенно распространены заболевания, вызываемые грибами семейства *Entomophthoraceae* – энтомофторозы. Пораженные насекомые мумифицируются, ткани заполняются сплетением одно-клеточного мицелия гриба, распадающегося на отдельные клетки различной формы и размеров (гифы), хорошо заметные при малом увеличении микроскопа. Поверхность тела больного насекомого покрывается налетом, состоящим из конидиеносцев с конидиями. В конце цикла развития гриба в теле насекомого образуются, покоящиеся споры, которые и являются источником заражения.

Широко распространены среди насекомых и мускардиозы, вызываемые грибами рода *Beauveria* порядка *Hyphomycetales*. Различают белый, зеленый, розовый и красный мускардиоз. Тело пораженного насекомого мумифицируется, покрывается налетом мицелия гриба различной окраски — белой, дымчато-розовой, зеленой – в зависимости от вида возбудителя. На ранних стадиях заболевания в теле насекомого обнаруживаются нитчатые гифы, распространяющиеся по телу с током гемолимфы. Гибель организма происходит от отравления токсинами гриба. В дальнейшем все ткани насекомого заполняются мицелием гриба. Распространению болезни способствуют повышенная влажность и умеренная температура. Гриб проникает в хозяина через покровы тела. Диагностика этого заболевания основана на выращивании гриба на питательных средах и изучении его роста, формы и размеров спор, строения мицелия и конидий.

Значительно реже в популяциях насекомых наблюдаются кордицепсимикозы, вызываемые грибами рода *Cordyceps* порядка *Hypocreales*. Тело пораженных насекомых покрывается сплетением гиф гриба, пре-

вращающихся в склероций, который, прорастая, дает начало строге. Она состоит из ножки и головки (плодовая часть) различного размера (5–100 мм). Головка обычно оранжевого, красного или коричневого цвета. Внутри строги возникают перитеции овальной формы, в сумках которых созревают споры (2–8). Они освобождаются из сумок и заражают насекомых, преимущественно личинок.

**Микозы и протозоозы.** Протозоозы широко распространены в популяциях насекомых и обычно имеют хроническое течение, передаваясь через яйцо дочернему поколению. Самыми распространенными являются микроспориозы, вызываемые простейшими отряда *Microsporidia*. Цикл развития возбудителей довольно сложный. На ранних стадиях они имеют вид амeboидных и дрожжеподобных клеток (первые называются планонтами, вторые – шизонтами). Микроспоридии попадают в организм насекомого с пищей, либо передаются через яйцо дочернему поколению. Проникая с пищей в эпителий кишечника, микроспоридии быстро размножаются. Эта стадия развития простейшего называется меронтом. В дальнейшем возбудитель проходит ряд последовательных стадий развития (споронта, споробласта) и образует споры. По количеству спор в споробласте (8–16 и более) определяют видовую принадлежность микроспоридий. При этом учитывают также количество. (одна или две) и длину полярных нитей в спорах. При сильном поражении микроспоридии заполняют все органы и ткани насекомого. Пораженные особи отстают в росте и развитии, тело сохнет.

**Гельминтозы, нематодозы.** Нематодозы вызывают круглые черви класса Nematode. Тело паразита прозрачное, нитевидное, длиной от нескольких десятков микрон до 35 см, суживающееся к одному или обоим концам. Всего известно более 1 тыс. видов патогенных нематод. Ими поражаются насекомые более чем 100 семейств из 21 отряда. Особенно они распространены среди жуков, чешуекрылых, двукрылых. Нематоды паразитируют на насекомых во всех стадиях их развития – от яйца до имаго, и обнаруживаются во всех органах и тканях в виде яиц, личинок или взрослых особей.



Заражение происходит при заглатывании яиц паразита с пищей. Больные особи характеризуются беспокойным поведением, судорожными движениями. При заражении крупными нематодами – мермитидами тело насекомого представляет собой оболочку, заполненную червями.

Гильминты, живущие в полости тела, питаются кровью и жировыми тканями жертвы. Часто у больных насекомых нарушается репродуктивная функция. Заражение кончается гибелью насекомого. При этом его тело съедается и разлагается. Описаны случаи переноса нематодами бактериальных заболеваний. В этом случае возникает смешанная инфекция.

**Смешанные болезни.** Наряду с описанными болезнями насекомых, вызываемыми отдельными возбудителями, в природе довольно часто встречаются смешанные болезни, при которых в организме насекомого присутствует одновременно несколько возбудителей. Примерами таких смешанных болезней могут служить следующие, описанные у шелкопрядов: полиэдроз с нематодозом; полиэдроз с мускардиозом; полиэдроз с нематодозом и мускардиозом; полиэдроз с бактериозом, а также комбинации различных бактериозов (Михайлов, 1984). Часто первичное заражение одним из микроорганизмов стимулирует активное проявление полиэдроза. Болезни смешанного типа часто носят массовый характер и могут охватывать большие районы. Так, эпизоотии непарного шелкопряда, вызванные двойным заболеванием – нозематодозом и полиэдрозом или полиэдрозом и бактериозами, – отмечались в природе на сотнях тысяч гектаров леса.

### **3.6 Выявление больных насекомых**

Приступая к учету состояния популяции насекомых, техноэнтомолог должен ознакомиться с основными заболеваниями, поражающими вид. При отборе проб для характеристики популяции учитывают количество погибших особей, которое выражают в процентах общего числа особей в данном учете.

Погибшие насекомые иногда сохраняются в мумифицированном виде на деревьях и тогда их легко заметить. Но большая часть опадает, смывается

дождями, растаскивается насекомыми-хищниками и пожирателями трупов. Для обнаружения трупов насекомых следует тщательно обследовать кору деревьев и приствольные круги.

По внешнему виду и расположению на растениях больных и погибших насекомых часто можно судить о характере заболевания. Так, при энтомофторозах трупы насекомых прикреплены к веткам деревьев, иногда группами, и с трудом отделяются от субстрата. При мускардинозах во влажных условиях мумифицированные трупы покрыты налетом разного цвета (в зависимости от возбудителя). При ядерном полиэдрозе общего типа в начальной стадии больные насекомые не отличаются от здоровых. По мере развития болезни насекомые делаются вялыми, плохо едят, часто вылезают на верхушки растений. Тело их разбухает и меняет цвет (у неопушенных личинок появляется светлый оттенок, переходящий в бурый, а у опушенных изменения цвета не видны). К концу болезни внутренние органы личинок превращаются в мутную жидкость, они прикрепляются задними ногами к субстрату и повисают головой вниз, их покровы разрываются и из тела капает мутная жидкость без гнилостного запаха. В жидкости под микроскопом видны полиэдры. Они обнаруживаются и в теле больных куколок, даже не имеющих внешних изменений.

При бактериозах свежепогибшие личинки насекомых также могут висеть на растении, зацепившись задними или средними ногами, но удерживаются они недолго, так как их ткани быстро разрушаются. В отличие от виروزов при бактериозах клетки гиподермы погибших насекомых остаются более плотными и кожные покровы не разрываются. Трупы имеют гнилостный запах.

При протозоозах насекомые, как правило, отстают в развитии, их тело не достигает размеров тела здоровых насекомых. Трупы зараженных особей обычно сморщенные, сухие, иногда покрыты темными пятнами. Зараженные гельминтами личинки отличаются беспокойным поведением. К концу инвазии от них остаются лишь пустые хитиновые оболочки.

У неблагополучной в отношении заболеваний популяции личинки вялые, малоподвижные, они прекращают питание и не реагируют на раздражение; встречаются парализованные особи, тело личинок темнеет, покрывается темными пятнами или налетом мицелия либо споро-ношения гриба, уменьшаются размеры тела, у части популяции задерживается развитие, наблюдается потеря упругости тела, из кишечника или ротового отверстия вытекает жидкость, появляются специфические запахи, трупы мумифицируются.

Заболевание гельминтозом на стадии куколки характеризуется потерей подвижности при раздражении, потемнением окраски, появлением пятен, разжижением и побурением содержимого куколки, появлением специфических запахов, мумификацией трупов. Если же заражение происходит на стадии имаго, у насекомых не расправляются крылья. Они мельче здоровых особей, их плодовитость снижается вплоть до полного бесплодия.

Заражение гельминтами на стадии яйца проявляется в ненормальной окраске яиц или в не типичном их расположении, малочисленности кладок.

При микозах содержимое погибших насекомых имеет вязкую или твердую консистенцию, иногда ткани имеют розовую окраску в месте разреза.

Для виروزов характерно заполнение тела насекомого молочно-белой жидкостью, иногда — увеличение кишечника.

Если при исследовании популяции оказывается, что выявленные заболевания относятся к эпизоотическим или наследственным, то из таких популяций исходный материал для закладки культуры брать не следует, кроме случаев, когда это предусмотрено программой разведения.

Чтобы ускорить оценку состояния популяции, целесообразно перенести живой материал в карантинный питомник и там провести наблюдения в период его выкормки.

### 3.7 Методы диагностики заболеваний

Основной способ диагностики заболеваний насекомых – микроскопический анализ. В зависимости от стадии развития исследуемых насекомых и характера их поражения применяют различные методы анализа. Для проведения работ необходимо следующее оборудование: микроскоп с 200–1500-кратным увеличением, окуляр и объектив-микрометр, бинокляр МБС-2, препаровальная лупа, центрифуга на 3000 об/с, сушильный шкаф, автоклав, предметные и покровные стекла, мерные и пастеровские пипетки, бактериологические и энтомологические пробирки, чашки Петри, часовые стекла, парафиновые ванночки для вскрытия насекомых, песочные часы, препаровальные иглы, скальпель, пинцет, ножницы, энтомологические булавки, спиртовка, бензин, иммерсионное масло, шприц, фильтровальная бумага.

При микозах небольшой кусочек грибного налета снимают с поверхности тела насекомого препаровальной иглой, помещают на предметное стекло в каплю воды. Препарат накрывают покровным стеклом и микроскопируют. В случаях бактериозов и вириозов необходима предварительная поверхностная стерилизация насекомого для удаления сапрофитной микрофлоры. Наиболее доступный способ стерилизации – быстрое проведение насекомого через огонь спиртовки. Можно также погружать насекомых в дезинфицирующие жидкости с последующей промывкой стерильной водой: раствор сулемы (1/1000, на 1–3 мин), 70 %-ный этиловый спирт, 0,1 %-ный раствор иода (5 мин), 3 %-ный раствор лизола (3 мин), 5 %-ный раствор формалина (15 мин), 2 %-ную карболовую воду (10 мин) с последующим помещением в эфир или перекись водорода (5–10 с), 0,1–1 %-ные растворы антибиотиков и т. д. Для местной стерилизации крупных насекомых применяют прижигание раскаленным концом ланцета участка кожи с введением затем туда иглы или пастеровской пипетки для взятия материала.

Ткани насекомых обычно микроскопируют в капле воды под покровным стеклом. Подготовку материала к микроскопированию осу-

ществляют по-разному для разных стадий развития насекомых. Яйца после поверхностного обеззараживания раздавливают, скорлупу удаляют, а содержимое яйца в капле воды микроскопируют. Личинкам после стерилизации покровов делают прокол и выпускают каплю гемолимфы на предметное стекло. Кроме того, для микроанализа берут иглой кусочки гиподермы, жирового тела и отдельно эпителия. Для определения места локализации инфекции и степени поражения отдельных органов, насекомое вскрывают под биноклем. При этом обращают внимание на окраску жирового тела и степень заполнения им полости тела насекомого. При некоторых заболеваниях (протозоозе, кишечной форме полиэдроза, гранулезе) отмечается гипертрофия эпителия средней кишки и появление на ней утолщений.

Приготовленные указанным выше способом препараты тела насекомых просматривают при малом и большом увеличении микроскопа без окраски. Такой просмотр дает возможность установить характер заболевания и перейти к более детальному анализу, предусматривающему различные способы окраски препаратов, выделение и очистку возбудителей (вирусов, простейших, нематод), изоляцию их в чистую культуру (бактерии и грибы) и определение их патогенности для насекомых.

## **4 ВВЕДЕНИЕ БИОМАТЕРИАЛА В ТЕХНОЦЕНОЗ И СОЗДАНИЕ ИСХОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ**

Рассматриваемые вопросы:

### **4.1 Обеспечение чистоты культуры**

После отбора исходного материала и его идентификации специалистом-систематиком приступают к освобождению популяции от сопутствующих видов, паразитов всех порядков и хищников. К стандартизации культуры нельзя приступать до тех пор, пока не будет гарантирована абсолютная чистота исходного материала. Целесообразнее закладку культуры начинать со стадии яйца или имаго, а их потомство помещать в изолированные садки.

Если сопутствующий вид имеет достаточно четкие систематические, биологические и этологические отличия от культивируемого вида, то эти отличия могут быть использованы для устранения сопутствующего вида. Для этого исходный материал разделяют на несколько небольших колоний, которые удобно периодически осматривать, и удаляют из них сопутствующие виды, а также энтомофагов, больных и нетипичных особей. Эта работа обычно завершается в течение двух поколений. Иногда для отделения основного вида от сопутствующих используют поведенческие особенности видов. Так, Дж. Хойссер отделил все сопутствующие виды гусениц от гусениц посточной (персиковой) плодовой гусеницы, используя их отрицательную фок (периодическую реакцию). Для этих же целей могут быть использованы различия в скорости развития насекомых, склонность к диапаузе и другие признаки, носящие индивидуальный характер.

Наличие паразитов и хищников может быть обнаружено по вылетевшим особям или при вскрытии насекомых. Техника работ описана в разделе «Анализ зараженности популяции паразитами и повреждаемости хищниками».

В некоторых случаях для уничтожения или удаления из популяции насекомых вредных организмов используют биологические агенты. Так, С. Фландерс (Flanders, 1943) впервые применил хищного трипса *Scolothrips sexraaculatus* Perg. против паутиного клеща при разведении паразита померанцевой щитовки. Для защиты яиц зерновой моли от мукоеда *Larmophloeus pusillus* Schonh Дж. Шред и Р. Гарман (Schread, Garman, 1933) использовали *Cephalonomia waterstoni* Gah. В настоящее время таких примеров накопилось довольно много.

Практическое применение в технической энтомологии нашли приемы борьбы с загрязнением культуры с помощью ее прогрева. Например, пшеницу или ячмень, используемые в качестве кормового субстрата для разведения зерновой моли, погружают в горячую воду или авто-клавируют, что гарантирует уничтожение всех сопутствующих вредных видов (пузатого клеща, мно-

гочисленных амбарных вредителей зерна, а также паразита – *Habrocytus cerealella* Ashm.). Широко используется прогрев насекомых для прижизненного обеззараживания от микроспоридий. Э. Ф. Поярков (1940) впервые обосновал эту возможность для обеззараживания тутового шелкопряда от микроспоридии, вызывающей заболевание пембриной. Дж. Финней и др. (Finney et al., 1947) добились обеззараживания яиц картофельной моли от микроспоридий, А. З. Злотин (1965) применил этот метод для освобождения непарного шелкопряда от микроспоридий. Подобные примеры можно продолжить.

В некоторых случаях для защиты культуры от проникновения вредных организмов или для их устранения с успехом используют инсектициды. Так, Х. Спенсер и др. (Spencer et al., 1935) для уничтожения клещей на яйцах зерновой моли погружали их в сероуглерод на несколько секунд.

Для борьбы с пузатым клещом применяют опыление зараженной поверхности тела порошком серы, убивающей личинок клеща. В последние годы для борьбы с тараканами, сильно вредящими культурам насекомых, используют силикагели. Специализированные акарициды используют для уничтожения клещей в теплицах на растениях, предназначенных для разведения насекомых-фитофагов в инсектариях. При любом применении инсектицида необходимо прежде всего убедиться в его безопасности для культуры насекомых и в отсутствии мутагенного действия.

В настоящее время предложены эффективные средства для дезинфекции яиц насекомых от возбудителей вирусных, грибных, бактериальных, протозойных и других заболеваний. Они подробно описаны в работах Э. Штейнхауза (1950; 1952), Я. Вейзера (1972), Е. Н. Михайлова (1984).

Существенное значение в защите культур от загрязнений имеет соблюдение персоналом инсектария санитарно-гигиенических норм содержания культур и профилактика эпизоотии. Оборудование, повторно используемое для разведения насекомых, следует автоклавировать или обрабатывать эффективным дезинфектантом. Если этого нельзя сделать по техническим при-

чинам, его моют специальными растворами с добавлением дезинфицирующих средств, а затем погружают в раствор антисептика.

Металлические садки, лотки, затянутые сеткой, и другое мелкое оборудование опускают на несколько минут в кипящую воду, а затем моют под сильной струей воды.

Насекомых в инсектарии необходимо защищать от пыли, так как она часто вызывает гибель или сильное ослабление культуры.

Меры профилактики и терапии заболеваний насекомых подробно рассмотрены в литературе (Штейнхауз, 1952; Вейзер, 1972; Михайлов, 1984; Тамарина, 1987). Краткое их обобщение сделано в разделе «Санитарно-эпизоотологический контроль».

#### **4.2 Оценка гетерогенности исходного материала**

Гетерогенность исходного материала по тому или иному признаку определяют путем оценки реакции особей на изменение исследуемого признака. Так, В. И. Семьяиов (1978) для определения отношения популяции семиточечной коровки южного и северного происхождения к диапаузе содержал самок в условиях, провоцирующих наступление диапаузы. В результате было установлено, что северные популяции гетерогенны по данному признаку, а южные – гомогенны.

Методы оценки гетерогенности культур рассмотрены в главе 9. Здесь остановимся на одном из простых способов оценки гетерогенности популяции, нашедшем практическое использование.

Полиморфизм эстераз насекомых показан исследованиями Ю. Б. Филипповича (1976, 1980). Это позволило использовать эстеразы в качестве биохимического маркера для определения гетерогенности популяции насекомых по этому признаку, а также создать тест для подбора пар скрещивания при селекции насекомых, например, тутового шелкопряда (Егорова и др., 1978).



Эстеразную активность определяют методом энзимэлектрофореза в полнакриламидном геле (Коничев и др., 1975). Для анализа берут выборку насекомых из природной популяции и лабораторной культуры. Сравнивают типы распределения зон эстеразной активности гемолимфы в выборках. Метод дает представление о качестве исходного материала для закладки культуры и о его тенденциях к изменению гетерогенности в условиях разведения.

В селекционной работе этот метод используют для оценки приобретения культурой заданных свойств и для контроля стандартизации культуры. Уже накоплен определенный опыт использования метода в селекции пород тутового шелкопряда как при подборе пар скрещивания с ожидаемым эффектом гетерозиса, так и для контроля степени завершенности селекционного процесса (Егорова и др., 1978).

### **4.3 Оценка качества яиц по состоянию зародыша**

Качество яиц определяют преимущественно у видов, зимующих в стадии яйца. Состояние эмбрионов отражает условия эстивации и позволяет прогнозировать успех предстоящей зимовки, так как для большинства видов известна стадия развития эмбриона, в которой успешнее всего происходит перезимовка.

Для определения состояния зародыша применяют метод скальпирования яиц по Михайлову (1950). Он разработан для шелкопрядов (тутового, дубового) и состоит в следующем. Грену фиксируют в горячей воде (85°C) в течение 3 мин, просушивают на фильтровальной бумаге и приклеивают к предметному стеклу клеем ПВА. Параллельно поверхности стекла по скорлупе яиц делают срез заточенной препаровальной иглой. Верхнюю часть скорлупы удаляют, содержимое яйца извлекают из скорлупы и переносят на 10—15 мин в пробирку с 25 % -ной уксусной кислотой. После этого зародыш отделяют от желтка, резко встряхивая пробирку. Освобожденные зародыши извлекают глазной пипеткой и помещают в 30 %-ный спирт. Затем зародыши

рассматривают в бинокулярную лупу на черном фоне. Сравнивая зародыш с рисунками классической схемы, определяют стадию его развития.

Для насекомых с плотным хорионом яйца этот способ может оказаться пригодным. Что касается яиц с тонкой скорлупой, то, очевидно, необходима конкретная доработка методики скальпирования для каждого вида.

При работе с развивающимися яйцами необходимо также следить за изменением их окраски, характеризующей стадию развития эмбриона: окраска сначала светлая, затем темнеющая, а перед самым выходом личинок у многих видов вновь светлеющая. Во многих случаях эти наблюдения позволяют судить о стадии развития эмбриона, не прибегая к скальпированию.

#### **4.4 Определение плодовитости насекомых**

Плодовитость насекомых колеблется даже как внутривидовой показатель в довольно широких пределах – от высокой до почти полного бесплодия. Например, у насекомых, дающих вспышки массового размножения, максимальная плодовитость отмечается обычно в первой и второй фазах вспышки, благодаря хорошим условиям питания. По мере развития вспышки размер насекомых, их масса и плодовитость уменьшаются. Это уменьшение наблюдается у всех особей вида в течение нескольких поколений и зависит главным образом от обеспеченности кормом. Минимальных по массе куколок для данного вида, обычно дающих полностью бесплодных имаго, можно обнаружить только в конце третьей фазы вспышки массового размножения при отсутствии корма. На примере массовых хвое- и листогрызущих насекомых показано существование четкой прямой корреляции между массой куколок (коконов) и плодовитостью развивающихся из них имаго: чем больше масса куколки, тем более плодовиты имаго.

Составлены специальные таблицы, позволяющие определить потенциальную плодовитость самок по массе куколок (Ильинский, Тронин, 1965).

При взвешивании куколок необходимо помнить, что незадолго до вылета имаго масса куколок резко уменьшается из-за потери влаги и расхода

энергетических запасов. Поэтому взвешивать куколок лучше осенью, особенно, если вид зимует в этой стадии.

Если куколки развиваются без диапаузы, более точные данные о плодовитости дает подсчет количества яиц, откладываемых оплодотворенными самками в условиях, близких к оптимальным для вида. Как правило, для подсчета берут три выборки с не менее чем 25 самками. Для видов с мелкими яйцами определяют среднюю массу яиц, отложенных одной самкой, и количество яиц в 1 г навески путем подсчета под биноклем количества яиц в 100 мг навески в четырехкратной повторности. Виды, требующие для созревания яиц дополнительного питания, подкармливают различными пищевыми составами. Необходимо создавать для каждого вида оптимальные условия для откладки яиц. В противном случае плодовитость значительно снижается.

О количестве яиц можно судить по содержимому овариальных трубочек самки, расположенных в брюшке. Следует, однако, помнить, что даже в самых оптимальных условиях всего запаса яиц самки не откладывают.

Для определения плодовитости яйцеедов (например, *Trichogramma evonescens* Wast.) используют метод индивидуального содержания самок. Самок трихограммы, сразу после спаривания, отсаживают в пробирки. Для этого пробирки располагают запаянным концом к свету таким образом, чтобы светлюбивые насекомые собирались подальше от выходного отверстия. Затем самок, выловленных кончиком слегка увлажненной кисточки или тонкой полоской плотной увлажненной бумаги, которую осторожно подводят под брюшко самки, переносят по одной в пробирку и отверстие закрывают. После того как насекомые пересажены, под лупой проверяют пол особей. Для получения достоверных результатов берут пять выборок по пяти самок в каждой. Ежедневно каждой самке в пробирку помещают полоски бумаги со 100 свежими яйцами зерновой моли. После гибели всех трихограмм определяют количество яйцекладущих самок, а после почернения яиц зерновой моли – количество яиц, зараженных одной самкой. Затем определяют среднюю плодовитость одной самки трихограммы.

Плодовитость насекомых-паразитов можно оценить, заражая ими хозяина и подсчитывая количество вышедших имаго (скорее всего, это вторичная численность, так как в организме жертвы часть паразитов гибнет от своих же собратьев или под действием защитных механизмов хозяина).

**Анализ гемолимфы.** Анализ гемолимфы имеет большое значение для оценки физиологического состояния популяции насекомых, так как дает возможность даже у здоровых по внешнему виду насекомых выявить хроническую форму заболевания.

**Состав гемолимфы.** Гемолимфа представляет собой внутреннюю среду насекомых, принимающую участие во всех процессах метаболизма. Поэтому исследования гемолимфы дают довольно полное представление об общем состоянии организма насекомого.

Гемолимфа насекомых состоит из плазмы – жидкости, заполняющей всю полость тела, и из свободно плавающих в ней форменных элементов – гемоцитов, т. е. клеток гемолимфы (кровяных телец). Существуют несколько типов гемоцитов, различающихся размерами, структурой и функциями. Основные их функции – трофическая, выделительная, защитная.

В нормальном состоянии для каждого вида насекомого характерно определенное соотношение гемоцитов разных типов в единице объема гемолимфы (формула крови). При заболеваниях, заражении паразитами, действии неблагоприятных факторов среды в структуре и соотношении форменных элементов гемолимфы происходят изменения, по которым можно судить о состоянии организма насекомого.

Размеры гемоцитов колеблются в значительных пределах не только у разных видов, но и у каждой особи в зависимости от стадии развития и возраста личинок. У личинок младших возрастов и у имаго они мельче, чем у личинок последнего возраста и куколок. Кроме того, отмечены колебания размеров одного и того же типа гемоцитов у одних и тех же особей в зависимости от способа деления и возраста клеток. Материнская клетка перед делением бывает более крупной, чем возникшие из нее дочерние клетки. Размер

гемоцитов измеряется в микрометрах. Они имеют форму пузырьков или звездочек с неясно различимыми контурами и краями. При слабом или боковом освещении можно различить более темные плотные точки – ядра клеток. При окрашивании гемоцитов хорошо видны ядро, протоплазма и ее включения. Для окрашивания используют сложную краску Гимза, состоящую из смеси эозина, азуэрэозина и метиленового синего. Принцип действия каждого из этих красителей основан на различном химическом сродстве разных элементов клетки с красящими веществами красителя. Кислая краска эозин реагирует с веществами, имеющими основной характер, в то время как основная краска – метиленовый синий реагирует с веществами кислотного характера. Краска Гимза очень чувствительна к любым изменениям в химическом составе клеток. По оттенку окраски ядра и протоплазмы можно судить о физиологическом состоянии клетки и ее возрастных изменениях.

В гемолимфе присутствуют молодые и зрелые гемоциты. Густая протоплазма молодых клеток окрашивается в синий цвет. Чем моложе клетка, тем темнее окрашивается ее протоплазма. Насыщенный цвет протоплазмы обусловлен наличием споигиопластина – опорного, губчатого вещества, находящегося постоянно в молодых недифференцированных или уже созревающих, но еще не достигших зрелости, клетках. Протоплазма зрелых клеток имеет нейтральную или слабощелочную реакцию и окрашивается в слабо-фиолетовый цвет.

Ядра молодых клеток уступают по плотности зрелым и окрашиваются в фиолетовый цвет с более темной зернистостью. Ядра зрелых клеток состоят из сложных белков, богатых фосфором и нуклеиновой кислотой, которые обуславливают их кислую реакцию и окрашивание в сине-фиолетовый цвет. Ядра стареющих гемоцитов окрашиваются в красный цвет. В зрелых и стареющих гемоцитах ядро и протоплазма постепенно отмирают. Протоплазма редет и вымывается плазмой гемолимфы. Ядро, лишенное протоплазмы, постепенно растворяется.

#### **4.5 Оценка жизнеспособности популяции путем выкормки в лаборатории**

Способ оценки жизнеспособности популяции насекомых путем выкормки их в лаборатории был впервые разработан для непарного шелкопряда (Злотин, Тремль, 1965). На обширном материале было показано, что при правильном лабораторном воспитании жизнеспособность гусениц непарного шелкопряда целиком зависит от их физиологического состояния и отражает действительное состояние популяции и тенденции ее развития. Этот способ может быть успешно использован при отборе исходного материала для разведения (Вейзер, 1972). Однако он должен базироваться на достаточно четко разработанной методике разведения данного вида насекомого. Необходимо также учитывать, что приемы снятия диапаузы насекомых при подготовке к зимней выкормке также существенно влияют на жизнеспособность популяции (Злотин и др., 1964; Злотин, 1966, 1981). Для получения достоверных результатов необходимо брать достаточную по объему выборку насекомых (Злотин, Тремль, 1965).

#### **4.6 Наблюдение за поведением насекомых при разведении**

Поведение насекомых довольно четко отражает состояние популяции в целом. Поэтому наблюдение за поведением может оказаться весьма полезным, если экспериментатор хорошо знает особенности биологии и экологии насекомого, имеет достаточный опыт и развитую интуицию, позволяющие определить пригодность условий существования для нормальной жизнедеятельности культуры и оценить качество ее развития. Так, повышенная активность насекомых является характерным признаком нарушения равновесия в культуре. В таких случаях необходимо обратить внимание на плотность культуры, степень обеспеченности ее кормом и его качество, возможность проникновения паразитов или хищников, раздражающее действие света или химических веществ, отсутствие подходящих мест для яйцекладки и др.

Настораживает экспериментаторов и вялое поведение насекомых, плохое поедание корма, появление трупов насекомых, различные «нетипичные» запахи, выползание насекомых на возвышенные места, а также изменение тургора тела, «присыхание» последнего сегмента, появление жидких экскрементов, прилипающих к анальному отверстию.

О хорошем состоянии популяции свидетельствует интенсивное поедание насекомыми пищи, обильное выделение экскрементов, дружное протекание линек, отсутствие посторонних запахов, нормальная подвижность. При очистке садков в благополучных культурах больные и погибшие особи встречаются редко.

Наблюдение за поведением насекомых позволяет выявить возникновение неблагоприятных изменений в культуре и предотвратить их дальнейшее развитие.

## **5 ОПТИМИЗАЦИЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ПО ОСНОВНЫМ ПАРАМЕТРАМ СОДЕРЖАНИЯ. ПРИДАНИЕ КУЛЬТУРЕ ЗАДАННЫХ СТАБИЛЬНО НАСЛЕДУЕМЫХ СВОЙСТВ**

Рассматриваемые вопросы:

### **5.1 Оптимизация культивирования насекомых. Стандартизация и типизация культур**

После того, как вид введен в техноценоз и создана исходная популяция (популяция основателей), главная задача состоит в оптимизации культивирования в период адаптации биоматериала к условиям техноценоза и в создании круглогодично разводимой культуры.

Каждая популяция характеризуется определенной экологической пластичностью. Она обусловлена комплексом физиологических, этологических и экологических особенностей особей и популяции в целом, дополняющих друг друга и способствующих более успешному выживанию и размножению вида. Индивидуальная изменчивость особей природной популяции, способность их сохранять генофонд популяции, или, иначе, их успех в размноже-

нии, определяются степенью приспособленности к новым условиям. Для каждой особи характерна своя относительная приспособленность, частично определяющая приспособленность других членов популяции, а их совокупность – приспособленность популяции в целом (Шилов, 1985). Поэтому для успешного создания культур насекомых необходимо детальное изучение функциональных и поведенческих механизмов, с помощью которых организмы и популяция взаимодействуют с абиотическим окружением в техноценозе, методами физиологической и популяционной экологии, а также популяционной и экологической генетики.

Учитывая, что нормальное функционирование любой популяции возможно в определенном диапазоне изменений экологических факторов, в котором возможно адаптивное изменение признаков популяции, следует ввести понятие нормы реакции популяции на оптимальные условия существования, отражающее естественные пределы изменчивости признаков популяции (по статистическим данным) (Тамарина, Максимов, 1984). Исходя из статистических данных, характеризующих популяцию (популяции), из которой взят исходный материал, и данных, полученных в результате учетов в период адаптации насекомых при создании культуры можно судить о степени пригодности условий техноценоза и о завершении процесса адаптации. О завершении адаптации судят по показателям культуры, которые стабилизируются на значениях, близких к таковым у исходных популяций. Последнее может быть достигнуто при оптимизации условий содержания культуры (до оптимальных) по основным параметрам. При этом происходит естественная стандартизация культуры по основным параметрам.

Основное внимание следует обратить на создание оптимальных гигротермических и световых условий, оценку пищевого субстрата с точки зрения обеспечения физиологических потребностей вида и пригодности для круглогодичного разведения, а также на удовлетворение специфических потребностей вида, снятия диапаузы, в укрытиях, местах откладки яиц, окукливания, спаривания, а также вопросы, связанные с выбором пищи для круг-



логодичного разведения насекомых, которые относятся к наиболее сложным. Определяющими условиями стандартизации и типизации культур являются задачи разведения и особенности вида. Под стандартизацией культуры насекомых следует понимать достижение насекомыми определенных, стабильно сохраняющихся биологических и этологических признаков в оптимальных условиях техноценоза. Поскольку культивирование представляет собой полифакторную биотехническую экосистему, для поиска зоны оптимума используют методы системного анализа и эволюционного планирования эксперимента (Тамарина, 1981; Шагов, Новикова, 1985).

При оптимизации по основным параметрам достигается адаптация культуры к условиям техноценоза и ее стандартизация по основным жолого-физиологическим, генетическим и этологическим признакам, устойчиво сохраняющимся в процессе разведения. Теоретические и методологические аспекты оптимизации частично рассмотрены в ряде работ (Тамарина, 1987).

В качестве признаков, включаемых в стандарт (ГОСТ), могут фигурировать: средняя масса яйца; отрожденность личинок (в процентах); жизнеспособность (в процентах); дружность развития; средняя масса куколки; средняя масса имаго; количество откладываемых яиц; соотношение полов; допустимое количество больных особей. В ряде программ основными показателями стандарта могут быть: типичность поведения; поисковая активность энтомофагов, устойчивость к радиации, инсектицидам, возбудителям заболеваний; поисковая активность самцов и др.

Четкие стандарты разработаны для шелководства, пчеловодства и для культивирования трихограммы.

Стандарт меняется в зависимости от целей и технологии разведения, характера культуры (лабораторная культура, племенная, массовая). Фактически параметры культуры могут определяться и в зависимости от стадии разведения насекомого (яйца, личинки, имаго), а также от сезона разведения (стандарт на зимовавшую грену тутового шелкопряда отличается от стандарта на свежеприготовленную). Обычно культура достигает стандарта в резуль-

тате мобилизации адаптационных резервов в течение 3–6 поколений. В первых лабораторных генерациях при резком изменении условий разведения, в том числе при смене пищи, развитие было растянуто во времени, смертность гусениц была высокой, а плодовитость имаго низкой. По мере адаптации материала к условиям техноценоза, смертность снизилась, биологические показатели материала возросли и стабилизировались (у непарного шелкопряда к четвертой, у капустной совки – к пятой, у яблонной плодожорки к шестой генерациям), что свидетельствует о завершении процесса адаптации и стабилизации культур. При необходимости длительного ведения культуры ее стабильность можно поддерживать с помощью приемов племенной работы с материалом.

Параллельно со стандартизацией культуры осуществляют ее типизацию, под которой понимают придание культуре насекомых определенных генетических свойств, поддерживаемых в процессе разведения. Тип культуры может существенно влиять на ее качество и показатели стандарта.

## **5.2 Общие принципы селекции насекомых. Этапы селекции. Селекция на жизнеспособность и продуктивность**

Селекция насекомых – это выведение новых или улучшение существующих рас (пород, линий) насекомых с желательными свойствами.

Общие принципы селекции насекомых специально не разрабатывались, они заимствованы из животноводства и несколько модифицированы (Шталь и др., 1973; Гинзбург, 1976; Ворошилов, 1979; Кривцов, 1980; King, Leppla, 1984).

Селекция в практическом плане предусматривает искусственный отбор, направленный на достижение определенных изменений признаков организмов в ряду последовательных поколений. Искусственный отбор базируется на знании видовой и популяционной генетики, особенностей биологии вида. Селекция сводится к направленному изменению генетической структуры

популяции – генотипов и частоты аллелей – в результате элиминации определенных фенотипов в процессе отбора.

Успех отбора в первую очередь обеспечивается четким выделением признаков отбора (признаком считается любое четко идентифицируемое свойство особи). Различают два крайних типа признаков:

– признаки, представленные небольшим числом дискретных альтернативных градаций, носящих определенное название. Это качественные признаки насекомых: окраска глаз, тела, форма усиков, крыльев и т. п.;

– признаки, выраженные значительным числом градаций. Это количественные (мерные), или полпгенные, признаки, поддающиеся измерению тем или иным способом: масса тела, жизнеспособность, продолжительность развития, масса яиц, некоторые поведенческие признаки и др.

Основные принципы селекции насекомых совпадают с таковыми для всех животных и растений, но имеют и ряд существенных отличий, обусловленных особенностями их биологии. Прежде всего это относительно короткий период жизни насекомых, позволяющий селекционеру в ряде случаев получить несколько поколений насекомого в один год, что ускоряет процесс селекции. Вторая особенность насекомых – высокая репродуктивная способность самок и относительная легкость контроля за спариванием.

Кроме того, для насекомых характерна смена способов размножения (половое и бесполое) и нестабильность первичного соотношения полов в потомстве (например, у тлей зимуют яйца, из которых весной появляются только самки). Еще одной характерной особенностью биологии насекомых является возможность родственного разведения и получения межвидовых гибридов. Насекомым свойственна также высокая наследственная изменчивость. А учет признаков отбора не представляет сложности. Насекомые как объекты селекции отличаются сравнительно низкой стоимостью, т. е. экономичностью.

Трудности селекции насекомых связаны с отсутствием или неполнотой знания их биологии и экологии, а также отсутствием опыта селекционной ра-

боты с дикими видами (подавляющее большинство приемов селекции разработано для пород тутового и других видов шелкопрядов и медоносной пчелы и во многом специфичны). В ряде случаев селекцию затрудняет отсутствие достаточной информации о качественных и количественных признаках исходного материала, особенностях этологии, а также отсутствие специальной аппаратуры для ведения селекционного процесса.

В области селекции насекомых сделаны лишь первые шаги, если не считать шелководства и пчеловодства как традиционных разделов технической энтомологии, а также селекции дрозофилы. Однако большие возможности селекции насекомых в лабораторных условиях не вызывают сомнений. Путем генетических манипуляций и селекционного отбора в лаборатории можно создавать признаки, отсутствующие в природе, индуцировать мутации облучением, осуществлять межвидовые скрещивания, не происходящие в природе, стимулировать откладку яиц на несвойственном хозяине и выводить новые пищевые расы. Отбор в лаборатории значительно ускоряет создание культур с желаемыми свойствами, так как в инсектарии можно получить гораздо больше поколений, чем в природе (Wilkes, 1942; Williams, 1967; De Bach, 1968, и др.). Генетическая изменчивость, лежащая в основе селекции, в условиях лаборатории может быть усилена разными способами: облучением, созданием критических условий и т. д. Есть основания предполагать, что отбор по признаку устойчивости к крайним климатическим колебаниям гораздо более вероятен в лабораторных условиях, чем в природе, так как набор генов в природной популяции претерпевает сезонные изменения и отбор возможен только по одному из факторов (летом – по крайней лоре, осенью – по холоду). В лаборатории одних и тех же особей можно подвергать крайнему нагреву и охлаждению в расчете на выведение расы более выносливой к тем и иным колебаниям температуры (Dobzhansky, Levine, 1955).

Для успешной селекции прежде всего должен быть решен вопрос о том, какие свойства культуры следует улучшать. Второе важное условие селекции—гетерогенность культуры. Отбор может быть успешным только в

гетерогенных популяциях. Поэтому исходную популяцию надо составлять из возможно большого числа рас данного вида из всех географических зон, т. е. культура должна быть смешанной. Для сохранения максимальной генетической изменчивости культуры ее следует поддерживать в достаточном объеме. Затем к этой культуре может быть применен отбор.

Методика и характер отбора зависят от видовых особенностей насекомого, целей селекции и характера наследования селекционируемого признака. При полпгенном характере наследования интенсивность отбора должна быть слабой, с тем чтобы не удалить из культуры жизненно важные гены.

Если признак обусловлен всего одной парой доминантно-рецессивных генов, или немногими генами, можно усилить интенсивность отбора до 90 %. При этом следует учитывать интенсивность размножения вида для поддержания культуры в должном объеме и избегать включения в культуру для восстановления численности поколения, не подвергшегося отбору.

В селекционной работе необходимо постоянно учитывать, что отбор по определенному признаку может вызвать нежелательные изменения других важных для культуры признаков. Поэтому следует контролировать жизнеспособность, скорость развития, соотношение полов, плодовитость, типичность поведения и другие значимые биологические признаки культуры.

После введения в практику популяционных исследований метода электрофореза стало ясно, что высокий полиморфизм — универсальное свойство популяции (Nei, 1975; Левонтин, 1978; Алтухов, Дуброва, 1981). Эколого-генетическое изучение многих полиморфных видов насекомых показало, что внешне сходные популяционно-генетические эффекты могут быть вызваны разными селективными факторами вследствие полифункциональности полиморфизма. С другой стороны, действие сходных факторов на разные популяции вида может вызывать различный эффект, обусловленный механизмами, обеспечивающими разную эволюционную пластичность генофонда. Поэтому автоматическое перенесение результатов, полученных при изучении популя-

ций из одного ареала, на популяции из другого ареала неправомерно (Сергиевский, 1985).

Одна и та же полиморфная система проявляет разную степень эволюционной пластичности на разном генетическом фоне (Dobzhansky, 1955). В одних популяциях при изменении интенсивности и направленности отбора происходит сдвиг равновесных частот инверсии (гибкий полиморфизм), в других — таких изменений не происходит даже при сильном давлении отбора (жесткий полиморфизм). Так, у *Drosophila pseudoobscura* пластичность полиморфизма оказалась выше, чем у *D. persimilis*. Инверсионный полиморфизм *D. troglodytes* вообще не обнаруживает сезонных, микро- и макрогеографических изменений.

Сам факт различной эволюционной пластичности генофонда разных природных популяций представляет практический интерес для селекции насекомых, так как позволяет ориентировать селекционера на отбор материала с наибольшей пластичностью генофонда.

При селекции популяций по количественному признаку необходимо учитывать, что ответ на отбор на первых этапах селекции прямо пропорционален интенсивности отбора (Fisher, 1918; Wright, 1921; Mather, 1941, 1943, 1949) и зависит от аддитивного генетического разнообразия селекционируемого признака (Mather, Harrison, 1949; Васильев, 1979).

Искусственный отбор по количественным признакам успешно идет на первых этапах селекции, пока не затрагивает генов-модификаторов, обуславливающих приспособленность популяции (Thoday, 1961; Никоро, Васильев, 1974; Васильев, 1979; Тихомирова, Беляцкая, 1985). Когда отбор генов, экспрессирующих признак, закончен и начинается отбор генов-модификаторов (например, генов, регулирующих жизнеспособность), популяция через несколько поколений жесткого отбора перестает отвечать на отбор из-за резкого снижения приспособленности (состояние селекционного плато). Обусловлено это явление разной направленностью действия естественного и искус-

ственного отбора. Состояние селекционного плато можно преодолеть чередованием массового отбора и свободного скрещивания (Васильев, 1979).

Результаты селекции можно считать удовлетворительными после успешного полевого изучения культуры насекомых с заданными свойствами. Если раса, выведенная в лаборатории, лучше выживает в поле, чем дикий вид, то она будет доминировать над дикой. Скрещивание между ними необязательно должно приводить к утрате повышенной приспособленности, полученной в результате селекции.

### **5.3 Иммунизация насекомых. Генная инженерия и селекция насекомых**

Успехи современной генетики открыли возможности для развития нового научного направления, задачей которого является целенаправленная переделка наследственности организмов – генетической инженерии, интенсивно развивающейся в последнее десятилетие.

Под термином «генетическая инженерия» принято понимать молекулярную и клеточную генетику, разрабатывающую приемы экспериментального вмешательства в геном организма по заранее намеченному плану, ведущие к изменению его генетической информации.

К генетической инженерии относят следующие операции (Гершензон, 1979): синтез генов вне организма; выделение из клеток отдельных генов или генетических структур (фрагментов хромосом, целых хромосом или даже клеточных ядер); направленную перестройку выделенных структур; копирование или размножение выделенных или синтезированных генов или генетических структур; перенос и включение таких генов или генетических структур в подлежащий изменению геном; экспериментальное соединение разных геномов в одной клетке. Генетическая инженерия не пользуется обычными методами перестройки генома (искусственными мутациями, рекомбинациями путем скрещивания и т. п.).

В ходе многочисленных экспериментов получены новые сведения о структуре геномов, репликации генов и хромосом, механизмах перестройки хромосом, переносе генетической информации. Достигнуты значительные практические успехи при применении генетической инженерии в биотехнологии, особенно в получении гормонов и биологически активных веществ (Гершензон, 1979; Тихоненко, 1985). Японским исследователям удалось включить человеческий ген, ответственный за выработку интерферона, в геном вируса и, заражая им тутового шелкопряда, наладить производство этого важного защитного белка в значительно больших количествах, чем при использовании бактерий и дрожжевых грибов.

Что касается возможностей генетической инженерии в области селекции насекомых, то экспериментальные данные по этому вопросу практически отсутствуют. Перспективность этого направления в селекции энтомофагов, а также хозяйственно полезных видов насекомых — продуцентов сырья и продуктов питания представляется весьма вероятной. Однако к селекции насекомых-фитофагов следует относиться с особой осторожностью во избежание возможных непредсказуемых последствий.

Кратко остановимся на некоторых вопросах генетики разведения насекомых:

Э. Майр считал главными факторами изменчивости популяций следующие:

- появление нового генетического материала в результате мутаций и иммиграций;
- стабилизирующий отбор и наличие случайных отклонений в составе выборки;
- защита накопленных изменений с помощью цитогенетических и экологических механизмов.

Действию названных факторов благоприятствует естественный отбор.

При высокой однородности «оптимального» генотипа, т. е. максимально адаптированного к условиям данной среды, очевидно, имела бы место



большая однородность выживших особей. Но это невыгодно для популяции, ибо, с одной стороны, в благоприятных условиях рост численности ведет к увеличению смертности, зависящей от плотности популяции, а с другой – к вымиранию в неблагоприятных условиях. Генетическая изменчивость популяций создает больше гарантий их выживаемости в изменяющихся условиях среды. Существование связи между отбором и факторами, регулирующими численность популяции, предполагает необходимость учета экологической изменчивости.

Перестройка генетической структуры популяций под влиянием экологических факторов среды – вполне закономерное явление. Изучение полиморфных популяций показало, что сезонные изменения условий существования действительно связаны с изменением направления отбора.

Генетическая гетерогенность популяции охватывает любые признаки организма, в том числе и такие, как плодовитость, скорость роста и созревания, использование различных питательных веществ, значение которых в жизни популяции в разные сезоны меняется в связи с изменением направления отбора. Отбор неизбежно вызывает изменение генетической структуры популяции, ибо 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.

Изменение возрастной структуры популяции приводит к изменениям ее генетической структуры. Так, зимой происходит сдвиг генетической структуры популяции в сторону «зимостойких» особей, которыми обычно оказываются успешные закончить развитие особи имаго или достигшие зимующей стадии личинки (т.е. отбор идет в сторону «стариков»), тогда как не достигшие зимующей стадии «молодые» особи погибают. Следовательно, происходит отбор по генотипу с ускоренным ростом и развитием. Установлено, что более зрелые особи (например, личинки старших возрастов) устойчивее к инфекционным заболеваниям, чем личинки младших возрастов.

По меткому выражению С. С. Шварца, «все факторы, изменяющие возрастную структуру популяций, автоматически приводят к изменению ее генетической структуры». Этот вывод открывает принципиальные возможности влияния на генетическую структуру популяций насекомых. При этом необходимо учитывать, что мощные факторы среды не могут вызывать направленных изменений в структуре популяции, так как возникающие изменения носят случайный характер.

Роль пространственной структуры популяции в приспособлении вида к лучшему использованию экологических ниш, а также как фактора микроэволюции вида подробно обсуждалась в литературе. Под влиянием различных факторов среды в разных частях биотопа, занятого видом, по-разному изменяется и генетическая структура популяции, что обеспечивает ее генетическую гетерогенность. Последняя стимулируется микроэволюционными изменениями и притоком генов извне за счет миграции. В свою очередь генетическая структура популяции может влиять на ее экологическую пластичность. Так, гетерогенные популяции дрозофилы характеризуются более высокой плотностью по сравнению с гомогенными, подвергшимися действию отбора, зависящего от плотности популяции.

Анализируя генетические возможности экспериментальных популяций при разведении, необходимо учитывать два решающих момента:

- зависимость генетической однородности культуры от объема взятого для разведения биоматериала и гетерогенности родительской популяции;
- изменение характера отбора в условиях разведения.

Рассмотрим оба положения подробнее. Чем меньше начальное количество особей, взятых для разведения, и выше гетерогенность родительской популяции, тем больше шансов получить экотип, генетически отличный от исходной популяции. Обусловлено это тем, что значение для популяции отдельного генотипа определяется в основном свойствами общего генофонда популяции в целом. Чем больше гетерогенность популяции и меньше исходное число особей, взятых для разведения, тем больше шансов, что для осно-

вания культуры могут быть взяты особи, не в полной мере отражающие соотношение гомо- и гетерозигот в популяции, что приведет к образованию нового типа в культуре, отличного от исходной популяции. Последнее возможно потому, что закон Харди -Вайнберга действует лишь в очень больших популяциях, где отсутствует отбор по жизнеспособности. В культурах же частота аллелей постоянно меняется. В ряде случаев это приводит к возникновению нового экотипа.

Исходная популяция (популяция основателей) подвержена действию факторов среды как абиотических, так и биотических, которые постоянно изменяют ее генетические характеристики. Искусственно созданная популяция из открытой превращается в малочисленную закрытую, потерявшую связь с родительской и лишенную притока генов извне. Такие изменения, в свою очередь, значительно изменяют роль тех или иных генотипов в популяции и также могут привести к появлению нового экотипа.

Анализ многочисленных данных показал крайне высокую чувствительность генотипа к условиям среды как фактору отбора.

Доказательством влияния экологических факторов на динамику генетической структуры экспериментальных популяций могут служить опыты с дрозофилой. Путем скрещивания мух линий дрозофилы, гомозиготных по F4S-аллелям локуса алкогольде-гидрогеназа (Adh), были созданы исходные популяции с равной частотой обоих аллелей ( $p = q = 0,50$ ). Изучение генетической структуры экспериментальной популяции на протяжении 60 поколений при содержании при пониженной (16 — 17°C), стандартной (25°C) и повышенной (30°C) температурах показало, что температурный режим влияет на характер динамики генетической структуры популяций. Установлена разная селективная ценность аллелей *F* и *S*, показана зависимость интенсивности естественного отбора и характера его действия от температуры. При 30°C к 20-му поколению частота *f*-аллеля повысилась с 0,50 до 0,64 и сохранялась на этом уровне. Естественный отбор ответствен за полиморфизм популяций дрозофилы по локусу Adh.

Характер генетических изменений в культуре зависит также от биологических особенностей вида, главными из которых являются: скорость развития, вольгинизм, соотношение полов, склонность имаго к полигамии, гетерогенность. Участие в воспроизведении потомства ослабленных особей ведет к снижению жизнеспособности культуры. Отсутствие притока новых генов исключает гетерозис как фактор повышения жизнеспособности и создаст предпосылки к снижению гетерогенности популяции, а в некоторых случаях — и к проявлению инбридинга, особенно при небольшой численности насекомых и длительном разведении.

Изменение характера среды обитания вызывает необходимость адаптации к новым условиям, которую можно рассматривать как вид географической изменчивости, явно нежелательный при программах выпуска насекомых в среду в связи с потребностью в дополнительной адаптации. В свою очередь, при разведении могут исчезнуть другие виды географической изменчивости, например сезонная, и адаптация к субстрату, что также нежелательно при осуществлении ряда программ. Сезонная изменчивость и адаптация к субстрату — результат действия временного дрейфа генов.

В связи с потенциальной возможностью попадания с пищей или по другим каналам микродоз биологически активных веществ, являющихся мутгенами, не исключено появление и закрепление в культуре нежелательных мутаций, для которых поддерживаемый экологический оптимум оказывается благоприятным.

Таким образом, генетические изменения в культурах насекомых при разведении носят довольно сложный характер, при этом возникают тенденции к изменению экотипа насекомых и к общему снижению жизнеспособности популяции.

Мнение ряда авторов о том, что культуры насекомых не подвержены вырождению, противоречит законам генетики, в частности закону генетико-автоматических процессов в малых замкнутых популяциях — случайному генетическому дрейфу генов, а также практике разведения насекомых. По

теории вероятности в ограниченных популяциях концентрация аллелей меняется в порядке математического ожидания с плюс- или минус-отклонениями, и тот или иной уровень становится базовым для дальнейшего движения аллелей. В результате, несмотря на случайный характер процессов, на протяжении большого числа поколений (в зависимости от генетических особенностей вида и исходной популяции) данный ген утверждается во всей популяции или элиминируется даже при отсутствии отбора и мутаций или миграции. Это ведет к гомозиготности, потере изменчивости и ослаблению и вырождению культур. Отсюда необходимость постоянной оптимизации культур по жизнеспособности и продуктивности как «компенсация» за нарушение обратной связи в системе.

Анализ воздействия всего комплекса экологических факторов на лабораторную культуру насекомых показал изменение физиологического состояния особей, характера их эндокринных процессов и генетической структуры культуры, а в целом – тенденцию к общему снижению жизнеспособности и продуктивности. Этот вывод косвенно подтверждается и исследованиями по математической теории борьбы за существование, на математических моделях показавшими, что чем меньше численность изолированной популяции (вида), больше флуктуации и шире размах противоположных случайных возмущений, тем скорее происходит вырождение популяции (вида). Следовательно, основным направлением успешного решения программ массового разведения насекомых должна стать разработка приемов повышения жизнеспособности и продуктивности культур. Эти приемы призваны компенсировать негативное действие экологических факторов при разведении, а также предотвращать нежелательные генетические изменения в культуре, обусловленные действием постоянного временного дрейфа генов и неконтролируемых факторов. Поэтому система повышения жизнеспособности и продуктивности насекомых при разведении должна включать как приемы создания оптимальных условий содержания, так и приемы направленной оптимизации культур по жизнеспособности и продуктивности.

## **6 ЗАКЛАДКА ПЛЕМЕННОЙ (МАТОЧНОЙ) КУЛЬТУРЫ**

Рассматриваемые вопросы:

### **6.1 Основные задачи и особенности племенного разведения. Методы разведения**

Если программа разведения предусматривает длительное поддержание культуры или массовое производство насекомых, важнейшим условием ее успешной реализации является закладка племенной культуры. В период племенной работы проводят так называемую охранную селекцию, задача которой заключается в охране культуры от вырождения, засорения и поддержания заданных свойств насекомых.

Необходимость племенной работы с культурами насекомых обусловлена тем, что в отличие от панмиксических популяций, не подвергавшихся действию направленного отбора, где сравнительно быстро устанавливается генетическое равновесие, в культурах, прошедших селекционный отбор, в случае прекращения селекции происходит сдвиг в сторону исходной популяции. Чтобы этого не допустить и ведется племенная работа.

Методы разведения насекомых играют важную роль в селекционной и племенной работе. Существует два направления разведения насекомых: внутривидовое (внутрипопуляционное) и межвидовое (межпопуляционное), или гибридизация.

Внутривидовое разведение применяют для сохранения ценных признаков культуры насекомых, а в сочетании с отбором – для дальнейшего совершенствования культуры. В зависимости от цели работ внутривидовое разведение может быть родственным и неродственным. При родственном разведении производители состоят между собой в той или иной степени родства. При неродственном разведении производители не имеют общих предков.

В зависимости от степени родства пар скрещивания различают теснородственное и умеренно-родственное разведение. Основным достоинством

тесно-родственного разведения является то, что оно позволяет закрепить и развить в потомстве новые ценные признаки, основным недостатком – снижение жизнеспособности и продуктивности потомства депрессией, вызванной увеличением гомозиготности потомства и приведением летальных и полuletальных генов в гомозиготное состояние.

Наиболее распространенный способ внутривидового разведения — линейное разведение. Линия — это потомство, полученное от одной пары особей путем длительного целенаправленного отбора и тесно-родственного разведения. Такой материал приобретает высокую однородность по морфологическим, биологическим и хозяйственным признакам. Принято вести сразу несколько неродственных линий параллельно, заканчивая селекцию межлинейными скрещиваниями, чтобы избежать вырождения материала от инбридинга. Неродственные линии при скрещивании дают резкое повышение жизнеспособности. Линейное разведение нашло применение при селекции тутового шелкопряда, медоносной пчелы, дрозофилы, трихограммы.

В шелководстве и пчеловодстве линейное разведение осуществляют в несколько этапов:

- 1-й – выбор исходной группы особей и разработка целевого стандарта;
- 2-й – выбор родоначальников линии;
- 3-й – выделение продолжателей линии и консолидация отобранного наследственного типа;
- 4-й – совершенствование линий на сочетаемость, получение межлинейных гибридов.

При работе с насекомыми нашло применение ведение культуры и от одной особи (самки или самца), так называемое клонирование партеногенетических самок и андрогенетических самцов. Скрещивание особей клонов с нормальными особями противоположного пола дает эффект гетерозиса.

Для закрепления селекционируемых признаков в потомстве и выравнивания материала по ведущим признакам отбора, селекционеры чаще используют умеренно-родственные скрещивания, при которых инбридинг менее ощутим.

Неродственное чистопородное разведение предполагает скрещивание неродственных особей, принадлежащих одной породе (породной группе, культуре). Такое разведение обеспечивает поддержание гетерозиготности и связанной с ней высокой жизнеспособности потомства. Это основной способ разведения в пчеловодстве и шелководстве.

При внутripородном неродственном разведении выкармливают параллельно несколько семей, отбирают лучшие по селекционируемым признакам семьи и скрещивают особей-рекордистов из разных семей.

Межпородное разведение применяют в селекции для создания новых пород и для промышленной гибридизации.

Потомство, полученное при межпородном разведении, называют гибридным. Существуют межпородные, межвидовые и даже межродовые гибриды. Гибриды бывают простые (происходящие от двух родительских пород) и сложные (от трех родительских пород – тригибриды, от четырех – тетрагибриды и т. д.), а по вариантам скрещивания – прямые и обратные. Гибриды обычно отличаются от своих родителей высокой жизнеспособностью, плодовитостью, скороспелостью и другими признаками благодаря присущему им гетерозису. Чем существеннее различия морфологических и физиологических признаков родительских особей, тем сильнее проявляется гетерозис, особенно в первом поколении. В последующих поколениях гетерозис постепенно затухает.

В селекционной работе гибридизацией пользуются при необходимости сочетать в новой породе (популяции) ценные свойства, присущие родителям, а также для получения новых признаков, отсутствующих у родителей, которые могут быть закреплены отбором. Подавляющее большинство пород ту-



тового шелкопряда выведены гибридизацией с последующим отбором и закреплением ценных признаков.

Гибридизация – весьма перспективный прием при массовом разведении насекомых. Подтверждением этого является широкое использование гибридов первого поколения в промышленном шелководстве.

## **7 МАССОВОЕ ПРОИЗВОДСТВО КУЛЬТУР НАСЕКОМЫХ С ЗАДАННЫМИ СВОЙСТВАМИ**

Рассматриваемые вопросы:

### **7.1 Промышленная гибридизация**

Промышленная гибридизация насекомых в настоящее время нашла практическое применение в основном в шелководстве и частично в пчеловодстве. Гибридное потомство первого поколения, полученное от скрещивания двух и более пород (популяций), отличающихся наследственными признаками, имеет целый ряд положительных свойств: повышенную жизнеспособность, продуктивность, устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам, т. е. проявляет гетерозис в силу обогащения наследственности.

История гибридизации в шелководстве уходит своими корнями в далекое прошлое – во времена Древнего Китая. Первые публикации о гибридизации появились лишь во второй половине XIX в., когда в опытах было показано, что гибридные выкормки более устойчивы к заболеваниям, чем чистопородные. В 1896 г. Н. Н. Шавров впервые указал на целесообразность скрещивания пород, относящихся к разным географическим расам. В 30-е годы XX в. на выкормку гибридов перешло промышленное шелководство Японии, с конца 40-х годов – СССР и другие страны с развитым шелководством.

Для осуществления промышленной гибридизации в шелководстве создана специальная техника для деления коконов шелкопряда по полу (аппараты типа ОПК – определитель пола кокона). Материал, полученный от элитных выкормок разных пород на племенных шелководческих станциях,

поступает на гренажные заводы, где готовится грена гибридов для выкормки в промышленных условиях.

Разработка схем гибридизации в промышленном пчеловодстве ведется уже около 70 лет. Опыты по промышленной гибридизации других видов насекомых относятся лишь к трихограмме (Тамарина, 1987).

Межвидовая гибридизация насекомых – одно из перспективных направлений промышленной гибридизации. Известны удачные разработки в этом отношении — это гибридизация тутового шелкопряда с диким предком *Bombyx mandarina* Moog (Соболевский, 1914; Астауров, 1968). Есть данные о скрещивании китайского и японского дубового шелкопряда (Михайлов, Ковалев, 1956), бивольтинного китайского дубового шелкопряда с моновольтинным уссурийским дубовым шелкопрядом (Марченко, Бурлуцька, 1957), из диких видов насекомых – двух видов коровок (Яхонтов, 1964).

Промышленная гибридизация насекомых может стать одним из важных факторов повышения жизнеспособности материала, что является одним из условий успешной реализации многих программ технической энтомологии. Особое внимание при массовом производстве насекомых следует уделять вопросам регулирования соотношения полов. Остановимся на этом вопросе более подробно.

## **7.2 Регулирование соотношения полов**

Проблема регулирования соотношения полов в культурах насекомых – одна из самых актуальных в технической энтомологии, так как от ее решения зависит успех многих программ разведения. Известно, что для решения таких программ, как промышленное разведение тутового шелкопряда, выпуск в среду стерильных или несущих генетически дефекты самцов целесообразно вести промышленную культуру насекомых мужского пола. Программы биометода, связанные с размножением на яйцах хозяина яйцеедов, а также программы племенного шелководства предполагают преимущественное разведение особей женского пола. Кроме того, известно, что самцы многих видов

насекомых более жизнеспособны, обладают большей устойчивостью к инсектицидам, их культивирование обходится дешевле, поскольку они расходуют меньше корма на завершение цикла развития, а самки устойчивее к болезням и действию некоторых экологических факторов. В шелководстве накоплен некоторый положительный опыт регулирования соотношения полов, представляющий, по нашему мнению, определенный интерес для технической энтомологии в целом.

Пол у тутового шелкопряда определяют по трем категориям признаков:

- по морфологическим признакам;
- по массе особей;
- по изменению генетической природы.

Каждую из перечисленных категорий можно использовать на разных стадиях развития особей.

**Разделение по морфологическим признакам.** По морфологическим признакам разделение особей тутового шелкопряда на самцов и самок возможно в стадии гусеницы, куколки и пмаго. В стадии гусеницы это легче всего осуществить на 4–6-й день пятого возраста, когда диски Ишивато выражены вполне отчетливо.

Гусеницы-самки некоторых пород шелкопряда имеют на спинной стороне грудных члеников рисунок (маску), а на спинной стороне брюшных члеников – две пары полулуний. Гусеницы-самцы таких рисунков не имеют. По этим признакам гусениц можно разделять по полу с 1-го дня четвертого возраста. Японский генетик Тадзима в 1944 г. методами радиационной генетики и селекции экспериментально показал, что эти признаки возникают при транслокации 11-й аутосом-ной хромосомы на половую хромосому в результате облучения гены рентгеновскими лучами. Позже Тадзима доказал связь с полом темной окраски гусениц-самок, а Хасимото – зебровой окраски (Струнников, 1959).

На стадии куколки половые отличия хорошо заметны до 10-го дня метаморфоза. У самок на брюшном сегменте, где находится шестая пара дыха-

лец, две последних разграничительных линии между сегментами загибаются, образуя две округлые хитиновые пластинки, между которыми находится узкая продольная щель. У самцов над последней разграничительной линией имеется бурое пятнышко – зачаток копулятивного органа.

Способ разделения по морфологическим признакам весьма трудоемок и применяется только в селекционной работе.

В последнее время предложены специальные устройства для механизированной взрезки оболочки коконов. Это расширило возможности определения пола на стадии куколки. Такие устройства нашли применение в шелководстве Японии, Болгарии и других стран.

На стадии имаго самки (до откладки яиц) крупнее и тяжелее самцов, межсегментные перегородки брюшка у них растянуты яйцами, они малоподвижны. После откладки яиц эти различия менее заметны. У самцов тело стройное, сегменты брюшка как бы втянуты один в другой, усики перистые, прижаты к голове. Самцы активны, сильно реагируют на присутствие самки даже на расстоянии. Для разделения имаго по полу коконы раскладывают в специальные ячейки-изоляторы (жгенти) по одному. Ежедневно осматривая изоляторы, выбирают вышедших из коконов самок и самцов.

### **7.3 Совершенствование технологии разведения насекомых**

Разработка технологических процессов массового разведения насекомых во всех случаях базируется на детальном изучении их жизненных циклов. Регламент технологического процесса и его этапы формализует блок-схема. Для примера приведем блок-схему операций при разведении трихограммы (Бондаренко, 1986):

- 1 – обеззараживание зерна;
- 2 – заселение зерна яйцами ситотроги;
- 3 – разведение ситотроги в боксах;
- 4 – помещение яиц ситотроги в виварии и выпуск взрослых трихограмм;

5 – преимагинальное развитие трихограмм; кратковременное хранение куколок трихограмм в холодильной камере перед выпуском.

При этом используют агрегаты и устройства: насекомопровод; пульт управления; насекомоприемник с кассетами или коллектор-автомат; вытяжной шкаф для дозирования и наклеивания яиц ситотроги; контейнеры (виварии), в которые помещают наклеенные на пластины яйца ситотроги; пеналы для взрослых трихограмм; политермостат для преимагинального развития трихограмм; холодильная камера для куколок трихограмм.

Серьезные успехи достигнуты в области механизации процессов приготовления, дозирования, расфасовки, упаковки искусственных питательных сред. Здесь успешно используются машины, заимствованные из других областей (пищевой и кондитерской промышленности, птицеводства), модифицированные и специально созданные для нужд технической энтомологии. Такие машины обеспечивают непрерывный процесс изготовления и раздачи кормов при выращивании гусениц тутового шелкопряда, хлопковой совки и моли, хлопкового долгоносика, дынной мухи и других насекомых в промышленных масштабах. Отработан технологический процесс переработки свиного навоза личинками комнатной мухи на основе полной механизации (Гудилин и др., 1986).

Использование средств механизации и автоматизации культивирования насекомых позволяет успешно разрешить экономическую сторону массового производства культур насекомых. Примером сказанному может служить опыт массового разведения энтомофага энкарзии (*Encarsia formosa*) в условиях хозяйственных биологических лабораторий на базе тепличных комбинатов (Тамарина, 1986).

Видно, что основные затраты при массовом производстве энкарзии падают на оплату труда, амортизационные отчисления, прочие основные затраты – около 75 % всех расходов.

Для правильного планирования затрат под определенный объем продукции предусмотрено составление технологических карт на производство

всех видов продукции пчеловодства и шелководства колхозами и совхозами. В последние годы технологические карты стали применять и при планировании работ биофабрик и биолaborаторий по разведению трихограммы и других энтомофагов

#### **7.4 Санитарно-эпидемиологический контроль**

При промышленном производстве культур насекомых вопросы санитарно-эпизоотологического контроля приобретают первостепенное значение. Теоретические и практические основы патологии культур насекомых начали разрабатываться еще в XIX в. Луи Пастером, изучавшим болезни тутового шелкопряда. Современное состояние проблемы освещено поэтапно в ряде фундаментальных руководств (Штейнхауз, 1950; Вейзер, 1972; Михайлов, 1984).

Успех массового культивирования насекомых в основном определяется соблюдением санитарно-профилактических и лечебных норм, включаемых в технологические блок-схемы процессов культивирования. К конструкциям и технологическим приемам предъявляются прежде всего санитарные требования с обязательным учетом их влияния на общее физиологическое состояние культуры (Тамарина, 1987).

Вопросы выбора здорового исходного биоматериала для закладки культуры и поддержания должного физиологического состояния популяции на всех этапах разведения, включая микроскопический контроль, подробно рассмотрены нами при характеристике отдельных этапов создания культур насекомых. Что касается санитарно-профилактических мероприятий, то они предусматривают санитарную (путем мытья) и механическую очистку инсектариев и оборудования. Для этого используют 0,5–1 %-ный теплый раствор каустической или 1–2 %-ный раствор кальцинированной соды. После тщательной очистки проводят дезинфекцию инсектария (обязательно при температуре в помещении около 25°C).

Обычно применяют газовой-аэрозольный способ дезинфекции смесью хлорной извести (2 кг) и формалина (3 л). Этим количеством раствора обрабатывают 100 м<sup>2</sup> помещения. После обработки помещения герметизируют на 2–3 ч.

При проведении влажной дезинфекции используют дезустановки типа ДУК, опрыскивая помещение и инвентарь горячим (40–60 °С) раствором формалина (1 л на 10 л воды) с добавлением 200 г каустической соды. Экспозиция 24 ч. Могут быть использованы и другие дезинфектанты.

### **7.5 Контроль пространственной и этиологической структуры**

Пространственная структура популяций насекомых обеспечивает минимальную конкуренцию между особями в данных условиях при сохранении необходимого контакта между ними. Пространственная структура создается, с одной стороны, разобщением особей, а с другой – поддержанием информационных и функциональных контактов между ними.

В техноценозе пространственная структура популяции 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 и этологической структуры, от которой зависят лабильные авторегуляционные 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 (т. е. к новой этологической структуре).

Экспериментатор должен контролировать изменения пространственной и этологической структуры культуры при переходе от лабораторного к массовому разведению, прогнозировать возможное влияние этих изменений на качество бпоматериала в свете реализации программы разведения.

В будущем существенное место в оценке этологической структуры культур насекомых, безусловно, будет отводиться адаптивному поведению и методам его оценки. В первую очередь, представляет интерес реакция культуры на действие экологических факторов среды, что особо важно для программ, ставящих целью выпуск разводимых насекомых в природу (Злотин, 1987).

Наиболее общая форма адаптивного поведения – приспособление насекомых к изменению внешних температур. Выделяют два типа поведенческой терморегуляции: активный выбор места с наиболее благоприятным микроклиматом и смена поз.

Выбор места с оптимальными (в пределах возможного) условиями температуры, влажности и инсоляции у насекомых представлен простыми таксисами. В эксперименте способность насекомых к выбору оптимальных температур демонстрируется очень четко – каждый вид выбирает определенную предпочитаемую температуру. Температурные зоны предпочтения совпадают с температурными условиями в естественных местах обитания вида (популяции). Сезонные изменения предпочитаемых температур отражают сезонные адаптации организма (Кожанчиков, 1949; Яхонтов, 1964; Шилов, 1985). Следует напомнить, что интенсивность физиологических процессов и общая активность насекомых находятся в прямой зависимости от температуры.

Регуляция теплообмена организма осуществляется также путем смены поз. Бабочки, например, изменяя угол наклона тела или крыла к солнечному потоку, увеличивают или уменьшают интенсивность нагрева организма (Шилов, 1985).

Все формы активных терморегуляторных адаптации (физиологических и поведенческих) реализуются насекомыми лишь в диапазоне температур,



определяющих активность. Вне этой зоны наступает температурное оцепенение, когда приспособление к переживанию неблагоприятных температур целиком основывается на клеточно-тканевых адаптациях (типа толерантности).

Таким образом, насекомые обладают толерантным типом приспособления к температуре, связанным с определенной устойчивостью к данному фактору (в зоне температур, определяющих активность насекомых), поведенческого характера. Реакция на температуру во многом связана с влажностью воздуха.

Другие методы оценки адаптивного поведения насекомых разработаны слабо. В качестве агентов для оценки реакции популяции могут быть использованы: свет; воздушный поток; половые феромоны и другие привлекающие вещества; аитпфдаиты; репелленты; паразиты или жертвы. Методы оценки адаптивного поведения насекомых требуют дальнейшей разработки.

Большой практический интерес представляют экспресс-методы оценки качества культур массовых насекомых. Среди них, в первую очередь, заслуживают внимания биофизические методы контроля качества насекомых (Поливцев, Гулий, 1986), контроль по гемолимфе с использованием ионного анализатора (Генснцкий, 1986) и др. Они позволяют объективно оценить физиологическое состояние культуры на разных этапах разведения и сделать прогнозы о качестве конечного продукта.

Во всех случаях предпочтение следует отдавать обобщающим критериям оценки качества культур, оказавшимся эффективными при работе с трихограммой.

## **7.6 Контроль генетической структуры**

Если контроль пространственно-этологической структуры культур не встречает серьезных затруднений и не требует специального оборудования, то этого нельзя сказать о методах контроля генетической структуры лабораторной популяции. Важность такого контроля не вызывает сомнения, так как в культуре происходят изменения генетической структуры, обусловленные

различной адаптивной способностью отдельных генотипов к изменяющимся условиям среды. Изменения генетической структуры возникают также из-за разной способности генотипов к размножению, в результате появления нового экотипа вследствие мутации под влиянием неконтролируемых факторов среды, гибридизации или поведенческих адаптации. В большинстве случаев эти изменения могут оказаться нежелательными и их скорейшее обнаружение всегда полезно.

Существует несколько методов контроля генетической структуры популяции насекомых. Наиболее простой, но не всегда достаточно точный – контроль по фенотипическим признакам, обусловленным генотипом. Он дает довольно приблизительное представление о соотношении генотипов в популяции. Все зависит от коэффициента корреляции между фенотипическими и геотипическими признаками. Контроль может проводиться на основе карт-диаграмм (Тамарина, 1987).

Более точным методом анализа генетической структуры популяции является метод гибридологического анализа. Он предусматривает введение маркера при скрещиваниях, позволяющего точно определить соотношение генотипов в популяции. Гибридологический анализ широко применяют в шелководстве (Струнников, 1959; Ковалев, Шевелева, 1966) и пчеловодстве (Урсу, 1984).

Наиболее совершенный метод анализа генетической структуры популяции – анализ по электрофоретическим спектрам белков. Этот метод позволяет судить о степени гетерозиготности отдельных генотипов и их соотношение в культуре. Результаты электрофоретического анализа следует сравнивать с результатами анализа генетической структуры исходной популяции в момент введения вида в лабораторию.

Необходимо дальнейшее совершенствование арсенала методом контроля генетической структуры культур насекомых.

## 7.7 Определение устойчивости культур к пестицидам

Устойчивость к пестицидам – весьма существенное свойство исходной популяции насекомых, особенно при реализации некоторых программ разведения. В первую очередь это касается программ разведения рас насекомых-энтомофагов, устойчивых к пестицидам. Необходимость контроля устойчивости насекомых к пестицидам при других программах разведения связана с тем, что не исключена возможность попадания остаточных количеств пестицидов в корм при разведении культур на полусинтетических питательных средах или естественных пищевых субстратах, что приводит к возникновению неконтролируемых изменений.

Для определения степени устойчивости экспериментальную популяцию сравнивают по устойчивости к тому или иному пестициду с эталонной, которой служит культура, ранее не подвергавшаяся действию пестицидов. Насекомых обрабатывают тремя-четырьмя дозами пестицида (инсектицида), вызывающими соответственно гибель 20–80 % насекомых в эталонной культуре. Устойчивость определяют методом пробит-анализа.

Обычно устойчивость выражают дозой инсектицида, вызывающей гибель 50 % подопытных особей в пересчете на 1 г массы тела насекомого. Она равна или выше эталонной. Если устойчивость культуры оказывается ниже, чем эталона, это свидетельствует либо об ослабленности культуры, либо о том, что опытная культура в природе подверглась воздействию сублетальных доз пестицидов, что снизило ее общую устойчивость. Возможно также, что культура поражена латентно протекающим заболеванием. Последнее может быть подтверждено или опровергнуто анализом гемолимфы.

Сходный характер носит оценка культур на устойчивость к возбудителям заболеваний насекомых.

## 7.8 Стабильность и изменчивость культур

Причины стабильности и изменчивости культур насекомых относятся к вопросам малоизученным. Действительно, почему культуры некоторых видов (например, яблонная плодоярка, амбарный долгоносик, капустная совка) успешно поддерживаются в течение сотен поколений без видимых изменений качества культуры в то время как другие виды (например, непарный шелкопряд, павлиноглазка грушевая) с большим трудом выдерживают культивирование в течение нескольких поколений (в замкнутой неоптимизируемой культуре) и требуют специальных мер для их поддержания (оптимизации).

Вероятнее всего это связано с действием экологических факторов, обуславливающих изменения генетической структуры популяции (культуры).

Можно предположить, что виды, ведущие скрытый образ жизни, защищенные от действия экологических факторов некой условно названной «оболочкой стабильности» (плодожорки, амбарные виды вредителей), отличаются большей генетической стабильностью и способны к длительному разведению. Наоборот, открыто живущие виды насекомых (например, некоторые дневные бабочки), более чувствительны к действию экологических факторов и сильнее подвержены изменениям, приводящим к гибели культуры.

Виды, дающие несколько поколений за сезон, обладают большей устойчивостью в культуре, так как они генетически детерминированы к развитию в меняющихся экологических условиях (сезонные изменения) по сравнению с моновольтинными видами, развитие которых происходит в строго определённых условиях (меньшая экологическая пластичность).

## 7.9 Методы сохранения генофонда культур

Методы сохранения генофонда предусматривают как поддержание определенного соотношения генотипов в культуре (путем введения маркеров), так и консервацию генофонда. Последнее направление развито довольно слабо.

В шелководстве разработаны способы клонирования особей женского пола (партеноклонирование) и мужского (андроклонирование), позволяющие сохранять женский или мужской генотип длительное время. Генотипическую наследственность, передаваемую по отцовской линии, сохраняют в виде замороженной спермы самцов. Этот метод применяют в пчеловодстве, шелководстве, а также при разведении некоторых видов комаров (Тамарина, 1981). Сведения о криоконсервации яйцеклеток нам не известны.

Дальнейшее совершенствование методов сохранения генофонда культур насекомых представляет несомненный научный и практический интерес и могло бы, при успешной разработке, значительно повысить эффективность многих программ массового разведения насекомых.

## 8 ДОМЕСТИКАЦИЯ

Еще один аспект проблемы массового разведения насекомых, на котором следовало бы остановиться, это доместикация (одомашнивание). Проблема доместикации животных включает в себя все аспекты этого процесса в историческом и индивидуальном развитии.

При доместикации отмечается целый ряд морфофизиологических и этологических изменений, основные из которых следующие:

- изменения, обусловленные упрощением поведенческих реакций;
- изменения, связанные с потерей функций некоторых органов в связи с новыми условиями существования (малая подвижность, потеря способности к полету в связи с недоразвитием крыльев и др.);
- изменение интенсивности метаболизма в связи со сменой образа жизни.

ни и характера питания.

Типичным примером domestikации насекомых может служить тутовый шелкопряд, которого разводят уже в течение 5 тыс. лет, и хотя для domestikации это небольшой срок, в данном случае, в связи с коротким циклом развития шелкопряда и способностью давать несколько поколений в год, этот процесс зашел настолько далеко, что в настоящее время в диком виде тутовый шелкопряд существовать не может.

Одомашнивание тутового шелкопряда проявилось прежде всего в изменении продуктивности и других морфофизиологических признаков, а также подвижности. Особенно ярко это выражено у новых белококонных пород, подвергавшихся интенсивному отбору по шелковой продуктивности.

Домestikация и породообразование у тутового шелкопряда могут рассматриваться как модель эволюционного процесса. Достоинство таких моделей состоит в том, что степень соответствия реакции животного на направление и интенсивность отбора может быть точно оценена количественно, недостаток – в возникновении изменений, не находящихся в полном соответствии с изменением популяции дикого предка в силу повышенной мутабельности и односторонности отбора. Действительно, тутовый шелкопряд весьма существенно отличается от своего дикого предка *Bombyx mandarina* Moore по морфофункциональным признакам и адаптационным изменениям тканевого типа, по интенсивности метаболизма и обилию пород.

Однако в связи с интенсивным отбором, которому подвергался тутовый шелкопряд, в настоящее время не представляется возможным определить, где кончается действие отбора и начинается действие domestikации как результата влияния «забот» человека и «защиты» от действия стабилизирующего отбора. К сожалению, «защита» любого вида животных от действия стабилизирующего отбора зачастую создаст условия для доминирования генотипа с меньшей жизнеспособностью, чем у исходной формы. Последнее наглядно подтверждается опытом создания высокопродуктивных белококонных пород тутового шелкопряда, общая жизнеспособность и устойчивость к

заболеваниям которых ниже, чем аборигенных пород и дикого предка.

В условиях одомашнивания высокая хозяйственная ценность новых пород компенсирует известное падение общей жизнеспособности, в силу чего в породах тутового шелкопряда как объекта разведения может накапливаться большое количество генетических потенций, которые в условиях дикой природы были бы элиминированы естественным отбором.

Отбор по поведению при доместикации приводит к значительным изменениям нейроэндокринных процессов (у тутового шелкопряда эти изменения не столь значительные, как у диких видов насекомых, в связи с особенностями культуры).

В процессе доместикации возникают и иные формы взаимодействия между генами, обуславливающими те или иные признаки, так как новая «генотипическая среда» создает качественно новые возможности для фенотипического проявления генов. Для доместикации характерен и второй тип адаптационных изменений организма – тканевой, выражающийся в резком изменении интенсивности метаболизма (напомним, что первый тип адаптационных изменений – поведенческий).

Комплексное действие генетических и биоэкологических механизмов адаптации в ходе доместикации и послужило основной причиной столь значительных эволюционных изменений тутового шелкопряда, по сравнению с диким предком.

Анализируя проблемы доместикации на примере тутового шелкопряда, можно сделать вывод, что основной путь «компенсации» негативных последствий доместикации (снижение общей жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям) заключается в рациональном использовании системы искусственного отбора на морфофункциональном, физиолого-биохимическом и генетическом уровнях во всех стадиях развития насекомого. Так как в случае тутового шелкопряда для получения яиц предпочитали работать с нелетающими бабочками, а лучшие коконы завивают гусеницы, наиболее интенсивно поедающие лист, то основной отбор на протяжении ты-

сячелетий велся по этим признакам с преднамеренным уходом от экологических, морфологических и функциональных признаков дикого предка. Желательные признаки закреплялись в потомстве путем подбора пар скрещивания. Благодаря этому и была достигнута полная domestикация вида.

Как уже отмечалось, для реализации ряда программ, не предусматривающих выпуск насекомых в природу (например, разведение продуцентов сырья, лекарств и продуктов питания, утилизаторов навоза, продуцентов кормов для животноводства), когда ставится задача получения экотипа с заданными свойствами, культура поддерживается длительное время без связи с биоценозом. Этот тип domestикации приемлем, ибо domestикация диких видов здесь не представляет опасности, а в ряде случаев даже желательна, так как может повысить эффективность программ разведения.

При реализации программ разведения насекомых, связанных с подавлением вредных видов, domestикация представляет серьезную опасность в связи с возможностью появления нежелательного экотипа. Для предотвращения этого необходим постоянный контроль за поведенческими реакциями разводимых насекомых и физиологическим состоянием культур. При появлении нежелательных признаков следует проводить жесткий отбор по типичности поведения или использовать другие приемы селекции вплоть до замены материала.



## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1 Афонин А. Н., Грин С. Л., Дзюбенко Н. И., Фролов А. Н. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Интернет-версия 2.0]. – СПб., 2008. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>.

2 Бондаренко Н. В. Биологическая защита растений. – Л.: Колос, 1986. – 278 с.

3 Девяткин А. М., Белый А. И., Замотайлов А. С. Практикум по сельскохозяйственной энтомологии. Краснодар: КубГАУ, 2007. – 220 с.

4 Девяткин А. М., Белый А. И., Замотайлов А. С., Оберюхтина Л. А. Сельскохозяйственная энтомология: краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2012 (2014). – 308 с.

5 Замотайлов А. С. История и методология биологической защиты растений. Электронный курс лекций [Электронный ресурс] / А. С. Замотайлов. – Краснодар: КубГАУ, 2012. – 237 с. (учебно-методическое пособие). Режим доступа: <http://edu.kubsau.local/course/view.php>.

6 Замотайлов А. С. Экология насекомых. Электронный курс лекций [Электронный ресурс] / А.С. Замотайлов, И.Б. Попов, А.И. Белый. – Краснодар: КубГАУ, 2012. – 111 с. (учебно-методическое пособие). Режим доступа: <http://edu.kubsau.local/course/view.php>.

7 Злотин А. З. Техническая энтомология. Справочное пособие. – Киев: Наукова думка, 1989. – 184 с.

8 Ижевский С. С. Словарь-справочник по биологической защите растений от вредителей. – М.: Академия, 2003. 206 с.

9 Колодыко И. Т., Сидняревич В. И., Таран Н. А., Свиридов А. В. Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Урожай, 2003. – 414 с.

10 Семьянов В. П. Разведение, длительное хранение и применение тропических видов кокцинеллид для борьбы с тлями в теплицах. – М.: КМК, 2006. – 29 с.

11 Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорняками. – М.: Колос, 1964. – 575 с.

12 Штерншис М. В. Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Колос, 2004. – 246 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
<b>1 Введение в техническую энтомологию</b>	3
1.1 Техническая энтомология как отрасль прикладной энтомологии	3
1.2 Методологические основы технической энтомологии	4
1.3 Характеристика основных программ разведения насекомых	7
1.4 Хозяйственное использование насекомых-продуцентов сырья и продуктов питания, опылителей растений	11
1.5 Использование насекомых в биотехнологии	12
1.6 Разведение энтомофагов и их жертв	12
1.7 Разведение фитофагов	14
1.8 Разведение гематофагов	14
1.9 Микробиологическая борьба с вредителями	15
1.10 Генетическая борьба с вредителями	16
1.11 Биологическая борьба с сорной растительностью	17
1.12 Оценка устойчивости сортов, гибридов и линий растений	17
1.13 Первичная оценка (скрининг) токсичности инсектицидов	18
1.14 Определение остатков пестицидов	19
1.15 Прогноз изменений численности вида	20
<b>2 Теоретические основы технической энтомологии</b>	21
2.1 Общие положения	21
2.2 Температура и влажность как элемент микроклимата	25
2.3 Свет как элемент микроклимата	27
2.4 Ветер (аэрация) как элемент микроклимата	28
2.5 Почва и лесная подстилка как факторы среды	29
2.6 Пища как фактор динамики численности насекомых	29
2.7 Фактор непрерывного развития	31
2.8 Плотность популяции	35
<b>3 Выбор исходного биологического материала</b>	37
3.1 Биологические сведения о разводимых насекомых	37
3.2 Обнаружение насекомых и оценка численности популяций	39
– приманочный метод	41
– метод взятия проб	41
– скашивание и стряхивание с растений	42
– метод расчёта численности	42
3.3 Выбор популяции для отбора исходного материала	43
3.4 Методы оценки состояния популяции	45
– оценка по изменчивости окраски насекомых	46
– оценка по соотношению полов в популяции	47
– оценка качества популяции по пробам яиц	48
– исследование насекомых в состоянии диапаузы	49
3.5 Основные болезни насекомых	50
– бактериозы	52
– вирусы	53
– микозы и протоозонозы	56
– гельминтозы и нематозы	56
– смешанные болезни	57
3.6 Выявление больных насекомых	57
3.7 Методы диагностики заболеваний	60
<b>4 Введение биоматериала в техноценоз и создание исходной популяции</b>	61

4.1	Обеспечение чистоты культуры	61
4.2	Оценка гетерогенности исходного материала	64
4.3	Оценка качества яиц по состоянию зародыша	65
4.4	Определение плодовитости насекомых	66
	– анализ гемолимфы	68
	– состав гемолимфы	68
4.5	Оценка жизнеспособности популяции путём выкормки в лаборатории	70
4.6	Наблюдение за поведением насекомых при разведении	70
5	<b>Оптимизация культивирования по основным параметрам содержания. Придание культуре заданных стабильно наследуемых свойств</b>	71
5.1	Оптимизация культивирования насекомых. Стандартизация и типизация культур	71
5.2	Общие принципы селекции насекомых. Этапы селекции. Селекция на жизнеспособность и продуктивность	74
5.3	Иммунизация насекомых. Генная инженерия и селекция насекомых.	79
6	<b>Закладка племенной (маточной) культуры</b>	86
6.1	Основные задачи и особенности племенного разведения. Методы разведения	86
7	<b>Массовое производство культур насекомых с заданными свойствами</b>	89
7.1	Промышленная гибридизация	89
7.2	Регулирование соотношения полов	90
	– разделение по морфологическим признакам	91
7.3	Совершенствование технологии разведения насекомых	92
7.4	Санитарно-эпидемиологический контроль	94
7.5	Контроль пространственной и этиологической структуры	95
7.6	Контроль генетической структуры	97
7.7	Определение устойчивости культур к пестицидам	99
7.8	Стабильность и изменчивость культур	100
7.9	Методы сохранения генофонда культур	101
8	<b>Доместикация</b>	101
	<b>Рекомендуемая литература</b>	105

Учебное издание  
**Замотайлов Александр Сергеевич,**  
**Бедловская Ирина Владимировна,**

*Курс лекций*

Технический редактор –  
Компьютерная вёрстка –  
Дизайн обложки –

Подписано в печать \_\_\_\_\_ г. Формат 70 × 100<sup>1</sup>/<sub>8</sub>.  
Усл. печ. л. – 13,6. Уч.-и зд. л. –  
Тираж \_\_\_\_\_. Заказ № \_\_\_\_\_

Редакционный отдел и типография  
Кубанского государственного аграрного университета  
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13