

МЕТОДИ РЕГУЛЮВАННЯ СТАТЕВОЇ СТРУКТУРИ КУЛЬТУРИ ШОВКОВИЧНОГО ШОВКОПРЯДА

Т.Ю. Маркіна¹, О.О. Пальчик²

¹*Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковорди*

²*Інститут шовківництва УААН*

Запропановано нові методи підвищення життєздатності культури шовковичного шовкопряда шляхом оптимізації статеві структури штучних популяцій. Досліджено динаміку співвідношення статей при різних методах добору.

Ключові слова: шовковичний шовкопряд, статева структура, штучні популяції, оптимізація, життєздатність.

Methods of adjusting of sexual structure of culture of mulberry silkworm.

Markina T.Yu., Palchik O.A. – The new methods of increase of viability of culture of silkworm has been developed by optimization sex structure of artificial populations. The dynamics of changes in sex proportions was investigated with different ways of selection.

Key words: silkworm, sex structure, artificial populations, optimization, viability.

ВСТУП

В останні роки проблемі регулювання співвідношення статей в культурах комах відводиться особливе значення [2; 3; 8; 9; 14; 21; 22]. Успіх багатьох програм технічної ентомології залежить від вирішення проблеми регулювання співвідношення статей культур комах, в тому числі і шовковичного шовкопряда. Відомо, що для реалізації програм промислового розведення шовковичного шовкопряда, отримання стерильних комах-самців або комах з генетичними дефектами, для програм біометоду доцільно вирощувати культури комах чоловічої статі. Програми біометоду, які пов'язані з розмноженням на яйцях хазяїна яйцеїдів, а також програми племінного шовківництва передбачають переважне розведення особин жіночої статі [8].

В технічній ентомології існує цілий ряд прийомів оптимізації статеві структури культур комах, в тому числі і шовковичного шовкопряда. Саме цей вид слугував першим об'єктом для вирішення питань управління статтю. Широко відомі роботи Б.Л. Астаурова щодо отримання самок шовковичного шовкопряда шляхом термічного партеногенезу, та методи клонування самців [2;3]. В.А. Струнниковим з успіхом були проведені роботи щодо отримання особин шовковичного шовкопряда з ознаками маркерами пов'язаними зі статтю, а також виведено породу, в якій життєздатною була лише грена чоловічої статі. Певні недоліки, існуючих методів спонукають до пошуку нових ефективних прийомів оптимізації статеві структури культур комах[19;20].

Т. Ю. Маркіною та О.З. Злотіним [12; 14; 15] запропонована система прийомів оптимізації структурних параметрів штучних популяцій комах, яка дає можливість зрозуміти зміни, що проходять в культурах при розведенні і на цій підставі розробляти прийоми управління процесом культивування в умовах техноценозу.

Згідно з вищевказаним метою наших досліджень була розробка методів регулювання статеві структури культури шовковичного шовкопряда, що проводилась в трьох напрямках:

1. Вивчення природних змін співвідношення статей в популяціях і культурах комах;
2. Добір особин за статтю і вивчення динаміки їх життєздатності;
3. Розробка методів культивування комах в умовах, які сприяють зміні співвідношення статей в потрібному напрямку.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Дослідження проводились у 2001-2005 рр. на експериментальній базі Інституту шовківництва Української академії аграрних наук та кафедри зоології ХНПУ ім. Г.С. Сковороди.

Як об'єкти дослідження в роботі використовували промислові породи шовковичного шовкопряда, районовані в Україні: Білококонна-1 поліпшена (Б-1 пол.), Білококонна-2 поліпшена (Б-2 пол.), Радянська-5 (Рад-5) на різних стадіях розвитку (яйце, гусениця, лялечка, імаго).

Робота виконувалась у весняний та літній сезони на оптимальному фоні вигодівель.

Гігротермічні умови оптимального фону вигодівель підтримувалися на рівні рекомендованому для України [6; 7].

В експериментальній роботі використовували прийняті методики ентомологічних досліджень [4; 10; 13; 18; 24].

При роботі з шовковичним шовкопрядом враховували основні біологічні та технологічні показники: кількість гусениць в 50 мг (шт.), відродження гусениць з яєць (%), інтенсивність реакції хемотаксису гусениць - „мурашів” (шт.), кількість самців, які прореагували на запах розчину бомбіколу, $1 \cdot 10^{-12}$ (%), життєздатність яєць (%), життєздатність гусениць (%), життєздатність лялечок (%), середню масу кокона (г), кількість сортових коконів (%), урожай коконів з 1 г гусениць (кг), тривалість вигодівельного періоду (дні), співвідношення статей (%), вихід грени (г).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Статева структура шовковичного шовкопряда визначається чисельним співвідношенням самців та самок на різних стадіях розвитку: яйця (грени), личинки (при відродженні гусениць - „мурашів” з грени), лялечки та метелика.

Аналіз літературних джерел свідчить [10; 17; 25; 27;], що первинне співвідношення статей визначається сполученням статевих хромосом в процесі мейозу і приблизно дорівнює 1:1. Вторинне співвідношення може змінюватись в залежності від екологічних умов розвитку яєць. Відомо, що життєздатність

чоловічої та жіночої особин на різних етапах онтогенезу різна. Це робить вторинне співвідношення статей більш лабільним показником. Третинне співвідношення статей, крім генетичної обумовленості залежить від первинного та вторинного і тому може бути різним. Як відомо, у випадках спалахів масового розмноження комах, в популяціях переважають самки, в період затухання спалаху – самці.

В ході досліджень ми вважали доцільним встановлення динаміки природних змін співвідношення статей та фактичної життєздатності самців та самок шовковичного шовкопряда на різних етапах онтогенезу, що може дати змогу ближче підійти до розробки нових ефективних прийомів поділу за статтю самців та самок на стадіях яйця, гусениці, лялечки та імаго відповідно до програм розведення, удосконалити деякі існуючі прийоми для більш ефективного застосування на практиці і пояснити механізми підвищення життєздатності та продуктивності шовковичного шовкопряда з урахуванням показника співвідношення статей. Результати проведеного дослідження наведено в табл. 1.

Таблиця 1

Природне співвідношення статей у культурі шовковичного шовкопряда на різних стадіях розвитку (2001–2003 рр.) (порода Радянська-5)

Стадія розвитку	Дні відродження	Самці, %	Самки, %	♂♂:♀♀
Первинне співвідношення статей				
Яйце		50,03 ±0,05	49,97 ±0,05	1,00:1,00
Вторинне співвідношення статей				
Гусениці- «мураші»	1-й «розвідники»	90,71 ±4,72***	9,29 ±4,72	10,00:1,00***
	2-й (1-й масовий)	51,86 ±1,18	48,14 ±1,18	1,08:1,00
	3-й (2-й масовий)	46,46 ±2,24	53,54 ±2,24	1,00:1,14
	4-й	23,03 ±11,12*	76,97 ±11,12	1,00:2,92**
Третинне співвідношення статей				
Гусениці V віку		52,75 ±1,08*	47,25 ±1,08	1,11:1,00
Лялечки		53,27 ±0,91**	46,73 ±0,91	1,14:1,00

Примітка. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (за критерієм Стюдента); ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (за критерієм χ^2)

Експеримент показав що вихід гусениць-«мурашів» породи Радянська-5 триває 4 дні. Гусениці на початку виходу – «розвідники», які вибраковуються через низький відсоток виходу, на 90,71 % представлені самцями, тобто спостерігається аномальне співвідношення статей, коли частка самців у 10 разів ($p < 0,001$) перевищує частку самок.

Достовірна різниця між частками самців і самок масових днів виходу гусениць-«мурашів» із грени відсутня, але в другий день виходу частка самців перевищує частку самок, а у третій день навпаки – частка самок перевищує частку самців. В останній день виходу гусениць-«мурашів» із грени спостерігається

анормальне співвідношення статей, а саме: частка самок практично втричі ($p < 0,01$) перевищує частку самців.

Третинне співвідношення статей у культурі шовковичного шовкопряда зміщується в бік самців. Різниця на стадії лялечки між самцями та самками породи Радянська-5 складає 6,54 % ($p < 0,01$).

Таким чином, співвідношення статей у культурі шовковичного шовкопряда на стадії яйця, в масові дні відродження гусениць-«мурашів», на стадії гусениць V віку та лялечки відповідає нормальному розподілу статей 1:1, але простежується чітка тенденція переважання частки самців над самками.

Існує припущення [1; 10; 11; 23], що такі зміни співвідношення статей в культурі шовковичного шовкопряда пов'язані з диференційною життєздатністю самців та самок на різних етапах онтогенезу. Тому нами було проведено ряд досліджень спрямованих на виявлення різниці в життєздатності самців та самок на основних етапах розвитку шовковичного шовкопряда. На нашу думку такі дослідження фактичної життєздатності самців та самок шовковичного шовкопряда дадуть можливість ближче підійти до вирішення проблеми здійснення поділу за статтю відповідно до програм розведення, а також допоможуть пояснити механізми підвищення життєздатності та продуктивності шовковичного шовкопряда.

Для встановлення відмінностей у життєздатності самців та самок ми використали прийом їх охолодження. При цьому ми виходили з відомого факту існування залежності між стійкістю гусениць до охолодження та їх життєздатністю [28]. Ми припустили, що така залежність повинна існувати на всіх стадіях онтогенезу шовкопряда, так як між життєздатністю гусениць і життєздатністю інших фаз онтогенезу існує тісна кореляція.

В результаті проведених нами досліджень (рис. 1) життєздатності самців та самок на основних етапах розвитку шовковичного шовкопряда встановлено: 1) на стадії гусениці життєздатність самців шовковичного шовкопряда вища за життєздатність самок від початку (гусениці – „мураші”) до кінця (гусениці V віку) цієї стадії розвитку; 2) на стадії лялечки простежується тенденція до збільшення життєздатності самок відносно самців; 3) на стадії метелика відмічається тенденція до збільшення життєздатності самок відносно самців;

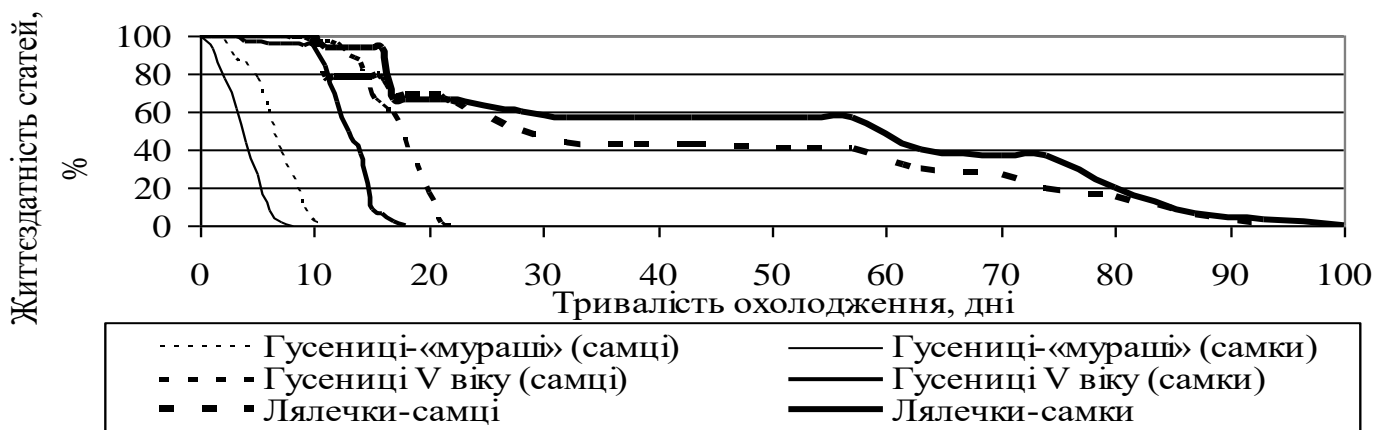


Рис. 1. Вплив охолодження на життєздатність шовковичного шовкопряда на різних стадіях розвитку (порода Радянська-5)

4) різниця міжпорідної (Рад-5, Б-1 пол., Б-2 пол.) стійкості до охолодження зберігається на всіх досліджуваних нами стадіях розвитку, що свідчить про збереження фізіологічних особливостей порід протягом всього онтогенезу.

Таким чином, встановлена фактична життєздатність статей на стадії гусениці, лялечки та імаго при охолодженні дає можливість ближче підійти до вирішення проблеми здійснення поділу за статтю відповідно до програм розведення.

Питання регулювання співвідношення статей в культурі шовковичного шовкопряда – одне з актуальних проблем сучасного шовківництва, тому що від його розв’язання залежить успіх багатьох програм розведення: при промисловому розведенні шовковичного шовкопряда доцільно вирощування комах чоловічої статі, при племінному – особин жіночої статі. Саме тому нами було зроблено спробу дослідити зміни співвідношення статей в культурі шовковичного шовкопряда: 1) при обробці грени парами ефіру перед виходом гусениць – „мурашів”, 2) при доборі гусениць – „мурашів” за реакцією хемотаксису, 3) при диференційному доборі гусениць, які першими перелиняли на другий вік, та 4) при доборі метеликів-самок за тривалістю життя.

Добір гусениць-«мурашів» після обробки грени парами ефіру проводили на породі Радянська-5, яку використовували як тест-об’єкт (рис. 2).

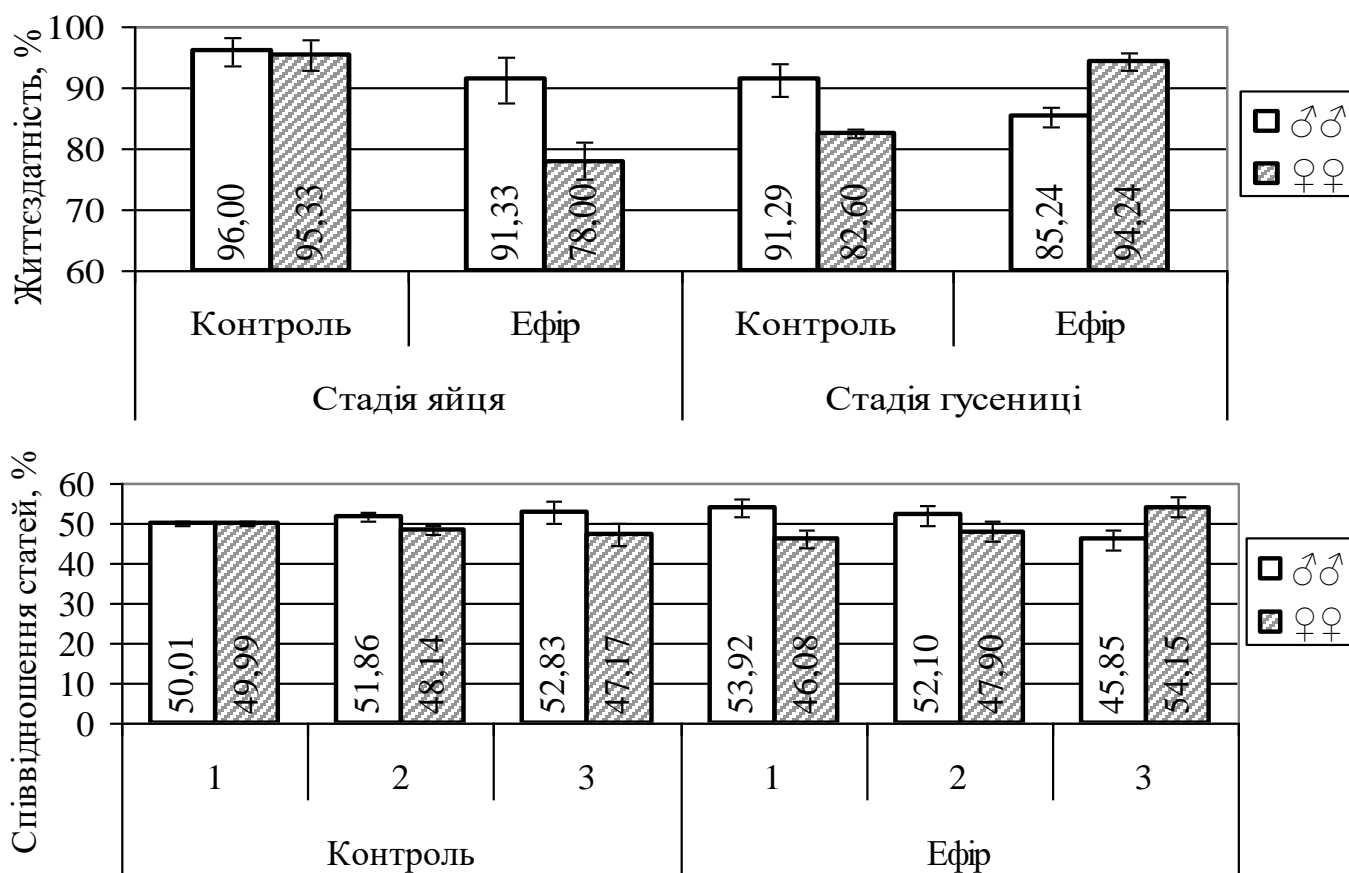


Рис. 2. Життєздатність та співвідношення статей на різних стадіях розвитку: 1 – первинне співвідношення статей (стадія яйця); 2 – вторинне співвідношення статей (перший масовий день виходу гусениць-«мурашів» з яєць); 3 – третинне співвідношення статей (стадія лялечки) (порода Радянська-5)

Результати обробки грени породи Радянська-5 парами ефіру перед виходом гусениць-«мурашів» свідчать, що життєздатність на стадії яйця достовірно ($p < 0,01$) знижується за рахунок суттєвого зниження життєздатності самок на 17,33 % ($p < 0,05$) порівняно з контролем, відповідно первинне співвідношення статей на стадії яйця зміщується в бік збільшення частки самців. Вторинне співвідношення статей у перший масовий день виходу гусениць-«мурашів» з яєць відносно контролю не змінюється. Третинне співвідношення статей на стадії лялечки зміщується в бік самок за рахунок достовірного підвищення їхньої життєздатності на 11,64 % ($p < 0,01$) порівняно з контролем. Установлено, що показник співвідношення статей при доборі гусениць-«мурашів» після обробки грени парами ефіру прямо пов'язаний із життєздатністю статей ($r = 0,87$, $p < 0,05$).

Результати впливу обробки грени шовковичного шовкопряда парами ефіру перед виходом гусениць-«мурашів» на співвідношення статей породи Б-1 пол. та Б-2 пол., подані в табл. 2, свідчать, що під дією парів ефіру частка самок порід не мічених за статтю достовірно ($p < 0,05$) збільшується порівняно з контролем.

Таблиця 2

Зміни співвідношення статей при різних способах добору

Порода	Період	Варіант	Самці, %	Самки, %	♂♂:♀♀
Б-1 пол.	Середнє: 2003–2004 рр.	К	52,19 ± 1,05	47,81 ± 1,05	1,08:1,00
		Еф	48,82 ± 1,18*	51,18 ± 1,18*	1,00:1,05
Б-2 пол.	Середнє: 2003–2004 рр.	К	51,74 ± 1,64	48,26 ± 1,64	1,09:1,00
		Еф	45,30 ± 2,28*	54,70 ± 2,28*	1,00:1,19*
Б-1 пол.	Середнє: 2001–2004 рр.	К	52,42 ± 0,71	47,58 ± 0,71	1,09:1,00
		Хем	56,76 ± 1,10**	43,24 ± 1,10**	1,29:1,00***
Б-2 пол.	Середнє: 2001–2003 рр.	К	53,53 ± 0,83	46,47 ± 0,83	1,15:1,00
		75 %	52,55 ± 0,93	47,45 ± 0,93	1,09:1,00
		50 %	57,14 ± 1,19*	42,86 ± 1,19*	1,33:1,00**
		25 %	58,64 ± 1,69*	41,36 ± 1,69*	1,37:1,00**
Б-1 пол.	Середнє: 2002–2003 рр.	К	53,47 ± 1,22	46,53 ± 1,22	1,15:1,00
		М	57,90 ± 1,46*	42,10 ± 1,46*	1,22:1,00*
		Н	50,12 ± 1,93	49,88 ± 1,93	1,00:1,03

Примітки:

1. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ (за критерієм Ст'юдента); * $p < 0,1$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (за критерієм χ^2).

2. К – контроль; Еф – добір гусениць-«мурашів» після обробки грени парами ефіру; Хем – добір гусениць-«мурашів» за реакцією хемотаксису; М – добір метеликів-самок з максимально тривалістю життя; N – добір метеликів-самок з мінімальною тривалістю життя.

Добір гусениць-«мурашів» за реакцією хемотаксису. Аналіз середніх значень свідчить про достовірне збільшення частки самців при доборі гусениць-«мурашів» шовковичного шовкопряда за реакцією хемотаксису на 4,34 % відносно контролю (табл. 2). У нашому досліді частка самців перевищує частку самок на 13,52 %, тоді як у контрольному лише на 4,84 %. При доборі гусениць-«мурашів» за реакцією хемотаксису спостерігається достовірне ($p < 0,001$) відхилення співвідношення статей від нормального 1:1 у бік збільшення частки самців, тобто гусениці-«мураші» самці, відібрані методом хемотаксису, мають вищу чутливість до запаху листя шовковиці, ніж самки.

Диференційований добір гусениць II віку, які першими перелиняли. Літературні дані свідчать про існування різниці в темпах росту самців і самок: гусениці-самці шовковичного шовкопряда розвиваються швидше за гусениць-самок, раніше за них ідуть на коконники, заляльковуються і виходять із коконів, але дані стосовно різниці темпів розвитку статей на ранніх етапах онтогенезу, зокрема гусениць II віку, нам не відомі. Тому при розробці нового прийому регулювання тривалості гусеничної стадії розвитку шляхом диференційованого добору гусениць II віку, які першими перелиняли, враховувався показник співвідношення статей.

Дані табл. 2 свідчать, що різниця між часткою самців і самок у контролі складає 7,06 %, тоді як при 50 % доборі вона у 2 рази вища – 14,28 %, а при 25 % доборі складає 17,28 %, що у 2,5 рази більше за різницю в контролі. Відхилення від нормального розподілу статей 1:1 відмічається у варіантах 50 та 25 % добору, що підтверджує достовірне ($p < 0,01$) кількісне переважання самців над самками.

Добір метеликів-самок за тривалістю життя. Аналіз літератури стосовно впливу добору комах за тривалістю життя на біологічні показники нащадків показав відсутність таких даних [5; 16; 17; 26; 29].

Показники співвідношення статей нащадків при доборі метеликів-самок за тривалістю життя, подані в табл. 2, свідчать, що при доборі метеликів-самок на максимальну тривалість життя частка самців достовірно збільшується відносно контролю на 4,43 %, а при доборі метеликів-самок на мінімальну тривалість життя зменшується на 3,35 % порівняно з контролем. Відхилення від нормального розподілу статей 1:1 відмічається у варіанті добору метеликів-самок на максимальну тривалість життя, що підтверджує достовірне ($p < 0,05$) кількісне переважання самців над самками.

Таким чином, в результаті проведених досліджень встановлено вплив різних способів добору на співвідношення статей, що вказує на необхідність

ураховувати показник співвідношення статей при селекційній роботі з шовковичним шовкопрядом та можливість використання запропонованих прийомів для реалізації різних програм розведення.

Дезорієнтація метеликів-самців статевим феромоном метеликів-самок.

При існуючому ваговому методі поділу коконів за статтю, який заснований на різниці маси коконів самців і самок, потрапляння в чисту групу самок коконів протилежної статі складає близько 10 %. Це поетапно призводить до великого засмічення гібридної гени чистопородною, тому удосконалення існуючого методу поділу коконів шовковичного шовкопряду за статтю найважливіше завдання сучасного геновиробництва.

Нами було зроблено припущення, що створення суцільного фону забруднення місця виходу самця з кокона статевим феромоном самки суттєво вплине на його поведінку й активність, у результаті дезорієнтації самці падатимуть із вертикально підвішених ящиків, не встигаючи спарюватись із самками своєї породи. Таким чином, засмічення гібридної гени чистопородною зменшиться.

Дані табл. 3 свідчать, що при обробці племінних коконів бомбіколом частка самців, які спарились з самками своєї породи, достовірно ($p < 0,001$) зменшується.

Таблиця 3

Вплив на спарювання метеликів обробки племінних коконів бомбіколом

Співвідношення коконів	Частка самців, які спарилися з самками своєї породи, %	
	Контроль	Бомбікол
90 ♀♀ : 10 ♂♂	9,11 ± 0,35	3,22 ± 0,22***
50 ♀♀ : 50 ♂♂	37,67 ± 1,63	10,50 ± 1,09***

Примітка. *** $p < 0,001$

При засміченні групи самок самцями, яке не перевищує 10 %, використання дезорієнтації метеликів-самців статевим феромоном метеликів-самок при суцільній обробці коконів та ящиків забезпечує достовірне зменшення кількості самців у групі самок до 3,22 % ($p < 0,001$), що не перевищує допустимого рівня 4 %. При наявності невизначеної групи коконів використання цього прийому забезпечує достовірне зменшення кількості самців у групі самок до 10,50 % ($p < 0,001$), що в межах допустимого.

ВИСНОВКИ

Експериментально підтверджено, що співвідношення статей в культурі шовковичного шовкопряду зміщується в бік збільшення долі самців. Досліджено динаміку змін первинного, вторинного і третинного співвідношення статей в бік самців.

Встановлено фактичну життєздатність статей на стадії гусениці, лялечки та імаго при охолодженні. На стадії гусениці життєздатність самців шовковичного

шовкопряда вища за життєздатність самок, на стадії лялечки та метелика простежується тенденція до збільшення життєздатності самок відносно самців. Доведено, що різниця міжпорідної (Рад-5, Б-1 пол., Б-2 пол.) стійкості до охолодження зберігається на стадії гусениці, лялечки та імаго, що свідчить про збереження фізіологічних особливостей порід протягом всього онтогенезу. Встановлено, що на стадії гусениці, перевагу у життєздатності мають самці, тоді як на стадії лялечки та імаго, коли особини не живляться, різниця життєздатності статей практично зникає, але зберігається тенденції до підвищення життєздатності самок, що обумовлено більшим накопиченням резервних речовин та особливостями поведінки імаго-самців, які більш активні за самок.

Встановлено динаміку змін співвідношення статей при обробці греди шовковичного шовкопряда парами ефіру перед виходом гусениць – „мурашів”, яка прямо пов’язана з диференційною життєздатністю статей. Під дією парів ефіру життєздатність самок на стадії яйця достовірно ($P < 0,05$) на 17,33% нижча за життєздатність самців, відповідно, первинне співвідношення статей зміщується в бік самців. Встановлено, що вторинне співвідношення статей не змінюється, тоді як третинне співвідношення статей змінюється в бік збільшення долі самок, за рахунок чіткої тенденції зниження життєздатності самців на стадії гусениці порівняно з самками, що пояснюється токсичною дією ефіру. Під дією парів ефіру підвищуються біологічні показники шовковичного шовкопряда, що, пов’язано з добором більш життєздатних самок, стійких до ефіру.

Встановлено, що добір гусениць – „мурашів” шовковичного шовкопряда за реакцією хемотаксису впливає на співвідношення статей, яке змінюється в бік збільшення долі самців. Достовірна позитивна кореляція життєздатності $r = 0,41$ ($P < 0,05$) та співвідношення самців до самок $r = 0,49$ ($P < 0,01$) відносно добору ще раз підтверджує, що на стадії гусениці самці більш життєздатні за самок.

Встановлено різницю в темпах розвитку статей, яка відмічається на ранніх етапах онтогенезу: гусениці-самці II віку розвиваються швидше за самок, що спричинює відхилення співвідношення статей при диференційному доборі гусениць II віку, які першими перелиняли, в бік збільшення долі самців.

Встановлено, що при доборі на максимальну тривалість життя співвідношення статей змінюється в бік збільшення долі самців, тоді як при доборі на мінімальну тривалість життя доля самців відносно контролю зменшується, що прямо пов’язано з диференційною життєздатністю статей.

Розроблено новий прийом оптимізації статевої структури на стадії імаго шляхом дезорієнтації самців статевим феромоном самок з метою порушення процесу комунікації статей для зменшення засмічення гібридної греди чистопорідною для підвищення життєздатності гібридів.

Література

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1983. – 279с.
2. Астауров Б.Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда: Экспериментальное исследование. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 136с.

3. Астауров Б.Л. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль. – М.: Наука, 1968. – 102с.
4. Бей – Биенко Г.Я., Богданов – Катков Н.Н., Чигарев Г.А., Щеголев В.Н. Сельскохозяйственная энтомология. – М.: Сельхозгиз, 1955 – С.94.
5. Вайсерман А.М., Кошель Н.М., Войтенко В.П. Влияние рентгеновского облучения в раннем онтогенезе на жизнеспособность и продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* // Проблемы старения и долголетия. – 2000. – 9, №1. – С. 33-41.
6. Головки В.А., Злотин А.З., Кириченко И.А. Система мероприятий по оптимизации технологических процессов разведения тутового шелкопряда, профилактике и борьбе с болезнями: Методические рекомендации. - Харьков, 1992. - 60 с.
7. Головки В.О., Злотин О.З., Браславський М.Ю. та ін. Шовківництво. – Харків: РВП „Оригінал”, 1998 – 416с.
8. Злотин А.З. Теоретическое обоснование массового разведения насекомых // Энтومол. обозрение. – 1981. – Т. 60, №3. – С. 494 – 510.
9. Злотин А.З. Техническая энтомология. – К.: Наук. думка, 1989. – 183с.
10. Злотин А.З., Головки В.А. Экология популяций и культур насекомых. – Х.: „Оригінал”, 1998. – 232с.
11. Злотин А.З., Кораблева Е.С. Влияние температурного режима инкубации на соотношение самцов и самок тутового шелкопряда по дням выхода из грены. // Шелк, 1970. – № 4. – С. 15 – 17.
12. Злотин А.З., Маркина Т.Ю. Комплексная оптимизация культур насекомых при разведении. // Тез. докл. 12 Съезда Русского энтомологического общества (Санкт – Петербург, 19 – 24 авг., 2002г.). – СПб, 2002. – С.129.
13. Злотин А.З., Плугару И.Г. Словарь-справочник по шелководству. – Кишинев: Штиинца, 1989. – С. 165.
14. Маркина Т.Ю., Злотин А.З. Биологические основы оптимизации структуры искусственных популяций насекомых для реализации программ разведения // Приспособление организмов к действию экстремальных экологических факторов. – Белгород: БГУ. – 2002. – С. 47 – 49.
15. Маркина Т.Ю., Кривда Л.С., Злотин А.З. Новый принцип повышения эффективности целевых программ разведения насекомых // Тези доп. VI з'їзду Укр. ентомол. товариства (Біла Церква, 8–11 вересня 2003 р.). Ніжин: Наука-сервіс, 2003. – С. 65.
16. Новосельцев В.Н., Новосельцев Ж.А., Яшин А.И. Старение насекомых. Результаты экспериментальных исследований и современные концепции // Успехи геронтологии. – 2000. №4.- С. 122-131.
17. Потапенко А.И., Рудаковская Е.Г., Кайданов Л.З., Акифьев А.П. Сравнительный анализ продолжительности жизни линий НА и ВА *Drosophila melanogaster* // Изв. РАН Сер. Биол. – 2000. - №3. – С.373 – 376.
18. Приставко В.П. Принципы и методы экспериментальной энтомологии. – Минск: Наука и техника, 1979. – 133с.
19. Струнников В.А. Генетические методы селекции и регуляции пола тутового шелкопряда. – М.: Агропромиздат, 1987. – 327с.

20. Струнников В.А. Генетический анализ повышенной гетерозиготности по всем локусам партеногенетических самцов тутового шелкопряда. // Докл. АН СССР. – 1976. – 228. – N1. – С. 43 – 46.
21. Тамарина Н.А. Основы технической энтомологии. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1990. – 202с.
22. Тамарина Н.А. Техническая энтомология. – М.: ВИНТИ, 1987. – 145с.
23. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. – М.: Мир, 1975. – 271с.
24. Ушаков Б.П. Статистическая обработка экспериментальных данных и их интерпретация с позиции популяционной биологии. // Журн. общ. биологии. – 1978. – 39. - №2. – С. 194 – 215.
25. Чернышов В.Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1996. – 304с.
26. Шаламова О.А., Шахбазов В.Г., Головкин В.А., Казмирук В.В. Новые методы прогнозирования и повышения жизнеспособности и продуктивности тутового шелкопряда. – Харьков: РИП «Оригинал», 2000. 118с.
27. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 277с.
28. Fadmiaro Henry Y., Baker Thomas C. Reproductive performance and longevity of female European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. Effect of multiple mating, delay in mating and dult feeding // J. Insect Physiol.- 1999. – 45, №4. – P. 385-392.
29. Sgro Carla M., Geddes Giselle, Fowler Kevin, Partridge Linda. Selection of age at reproduction in *Drosophila melanogaster*: Female mating frequency as a correlated response // Evolution (USA). – 2000.- 54, №6 – P. 2152-2155.