### Хокума Кулиева

# Эколого-физиологические основы прогноза развития вредных насекомых

Прогнозирование развития Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae в Азербайджане

**LAP LAMBERT Academic Publishing 2012** 

### СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3-4
Глава І. Особенности фотопериодических адаптаций у вредных	
насекомых (Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae)	5-6
I.1. Фотопериодические реакции I.2. Индивидуальный анализ соотношения веса и	6-24
л.г. индивидуальный анализ соотношения всеа и диапаузы у куколок	24-36
насекомых, имеющих летнюю диапаузу	37-48
Глава II. Эколого-физиологическая характеристика	
некоторых видов Noctuidae, Pieridae, Arctiidae,	
Geometridae	49-50
II.1.Некоторые аспекты обменных процессов	
и ферментативной активности при различных	
физиологических состояниях	50-70
II.2. Холодостойкость	71-91
II.3 Влияние различия корма на физиологическое	
состояние	91-102
II.4 Влияние длины дня на развитие гусеничной	,
фазы при переменной температуре	102-114
Глава III. Фенологический анализ и физиологический способ	
прогнозирования численности вредных насекомых	115-116
III.1. Анализ фенологии некоторых исследуемых видов III.2. Закономерности сезонной динамики численности видов	116-130
и их использование в фенологическом прогнозе	130-142
III.3. Усовершенствование метода прогноза вредителей	100 1.2
путем оценки физиологического состояния куколок	143-146
Заключение	147-148
Питература	149-155

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Изучение приспособительной эволюции, ее направленности, темпа, широты охвата популяций организмов невозможно без знаний их морфологии и экологии, без понимания функциональных особенностей организмов, специфически отвечающих на воздействие внешней среды, физиологических и биохимических реакций и механизмов, лежащих в основе адаптациогенеза.

Эколого-физиологический анализ является стремлением преодолеть недостатки как «чистой» экологии, которая акцентирует внимание на влияние факторов среды и более поверхностно интересуется физиологическими механизмами ответных реакций организма, так и «чистой» физиологии, изучающей функции организмов вредных насекомых и часто забывающей о внешних факторах. Методы экологической физиологии позволяют решать различные вопросы экологии насекомых и управлять их индивидуальным развитием. Один из основных методов исследования в этой области — выяснение изменений в физиологических и биохимических процессах, протекающих в организме насекомых, при воздействии различных факторов внешней среды.

Выяснению отдельных факторов на насекомых на определенных этапах их развития посвящено множество исследований. Но влияние различных сочетаний факторов и ответных реакций организма насекомого на это воздействие исследовано еще недостаточно. Имеются работы, касающиеся эколого-физиологических адаптаций совок, белянки, колорадского жука (Синицкий, Киреева, 1968; Ушатинская, 1974; Тышенко и др., 1977; Ахмедов, 1988 и др.), при этом почти полностью отсутствуют сведения о пяденицах.

Экспериментальными исследованиями и фенологическими наблюдениями обобщены и доказаны ведущее значение фотопериодизма в регуляции сезонных циклов развития насекомых. Сезонные циклы развития основаны на чередовании активных и покоящихся стадий (Данилевский, 1961; Beck, 1968; Saunders, 2002). В регуляции наступления и прекращения диапаузы важную роль играет длина дня. Поэтому фотопериодическим реакциям, контролирующим диапаузу, уделяется гораздо большее внимание, чем другим проявлениям фотопериодизма. Под контролем фотопериода находится широкий круг проявлений – темпы роста личиночной стадии, длительность развития, весовые показатели, обусловленные накоплением резервных веществ, плодовитость, холодостойкость и др.

Исследование эколого-физиологических особенностей вредных насекомых в периоды их активной жизнедеятельности, а также выяснение многообразия проявлений

физиологического покоя, его место и значение как адаптации к сезонной периодичности факторов внешней среды имеют особое значение. В частности, изучение количественной фотопериодической реакции, и ее соотношений с регуляцией диапаузы — состоянием физиологического покоя, необходимы для выяснения механизма фотопериодических адаптаций, а также для достижения результатов, важных в практическом отношении, например, для прогнозирования роста, развития и размножения насекомых-вредителей.

Представленные в настоящей монографии новые материалы и аспекты их рассмотрения по данной теме представляют несомненный интерес для широкого круга биологов, разрабатывающих вопросы, связанные с закономерностями индивидуального развития насекомых. Эти сведения также должны быть полезными для энтомологов прикладных направлений, в частности, области защиты растений. Настоящие экспериментальные данные содержат предпосылки к улучшению методов прогнозирования численности сельскохозяйственных вредителей и повышению эффективности применения истребительных мероприятий.

## ОСОБЕННОСТИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ У ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ (NOCTUIDAE, PIERIDAE, ARCTIIDAE, GEOMETRIDAE)

Фотопериодические адаптации имеют особое значение во внутривидовой дифференциации насекомых. Они являются основой в разрешении проблем эволюции насекомых. Изучение фотопериодизма, сезонно-циклических реакций и формирующихся на их основе сезонных циклов имеет глубокую историю. Первые работы появились еще в 20-е годы XX столетия, когда было показано участие фотопериодической реакции в регуляции цикломорфоза тлей (*Marcovitch*, 1923; 1924).

Впервые в 1936 году Е. Бюннинг (*Bünning*, 1964; 1969) предложил рассматривать фотопериодизм как часть общей системы измерения времени, свойственный всем живым организмам. А. Лисом (*Lees*, 1955), А. Данилевским (1961) и С. Беком (*Beck*, 1968) опубликованы великолепные обзоры по фотопериодизму насекомых, содержащие многочисленные примеры насекомых, которые реагируют на абсолютную длительность суток. Ответы насекомых на изменение длины дня основываются на врожденной временной шкале - критическом фотопериоде.

Д. Сандерс (Saunders, 1976) показал, что насекомые реагируют на абсолютную длину дня и могут дифференцировать фотопериоды, различающиеся по длительности светлой и темной фаз всего на несколько минут. Эта особенность насекомых отмечена многими авторами. Основываясь на этих данных, А. Данилевский (1961) сделал вывод, что сокращение длины дня не является само по себе фактором, регулирующим возникновение диапаузы. Диапауза – это ответ на среднюю продолжительность дня, в которой насекомое находится во время фоточувствительного периода развития.

Е. Бюннинг (1964) отметил большое значение этой реакции насекомых для сезонного развития видов. Он показал, что живые организмы должны реагировать на изменение фотопериода, за исключением летнего и зимнего солнцестояния, любая длина дня наблюдается дважды на протяжении года. Когда организм использует фотопериодическую информацию для серьезного развития, он должен суметь определить к какому сезону относится данная длина дня.

Обычно восприятие и накопление фотопериодической информации происходит только в течение определенного, специфического для каждого вида периода онтогенеза. В настоящее

время доказано, что чувствительностью к длине дня у насекомых могут обладать все основные стадии онтогенеза: эмбрион, личинка, куколка, имаго. Видовая специфика чувствительного к длине дня периода не ограничивается его локализацией в онтогенезе. Известно, что для получения фотопериодического эффекта не обязательно действие соответствующей длины дня на протяжении всей чувствительной стадии. У некоторых видов отмечен сенсибилизирующий эффект предшествующего содержания в противоположном фотопериодическом режиме (*Rabb, 1966; Разумова, 1967; Saunders, 2002*). Для объяснения фотопериодической реакции насекомых В. Тыщенко (1972) предложил двухосцилляторную модель, согласно которой определенный фотопериодический эффект – развитие или диапауза, возникает в результате совпадения или расхождения фаз активности светового и темнового осцилляторов.

К настоящему моменту описано и экспериментально исследовано значительное количество различных типов годичных циклов насекомых и их вариаций. Выявлены и обобщены, проанализированы основные закономерности и механизмы, лежащие в их основе (Beck, 1968, 1982; Тыщенко, 1977; Muller, 1979; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Виноградова, 1991, 1997; Саулич, 1999; Кипятков, 1996; Соколова, 2002 и др.).

Стало известно, что не только диапауза, но и многие другие эколого-физиологические функции насекомых находятся в зависимости от изменения светового дня. Появилось понятие количественной фотопериодической реакции, влияющей на жизненно важные процессы, происходящие в организме насекомого. Обнаружение широкого круга явлений, находящихся под контролем фотопериода, выдвинуло актуальную и дискуссионную проблему взаимоотношений количественных проявлений фотопериодизма с качественными реакциями, регулирующими наступление и прекращение диапаузы.

#### І.1. Фотопериодические реакции

Фотопериодизм у членистоногих характеризуется большой пластичностью. В различных зонах, неблагоприятные для развития периоды сочетаются с разной длиной светового дня. Поэтому у местных видов величина критического фотопериода определяется данным показателем. У различных видов, обитающих в одной и той же зоне критическая длина дня, может быть различной, т.е. эта особенность характеризуется экологическими требованиями видов.

Четкость фотопериодической реакции (ФПР) очень высока: иногда разница в длине дня (всего 15-20 мин) может вызвать качественно разные результаты (Lees, 1966), а годовые

изменения длины дня, не достигающие 1 часа, могут обусловить в тропиках резкую сезонность развития (*Norris*, 1965).

У разных видов насекомых ФПР могут определять разные стороны их биологии и морфологии: вызывать различные типы диапаузы, обоеполые или партеногенетическое размножение, незначительные или очень резкие морфологические изменения, а также определять скорость развития, плодовитость, особенности поведения и пр. Однако это разнообразие конечных результатов не служит основой для выделения типов фотопериодических реакций. Между реакциями, вызывающими один и тот же результат, например диапаузу, может обнаруживаться глубокое различие и, наоборот, глубокое сходство могут иметь реакции, определяющие такие разные результаты, как диапауза, тип размножения или степень развитости крыльев.

По типу внешнего проявления фотопериодические реакции насекомых делятся на ка чественные и количественным проявлением вызывает одно из двух возможных у вида альтернативных состояний и определяет их частоту, например процент диапаузирующих и активных особей. Реакции с количественным проявлением контролируют метрические показатели – скорость роста, плодовитость, вес и т.д.

Существуют различные типы фотопериодических реакций (рис.1). На первом этапе ФПР классифицировались как два основных типа – длиннодневный и короткод невный и короткод тем, что бездиапаузное развитие совершается при фотопериодах, превышающих критическую длину дня, а при коротких световых днях, формируется диапауза. Короткодневный тип ФПР отличается тем, что непрерывное развитие происходит в коротких фотопериодах, а длинные фотопериоды вызывают торможение роста и наступление диапаузы (Данилевский, 1961).

Помимо основных типов, существуют ряд промежуточных и переходных форм фотопериодических реакций, кривые которых указывают от полного отсутствия диапаузы до стопроцентного проявления во всех световых вариантах. По мнению ряда исследователей (Данилевский, Горышин, Тыщенко, 1970) существование переходных форм между основными типами ФПР указывает на то, что они являются частными выражениями единой управляющей системы. В результате последующих экспериментов данная формулировка была обоснована обнаружением другого типа – д в у в е р ш и н н о г о ФПР. Этот тип характеризуется тем, что диапауза может формироваться как в короткодневной, так и в длиннодневной части фотопериодической шкалы (ряд фотопериодов от 0 до 24 ч), а в

промежуточных и крайних фотопериодах осуществляется бездиапаузное развитие (*Гейспиц*, *Симоненко*, 1970).

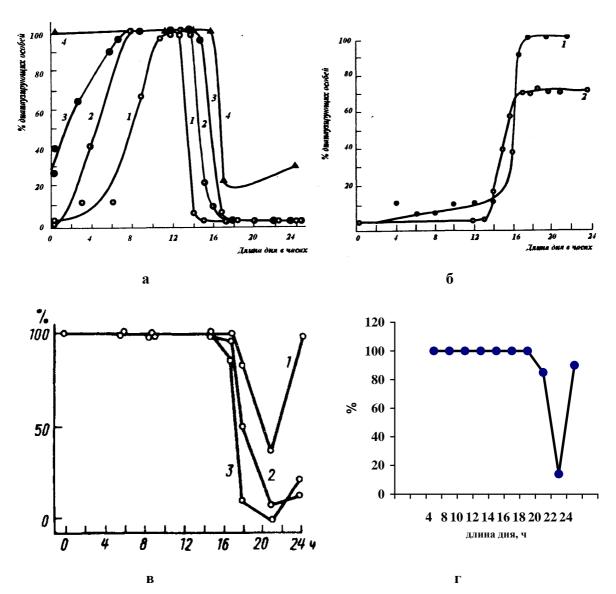


Рис. 1. Различные типы фотопериодических реакций:. а)длиннодневная фотопериодическая реакция: 1- листовертка Laspeyresia molesta Busck.при  $24^{\circ}$ C, 2 – белянка Pieris brassicae L. при  $24^{\circ}$ C, 3 – щавелевая совка Acronycta rumicis L. при  $26^{\circ}$ C, 4 – колорадский жук Leptinotarsa decemlineata Say. при  $24^{\circ}$ C; **б**) короткодневная фотопериодическая реакция: 1 – цикадка Stenocranus minutes F. при  $20^{\circ}$ C, 2 – тутовый шелкопряд Bombyx mori L. при  $15^{\circ}$ C (по А.С. Данилевскому, 1961); в) двухступенчатая фотопериодическая реакция божьей коровки Chilocorus bipustulatus L. на константные фотопериоды (по В.А. Заславскому, 1984); г) промежуточный тип ФПР у медведицы Spilosoma menthastri Esp. (по Тыщенко, Гасанову, 1983)

Фотопериодическим реакциям свойственна изменчивость, обеспечивающая более полное ее соответствие с погодными, сезонными и географическими особенностями местного климата. В настоящее время хорошо исследованы 3 категории изменчивости ФПР – экологическая, географическая и сезонная. Причем эти изменения ФПР могут быть значительными, в результате чего полностью может меняться тип реакции.

Изменение фотопериодических реакций может происходить под влиянием различных факторов, например температуры, пищи и др. (*Lees, 1953, 1964;Горышин, 1955, 1958, 1964; Маsaki, 1957, 1959;Данилевский, 1961; Белозеров, 1970*).

Географическая изменчивость ФПР, основанная на наследственном изменении нормы реакций местных популяций, характеризуется различиями в критической длине дня и интенсивности ФПР. На протяжении ареала вида наблюдается непрерывность в изменении фотопериодических показателей.

Экологическое значение фотопериодической реакции характеризуется основным показателем – критическим фотопериодом (длина дня, обеспечивающая уход на диапаузу 50% особей). Фотопериод определяет переход от активного развития в состояние диапаузы. Обычно величина критического порога фотопериода изменяется в связи с условиями среды. Сдвиги критического порога наблюдаются у разных видов, но степень и направление изменчивости в большей мере зависит от биологических особенностей каждого из них.

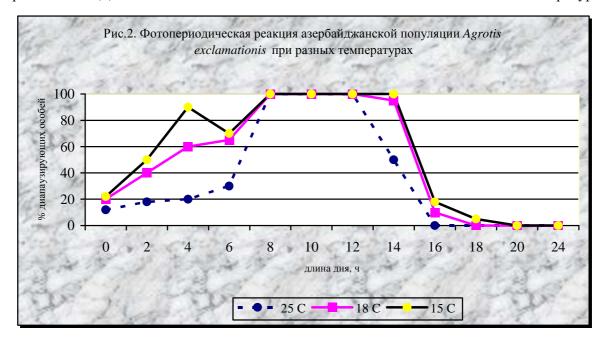
В Азербайджане фотопериодические адаптации наиболее обстоятельно исследованы для совок подсем. *Agrotinae*. Многолетними исследованиями (1970-1976 гг.) доказано, что этой группе чешуекрылых характерны количественные и качественные проявления фотопериодизма (*Ахмедов*, 1988).

Из литературных данных известно, что зимовка в о с к л и ц а т е л ь н о й с о в к и (Agrotis exclamationis L.) зависит от ареала распространения — в различных географических зонах протекает на разных стадиях онтогенеза, например в южной части Сибири она зимуют в фазе пронимфы, а в северных регионах IV-V возрастах гусениц. В Азербайджане в южных регионах (Сальяны, Муганская степь) восклицательная совка зимует на стадии гусениц младших возрастов, тогда как в северо-восточной части (Куба-Хачмасская зона) — пронимфы. Доказано, что содержание гусениц при коротких фотопериодах (12ч при 18 и 20°С) диапауза формируется на стадии пронимфы. При длиннодневном режиме 18 ч и 18-25°С отмечается диапаузное развитие.

У азербайджанской популяции восклицательной совки 100%-ная диапауза формируется при температуре  $25^{0}$ С и фотопериодах 8, 10, 12 ч (рис. 2). Увеличение длины

дня приводит к снижению числа диапаузирующих особей. Критический фотопериод для данного вредителя при  $25^{0}$ С составляет 14 часов. При температурах 15 и  $18^{0}$ С сохраняется данная тенденция фотопериодической адаптации: в правой и левой частях кривой (рис.2) отмечается снижение процента диапаузы.

В отличие от азербайджанской популяции в северных регионах (белгородская, пермская и ленинградская популяции) при относительно высоких температурах (25°C) тенденция к диапаузе выражена сильнее, чем при низких температурах (18°C). По данным Р.М. Ахмедова (1988) даже при круглосуточном освещении активное развитие у данного вида отсутствует. Значить, восклицательной совке свойственна четкая фотопериодическая реакция длиннодневного типа. Однако норма ФПР у разных географических популяций существенно различается. Для этого вида свойственно изменчивость ФПР под влиянием температуры.



Озимая совка (Agrotis segetum Schiff.) отличается выраженной географической изменчивостью ФПР. Развитие жизненного цикла озимой совки протекает в зависимости от сезонного изменения длины дня и температуры. ФПР у данного вида обусловливается 2 путями – под влиянием экологических факторов (Горышин, 1955; Гейспиц и др., 1971) и наследственной приспособленностью к географическим условиям (Данилевский, 1961).

Озимая совка в условиях Азербайджана зимует на стадии гусеницы разных возрастов (*Кулиева*, 1999). Установлено, что зимовка данного вида в условиях предгорья (Гянджа-Казахская зона) происходит на стадии гусеницы старших, а низменности (Сабирабад,

Нефтчала) младших возрастов. На Апшеронском полуострове зимовка этого вредителя было зарегистрировано в разных возрастах гусениц.

Некоторые авторы (*Гейспиц, 1958; Данилевский, 1961*) зимовку озимой совки характеризовали как спячку. И.В. Кожанчиков (1956) на основе результатов лабораторных и природных исследований получил зимующие нимфы в состоянии, которое назвал спячкой.

Доказано, что у озимой совки длиннодневный тип фотопериодической реакции (рис. 3). При температуре  $25^{0}$ С гусеницы горной и равнинной популяций озимой совки (14-24 часов света) развиваются без диапаузы. Отмечена задержка в развитии при коротких фотопериодах (10-12 ч) 11,5-25,0% у гусениц низменной и 16-30% горной популяций озимой совки (*Гусейнов*, 1982).

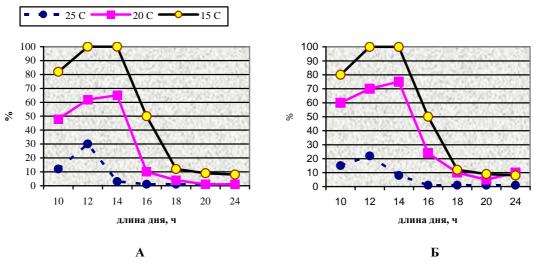
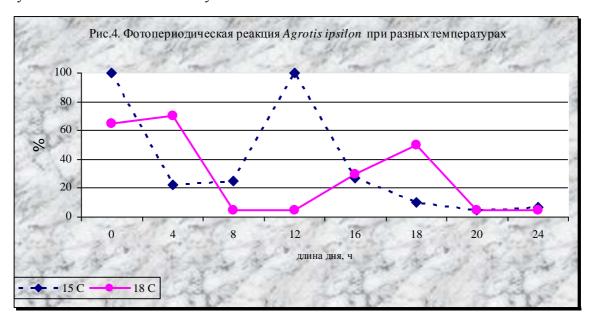


Рис. 3. Фотопериодическая реакция озимой совки при разных температурах: **A** – низменная популяция; **Б** - горная популяция

Наиболее высокий процент диапаузирующих гусениц было зарегистрировано при относительно низкой температуре (20°C) и 10-14 ч света. При этом длиннодневные фотопериоды (16-24 ч) вызывают бездиапаузное развитие (рис.3). Критический порог фотопериода для обеих популяций лежит в пределах 15 и 16 часов света в сутки. 100%-ная диапауза наблюдается при температуре 15°C и короткодневных фотопериодах (низменная популяция). Снижение температуры на 5°C повышает у озимой совки критический порог фотопериодической реакции, а именно оно составляет 17 ч света в сутки. В Азербайджане максимальная длина дня – 15ч 03 мин (конец июня). Поэтому при наличии среднесуточной температуры 15°C гусеницы данного вредителя в любом случае будут впадать в зимнюю диапаузу. Экспериментальные данные хорошо согласуются с развитием вредителя в естественных условиях.

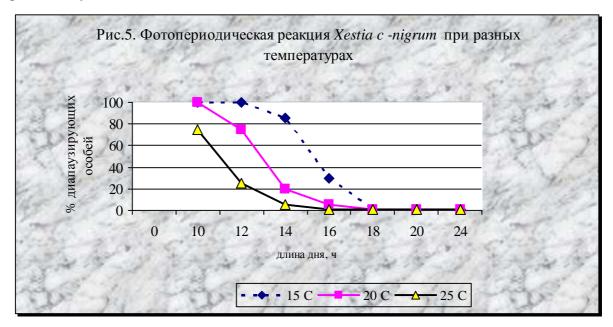
С о в к а - и п с и л о н (*Agrotis ipsilon Hufn.*) широко распространена в южных районах, в частности на Кавказе, Средней Азии. Имеющиеся многочисленные сведения, касающиеся биологии этого вида не дают цельного представления об основных этапах жизненного и годичного циклов (*Горышин, Ахмедов, 1971*).

Имеются единичные сведения о прохождении отдельных стадий в жизненном цикле совкаипсилон (Николова, 1961; Harris et al., 1962). В этих работах в значительной степени слабо представлена зимовка, в частности сомнительны сведения о зимующей стадии, полностью отсутствуют экспериментально доказанные сведения о наличии, или отсутствии диапаузы. Некоторые авторы отмечают, что совка – ипсилон зимует на стадии куколки (Кожанчиков, 1956), взрослой гусеницы, даже в теплые зимы, бабочки (Щульи, 1958; Николова, 1971). По данным Р.М. Ахмедова (1969, 1971) в южных районах Азербайджана совка-ипсилон зимует на стадии гусениц средних возрастов, в северных районах - старших возрастов. Экспериментально доказано, что фотопериодическая реакция совка-ипсилон зависит от температурного фактора. А именно, повышение температуры всего на 3<sup>0</sup>C снижает эффективность действия фотопериода, вызывающего торможение роста и развития (рис.4)В условиях температуры 25°C средняя продолжительность развития гусениц в фотопериодах от 0 до 10 и от 14 до 18 ч света в сутки колеблется в пределах 31-33 суток. Минимальная длительность при этом соответствует 29 суткам, а максимальная – 35-37 сут. В вариантах 12, 20, 22 ч и в условиях постоянного освещения гусеницы развиваются медленнее и дружно окукливаются лишь на 35-37 сутки.



Фотопериодические адаптации с о в к и с – ч е р н о е (Xestia=Graphiphora c-nigrum L.) изучены только для азербайджанской популяции (Абдинбекова, Ахмедов, 1981; Гусейнов, 1982). Фотопериодическая реакция совки с-черное изучена при температурах 25, 20, 15°C и фотопериодах 10-24 ч света. В этих температурных режимах пороги развития для каждого варианта были различными. При температуре 25°C порог составляет 11 часов света. Наибольшее количество диапаузирующих особей наблюдается при 10-часовом фотопериоде (75,0%). Особенность проявления диапаузы при 25°C у азербайджанской популяции совки с-черное выражается в том, что даже при оптимальной для индукции диапаузы не достигает 100%. При длиннодневном фотопериоде наблюдается бездиапаузное развитие гусениц (рис.5). В условиях 20°C 100%-ная диапауза отмечена при 10-часовом освещении. Критический фотопериод равен 13 часам света. Отсутствие диапаузирующих гусениц наблюдается в длиннодневных фотопериодах 16, 18, 20 и 24 ч.

При 15<sup>0</sup>С наибольшее количество диапаузирующих особей наблюдается при 10, 12 и 14 ч. Света в сутки (100%, 100% и 86,0% соответственно). При этом критический фотопериод равен 15 часам. Увеличение длины дня (18, 20, 24 ч) вызывает снижение процента диапаузирующих гусениц. На основе полученных данных, по определению чувствительной стадии в развитии совки с-черное, было установлено, что восприятие фотопериодических сигналов начинается на эмбриональной стадии и продолжается на протяжении всего периода развития гусениц.



Вышеотмеченные данные по ФПР для совки с-черное имеют большое экологическое значение и позволяют прогнозировать развитие данного вредителя в естественных биоценозах. В природе 3-е поколение совки с-черное происходит в условиях короткого дня. Поэтому в зимнюю диапаузу впадают только гусеницы, отродившиеся после наступления критической длины дня, но частично и те, которые появляются в более ранние сроки в связи снижением температуры до  $20^{0}$ С и менее.

Имеется значительное количество работ, касающихся фотопериодических адаптаций к а п у с т н о й с о в к и (Barathra=Mamestra brassicae L.) разных популяций (Данилевский, 1961; Горышин, Тыщенко, 1972, 1973; Masaki, Sakai, 1965; Poitout, Bess, 1977; Тыщенко, 1977; Горышин и др., 1979; Абдинбекова, Ахмедов, 1981; Кулиева, 1992).

Анализ литературных сведений позволяет заключить то, что капустная совка при коротком фотопериоде диапаузирует, т.е. европейским и азербайджанским популяциям данного вредителя свойствен длиннодневный тип  $\Phi \Pi P$ .

В наших исследованиях капустная совка изучена как для равнинной, так и для горной популяций. Результаты показали, что кривые  $\Phi\Pi P$  имеют схожие направления при температурных режимах 18, 20, 25 и  $28^{0}$ С (рис. 6).

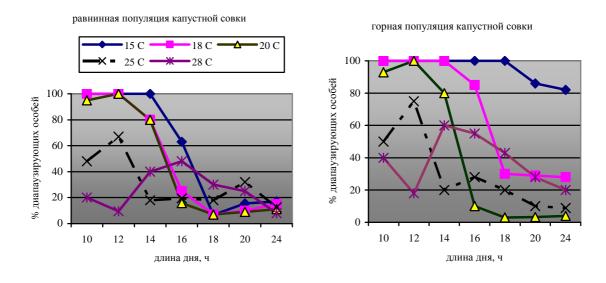


Рис.6. Фотопериодическая реакция Barathra brassicae при разных температурных режимах

У равнинной популяции при  $15^{0}$ С 100%-ная диапауза наблюдается в условиях короткого фотопериода (10, 12, 15 ч). Увеличение длины дня вызывает снижение числа диапаузирующих куколок: при 16 ч диапаузируют 63,0%, при 18 ч - 6,6%, при 24 ч - 15,5%. Критическая длина дня, при которой появлялось свыше 50% диапаузирующих куколок, при  $15^{0}$ С составляет 16 ч30 мин. Четкая ФПР отмечалось при температурах 18, 20 и  $25^{0}$ С. Фотопериодическая реакция у равнинной популяции отличается тем, что при  $25^{0}$ С и

коротком фотопериоде диапаузируют не все особи: 100%-ная диапауза наблюдается при 18 и  $20^{0}$ С и 10-12 часовом режимах. Иная фотопериодическая реакция при  $28^{0}$  С — максимум диапаузирующих особей (48,0%) формируются при 16-часовом фотопериоде, а в области более коротких и длинных фотопериодов, процент диапаузы снижается. Индуцирующие наиболее высокий процент диапаузы фотопериоды 14-15 часов света при температуре выше  $25^{0}$ С, характерны для середины лета. Следовательно, летнюю диапаузу можно рассматривать как адаптацию к переживанию неблагоприятных для капустной совки высоких температур.

Обычно в горной местности процессы экологической дифференциации вида по ФПР выражено слабо, и адаптация к локальным условиям обитания идет за счет температурных коррекций этой реакции и развития в целом. При  $28^{0}$ С гусеницы капустной совки горной популяции в обоих режимах (короткий – 10-14 ч и длинный – 16-24 ч) развиваются почти одинаково. При 20,  $25^{0}$ С во всех фотопериодах гусеницы равнинной популяции развиваются медленнее, чем гусеницы горной популяции (Axmedos, 1988).

Больш ой ленточнойсовке (*Triphoena pronuba L.*) свойственна зимняя (гусеничная) и летняя (имагинальная) диапауза (*Ахмедов*, 1977).

Этот вид совки отличается также наличием двух типов фотопериодической реакции в развитии. При высоких температурах (25, 28 и 30°C) и освещенности 8-24 ч света в сутки, развитие ленточной совки протекает одинаково (рис.7). Средняя продолжительность развития гусениц при данных температурах и 10-24 ч света, варьирует между 24-27 сутками. Полученные данные указывают на то, что в условиях высоких температур (28...30°C) изменение длины дня почти не влияет на темпы развития гусениц. Как видно из данных, представленных на рис.7 (А) четкая ФПР у ленточной совки наблюдается при температурах 15, 20 и  $25^{\circ}$ C. Наличие 100%-ной диапаузы имаго при температурах 15, 20 и  $25^{\circ}$ C и фотопериодах 12, 14 и 16 ч света подтверждают моновольтинность ленточной совки в природе. Только при температуре 20 и  $25^{\circ}$ С и круглосуточном освещении возникает незначительное снижение процента диапаузирующих имаго (90,0% при 20°C и 30,5% при  $25^{0}$ C). В период летней эстивации при 28 и  $30^{0}$ C максимум диапаузирующих имаго наблюдается при 14-часовом(соответственно 62,0 и 48,0%) и при 18-часовом фотопериоде наличие наиболее высокого процента диапаузирующих бабочек большой ленточной совки. Фотопериодическая реакция, выявленная у гусениц старших возрастов, длиннодневных характер и в значительной степени зависит от температурного режима. При  $15^{0}$ С и 12, 14 часовых фотопериодах все гусеницы (100%) развиваются по медленному типу (Абдинбекова, Ахмедов, 1981). Тогда как при 10-часовом варианте аналогичное состояние было отмечено лишь у 8,0% гусениц. При  $20^{0}$ С данная особенность ФПР сохраняется и максимальное число диапаузирующих гусениц наблюдается при 12-часовом фотопериоде (75,0%), а минимальное – в условиях длинного дня (18-24 ч) - 10,0% (рис.7, A).

(70,0 и 40,0%). В Азербайджане в природных условиях для середины лета (15 ч) характерно

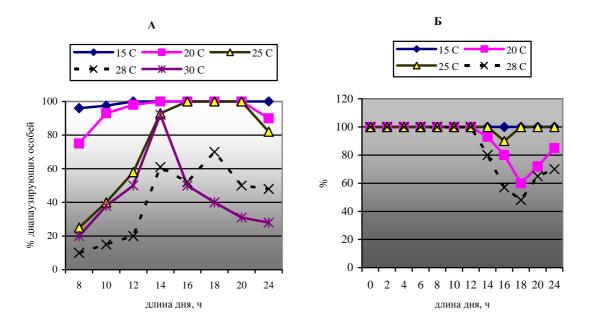
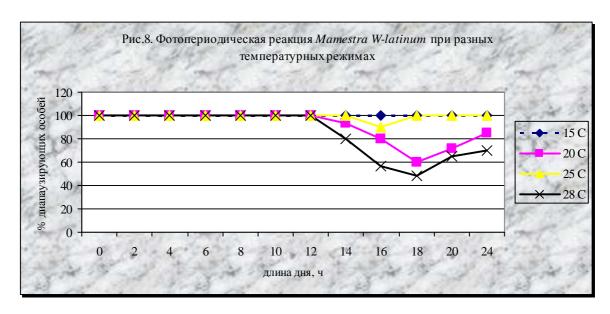


Рис. 7. Фотопериодическая реакция совок *Triphoena pronuba*(A) и *Mamestra w-latinum* при разных температурных режимах

По данным С.В. Алиева (1964) на Апшеронском полуострове Азербайджана (октябрьноябрь) большая ленточная совка уходит на зимнюю диапаузу в V-VI возрастах гусениц и в этом же состоянии остаются зимовать.

Впервые в эколого-физиологическом аспекте исследована азербайджанская популяция д р о к о в о й с о в к и (*Mamestra w-latinum Hufn.*) (Ахмедов, Абдинбекова, 1977). Зимует эта совка на стадии куколки. 100%-ная диапауза куколок происходит при температурах 25 и  $28^{0}$ С и полной темноте (рис.8).

Аналогичное состояние у дроковой совки формируется также при длине дня от 4 до 10 ч света, а при 18-часовом фотопериоде отмечается снижение числа диапаузирующих особей до 30,0-40,0%. С увеличением длины светового дня повышается и количество диапаузирующих особей. При  $20^{0}$ С происходит незначительное снижение процента диапаузы, а при  $15^{0}$ С ФПР не проявляется: во всех исследуемых фотопериодах диапаузируют все куколки.



Значить, дроковая совка отличается от других представителей *Noctuidae* тем, что нижний температурный порог проявления  $\Phi\Pi P$  приближается к  $25^{0}C$  – это промежуточный тип  $\Phi\Pi P$ . Эксперименты P.M. Ахмедова (1988) на природных популяциях подтверждают важное значение  $\Phi\Pi P$  в регуляции куколочной диапаузы у дроковой совки.

Табачная (Agrotis obesa Boisd.) и корневая (Agrotis vestigialis Hufn.) совки имеют короткодневный тип ФПР (рис.9).

Экспериментально доказано, что 100%-ная диапауза гусениц табачной совки формируется при температуре  $20^{0}$ C и 10, 12, 16 часовом освещении, а при  $25^{0}$ C и 10-часовом фотопериоде количество диапаузирующих гусениц составляет 73,5%, а при 12-часовом 95,5%, при 16-часовом -100%. Наибольшее количество диапаузирующих гусениц при  $28^{0}$ C наблюдается при 16-часовом (84,0%) режиме (*Гусейнов*, 1982).

В природе вышеотмеченные условия(при максимальной длине дня 15ч 03 мин) соответствует летнему периоду, а значить в естественных условиях 100%-ная летняя диапауза гусениц V-VI возрастов наблюдается в третьей декаде июня. Следует рассматривать данную адаптацию к перенесению неблагоприятных периодов, что в свою очередь является причиной моновольтинности табачной совки.

По характеру развития ФПР к о р н е в о й с о в к и мало отличается от табачной. Этот вид также имеет короткодневный тип ФПР (рис.9, Б). 100%-ная диапауза наблюдается при  $20^{0}$ С и фотопериодах 10, 12, 16 часов света. При  $25^{0}$ С и 10-12 —часовых фотопериодах процент диапаузирующих гусениц снижается до 85,0% и 93,0% соответственно, а длиннодневный фотопериод 16 ч вызывает 100%-ную диапаузу. Как видно из рисунка 9 (Б)

при температуре  $28^{\circ}$ С количество диапаузирующих гусениц при 10-часовом освещении составляет 64,5%, 12-часовом – 80,0%, а при 16-часовом – 90,5%.

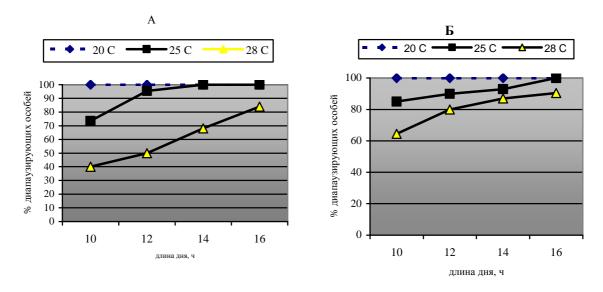


Рис. 9. Фотопериодическая реакция Agrotis obesa и Agrotis vestigialis при разных температурных режимах

В природных условиях диапауза гусениц корневой совки, в зависимости от погодных условий, начинается с начала третьей декады мая, а у табачной совки это состояние формируется в начале июня, а 100%-ная диапауза формируется в середине июня. Полученные данные убедительно указывают на то, что у этих моновольтинных видов имеется сложная система экологических адаптаций, которая регулируется изменениями длины дня в условиях Азербайджана.

Хлопковая совка (Heliothis=Chloridea armigera Hubn.) имеет факультативную диапаузу. Подробно исследована американская популяция настоящего вредителя (Wellso a. Adkisson, 1966). По результатам этих работ, диапауза хлопковой совки всегда происходит осенью и вызывается на основе длиннодневно-короткодневного фотопериодического эффекта. Для того чтобы возникла диапауза, имаго и яйца совки должны подвергнуться воздействию более длинного дня, чем личинки в других фотопериодических условиях. Экспериментально доказано, что имаго, яйца и личинки хлопковой совки чувствительны к фотопериоду. При этом каждая из этих стадий обладает собственными критическими фотопериодическими требованиями запуска ДЛЯ физиологических процессов, связанных с диапаузой. В результате содержания имаго и яиц при 14 ч света, а гусениц 10 ч света было получено самый высокий процент диапаузирующих

куколок — 55,9%. Но когда длина дня сокращалась у имаго и яиц с 14 до 10 часов, диапауза почти полностью предотвращалась ( $\Pi$ eppu u  $\partial p$ . 1972).

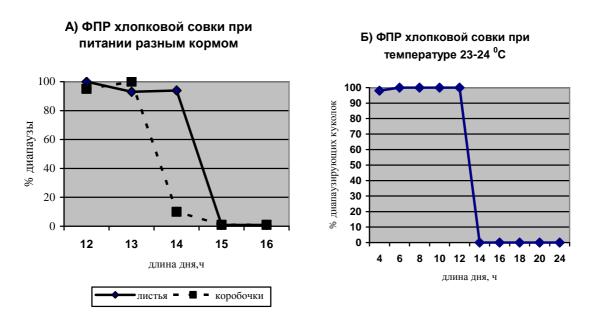


Рис.10. Фотопериодическая реакция Heliothis armigera: А) по: Горышин ,1958; Б) по: Кулиева, 2010

Хлопковая совка относится к насекомым, у которых на фотопериодическую реакцию помимо температуры влияет состояние кормового растения. А именно, у хлопковой совки различен порог ФПР при питании листьями и коробочками хлопчатника (*Горышин*, 1958) (рис. 10, A).

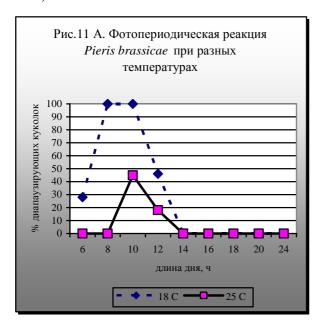
Азербайджанская популяция хлопковой совки имеет длиннодневный тип ФПР (*Тыщенко, Гасанов, 1983; Кулиева, 2010*) (рис. 10, Б). Пороги ФПР у северной популяции хлопковой совки находится в области 14-15 часового фотопериода, а у азербайджанской – в области 13 часового фотопериода. Существенно отличается и процент диапаузирующих куколок. У северной популяции 100%-ная диапауза отмечается только при 12-13- часовом режиме. Тогда как у азербайджанской популяции 100%-ная диапауза формируется при коротком дне 6-12 ч. света в сутки.

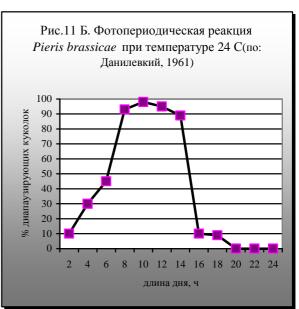
Факультативная диапауза хлопковой совки, в частности длительная отмечается у куколок, формирующихся при температуре  $23-24^{0}$ С (сентябрь), а коротковременная у куколок, окуклившихся при температуре  $17-18^{0}$ С (октябрь-ноябрь). Высокие ( $25^{0}$ С) и низкие ( $18-20^{0}$ С) температуры тормозили развитие, а  $10,15^{0}$ С были оптимальными (конец ноября) и способствовали интенсификации физиологических процессов (*Кулиева*, 1992, 1999). Несмотря на то, что зимовка у куколок хлопковой совки осуществлялась в идентичных

температурных условиях, лет бабочек из куколок с более глубокой диапаузой запаздывал на 10-15 дней.

Капустная белянка (*Pieris brassicae L.*) полициклический вид с длиннодневным типом ФПР, который регулируется фототермопериодическими условиями. Поэтому в процессе исследований популяций капустной белянки из Ленкорани, Кубы и Апшерона (азербайджанские популяции), Краснодара, Ленинграда (северные популяции) были выявлены существенные различия в фототермопериодических адаптациях (Данилевский, 1961; Мустафаева, 1974; Кулиева, 1992, 1999).

Для популяций, развивающихся на границе расселения северных популяций капустной белянки порог ФПР равен 16 ч света, а у южных популяций порог фотопериодической реакции соответствует 12 ч света в сутки. Экспериментально доказано, что на Апшероне порог ФПР капустной белянки находится в области 12-13-часового фотопериода (*Кулиева*, 1992).



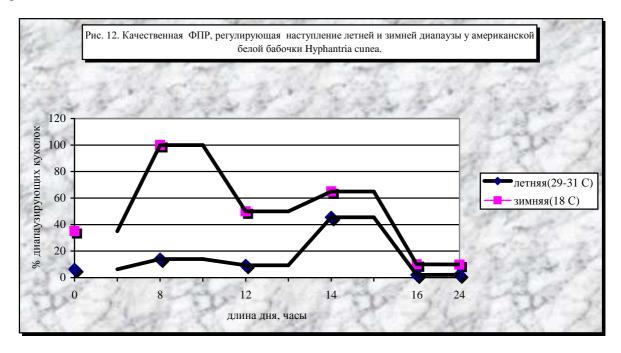


Кроме того, порог ФПР северной ленинградской популяции не меняется в зависимости от температуры (*Масленникова*, 1961, 1968), а у южных популяций — ФПР существенно зависит от температуры. Так в 10-часовом фотопериоде при  $18^{0}$ С у азербайджанской популяции капустной белянки диапаузируют 100% куколок, а при  $25^{0}$ С только 45,0% (рис.11). способствует впадению в диапаузу 45,0-48,0% особей, которые развиваются при высоких температурах.

По данным Т.М. Мустафаевой (1974) существующие различия в сезонно-циклических адаптациях между северными и южными популяциями настолько значительное, что полностью исключает акклиматизацию южных популяций в северных частях ареала.

Обычно у азербайджанской популяции, которая развивается в 5 полных поколениях, куколки І, ІІ, ІІІ и ІV поколений не диапаузируют, хотя гусеницы первого поколения развиваются при сравнительно низких среднесуточных температурах. Сокращение длины дня способствует впадению в диапаузу 45,0-48,0% особей, которые развиваются при более кривой, полученной для ленинградской популяции (Данилевский, 1961), можно заметить разницу в количестве диапаузирующих куколок (до 50%). А именно, в идентичных фототермопериодических условиях отмечается существенная изменчивость в проценте диапаузирующих куколок. 100%-ная диапауза куколок происходит в 8-10-часовом фотопериоде при температуре 18°C. При 25°C диапаузируют 45,0% особей (рис.11, А) Эти данные согласуются с результатом природных популяций, куколки второго поколения, развивающиеся при очень высоких среднесуточных температурах (28°C) также впадали в диапаузу 11,0-15,0%. Низкий процент в данном случае объясняется с более высокой температурой в период гусеничного развития.

Эти сведения имеют практическую значимость в том плане, что могут быть использованы при прогнозах сроков развития, числа поколений, формирования зимующего запаса данного вредителя.



Фотопериодические реакции при константных режимах у а м е р и к а н с к о й б е л о й б а б о ч к и (*Hyphantria cunea Drury*.) были исследованы при 18-20<sup>0</sup>С (осенний материал – II и частично III поколения), влажности 75-85% и в пределах высоких температур 29-31,4<sup>0</sup>С, влажности 55-70% (летний материал) (*Кулиева, Агамалиев*, 2009).

Как видно из данных, представленных на рисунке 12, экологическая изменчивость ФПР у американской белой бабочки (сем. Arctiidae) проявляется неодинаково при различном сочетании внешних условий, на фоне которых она осуществляется. В частности, в процессе сезонных изменений температуры и влажности происходит инверсия ФПР: кривая, характеризующая летнюю диапаузу, заменяется хорошо выраженным  $dsyxsepuunhыm munom \Phi \Pi P$ .

Полученные результаты указывают на то, что короткодневные фотопериоды (4, 8, 10 ч) индуцируют длительную зимнюю диапаузу, а длиннодневные (14, 15 ч) – типичную летнюю, возникновение и продолжение которой подавляется пониженной температурой (*Masaki*, 1956; 1980).

В пределах температуры 29-31,4°C критическая длина дня (по *В.А.Заславскому*, *1984*) – 45,5%, находится между 13-15 ч фотопериодами. Фотопериоды выше 15 часов в сутки вызывают резкое снижение числа диапаузирующих особей (летняя диапауза), а при 18°C фотопериодическая реакция проявляется значительнее: зимняя диапауза вызвана длиннодневной (15-24 ч) реакцией. Критическая длина дня при этом находится между 4 и 11 часами(1-й пик) и 13-15ч (2-й пик): последующие фотопериоды 16-24 ч способствуют снижению количества диапаузирующих особей (зимняя диапауза) (рис. 12).

Таким образом, результатом совмещения обоих вариантов является двухпиковая кривая c четырьмя пороговыми областями. Значить, для американской белой бабочки характерен смешанный вид  $\Phi$ ПР.

Путем воспитания в различных температурных условиях может быть вызвана и полная инверсия фотопериодической реакции. У медведицы *Parasemia plantaginis L.*(сем.*Arctiidae*) обычная длиннодневная реакция, появляющаяся при пониженной температуре (15<sup>0</sup> C), переходит в короткодневную при повышенной температуре (23-24<sup>0</sup>C). Более подробно аналогичная смена типов ФПР под влиянием температурных условий впервые изучена на примере пяденицы *Abraxas Miranda Butler (Masaki, 1957, 1958, 1959)*.В его опытах летняя куколочная диапауза у этого вида возникает при воспитании гусениц в условиях длинного дня и высокой температуры; пониженная температура и короткий день в период воспитания гусениц способствовало формированию зимней куколочной диапаузы.

Желтой луговой пяденице (*Tephrina arenacearia Den.et Schiff.*) свойственна факультативная куколочная диапауза, регулируемая длиннодневной качественной ФПР (*Кулиева*, 2010; *Hokuma Quliyeva*, 2011).

В настоящих исследованиях как в контроле (природный материал), так и в опытных вариантах обнаружить индукцию диапаузы не удалось, в частности из отмеченных для 4 часового режима 95% диапаузирующих куколок лета бабочек не произошло - все эти куколки остались на зимовку (смертность – 0,5% во время метаморфоза). Поэтому для уточнения выявленного состояния покоя у природных куколок за период 19.07 – 1.08, а также установления факторов, регулирующих развитие и возникновения состояния диапаузы в летний период у желтой луговой пяденицы, нами были поставлены дополнительные опыты по изучению фотопериодических реакций при константных температурах 20 и 23<sup>0</sup> (рис.13).



Было выявлено как у капустной совки (Barathra brassicae L.) и хлопковой совки (Heliothis armigera Hubn.), так и у желтой луговой пяденицы (Tephrina arenacearia Den.et Schiff.)наступление факультативной куколочной диапаузы регулируется длиннодневной качественной ФПР (Кулиева, 2010). Было доказано, что выявленная коротковременная диапауза у летних поколений желтой луговой пяденицы носит спонтанный характер и объясняется особенностями физиологического состояния, т.е. низким уровнем обменных процессов у 30,0% куколок в природных условиях.

В большинстве случаев спонтанные процессы, связанные с сезонным развитием изучены очень слабо. Среди явлений сезонного развития членистоногих большое место занимают процессы, разворачивающиеся в цепочках поколений и благодаря этим процессам

в некоторых поколениях одной и той же природной популяции или лабораторной культуры при одинаковых условиях оказываются резко неравноценными, например по-разному реагируют на один и тот же режим или обнаруживают разную склонность к диапаузе. В наших опытах примером могут послужить данные, полученные в контрольных вариантах (1. идентичные с опытными вариантами гигротермофильными, но с природным освещением, 2. изменчивая температура  $18,3-27,7^{0}$ С и влажность 50-75%, длина дня 154 01мин-144 08 мин). Такая изменчивость обусловлена чисто физиологическими причинами. А значить, выявленная в природе 2-х недельная летняя диапауза (из 30,0%, которых 10% остаются на зимовку) у куколок летних поколений у апшеронской популяции желтой луговой пяденицы следует объяснить условиями развития: установленный длиннодневный тип  $\Phi \Pi P$ , которая проявляется в опытном варианте (стационарный режим) не исключено, что в природе будет иметь *ступенчатый тип*  $\Phi \Pi P$ , т.е. реакцию, проявляющуюся при направленно изменяющихся экологических условиях развития. Доказано, что такой качественно новый результат может вызваться не одноразовым, а постепенно изменяющимся, т.е. ступенчатым поступательным изменением длины дня.

#### 1.2. Индивидуальный анализ соотношения веса и диапаузы у куколок

Многочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что состояние физиологического покоя сопровождается особыми специфическими именно для этого состояния нормами реакций на длину дня и температуру. Те или иные количественные проявления сопровождают качественную реакцию и от нее неотделимы: любой короткодневный фотопериод может вызвать диапаузу у 100% особей (качественная реакция), но продолжительность диапаузы при разных фотопериодах различна (количественная реакция). Но может быть и так, что фотопериодическая реакция вызывает у определенной стадии диапаузу, а у предшествующей стадий – количественные различия в скорости развития и роста (Фотопериодизм животных и растений, 1976).

Судя по всему количественные реакции, распространены у насекомых так же широко, как и качественные, хотя внимание они привлекают гораздо меньшее. Качественные, и количественные реакции могут быть длиннодневными и короткодневными, пороговыми и градуальными (Заславский, 1984).

Наиболее надежным критерием количественной ФПР у чешуекрылых является отсутствие строго фиксированных состояний контролируемого признака, и наличие

градуальных переходов между эффектами короткого и длинного дня. Качественная фотопериодическая реакция у *Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae* тоже может быть охарактеризована по количественным показателям, отражающим два строго фиксированных состояния – диапаузу и активное развитие – при невозможности получения переходов между ними.

Было установлено, что у исследуемых нами видов чешуекрылых существуют значительные различия в степени проявления количественной  $\Phi \Pi P$ , регулирующей вес куколки.

В настоящее время доказано, что у алма-атинской и белгородской популяций капустной совки (Barathra brassicae L.) параллельно с качественной ФПР, определяющей наступление куколочной диапаузы, проявляется и количественная фотопериодическая регуляция среднего веса куколок (Тыщенко и др., 1977; Тыщенко, 1977, 1981). Короткодневные условия, воздействующие на гусениц, вызывали достоверное увеличение веса куколок по сравнению с длиннодневными условиями. Сочетание качественных и количественных проявлений фотопериодизма приводило к тому, что у данного вредителя диапаузирующие куколки оказывались в среднем «тяжелее» развивающихся.

На примере белгородской и алма-атинской популяций капустной совки, щавелевой совки( $Acronycta\ rumicis\ L.$ ) и белгородской, а также сухумской популяциях капустной белянки ( $Pieris\ brassicae\ L.$ ) исследована количественная ФПР и ее соотношение с регуляцией диапаузы (Facahobeta, 1979). Автором было установлено, что эти виды чешуекрылых сильно различаются по степени проявления количественной ФПР, регулирующей вес куколок. Эта реакция проявляется в максимальной степени у капустной совки, она была ослабленной у щавелевой совки и почти не проявлялась у капустной белянки.

В работах Р.М. Ахмедова (1981; 1988) имеются сведения, касающиеся количественной ФПР у восклицательной (Agrotis exclamationis L.), большой ленточной (Triphoena pronuba L.) и дроковой (Mamestra w-latinum) совок. В частности, показано, что влияние короткодневного фотопериода приводит к замедлению роста гусениц, восклицательной совки, увеличению их веса и расщеплению всей популяции на две группы особей, одна из которых развивается замедленно, а другая ускоренно. У восклицательной совки первый тип количественной ФПР характеризовался быстрым ростом в младших возрастах и замедленным ростом в последнем возрасте. Второй тип характеризовался очень медленным развитием гусениц младших возрастов (вплоть до 50-70 дней) с прогрессирующим ускоренным ростом в последнем возрасте. Оба типа количественной ФПР наблюдалось и у совки-ипсилон (Agrotis ypsilon

*Rott.*) при пониженной температуре, причем количественные отношения гусениц были неодинаковыми в разных фотопериодах: при 12 ч дня резко преобладал второй тип, а при 18 я и 4-10 ч, наоборот, преобладал первый тип.

Сопоставление данных по весу гусениц последнего возраста и весу куколок для каждого фотопериодического режима в трех температурах позволили установить, что при  $25^{\circ}$ C вес гусениц не обнаруживает явственной связи с фототермическими условиями и колеблется сравнительно слабо – от 551,0 мг до 645,0 мг. При полной гамме фотопериодов, т.е. от полной темноты до круглосуточного освещения с интервалом в 2 часа, вес в среднем составил 608,0 мг. При  $18^{\circ}$ C средний вес гусениц в последнем возрасте у восклицательной совки был значительно высок – 767,6 мг и гораздо сильнее изменялся в разных фотопериодах. А именно, в условиях полной темноты вес гусениц достигал 1040,0 мг, тогда как при длинном фотопериодах 20-24 ч света этот показатель был низким – 520,0-651,0 мг. При  $15^{\circ}$ C средний вес гусениц восклицательной совки составил 773,0 мг, причем максимальный вес наблюдался в условиях 10-часового освещения –  $1000,0\pm11,2$  мг, а минимальный вес отмечен при 24 –часовом дне –  $585,0\pm13,5$  мг.

Зависимость развития и роста от фотопериодических и температурных условиях наиболее четко обнаруживается у совок *A.ypsilon, A.segetum, A. c-nigrum, Triphoena pronuba*. У восклицательной, большой ленточной и дроковой совок количественная  $\Phi$ ПР проявляется только при температурах 15-20 $^{0}$ С, а у других видов совок – это озимая совка и совка-ипсилон, она сохраняется и при повышенных температурах.

У капустной совки (Barathra brassicae), капустной белянки(Pieris brassicae) и хлопковой совки (Chloridea=Heliothis armigera) наступление факультативной куколочной диапаузы регулируется длиннодневной качественной ФПР. Однако между этими видами существуют значительные различия в отношении количественной фотопериодической регуляции веса куколок.

Из данных на рисунке 14 видно, что капустной совке характерна наиболее отчетливая количественная ФПР: превышение веса куколок из короткодневных вариантов(4 и 12 ч) над длиннодневными (18 и 24 ч) достигает 112,0- 140,0 мг, что составляет 38,5% от среднего веса куколок в условиях длинного дня. В отличие от капустной совки у азербайджанской популяции хлопковой совки (рис.14,Б) вес куколок вообще не подвержен влиянию фотопериода.

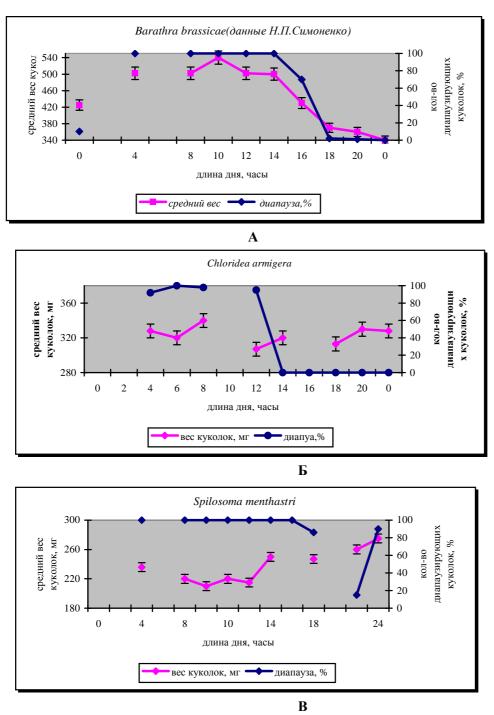


Рис. 14. Фотопериодическая регуляция веса куколок и куколочной диапаузы у разных чешуекрылых при температуре  $20^{0}$  (A-B).

Разница среднего веса между длиннодневными и короткодневными вариантами составляет около 3 мг. А у медведицы *Spilosoma menthastri Esp.* (сем. *Arctiidae*) наступление куколочной диапаузы регулируется промежуточным типом ФПР (рис.14, В), причем максимальное количество диапаузирующих куколок наблюдается при 20 ч света. под

влиянием длиннодневных условий, а в условиях короткого дня вес куколок в среднем понижается на У данного вида количественная ФПР носит необычный характер: повышение веса куколок возникает 35,6 мг, что составляет 13,6% по отношению к их весу в длиннодневных вариантах (*Тыщенко*, *Гасанов*, 1983).

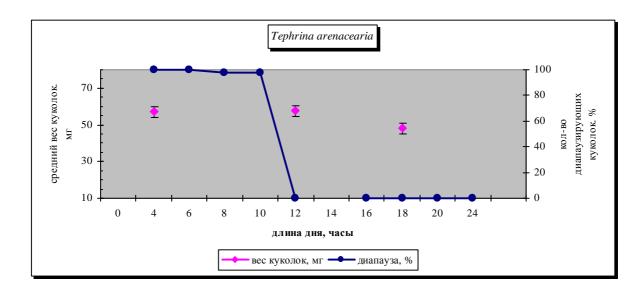


Рис. 15. Фотопериодическая регуляция веса куколок и куколочной диапаузы у желтой луговой пяденицы при температуре 23<sup>0</sup>C.

Как видно из данных на рисунке 15, у куколок желтой луговой пяденицы наблюдается заметное ослабление количественной ФПР: разница веса куколок в короткодневном фотопериоде 4 ч света над 12 и 18 часовыми вариантами составляет 4,6 мг ( 8,7%), но указанная разница статистически достоверна при уровне значимости 0,1 - p<0,001 (табл.. 1).

По представленной В.П.Тыщенко и О.Г.Гасановым (1983) характеристике фотопериодических реакций, регулирующих диапаузу и вес куколок у чешуекрылых, желтая луговая пяденица относится к І группе. В эту группу включены такие виды, которые имеют длиннодневную качественную ФПР и количественную реакцию, создающую прибавку веса куколок в условиях короткого дня. Типичным для этой группы является хорошее согласование качественной ФПР с количественной ФПР. Среди проанализированных чешуекрылых к первой группе относятся капустная совка — отчетливая, согласованная реакция (рис. 14, A), желтая луговая пяденица- ослабленная, но согласованная реакция (рис. 15), ко второй группе — хлопковая совка, у которой имеется качественная длиннодневная ФПР, но отсутствует достоверное влияние фотопериода на вес куколок (рис. 14, Б) и к третьей группе относится вид с промежуточной качественной ФПР и инвертированной

количественной реакцией, которая по сравнению с короткодневными условиями, создает достоверную прибавку веса в длиннодневных фотопериодах.

Т а б л и ц а 1 Влияние длины дня на индукцию диапаузы и вес куколок у желтой луговой пяденицы при температуре  $23^{0}$ C

Длина дня, часы	Смертность 	Диапауза, %	Средний вес куколок $(X + S_x)$ , мг	Разница по весу между короткодневными и длиннодневными вариантами		
	Смер гусе ниц,			МΓ	%	$t_{st}$
4	38,5	100	57,0 <u>+</u> 3,10	4,6	8,7	0,1
12	70,0	0	57,5 <u>+</u> 1,15			p>0,001
18	45,0	0	48,0 <u>+</u> 1,50			
24	100,0	0	-			

В этой группе реакции не согласованы, а индукция бездиапаузного развития при длине дня 18-20 ч не сопровождается повышением или снижением среднего веса куколок. Такие данные соответствуют медведице, *Spilosoma menthastri* (рис. 14, В).

У куколок капустной белянки (*Pieris brassicae L.*) количественный ответ на действие фотопериода еще более ослаблен (рис. 16). Судя по результатам, 4-часовой фотопериод стимулирует вес куколок, что создает среднюю прибавку веса в короткодневных условиях около 17,0 мг по сравнению с длиннодневными условиями. Разница веса куколок при коротком дне 12 ч и длинном дне 18 ч незначительна и статистически недостоверна.

У капустной белянки количественная  $\Phi \Pi P$  *сильно ослабленная, не согласованная,* хотя данный вид следует включить в I группу — такие виды имеют длиннодневную качественную реакцию и количественную  $\Phi \Pi P$ , создающую прибавку веса куколок в условиях короткого дня.

Таким образом, вышеотмеченный анализ фотопериодических реакций для разных групп чешуекрылых убедительно указывают на то, что выявленная коротковременная диапауза у летних поколений желтой луговой пяденицы носит спонтанный характер и

объясняется особенностями физиологического состояния, т.е. низким уровнем обменных процессов (комплекс С) у 30% куколок в природных условиях.

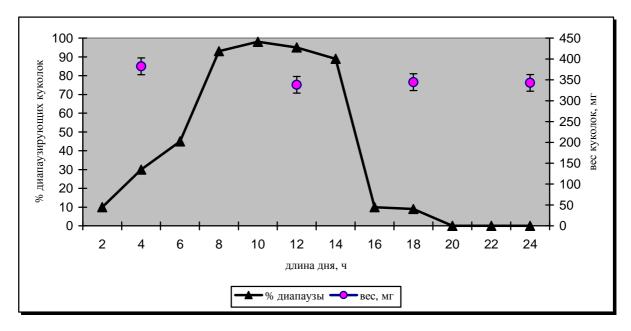


Рис. 16. Фотопериодическая регуляция веса куколок и куколочной диапаузы у *Pieris brassicae L.* при температуре  $20^{0}$ C

В большинстве случаев спонтанные процессы, связанные с сезонным развитием изучены в настоящее время очень слабо. В литературе (Заславский, 1984) отмечается тот факт, что среди явлений сезонного развития членистоногих большое место занимают процессы, разворачивающиеся в цепочках поколений и благодаря этим процессам в некоторых поколениях одной и той же природной популяции или лабораторной культуры при одинаковых условиях оказываются резко неравноценными, например по-разному реагируют на один и тот же режим или обнаруживают разную склонность к диапаузе. Такая изменчивость обусловлена чисто физиологическими причинами.

Количественная ФПР и ее соотношение с регуляцией куколочной диапаузы у американской белой бабочки представлена на рисунке 17. Как видно из этих данных *Hyphantria cunea* свойственна двухвершинная качественная ФПР. Сравнение динамики веса с кривой, характеризующей процент диапаузирующих куколок показало, что американской белой бабочке свойственна *отчетливая* (как при летней, так и зимней диапаузе), но *не согласованная с качественной ФПР* количественная реакция (Кулиева, Агамалиев, 2009).

При сопоставлении количественных изменений (вес куколок, дата и процент гусенично-куколочного метаморфоза) для диапаузирующих особей в период летней и зимней диапаузы можно заметить соответствие в динамике веса куколок: чем длиннее фотопериод, тем больше вес куколок. Но эта закономерность сохраняется до 16 часового фотопериода (табл. 1а).

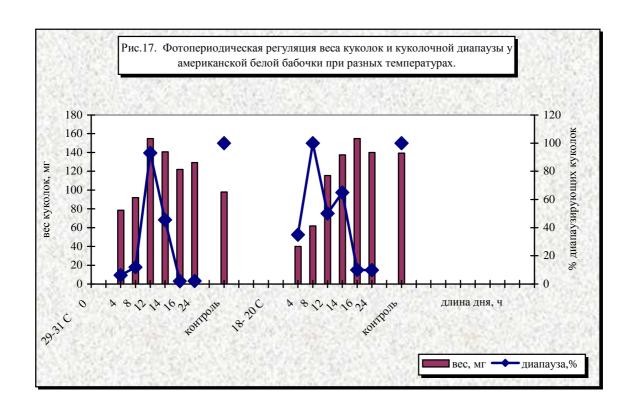
При длиннодневных фотопериодах (16-24 ч) происходит достоверное снижение веса куколок: летняя диапауза — до диапаузы на 86,8% и после на 86,9% ( p<0,05); зимняя диапауза — до диапаузы 90,3% и после — 85,9% (p<0,05-<0,001).

Таким образом, удлинение длины светового дня сопровождается динамичным увеличением веса куколок американской белой бабочки, как до индукции диапаузы, так и во время диапаузы. Индукция диапаузы при длине дня 16-24 ч сопровождается достоверным снижением среднего веса куколок на 86,9-90,3% - p<0,05-<0,001(табл. 2 a, б).

Ранее нами было доказано, что продолжительность летней диапаузы и процент диапаузирующих куколок у апшеронской популяции американской белой бабочки зависит в основном от фотопериодических условий развития гусениц (*Кулиева*, 2006, *а*, *б*). Причем, наиболее высокий процент был отмечен в контрольном варианте (природное освещение 14 ч.33 мин.). В летний период (контроль-природа) для апшеронской популяции данного вредителя предел 14-15 часов является оптимальным фотопериодом, способствующим индукции летней диапаузы. Но более продолжительное освещение в сочетании с высокой температурой (31,4°C) ( даже при благоприятных условиях увлажнения – 60-65%) нарушает нормальное протекание летней диапаузы.

Количественные показатели по весу куколок, представленные на табл. 2 а,б и рис. 17 указывают на то, что хотя летняя диапауза индуцируется на фоне изменчивой температуры (28-31 $^{0}$ C) и влажности (55-70%), процент диапаузирующих куколок изменяется в зависимости от даты метаморфоза гусениц, а значить и фотопериодических условий развития в гусеничной фазе.

Полученные данные указывают на то, что американская белая бабочка относится к третьей группе — это виды с *промежуточной качественной ФПР и инвертированной количественной реакцией*, создающей достоверную прибавку веса в длиннодневных условиях по сравнению с короткодневными условиями. Но при этом весовые показатели при 16-24 ч. фотопериодах достоверно отличаются, а именно выявленная несогласованность между количественной и качественной ФПР нарушается в 16-24 ч режимах.



Примечание: условия содержания гусениц в природных вариантах(контроль)— длина дня 14 ч.46 мин.-14 ч.33 мин., влажность воздуха 55-70%, температура  $29-31,4^{\circ}$ С и соответственно,12 ч.23 мин.-10ч.03', 75-85% при температуре  $18-20^{\circ}$ С.

Учитывая примечание авторов (*Тыщенко*, *Гасанов*, *1983*) о возможности дополнения таблицы новыми примерами, полученные кривые для американской белой бабочки следует считать одним из видовых разнообразий проявления количественной  $\Phi$ ПР, регулирующей вес куколок у чешуекрылых.

Очень часто фотопериодическая реакция сохраняет свое действие, и после наступления диапаузы, хотя обычно в измененном виде. Эта реакция (в сочетании с температурой воздуха) в природных условиях определяет длительность и время прекращения диапаузы летнего типа, а в областях с теплой зимой как в Азербайджане (10-15°C) – и зимней диапаузы (*Tauber, Tauber, 1976*). Ряд авторов (*Hadek,1971,1974, 1977; Hadek, Ruzicha, 1979*; *Krehan, 1970*) указывают также на то, что фотопериодическая чувствительность сохраняется даже после зимовки и реактивации. В этих случаях фотопериод определяет время весеннего выхода из диапаузы и может влиять на дальнейшую судьбу перезимовавшего поколения.

Таблица2 (a) Влияние разных фотопериодов на физиологические показатели *Hyphantria cunea* в процессе диапаузного развития

Дата метаморфоза	Вес куколок, мг		Дата лета	T		
	До диапаузы	во время диапаузы	бабочек	Плодовитость бабочек, на 1 самку, шт		
Летняя диап	ауза (28.07-21.	08):дл.св.дня 14ч	и46'-14ч33',вл.55-70%	, темп. 29-31°C		
Контроль:				отложенные: 126,2±5,12		
гибель 12,5% 25.06-2.07	97,9 <u>+</u> 3,7	45,2 ± 0,15	7.07 – 22.08	неотложенные: 645,2 <u>+</u> 14,2		
P<0,05 О часов света (гибель – 0,5%)						
9.08	78,5 <u>+</u> 2,0	72,0 <u>+</u> 3,1	22.08	отложенные: 532,0 <u>+</u> 10,0 неотложенные: 25,0 <u>+</u> 0,08		
	P<0,05	8 часов света (г	ибель – 7,1%)			
10.08	92,0 <u>+</u> 0,07	46,0 ± 0,87	22.08	отложенные: $322,0\pm7,1$ неотложенные: $19,0\pm0,05$		
P<0,001 12 часов света (гибель – 30%)						
4.07	155,0 ± 3,12	150,0 ± 1,9	7. 09	отложенные – нет, неотложенные: $350,0 \pm 11,5$		
	P<0,05 1	4 часов света (ги	ибель — 8,3%)			
2.07	140,6 ± 5,3	135,1 ±1,2	26.08	отложенные: $199,0 \pm 2,78$ неотложенные: $250,0 \pm 7,7$		
	P<0,05	16 часов света (г	ибель – 0%)			
15.08	122,0 ± 1,9	117,4 ± 1,3	25.08	отложенные: $85,0 \pm 0,33$ неотложенные: $614,5 \pm 5,9$		
P<0,05 24 часов света (гибель – 9,1%)						
12.08	129,4 ± 6,8	112,7 ± 9,1	22.08	отложенные –нет, неотложенные: $535,0 \pm 11,5$		

Т а б л и ц а 2 (б) Влияние разных фотопериодов на физиологические показатели *Hyphantria cunea* в период диапаузного развития (p<0,05-<0,001)

Варианты	Дата и процент	Вес кун	Дата лета весенних				
Барианты	метаморфоза	до диапаузы	во время диапаузы	бабочек			
Зимняя диапауза(29.11)—дл.св.дня 12ч.23'- 10ч.03',влаж.75-85%,темп.18 <sup>0</sup> C							
контроль- природные	19.09 (100%)	139,3 ± 10,5	$128,3 \pm 5,8$	20-28.04			
0 часов света	15.09 (35,0%)	40,0 <u>+</u> 0,6	31,0 <u>+</u> 0,08	-			
8 часов света	10-16.09 (100 %)	91,7 <u>+</u> 1,1	61,7 <u>+</u> 0,13	16.06			
12 часов Света	28.09 (50 %)	115,6 <u>+</u> 6,0	88,6 <u>+</u> 1,7	5-10.05			
14 часов Света	18.09(95,0%)	137,5 <u>+</u> 6,9	98,5± 0,78	28.04			
16 часов Света	20.09 (10,0%)	155,0 <u>+</u> 12,0	58,1±1,54	-			
24 часов Света	26.09(9,8%)	140,0 <u>+</u> 7,2	49,9 ± 1,0	-			

Поэтому эти реакции должны приниматься во внимание при анализе диапаузного и постдиапаузного периодов годового цикла вредителя.

В наших исследованиях были учтены также влияния разных фотопериодов на метаморфоз особей до диапаузного и постдиапаузного периодов(табл.2 а,б). В результате было установлено, что фотопериодический фактор может влиять на дату метаморфоза в куколочную фазу у американской белой бабочки только при очень высоких скачках среднесуточной температуры воздуха (25-31, $^{4}$ C), влажности – 55-75% (июль, август). По сравнению с контрольным вариантом в опытных режимах метаморфоз задерживается –

круглосуточное освещение на 7-16 дн., 8ч – 8-15 дн., 12ч – 9 дн., 16 ч – 10-12 дн. И при круглосуточной темноте на 10-17 дней (исключение составляет 14 часовой режим) (табл.2а).

При среднесуточной температуре 18-20<sup>0</sup>C и влажности 75-85% (ноябрь) разница между контрольным и опытными вариантами существенно сократилась, в таких фотопериодах как 12, 14 и 16 часов дата метаморфоза была идентичной (табл. 26).

Вышеуказанные результаты убедительно указывают на то, что такие процессы как линька и метаморфоз гусениц непосредственно находятся под контролем температурного фактора (в сочетании с оптимальной влажностью воздуха). В частности, на примере американской белой бабочки подтверждается закономерность – высокая температура (29-31°C) после окукления гусениц активизирует развитие и снижает процент диапаузы (рис.12 – летняя диапауза), тогда как ее понижение (18°C) действует ингибирующим образом, увеличивает процент диапаузирующих куколок (рис.12 – зимняя диапауза).

Другим количественным проявлением фотопериодических реакций в наших исследованиях следует считать изменение веса куколок во время диапаузы, лет и плодовитость бабочек. Было установлено, что максимальный процент диапаузирующих куколок в летний период соответствует 14 -часовому фотопериоду (качественная реакция), но при этом продолжительность диапаузы в разных фотопериодах бывает различной (количественная реакция): по сравнению с вариантом контроль-природа (14 ч.46'-14 ч 33') – 24 дня, в опытных - продолжительность диапаузы при длиннодневных фотопериодах соответствовало - 12 ч – 41 дн., 14 ч – 29 дн., 16 ч – 28 дн. (табл.2 а).

Во время прохождения зимней диапаузы короткодневный фотопериод (контроль 10 ч 03 мин., опыт – 8 ч) вызывает диапаузу у 100% особей, а процент и продолжительность диапаузы в других вариантах сильно варьирует. Несмотря на то, что куколки из осеннего материала на 3-е сутки после окукления гусениц во всех вариантах были переведены на идентичные с контролем условия содержания (природное освещение при температуре 11-18°C), наиболее интенсивное снижение веса во время зимней диапаузы было отмечено в длиннодневных фотопериодах (количественная реакция) – 16 ч (62,5%) и 24 ч (64,4%) р<0,05-<0,001 (табл.2 б). В опытных вариантах 0, 16, 24 ч лет весенних бабочек не был отмечен, а при фотопериодах задержка лета соответствовала 8ч – 49 дн. и 12 ч - 7-12 дн.

Известно, что под контролем количественной реакции находится и плодовитость бабочек. Было установлено, что при короткодневном режиме (8ч - 322,1 $\pm$  7,1 мг) и круглосуточном освещении (532,0 $\pm$ 10,0 мг) отложенных яиц намного выше, чем в длиннодневном фотопериодах. А при 12 часовом режиме и круглосуточной темноте

полностью отсутствует кладка, хотя в овариоллах были обнаружены в значительном количестве оформленные яйца. Значить, фотопериод в период развития куколок американской белой бабочки после летней диапаузы одновременно не влияет на скорость развития имаго и на процесс яйцекладки: по сравнению с контролем в развитии и дате лета бабочек резких различий не было обнаружено. Тогда как количество отложенных и неотложенных яиц изменяется в зависимости от различия освещенности во время содержания особей.

Учитывая то, что формирование и развитие яиц у американской белой бабочки происходит на стадии куколки, а фотопериодическая чувствительность свойственна гусеничной фазе в онтогенезе данного вредителя, вероятно 12 часовой режим (смертность 30%) в сочетании с высокой температурой (29-31,4°C) отрицательно воздействует на развитие бабочек и соответственно на процесс яйцекладки. Если проанализировать все вышеуказанные показатели количественной реакции в 12 часовом режиме – летний период: во время прохождения диапаузы вес куколок снижается всего на 3,2% (ингибирующее действие на обменные процессы в период диапаузного развития), смертность особей –30%, задержка лета бабочек на 16 дней и нарушение яйцекладки – можно прийти к такому выводу, что этот фотопериод (в условиях Баку-Апшерона –сентябрь месяц) при высоких температурах не благоприятно воздействует на развитие и размножение американской белой бабочки.

Трудно высказать обоснованные суждения о причинах и адаптивном значении такого разнообразия количественных ответов на действие фотопериода. Регуляция сезонного цикла американской белой бабочки в условиях Баку-Апшерона основана на сезонной системе специфичных фотопериодических адаптаций, и количественные реакции могут, определять возможность перезимовки куколок или не подготавливать зимнюю диапаузу, наступление которой определяется качественной ФПР.

Полученные данные могут быть использованы в области прогнозирования развития американской белой бабочки, но с учетом разработки правильных подходов, осуществление которых зависит от надежности метеорологических прогнозов.

## I.3. Особенности фотопериодических адаптаций у насекомых, имеющих летнюю диапаузу

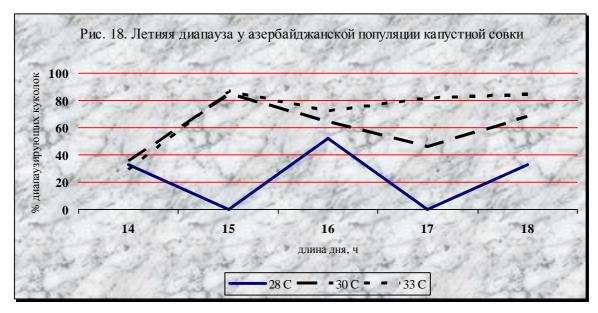
Летняя диапауза обеспечивает экстивацию (летовку), под которой следует понимать летний покой, отделенный от зимовки и весенним, и осенним периодами активности развития или размножения. Летняя диапауза исходно служит для переживания знойной и засушливой части лета, и особенно обычна в аридных зонах. У некоторых насекомых летняя диапауза без осенней активации может переходить в зимнюю диапаузу, и заканчиваться весной. По классификации М.И. Фальковича (1979) этот тип относится к летне-зимней диапаузе. Некоторые насекомые могут также характеризоваться более, чем одним типом диапаузы, т.е. им свойственна как зимняя, так и летняя диапауза.

У совок — капустная, большая ленточная, корневая и табачная, наряду с зимней диапаузой существует и летняя диапауза (*Ахмедов, 1988*). Наблюдения показали, что при относительно высоких температурных условиях (28, 30°C) и длиннодневных фотопериодах (16, 18 ч) развитие этих видов завершается летней диапаузой. Популяциям капустной совки (*Barathra brassicae L.*) из Европы и северной Японии свойствен длиннодневный тип реакции с зимней диапаузой. Южные японские популяции наряду с длиннодневной имеют также и короткодневную реакцию с летней диапаузой, причем по мере продвижения на юг роль короткодневной реакции возрастает, и у южной популяции сохраняется лишь этот тип реакции (*Masaki*, 1956 a,b; 1980).

Летняя диапауза отмечена также у французских популяций капустной совки (*Mamestra brassicae L., M. oleracea L.*). У этих видов большой процент летней диапаузы (69,0-47,0% соответственно) наблюдается у куколок, развивающихся в районах с более жарким летом. Однако куколки, развивающиеся в районах с более прохладным летом, процент летней диапаузы снижается.

В Азербайджане в районах с жарким летом (Хачмасский, Дивичинский, Масаллинский, Ленкоранский, Астаринский, а также Апшеронский полуостров) капустная совка имеет четкую летнюю диапаузу. Опыты по изучению особенностей летней диапаузы у капустной совки проводились в условиях 28, 30, 33°C (рис.18). При температуре 30-33°C и 15-часовом фотопериоде количество диапаузирующих особей достигало до 84,5-86,5% соответственно. Удлинение светового дня до 16-18 ч удерживали это состояние при всех исследуемых температурах. При температуре 33°C и 16, 17-часовых фотопериодах высокий процент диапаузирующих куколок сохранялся, а при 18-часовом режиме количество диапаузирующих особей возрастал. Снижение температуры приводило уменьшению

процента диапаузирующих куколок, но при этом изменялась кривая (30-33<sup>0</sup>C) при 16-18часовом режимах (рис.18).

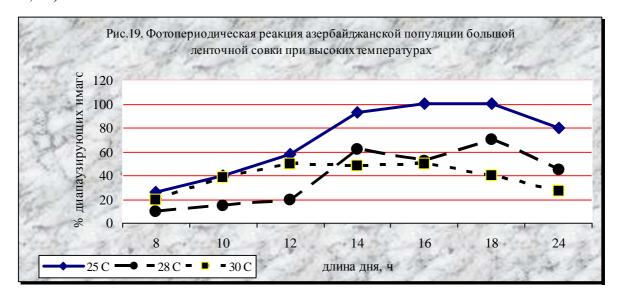


Наличие летней диапаузы капустной совки в равнинных районах с жарким климатом обеспечивает сохранение популяции в неблагоприятные для жизнедеятельности периоды. Эти экспериментальные данные по влиянию высоких температур в условиях разных фотопериодов вполне согласуются с результатами фенологических наблюдений (Кулиева, 1999).

По данным Р.М. Ахмедова (1988) большая ленточная совка (*Triphoena pronuba L.*)в Ленкоранской зоне Азербайджана вредит в осенний (сентябрь, октябрь) и весенний (апрель, май ) периоды, становятся массовыми и приносят ощутимый ущерб ранним и поздним сортам капусты. У южной популяции большой ленточной совки длительность летней диапаузы в естественных биоценозах составляет около трех месяцев (июнь, июль, август).

Наблюдения показали, что в природе лет бабочек большой ленточной совки происходит в мае, июне, сентябре-октябре, а в июле и августе лет имаго отсутствует. Исчезновение бабочек на эти два месяца позволяет предполагать существование летней диапаузы у этого вредителя. Для уточнения наличие летней диапаузы у ленточной совки были поставлены опыты с особями, впадающими в летнюю диапаузу (*Ахмедов*, *1988*). Яйца вредителя переносились в условия 25, 28, 30°C и фотопериоды – 8 – 24 часов света в сутки. Полученная фотопериодическая реакция убедительно указывала на то, что снижение процента диапаузирующих особей происходит в условиях коротких фотопериодов и

круглосуточном освещении. При  $25^{0}$ С в условиях 8-часового фотопериода диапаузирующих имаго составляет 26,0%. Дальнейшее повышение температуры до 28 и  $30^{0}$ С наблюдалось ослабление тенденции к диапаузе в левой и правой частях кривой (рис. 19). Результаты экспериментов показали, что фотопериодическая реакция большой ленточной совки имеет короткодневный характер. Наиболее четкая ФПР наблюдается при  $25^{0}$ С. Интересные данные по ФПР, характеризующие летнюю диапаузу у большой ленточной совки, получены при 28 и  $30^{0}$ С. Максимум диапаузирующих имаго при обеих температурах наблюдался при 14 – часовом фотопериоде ( соответственно 62,0 и 48,0%) и при 18-часовом освещении (70 и 40,0%).



Для середины лета в Азербайджане характерна длина дня, равная 15.03' и индуцирующая наиболее высокий процент диапаузирующих бабочек. Возникающая при 13-часовом фотопериоде диапауза свидетельствует о прочной летней диапаузе, а при 18-часовом освещении максимальное количество диапаузирующих имаго может иметь адаптивное значение на севере ареала большой ленточной совки.

В летний период в Азербайджане в период 15-часового освещения влажность воздуха понижается до 15-20%, а дневная температура варьирует между 30-35°С. Возникающую диапаузу при температуре 25°С хотя и можно рассматривать как адаптацию для перенесения неблагоприятных гидротермических факторов, но при этом ослабление тенденции к диапаузе с повышением температуры следует объяснить условиями реактивации. Эти данные убедительно указывают на то, что у большой ленточной совки как у моноциклического вида,

процесс реактивации зависит не только от продолжительности светового дня, а также в значительной мере от температуры.

В условиях Азербайджана табачная (Agrotis obesa Boisd.) и серая корневая (Agrotis vestigialis Hufn.) совки в основном распространены в районах Большого и Малого Кавказа (Кусарский, Хачмасский, Шекинский, Белоканский и др.), а также в условиях Апшеронского полуострова. Эти совки моноциклические виды и являются полифагами. Имеется значительное количество работ, характеризующие экологические особенности этих видов (Данилевский, 1956; Кожанчиков, 1956, 1959; Яхонтов, 1964; Алиев, 1976; Гусейнов, 1982).

Экспериментальные данные, касающиеся фотопериодической реакции при высоких температурах для обеих видов представлено на рисунке 9 (А,Б). Результаты опытов (рис.9,А) показали, что табачная совка в условиях Азербайджана имеет четкую летнюю диапаузу, которая индуцируется увеличением светового периода суток. При этом 100%-ная летняя диапауза у гусениц V-VI возрастов в природе наблюдается в третьей декаде июня – в период максимальной освещенности (15 ч 03 мин) и высоких дневных температур, доходящих до 30...36°CA также минимальной влажности воздуха 15-20%. Выявленную закономерность фотопериодической реакции у табачной совки следует рассматривать как адаптацию гусениц к перенесению неблагоприятных условий и сохранению потомства, а также как свидетельство моновольтинности этого вредителя в природе.

Фотопериодическая реакция серой корневой совки позволяет охарактеризовать условия летней диапаузы (рис.9, Б). При относительно высокой температуре  $20^{0}$ С и фотопериодах 10-12 ч и 16 ч возникает 100%-ная диапауза гусениц. Однако повышение температуры с 20 до  $25^{0}$ С снижает количество диапаузирующих гусениц в условиях короткодневных фотопериодов (85,0-93,0% соответственно), а длиннодневный фотопериод вызывает 100%-ную диапаузу.

При 28°C характер ФПР сохраняется. Количество диапаузирующих гусениц при 10-часовом освещении составляет 64,5%, 12-часовом 80,0%, а при 16-часовом достигает 90,5%. Эти данные доказывают, что корневая совка, как и табачная, имеет летнюю диапаузу, которая в естественных условиях регулируется изменениями длины дня (рис.9, Б). Наблюдения в природных условиях подтверждают, что наступление диапаузы у гусениц корневой совки начинается в середине весны (20 мая), а 100%-ная диапауза возникает уже в первой декаде июня. Эти данные убедительно указывают на адаптивное свойство корневой совки к условиям степной зоны. Повышение температуры и удлинение светового дня в начале летнего периода способствует формированию летней диапаузы.

Отмеченные изменения для вышеописанных совок подтверждают тот факт, что для моноциклических видов в условиях Азербайджана свойственна сложная система экологических адаптаций, которая регулируется изменениями длины дня и температуры.

В результате фенологических наблюдений было установлено, что американская белая бабочка *Нурhantria cunea Drury*. в условиях Баку-Апшерона развивается в 2,5 поколениях - до конца куколочной фазы, ушедших на зимнюю диапаузу и зимовку. Причем, первые куколки III поколения были получены 19.09. (весом 101-122 мг). У 90% гусениц была отмечена фаза предкуколки, т.е. шла подготовка к массовому окуклению 23.09. - вес предкуколок достигал до 139 мг, а после окукления до 163 мг. В результате настоящих исследований было также выявлено, что наряду с зимней диапаузой для данного адвентивного вида в условиях Баку-Апшерона свойственна также и летняя диапауза (39,1%) (*Кулиева*, 2006).

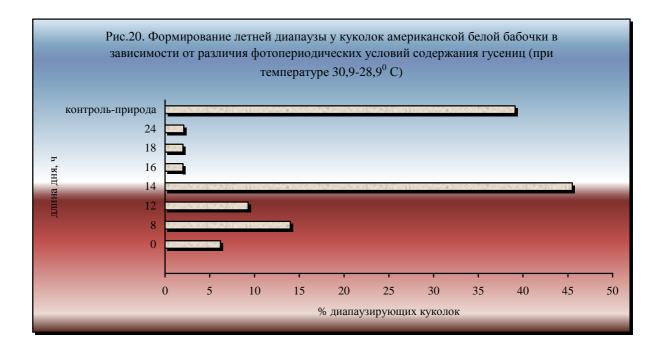
В результате экспериментального анализа было выявлено, что у апшеронской популяции АББ летняя диапауза длится с 24.07 до 21.08 при экологических условиях – **начало:** среднесуточная температура воздуха  $31,4^{\circ}$ С, длина светового дня – 14 ч.46 мин., влажность – 65-75%; **конец:** среднесуточная температура воздуха –  $26,4^{\circ}$ С, длина светового дня – 12 ч 55 мин., влажность – 50-60%

Данные, полученные нами (2004-2005 гг.) по количественным проявлениям фотопериодизма, подтверждают возникновение летней диапаузы при таких сочетаниях экологических факторов (рис.20, табл. 3).

Температура и свет как основные экологические факторы, регулирующие жизненный цикл насекомых в природе, действуют одновременно. Результаты настоящих исследований указывают на то, что в развитии АББ особый интерес представляют физиологические изменения, протекающие на стадии куколки, так как они приводят к полному метаморфозу гусениц в имаго. Эта стадия определяет плодовитость данного вредителя, а физиологические особенности на гусеничной фазе предопределяют состояние последующих фаз развития. При этом размеры и весовые показатели, как важные компоненты сезонно-циклических адаптаций, заслуживают особое внимание. Кроме того, об энергии окислительных процессов на фазе куколки можно судить, изучая снижение массы при их развитии в течение всей фазы при различных фототермических условиях.

Поскольку насекомые на фазе куколки используют резервные вещества, накопленные на фазе гусеницы, у куколок наблюдается значительная потеря массы. Обычно по динамике веса и

интенсивности поглощения кислорода определяют физиологическое состояние особей (Кожанчиков, 1961; Киреева-Золотоверхая, 1967).



На таблице 3 представлены результаты исследований по влиянию длины дня и изменчивой температуры на физиологическое состояние куколок американской белой бабочки. По динамике изменения массы куколок в контрольном варианте (природное освещение-14ч.33мин.,  $20\text{-}25^{\circ}\text{C}$ , влажность — 60-75%) следует, что для активного периода развития этой фазы характерен V-образный тип изменений (11.07). В отличие от активно развивающихся особей (I группа) — 60-9%, у 39-1% (II группа) было отмечено пассивное развитие: этот период характеризовался постепенными снижениями массы куколок. Было установлено, что начиная с 24.07 по 21.08 вес куколок во второй группе оставался неизмененным (45-0-0-0-5). Лет бабочек из куколок, находящихся в летней диапаузе, был отмечен 22.08 (16-7%). Причем из них 33-3% не вылетели — эти куколки ушли на зимнюю диапаузу(начиная с 2.09.05 по 29.11.05 их масса снизилась на 73-3%), а затем на зимовку (таблица 2). Смертность куколок в контрольном варианте составила 12-5% (*Кулиева*, 2006 a, 6)

Выявленная закономерность снижения массы по дням развития куколок американской белой бабочки в наших исследованиях не была установлена для опытных вариантов. А именно, во всех опытных вариантах (даже при 14-часовом режиме) сохраняется

закономерность снижения массы куколок по нисходящей кривой. Отличаются опытные варианты между собой лишь тем, что максимумы и минимумы интенсивности снижения массы не всегда совпадают по дням развития (табл.3). Эту разницу следует объяснить разной продолжительностью развития куколок в обеих группах при разном освещении.

При сравнении экспериментальных данных опытных вариантов с контрольным было выявлено, что минимальное снижение массы куколок происходит в режиме круглосуточного освещения –  $31,0\pm0,20$  (табл.3).

Наблюдения показали, что фототермические условия влияют на физиологическое состояние куколок: длительность освещения и высокая температура (вторая декада июля) определяют процент смертности особей. Повышение температуры до  $29-31^{0}$ С в опытных режимах освещенности повлияло на процент выживаемости куколок: наиболее высокая смертность была отмечена в 12-часовом режиме – 30%. Сопоставление этих данных с другими опытными вариантами позволяет сделать такое заключение, что не высокая температура ( $31,4^{0}$ С), а длительность освещения и влажность (60-75%) в период развития гусеничной фазы определяют благополучие процесса окукления. Наиболее благополучными условиями для выживаемости куколок являются – 16 ч. света (смертность 0%), оптимальная влажность воздуха 60-75%.

Как видно из результатов, с увеличением длительности освещения повышается интенсивность снижения массы – это связано с повышением обмена веществ, что приводит к использованию большого количества резервных веществ, отложенных в тканях куколок.

Таким образом, летняя диапауза формируется в условиях высокой температуры (в пределах 29-31,4  $^{0}$  C), а процент диапаузирующих куколок изменяется в зависимости от времени окукления и фотопериодических условий содержания гусениц.

У апшеронской популяции летняя диапауза формируется у куколок, окуклившихся в первой декаде июля — при условиях 14 ч.46 мин., температуре 31,4 °C, влажности 65-75%. Процент оставшихся куколок с летней диапаузы на зимнюю наиболее высок в контрольном варианте(природа) и 14-часовом режиме —33,3%. Поэтому при определении количества зимующего материала американской белой бабочки следует учесть процент куколок, оставшихся с летней диапаузы на зимнюю.

Таблица 3 Влияние длины дня и изменчивой температуры на массу и формирование летней диапаузы у куколок американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury*.

Длина дня, часы	Кол-во куколок, шт	Масса куколок, в мг-ах	Летняя диапауза, %	% диапаузирующих куколок, оставшихся с летней на зимнюю	Дата лета бабочек
Контрольприродное освещение	50	(лет 7.07-87,5%) 2.07-окукление 2.07- 149,8±7,2 5.07- 151,0±9,3 7.07- 135,0±5,8 (лет – 50%) 11.07-151,2±4,0 14.07-111,9±10,7 20,07-109,3±6,6 24.07-97,9±3,7 (начало диапаузы) 28.07-21.08-45,2±0,15 (лет 16,7%) 24.08-2.09-45±0.5 4.09-23.09-40,5±1,7 14.10-34,0±2,0 29,11-33,1±0,07	39,1	33,3 Смертность – 12,5%	22. 08
0 ч (полная темнота)	25	9.08-окукление 12.08-153,8±7,5 15.08-150,5±2,2 18.08-137,5±7,3 22.08-82,7±3,2 (лет 50%) 26.08-78,5±2,0 (50% ушли на зимовку; из окуклившихся 15.08 80% - ушли на зимовку 30.08-72,0±3,1 7.09- 70,0±2,5 12.09-23.09-66,0±3,5 14.10-67,0±1,6 26.10-58,5±1,6 29.11-40,0±0,6	6,2	20,0 Смертность – 0,5%	22. 08

8 ч	25,0	10.08-окукление 12.08-140,0±3,0 15.08-136,3±0,25 18.08-125,8±3,9 22.08-110,2±0,48 (лет – 50%) 26.08-92,0±0,07 30.08-46,0±1,1 4.09-42,0±0,62 7.09-39,0±0,05 12.09-23.09-46,0±0,87 14.10-46,0±1,1 26.10-46,0±1,5 29.11-46,0±0,87	14,0	17,9 Смертность – 7,1%	22.08
12 ч	25,0	4.07-окукление 7.07-159,0±4,1 11.07-150,5±3,6 14.07-154,0±3,3 20.07-154,3±0,91 24.07-155,0±0,14 28.07-150,0±2,7 31.07-150,0±3,8 3.08-151,0±5,7 8,08-151,0±8,3 18.08-150,0±7,1 21.08-141,0±3,9 26.08-132,0±5,5 30.08-127,0±4,9 4.09-115,6±6,0 (100%лет)	9,3	0,0 Смертность – 30,0%	07. 09
14 ч	25,0	$2.07$ — окукление $2.07$ — $146,0\pm5,7$ $5.07$ — $143,2\pm3,8$ $7.07$ — $139,0\pm1,4$ $11.07$ — $140,6\pm8,3$ $14.07$ — $136,7\pm5,1$ $20.07$ — $137,6\pm0,97$ $24.07$ — $135,1\pm1,2$ (лет — $16,7\%$ ) $28.07$ — $135,2\pm2,0$ $31.07$ — $133,4\pm3,6$ $3.08$ — $137,0\pm2,5$ $8,08$ — $136,2\pm3,1$ $18.08$ — $135,7\pm0,75$	45,5	33,3 Смертность – 8,3%	26.08

		21.08-131,8±5,0 26.08-133,8±0,91 30.08-130,3±2,7 (4.09-лет 25%) 4.09-112,3±1,22 12.09-97,0±1,5 (15.09-лет 33,3%) 23.09-83,5±3,3 14.10-37,5±0,5			
16 ч	25,0	$26.10-36,5\pm1,1$ $29.11-37,0\pm1,9$ $15.08$ -окукление $18.08-147,4\pm1,3$ $22.08-128,5\pm1,2$ (лет – 50%) $26.08-128,2\pm1,6$ $30.08-57,0\pm0,14$ (лет-37,5%) $4.09-51,0\pm0,02$ $7,09-48,0\pm0,02$ $12.09-23.09-47,0\pm0,2$ $14.10-45,0\pm0,17$ $26.10-55,0\pm0,61$ $29.11-53,0\pm0,7$	2,0	12,5 Смертность – 0,0 %	25.08
24 ч	25,0	25 12.08-окукление(10%) 15.08-129,4±6,8 18.08-121,4±1,9 22.08-112,7±9,1 (лет – 87,5%) 24.08-85,0±2,70 26.08-46,0±0,05 30.08-36,5±0,09 2.09- 36,0±0,17 7.09- 31,0±0,55 12.09-31,0±0,55 12.09-31,0±0,10 23.09-31,0±0,20 14.10-40,0±0,08 26.10-40,0±0,61 29.11-39,0±0,70	2,1	12,5 Смертность – 9,1%	22.08

Среди возможных факторов, индуцирующих диапаузное состояние у насекомых, можно в первую очередь, назвать сезонное изменение длины дня. Поэтому мы попытались в настоящей работе выяснить роль этого фактора ранее отмеченного у апшеронской популяции желтой луговой пяденицы состояния физиологического покоя в летний период

у 30% куколок первых двух природных поколений. Результаты этих опытов представлены на таблицах 4, 5 (Кулиева, 2010).

Как видно из данных на таблице 4, индукция летней диапаузы было характерно только для куколок, развивающихся на природе, контроль – II. В этот период (начиная с 19.07 по 1.08) отмечается снижение массы куколок на 13,1% и лет из 15-20% особей 3.08. В контрольном варианте наряду с диапаузирующими куколками, лет бабочек (всего у 10%) был на 10 дней раньше отмечен у 45% активных куколок (табл.4).

Обычно летняя диапауза формируется при высоких температурах более  $28, 30^{\circ}$ С и длиннодневных фотопериодах 14-18 ч. Это состояние наиболее выражено у американской белой бабочки и капустной совки азербайджанских популяций, причем, данные лабораторных опытов в условиях изменчивой температуры и фотопериода вполне согласовались с результатами фенологических наблюдений (*Кулиева*, 2006, a, б).

В настоящих исследованиях как в контроле – I (идентичные с опытными вариантами гигротермофильными условиями, но с природным освещением), так и в опытных вариантах обнаружить индукцию диапаузы не удалось, в частности из отмеченных для 4 часового режима 95% диапаузирующих куколок лета бабочек не произошло и все куколки остались на зимовку (смертность – 0,5% во время метаморфоза).

Таким образом, полученные результаты убедительно указывают на то, что сезонное развитие исследуемых видов *Noctuidae*, *Pieridae*, *Arctiidae*, *Geometridae* контролируется не только реакциями на температуру и длину дня – индуктивными процессами, но и процессами, протекающими без внешней стимуляции – спонтанными.

Тесная связь с индуктивными процессами, с одной стороны, подтверждает принадлежность различных по проявлениям спонтанных процессов к единому классу явлений, но с другой стороны, эта связь дополнительно характеризует сами индуктивные процессы. Поэтому для понимания внутренних механизмов сезонного развития нужно уточнить, в чем именно эта связь выражается. Больше всего сведений касается спонтанных процессов, происходящих при диапаузе. Поэтому следующий анализ основывается на некоторых аспектах обменных процессов при различных физиологических состояниях.

Таблица 4 Фотопериодические условия формирования летней диапаузы у куколок апшеронской популяции желтой луговой пяденицы, *Tephrina arenacearia* 

Длина дня, часы	Масса куколок, мг	Летняя диапауза %	% диапаузирующих куколок, оставшихся с летней на зимнюю диапаузу	Смертность в % -ах	Дата лета бабочек
Контроль- І	17.07- единичное окук. 19.07 - 61,5 <u>+</u> 0,21 21.07 - 60,0 <u>+</u> 4,2	0	0	1,5	27.07(100%) первые яйца: 1.08
Контроль- II  (изменчивая температура 18,3-27,7° и влажность-50-75%)	$17.07 - 61,0\pm 3,3$ $19.07 - 59,5\pm 1,06$ (начало диапаузы) $21.07 - 51,7\pm 1,58$ $1.08 - 66,5\pm 3,3$ $5.08 - 60,0\pm 0,85$ $8.08 - 58,5\pm 0,001$ $13.08 - 58,0\pm 3,3$ $18.08 - 58,0\pm 3,9$ $22.08 - 57,5\pm 1,07$ $28.08 - 57,4\pm 3,3$ $9.09$ (зимняя диапауза)	30,0	10,0	25,1	из активных куколок: 23.07 (10%) первые яйца от ♀ 26.07 лет из куколок летней диапаузы: 3.08 (15-20%)
4	$13.07$ — единичное окук. $17.07$ — $78.4\pm2.33$ $19.07$ — $66.5\pm0.92$ $21.07$ — $66.0\pm4.50$ (начало диапаузы) $1.08$ — $61.5\pm0.64$ $5.08$ — $63.0\pm1.40$ $8.08$ — $63.0\pm2.20$ $13.08$ — $63.0\pm4.2$ $18.08$ — $63.0\pm4.2$ $18.08$ — $63.0\pm4.1$ $22.08$ — $63.0\pm4.1$ $28.08$ — $62.8\pm1.00$ $9.09$ — $57.0\pm3.1$ (зимняя диапауза)	95,0	95,0	0,5	-
12	$17.07$ — единичное окукл. с $19.07$ по $8.08$ : $58,0-57,0\pm0.001$ - $2.3$ $13.08-55,5\pm2,2$ $18.08-53,0\pm0,71$ $22.08-54,5\pm0,84$ $28.08-58,0\pm3,7$ $9.09-57,5\pm1$ (зимняя диапауза)	0	0	2,5	28.08 (50 %)
18	$14.07$ — единичное окукл. $17.07 - 55.0 \pm 3.1$ $19.07 - 48.0 \pm 1.5$	0	0	10,0	19.07 (90 %)

Примечание: в вариантах 8 и 24 часов: смертность во время метаморфоза - 100%.

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ NOCTUIDAE, PIERIDAE, ARCTIIDAE, GEOMETRIDAE

Изучение экологии диапаузы насекомых и значение фотопериодизма в качестве сигнального фактора, морфо-функциональное изучение рецепторов, воспринимающих происходящее в природе изменения (de Wilde, Stegwee, 1958; Novak, Slama, 1962; Slama, 1964; Беляева, 1966) и ответные реакции организма в виде нейросекреторных и гормональной деятельности (Wigglesworth, 1936; de Wide, 1965) позволило перейти к следующему этапу — изучению внутренних механизмов, регулирующих сезонную периодичность развития насекомых, следовательно прежде всего к изучению особенностей метаболизма, обусловливающих переход насекомого от состояния активной жизнедеятельности к состоянию физиологического покоя и поддерживанию этого состояния.

Эволюционное развитие насекомых, протекающее в условиях строго ритмичной смены дня и ночи в сезонной периодичности главнейших экологических факторов внешней среды, привело к тому, что периодичная смена условий вошла обязательным звеном в механизм этой регуляции, и сделалось необходимой для нормального прохождения биологических циклов.

В онтогенетическом развитии насекомых выявлена хорошо выраженная периодичность физиологических процессов. Многими исследователями было показано, что у различных видов наблюдаются закономерные периодические изменения интенсивности газообмена не только на разных стадиях развития, но и в пределах одной и той же стадии.

Резкое понижение интенсивности дыхания и дыхательного коэффициента у насекомых происходит с переходом в состояние диапаузы (Schneiderman, Williams, 1953). Глубина торможения метаболизма при наступлении диапаузы и на разных ее этапах неодинакова, в соответствии с ней меняется интенсивность газообмена и дыхательный коэффициент.

В настоящее время известно. Что на отдельных стадиях и этапах онтогенеза устойчивость насекомых к неблагоприятным воздействиям факторов внешней среды оказывается во много раз более высокой, чем у других (Bodine, Boell, 1937; Родионова, 1961; Тилавов, 1967, 1969; Ушатинская и др., 1971 и пр.). В связи с чем представляет собой интерес исследование некоторых эколого-физиологических процессов, в частности особенностей энергетического, белкового обменов, а также изменчивости в активности ключевых ферментов метаболизма y исследуемых видов при различных фототермопериодических условиях; ибо многообразие изменений, происходящих под влиянием факторов среды, не беспредельно, оно определяется внутренними возможностями реагирующего организма и всегда сводятся, прежде всего к изменению обменных процессов, в частности экологические к изменению интенсивности обмена веществ и энергии.

## **II.1.** Некоторые аспекты обменных процессов и ферментативной активности при различных физиологических состояниях

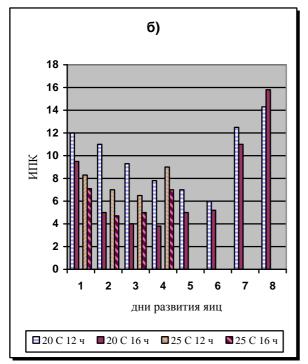
В процессе развития у всех до сих пор исследованных животных установлены различия в интенсивности дыхания. Однако вопрос о механизмах, обеспечивающих эти изменения и регулирующих дыхание, нельзя считать полностью решенным. Высказано предположение, что одним из основных регуляторов дыхания может быть система адениловые нуклеотиды (Зотин и др., 1967; Фаустов и др., 1968; Никольская, Радзинская, 1979).

Предположения и некоторые данные об участии адениловых нуклеотидов в регуляции дыхания встречаются во многих работах (*Никольская, Грудницкий, 1970; Радзинская и др., 1972; Радзинская, Никольская, 1972; Guillet,1973; Vuillaume, Dattee, 1980*). При этом следует отметить, что экологические аспекты энергетического обмена в этом плане не исследованы. В связи, с чем нам было интересно изучить некоторые аспекты энергетического обмена с учетом различия фототермических условий содержания отдельно взятых исследуемых видов (*Кулиева, 1992, 1999*).

Данные представленные на рисунках 21 (а, б) характеризуют изменения, происходящие в энергетическом обмене. Полученные результаты указывают на то, что интенсивность потребления кислорода (ИПК) и содержания АТФ в процессе онтогенеза у капустной, хлопковой совок и капустной белянки при различных фототермических условиях содержания изменяется по U-образной кривой. При фотопериодах 12 и 16 часов света ИПК у яиц постепенно снижается до определенного дня развития (у совок хлопковая – 4-5 дн., капустная – 5-6 дн.), после чего происходит повышение до момента вылупления (рис. 21 а, б).

Обратная зависимость между ИПК и уровнем АТФ отмечается независимо от условий содержания в период эмбрионального развития: происходит непрерывное снижение уровня АТФ с момента оплодотворения до вылупления гусеницы в 1,5 – 2,0 раза. Полученные данные свидетельствуют, что в первые дни развития яиц содержание АТФ значительно выше, и это характерно активно делящимся клеткам эмбриона (Зотин и др., 1967). Резерв АТФ постепенно расходуется в процессе дальнейшего развития эмбриона. Это указывает на накопление АТФ в процессе оогенеза (рис. 21 а,6; 22 а,6).

На рисунках 24-26 представлены данные по интенсивности потребления кислорода у исследуемых видов при разных фототермических условиях содержания (18, 20, 25°C и 12, 16 часов света в сутки). Результаты убедительно указывают на то, что в гусеничной фазе развития совок и белянки динамика ИПК изменяется независимо от условий содержания. Так, уровень газообмена у гусениц, достигающих максимального значения (от 1000 до 1200 мм³/г час) во время вылупления снижается по мере их роста от I до V-VI возрастов (рис.21, 22).



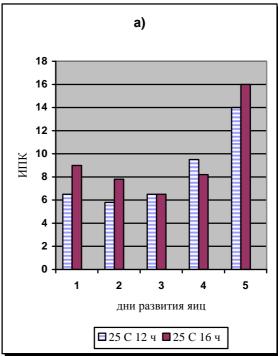


Рис.21. Динамика интенсивности потребления кислорода (мм<sup>3</sup>/ 100 яиц час) в период эмбрионального развития капустной при различных фототермических условиях (по: *Кулиева*, *Ахмедов*, *1988*): а) капустная совка, б) хлопковая совка

Как видно из рисунков 27-29 динамика содержания АТФ в гусеничной фазе развития совок и белянки при  $25^{0}$ С отличается от таковой при относительно низких температурах – 18,  $20^{0}$ С. Это различие наиболее ярко выражено при  $18,20^{0}$ С и 12-часовом режиме. У капустной совки, начиная со II возраста гусениц при  $18^{0}$  и 12 ч света, уровень АТФ непрерывно увеличивается до IV возраста, затем происходит значительное падение количества АТФ до конца данной фазы (рис. 27).

У хлопковой совки при относительно низкой температуре и 12-часовом режиме на протяжении всей гусеничной фазы наблюдается непрерывное увеличение уровня АТФ, а при

16-часовом фотопериоде начиная с IV возраста происходит в начале незначительное, затем резкое падение содержания АТФ (рис.29).

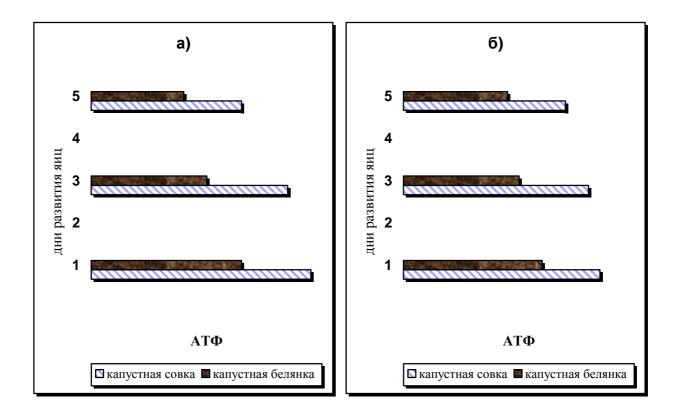


Рис. 22. Изменение содержания  $AT\Phi$  (мкмоль/50 мг сухой навески) в период эмбрионального развития у капустной совки и капустной белянки при  $25^{\circ}C$  16 ч (а) и  $25^{\circ}C$  12 ч (б)

Максимальное количество АТФ наблюдается лишь при 25<sup>0</sup> и 16-часовом режиме в конце гусеничной стадии развития совок и равно 0,163 – 0,165 мкмоль. При сопоставлении полученных экспериментальных данных для белянки и совок были установлены характерные различия в динамике содержания АТФ. А именно, у белянки в гусеничной фазе развития обращает на себя внимание определенная зависимость между уровнем АТФ и фотопериодическими условиями (рис. 28). Установленное резкое понижение уровня АТФ в определенном возрасте (IV) данной фазы при 25<sup>0</sup>C и 12-часовом фотопериоде не наблюдается при 16-часовом освещении (рис. 28). Далее, при 18<sup>0</sup>C и 12 ч на протяжении всей гусеничной фазы у белянки наблюдается непрерывное увеличение уровня АТФ до куколочной стадии. При этом следует отметить незначительное различие в динамике АТФ между 12 и 16-часовыми фотопериодами.

Как у совок, так и у белянки максимальное количество  $AT\Phi$  соответствует 16-часовому фотопериоду (100% активные особи) – 0,173 мкмоль (рис. 28).

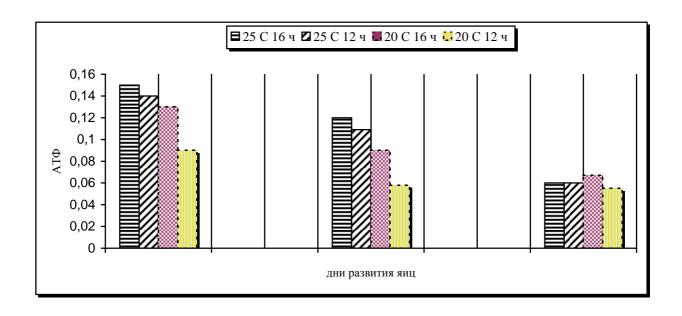


Рис. 23. Изменение содержания ATФ (мкмоль/50 мг сухой навески) в период эмбрионального развития у хлопковой совки при разных фототермических условиях

Из вышеописанных видно, что изменению фотопериодических условий среды наиболее чувствительна гусеничная стадия развития совок и белянки. Аналогичные эксперименты были поставлены и для куколочной стадии развития этих видов (*Кулиева*, 1992, 1999). Было установлено, что изменения в уровне газообмена у совок и белянки в период перестройки в куколочной фазе онтогенеза характеризуются в виде U — образной кривой. А именно, при короткодневном фотопериоде 12 ч (18, 25°C) в связи с наступлением диапаузы начиная с первого дня развития, дыхание постепенно падает достигая минимальных величин на 10-12-ые дни и к 18-му дню ИПК снижается до ничтожных значений и сохраняется на этом уровне длительное время.

В отличие от короткодневного фотопериода при длиннодневном режиме 16 часов света в сутки была получена иная картина, т.е. ИПК у куколок понижалось до определенного периода ( у совок 8-10дн., а у белянки 10,12 дн.), после этого вновь наблюдалось повышение интенсивности потребления кислорода, которая достигала максимума до вылета бабочек. При этом динамика АТФ в куколочной и имагинальной фазах развития у совок и белянки имела характерную черту изменения. В основном проявлялись количественные различия в содержании АТФ в зависимости от фототермических условий содержания особей.

Было установлено, что независимо от видовой принадлежности, в летний период уровень ATФ у бабочек в значительной степени снижается. Можно было заметить при этом, что количество ATФ независимо от температурного фактора при 16-часовом фотопериоде на

1,2 — 1,3 раза выше по сравнению с 12-часовым освещением. Причем, выявленная закономерность была зафиксирована и для стадий гусеницы и куколки.

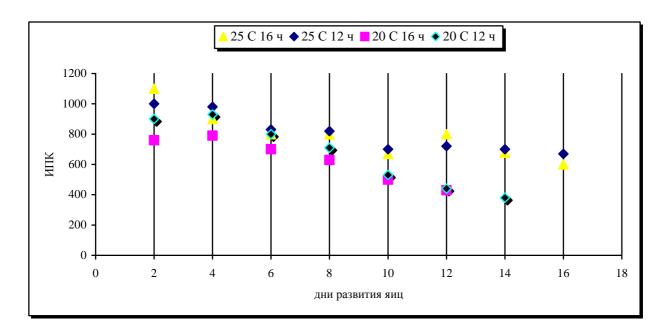


Рис.24. Динамика интенсивности потребления кислорода (мм $^3$ / г·час) в гусеничной фазе онтогенеза у капустной совки при разных фототермических условиях содержания (по: Абдинбекова др., 1984)

Выявленная приуроченность максимального содержания АТФ к длиннодневному фотопериоду объяснялось тем, что накопление АТФ в организме является фотозависимым процессом, зависящим от длины волны и фотопериода (*Vuillaume, Dattee, 1980*).

Результаты данных опытов позволили сравнить данные по ИПК и уровню АТФ у активно развивающихся и находящихся в диапаузогенном состоянии дневных (белянка) и ночных (совки) насекомых. Для этих видов свойственны определенные различия в биоэкологических и физиологических особенностях. Но единым для них является то, что короткодневный фотопериод (18,20°С и 12 ч света) для них является индуцирующим диапаузу (100%). Т.е. у этих видов длиннодневный тип ФПР, кроме того, у хлопковой совки факультативный тип диапаузы. Данные указывали на то, что газообмен в большинстве случаев сопровождается понижением уровня АТФ. У гусениц, развивающихся в диапаузогенном режимах, происходило снижение энергетического обмена и метаболизма. Понижение уровня в IV-V возрастах указывает на интенсивный биосинтез резервных веществ (белков, жиров), необходимых в состоянии диапаузы.

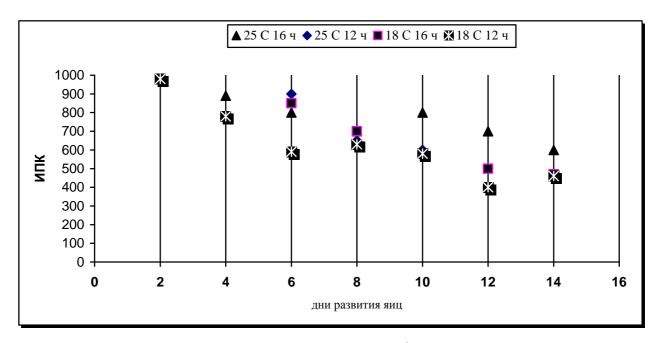


Рис. 25. Динамика интенсивности потребления кислорода (мм $^3$ / г·час) в гусеничной фазе онтогенеза у капустной белянки при разных фототермических условиях содержания (по: Абдинбекова и др.,1984)

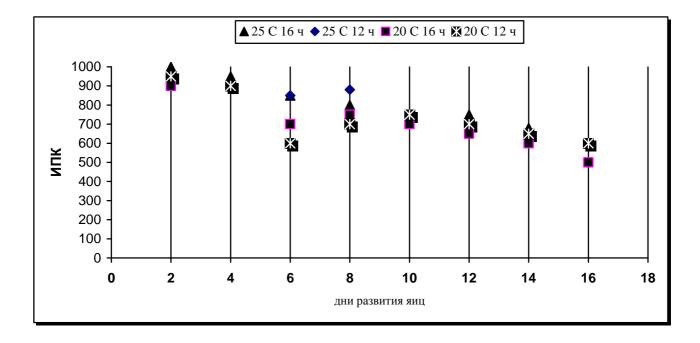


Рис.26. Динамика интенсивности потребления кислорода ( $\text{мм}^3/\text{г}\cdot\text{час}$ ) в гусеничной фазе онтогенеза у хлопковой совки при разных фототермических условиях содержания (по: *Кулиева*, *Ахмедов*, *1988*)

Литературные сведения также подтверждают связь между ИПК и АТФ с биосинтезом ДНК и белков (*Park, Yoshitako, 1970*). По данным Н.С. Никольской и В.А. Грудницкого (1970) синтез ДНК и белков тесно связаны с изменением содержания АТФ. Вероятно, система адениловые нуклеотиды — дыхание взаимосвязаны с процессами биосинтеза нуклеиновых кислот и белков.

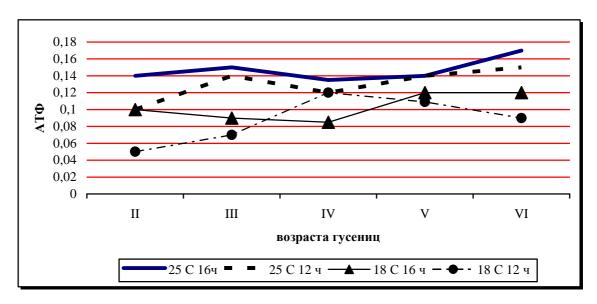


Рис. 27. Динамика содержания ATФ (мкмоль/50 мг сухой навески) в гусеничной фазе онтогенеза у капустной совки при разных фототермических условиях

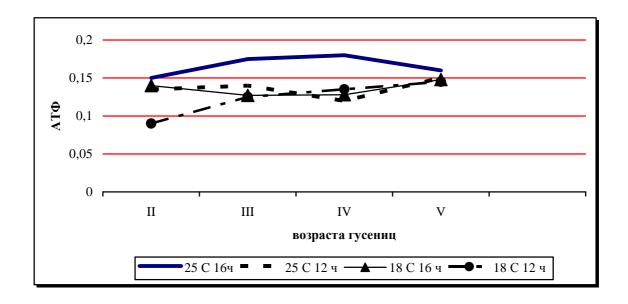


Рис. 28. Динамика содержания ATФ (мкмоль/50 мг сухой навески) в гусеничной фазе онтогенеза у капустной белянки при разных фототермических условиях

Для уточнения эколого-физиологической характеристики у исследуемых видов представляло немаловажный интерес выяснение взаимоотношений оксидативных и аноксидативных процессов метаболизма у насекомых с различными типами диапаузы (капустная совка, капустная белянка — устойчивая облигатная; хлопковая совка — факультативная) (Кулиева, 1999). Поэтому в качестве биохимического показателя аноксидативных процессов метаболизма на разных этапах и фазах онтогенеза у данных видов нами была выбрана сукцинатдегидрогеназа.

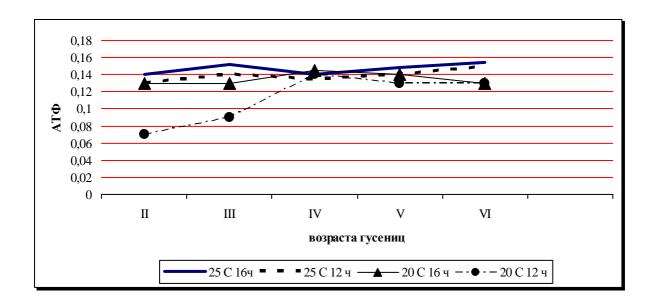


Рис. 29. Динамика содержания ATФ (мкмоль/50 мг сухой навески) в гусеничной фазе онтогенеза у хлопковой совки при разных фототермических условиях

На рисунке 30 представлены данные по динамике активности сукцинатдегидрогеназы в онтогенезе у активных (25°С 16 ч) и диапаузирующих (20°С 12 ч) особей хлопковой совки. Было установлено, что у активных гусениц хлопковой совки уровень сукцинатдегидрогеназы начиная со II по VI возраст, непрерывно снижается. Уровень этого фермента довольно высок (0,20 нмоль) во II возрасте гусениц. С переходом гусениц в состояние пронимфы происходит увеличение содержания сукцинатдегидрогеназы (СДГ) в 2,0-2,5 раза. У 2-дневных куколок активность СДГ достигает до 0,32 нмоль. Во второй половине куколочной стадии (гистогенез) активность СДГ увеличивается до 0,44 нмоль, а перед вылетом имаго значительно снижается (0,10 нмоль). Сразу же после вылета бабочек (у непитавшихся) активность фермента увеличивается в 4 раза. С началом питания, в течение первых суток имагинальной жизни активность фермента постепенно понижается до 0,15 нмоль.

Таким образом, обнаруженный характер изменения активности сукцинатдегидрогеназы указывает на преобладание оксидативных процессов метаболизма у хлопковой совки в период ее активной жизнедеятельности (гусеничная фаза), и снижение их роли в периоды относительного покоя (куколки, бабочки сразу же после вылета), когда преобладающими становятся аноксидативные процессы метаболизма.

В результате экспериментов было выявлено, что у хлопковой совки в диапаузогенном режиме активность СДГ претерпевает значительные изменения, связанные, прежде всего с состоянием диапаузы. Следует указать, что активность этого фермента достигает максимума у диапаузирующих куколок – 0,58 нмоль (рис.30).

Анализ полученных результатов показал, что при относительно низкой температуре и 12-часовом фотопериоде гусеницы в третьем возрасте менее активны, чем гусеницы четвертого и пятого возрастов. С шестого возраста активность сукцинатдегидрогеназы повышается до 0,45 нмоль.

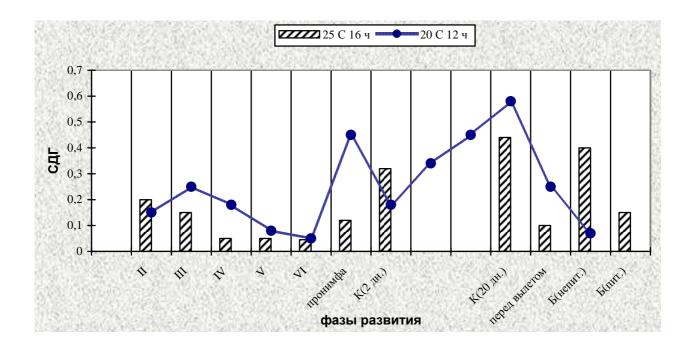


Рис. 30. Динамика активности сукцинатдегидрогеназы (нмоль сукцината/мин.на 1 мг белка) онтогенезе хлопковой совки *Heliothis armigera Hubn*. при разных фототермических условиях

В преддиапаузном состоянии происходит понижение активности СДГ, затем с наступлением диапаузы оно повышается и долго удерживается (20 дней) на высоком уровне. К концу (25-30 дней) данного состояния активность фермента снижается до 0,25 нмоль. Следовательно, с началом формирования и наступления диапаузы происходит постепенное подавление аэробных процессов и активация анаэробных.

Динамика активности сукцинатдегидрогеназы в сравнительном аспекте была изучена также у совок и белянки в «критические периоды» в гусеничной фазе. Эти периоды соответствуют в гусеничных возрастах — Pieris brassicae (V), Barathra brassicae (V-VI), Heliothis armigera (IV-V). Было установлено, что динамика СДГ (через 1, 24 и 48 часов) независимо от видовой принадлежности изменяется по U- образной кривой. А именно, в процессе развития определенного возраста в гусеничной фазе через 24 часа после линьки активность СДГ понижается у — капустной белянки до 7,1%, капустной совки — 1,8%, хлопковой совки — 14,9%, вновь увеличивается на 1,1-1,2 раза (Кулиева, 1999).

Известно, что метаболизм протекает во времени и пространстве, и когда длина дня становится больше или меньше необходимой для осуществления комплексов и циклов реакций, его составляющих, включаются компенсирующие ранее латентные реакции и тормозят прежние, осуществление которых при новых условиях сделалось невозможным. Поэтому изменение химических реакций организма, в данном случае у совок и белянки, связанные с фотопериодом определяют на каждом отрезке времени характер метаболических процессов и соотношение между оксибиозом и гидролизом.

Как фактическое подтверждение к вышесказанному можно привести интересные результаты, представленные на таблице 5, которые характеризуют изменение активности СДГ у совок и белянки в период формирования и прохождения диапаузы (18. 11 - 25.01). Для сравнения полученных экспериментальных данных в опыты были включены разные виды совок, отличающиеся друг от друга по виду и наличию диапаузы.

Таблица 5
Активность СДГ у куколок белянок (*Pieridae*) и совок (*Noctuidae*)в период формирования и прохождения диапаузы (18.11 – 24.01) (в 10-ти биохимических и в 3-х биологических повторностях)

	Гомогенизат			жировое тело	
Виды	преддиапауза	диапауза		диапауза	
		начало	конец	начало	конец
Pieris brassicae	3,53 <u>+</u> 0,02	3,91 <u>+</u> 0,18 P<0,001	2,85 <u>+</u> 0,05	3,34 <u>+</u> 0,11 P<0,001	2,80 <u>+</u> 0,14
Pieris rapae	5,31 <u>+</u> 0,24	4,68 <u>+</u> 0,21 P<0,001	3,15 <u>+</u> 0,05	4,43±0,15 P<0,05	2,95 <u>+</u> 0,23
Barathra brassicae	4,00 <u>+</u> 0,18	3,66 <u>+</u> 0,14 P<0,001	2,56 <u>+</u> 0,05	2,11 <u>+</u> 0,04 P< 0,001	2,39 <u>+</u> 0,01
Agrotis segetum	1,85 <u>+</u> 0,10	2,45 <u>+</u> 0,18 P<0,01	1,89 <u>+</u> 0,03	0,58 <u>+</u> 0,01 P<0,001	0,76 <u>+</u> 0,05
Phytometra gamma (зимовка 07.10)	1,79 <u>+</u> 0,01	2,35 <u>+</u> 0,11 P<0,001	2,08 <u>+</u> 0,04	1,58 <u>+</u> 0,005 P<0,001	2,00 <u>+</u> 0,15
Heliothis armigera	2,25 <u>+</u> 0,14	2,09±0,01 P<0,001	1,63 <u>+</u> 0,07	1,35 <u>+</u> 0,04 P<0,001	1,58 <u>+</u> 0,001

Как видно из таблицы 5, в период прохождения диапаузы, а также зимовки (у совки гамма *Phytometra gamma* в жизненном цикле отсутствует диапауза), а затем и в последующие периоды (конец этих периодов) активность сукцинатдегидрогеназы в жировом теле достоверно выше для капустной белянки — 85,4-98,2%, репной белянки — 94,7-93,7%,

капустная совки -57,7-93,4%, озимой совки -23,7-40,2%, совки-гамма (зимовка) -67,2-98,5%, хлопковой совки -64,6-96,9% ( p<0,05 -0,001).

Таким образом, следует отметить то, что у видов для которых свойственна глубокая диапауза (капустная и репная белянки, капустная совка и хлопковая совка) активность СДГ в зависимости от вида на 1,2-3,0 раза выше, чем у особей с бездиапаузным развитием (совкагамма), а также для которых характерна не глубокая зимняя гусеничная диапауза (озимая совка).

Фосфатазы, действующие в кислой и щелочной областях рН, представляют собой набор специфических и неспецифических гидролаз эфиров фосфорной кислоты, отличающихся крайне широким спектром действия на различные фосфаты сахаров, нуклеозидов, полиизопренолов и др., а также фосфопротеидов, в связи с чем их метаболическая роль исключительно велика.

Эстеразный комплекс, охватывающий большое семейство индивидуальных специфических и неспецифических эстераз, в определенной его части связан с обменом гормонов, в конечном счете и предопределяет сроки наступления линек и темпы их осуществления. Поэтому исследование этих биохимических показателей у исследуемых видов была значимой. Результаты этих исследований представлены на таблицах 6,7.

Т а б л и ц а б Удельная активность кислой фосфатазы в гомогенизате разных видов совок и белянок в критические периоды в гусеничной фазе онтогенеза (в 10-ти биохимических и в 3-х биологических повторностях)

	ЧАСЫ				
В иды и критические возраста	<b>24</b> (М) мкмоль: 10 <sup>3</sup> /мин ·мг белка	<b>48</b> (М) мкмоль 10 <sup>3</sup> /мин мг белка			
Heliothis armigera (IV)	55,4 ° 10 -3	53,3· 10 <sup>-3</sup>			
Agrotis segetum (VI)	57,2 · 10 <sup>-3</sup>	48,1 · 10 - 3			
Phytometra gamma (IV-V)	39,3 · 10 -3	35,5 · 10 -3			
Barathra brassicae (V-VI)	40,5 · 10 - 3	45,9 · 10 -3			
Pieris brassicae (V)	50,7 · 10 -3	29,8 · 10 <sup>-3</sup>			
Pieris rapae (V)	31,7 · 10 <sup>-3</sup>	27,3 · 10 -3			

Т а б л и ц а 7 Удельная активность кислой фосфатазы у белянок и совок в период формирования и прохождения диапаузы (в 10-ти биохимических и в 3-х биологических повторностях)

виды	Преддиапауза	Диапауза	
	Гомогенизат		
Pieris brassicae Pieris rapae Agrotis segetum (зимующие гусеницы) Heliothis armigera	$27,3 \cdot 10^{-3}$ $30,0 \cdot 10^{-3}$ $41,0 \cdot 10^{-3}$ $61,5 \cdot 10^{-3}$	312,9 · 10 <sup>-3</sup> 225,8 · 10 <sup>-3</sup> 79,5 · 10 <sup>-3</sup> 89,8 · 10 <sup>-3</sup>	
	Куколочная жидкость		
Pieris brassicae Pieris rapae Heliothis armigera	$25,6 \cdot 10^{-3} \\ 21,0 \cdot 10^{-3} \\ 58,3 \cdot 10^{-3}$	$300,0 \cdot 10^{-3}$ $213,0 \cdot 10^{-3}$ $81,5 \cdot 10^{-3}$	

Было установлено, что удельная активность кислой фосфатазы наиболее высока у совок и белянок, причем в период прохождения диапаузы эта активность повышается на 1,5-11,5 раза по сравнению с преддиапаузным периодом. Вероятно эта связано с ролью кислой фосфатазы в накоплении глицерина в период диапаузы (*Tsumuki, Kanehisa, 1984*).

Кислая фосфатаза и эстеразы относятся к ферментам с широкой субстратной специфичностью и число множественных форм, как правило, у них выше (от 3 до 13), чем у ферментов с узкой субстратной специфичностью. Было установлено, что кислая фосфатаза в гемолимфе и гомогенизатах исследуемых видов представлена: совки – 4-5 молекулярными формами, располагающимися на колонках ПААГ в зоне значение ОЭП (Rf) от 0,13 до 0,64; белянки – 3 формы с Rf 0,19-0,62, число белковых фракций, обладающих эстеразной активностью и выявленных на энзимограммах в зависимости от вида, колеблется от 2 до 9.

Учитывая тот факт, что одним из вопросов, представляющих значительный интерес для биохимии и экологической физиологии насекомых является детальное изучение процессов белкового и аминокислотного обменов, на примере хлопковой совки были исследованы возрастные и сезонные изменения свободных и связанных аминокислот (Кулиева, 1992, 1999). При исследовании всех четырех поколений азербайджанской популяции хлопковой совки, которые развиваются в определенных экологических условиях были установлены различия в динамике содержания аминокислот и белков в весенний, осенний (I и IV) и летний (II и III) периоды года В результате проведенного комплекса

исследований удалось выявить специфичность в возрастной динамике содержания аминокислот (свободных и связанных) и белков между весеннее-осенним и летними поколениями хлопковой совки.

Было выявлено, что по мере роста гусениц совки уровень свободных аминокислот увеличивается, но при этом исключение составляют такие аминокислоты как ГАМК, глутаминовая и аспарагиновая кислоты, метионин, аланин в І поколении (весна); глутаминовая, аспарагиновая к-ты, глицин, лейцин+изолейцин во ІІ и ІІІ поколениях (лето), и глутаминовая к-та, лейцин+изолейцин в ІV поколении (осень) хлопковой совки.

В результаты данных исследований было показано, что несмотря на существенную специфичность возрастных изменений в каждом поколении в гусеничной стадии развития присутствует возраст, в котором происходит снижение до минимума уровня аминокислот и белков. В основном, это 4-й возраст гусениц, следовательно, в белковом отношении данный возраст физиологически наиболее ослабленный. Физиологически ослабленные организмы не только совок, но и других насекомых, становятся менее устойчивыми к различным обработкам извне (Кулиева, 1983, а, б; 1992).

Установлено, что на стадии куколки содержание свободных аминокислот, как и связанных, увеличивается, за исключением фенилаланина в III-IV поколениях, глицина во II и III поколениях, треонин+пролина, лейцин+изолейцина в IV поколении. Отмечено, что у бабочек хлопковой совки содержание свободных аминокислот гораздо ниже, чем у куколок, за исключением ГАМК, тирозина, фенилаланина у летних поколений. Выявлена также тенденция понижения связанных аминокислот, а соответственно общего количества белков на стадии имаго (рис.31). Отличаются бабочки летних поколений, у которых уровень белков достигает максимума в основном за счет нейтральных аминокислот.

В результате лабораторных и природных исследований установлено, что экологические факторы не изменяют характера возрастной динамики аминокислот и белков, в то время как сезонные изменения экологических факторов (температура, фотопериод, корм и др.) отражаются на варьировании биохимических показателей по поколениям. Выявленная закономерность возрастной динамики содержания аминокислот и белков по поколениям носит как эндогенный (спонтанный), так и экзогенный характер.

Анализ полученных данных по сезонам показал, что уровень свободных кислых и основных аминокислот наиболее высок в летнее-осенний, а нейтральных — в весеннее-осенний периоды. У зимующих куколок хлопковой совки содержание свободных аминокислот понижается, что коррелирует с количеством белков в этот период. Увеличение таких важных аминокислот как глутаминовая, аспарагиновая к-ты, ГАМК у летних

поколений свидетельствует о повышенной активности функциональной деятельности нервной системы, а также окислительных процессов в этот период.

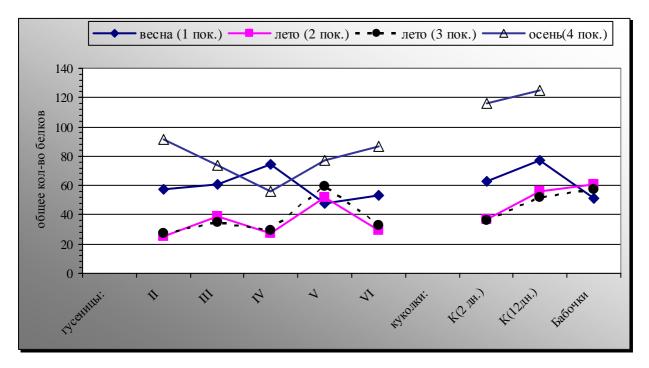


Рис. 31. Сезонная изменчивость общего количества белков ( мг на 1 г свежей ткани) у хлопковой совки (*Heliothis armigera Hubn.*)

Таким образом, вышеуказанные данные подтверждают следующее: относительно высокая температура и длинный день наиболее благоприятны для размножения насекомых. В этот период повышается интенсивность обмена веществ, роста и развития гусениц и имаго.

Полученные экспериментальные данные по связанным аминокислотам у разных поколений хлопковой совки показывают, что весной в составе белков преобладают лизин, аргинин; летом – глутаминовая и аспарагиновая кислоты, а осенью уровень всех связанных аминокислот выше, чем в предыдущих сезонах.

Установлено, что у зимующих куколок максимальная величина общего количества белков достигает за счет увеличения уровня связанных глутаминовой и аспарагиновой кислот.

Увеличение диаминомонокарбоновых кислот в белках в весенний период свидетельствует об интенсивности синтеза белков мышечной и нервной ткани. А повышение кислых аминокислот в летний период свидетельствует о повышенной активности биологических процессов, которые регулируются нервной системой. Увеличение уровня связанных аминокислот осенью объясняется физиологическими особенностями преддиапаузного состояния. И наконец, повышение содержания кислых аминокислот у зимующих куколок дает возможность предположить, что у куколок, прошедших холодовую

реактивацию, в первую очередь, происходит синтез белков нервной ткани, так как именно эти аминокислоты являются важными метаболитами нервной ткани.

Интересным выводом данных исследований следует считать тот факт, что свободные аминокислоты, как сравнительно более лабильные вещества, сильнее подвержены воздействию факторов внешней среды, а именно изменению длины дня. Кроме того, не было установлено существенных различий в изменениях общего количества аминокислот и белков в зависимости от пищевых режимов. Пищевой фактор может являться решающим, превышающим влияние температуры и длины дня лишь при недостаточном количестве корма.

Биохимический анализ показал, что независимо от видовой принадлежности для исследуемых видов характерна фазовая и сезонная (ответная реакция периодической изменчивости экологических факторов) специфичность изменчивости отдельных показателей обменных процессов.

Динамика некоторых физиологических и биохимических показателей обмена веществ в индивидуальном развитии у американской белой бабочки *Hyphantria cunea* подробно исследовано Е.П. Иванчиком (1974). По результатам этих исследований в период эмбрионального развития яиц во всех поколениях американской белой бабочки интенсивность газообмена довольна низка и не превышает в первом поколении 500 мм $^3$ /г·час. Во втором поколении потребление кислорода яйцами была наиболее низкой во вторые сутки развития –  $157\pm13$ , 0 мм $^3$  на 1 г веса за 1 час. Но к концу эмбрионального развития отмечалось повышение ИПК до  $959\pm162$  мм $^3$ /г·час (рис.32)

В момент вылупления гусениц активность ИПК повышалась до  $3820\pm505$  мм<sup>3</sup> в первом поколении, а во втором поколении это значение соответствовало  $3502\pm461$  мм<sup>3</sup>. В гусеничной фазе развития американской белой бабочки установлен сравнительно высокий уровень ИПК с постепенным понижением от первого к шестому возрасту. А именно, к шестому возрасту ИПК составляло  $594\pm73$  мм<sup>3</sup> (1 поколение) и  $936\pm70$  мм<sup>3</sup> (2 поколение).

Кривая ИПК у куколок американской белой бабочки имеет типичный для Holometabola U-образный характер с максимумом депрессии газообмена на 4-5-й день развития куколок, когда потребление кислорода понижалось от  $1032\pm86~\text{m}^3$  у предкуколок до  $239\pm19~\text{mm}^3$  у куколок, а выделение углекислоты соответственно падало с  $859\pm77~\text{до}$   $150,0\pm8,0~\text{mm}^3$ . Во второй половине куколочной фазы интенсивность газообмена повышалась  $438\pm61~\text{mm}^3$  потребление кислорода и  $379\pm53~\text{mm}^3$  выделяемой углекислоты перед вылетом бабочки. У только вылетевших бабочек американской белой бабочки дыхание было в 2-3 раза выше, чем в конце развития куколок (рис.32).

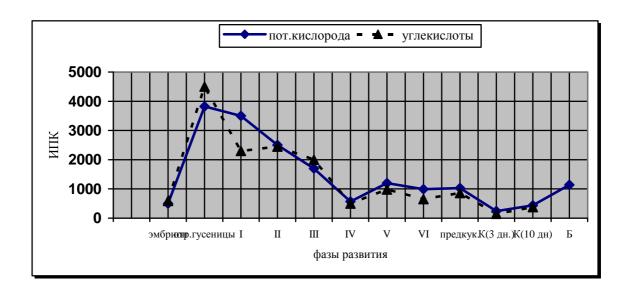


Рис.32. Активность газообмена в онтогенезе американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury*. ИПК (мм³/г·час) (по: Иванчик, 1974)

Во время изучения тканевой каталазы особи содержались в условиях близких к природным условиям. Результаты анализов показали, что активность каталазы в индивидуальном развитии хифантрии колеблется в широких пределах. Наиболее низкая активность тканевой каталазы наблюдалась в период эмбриогенеза со слабой тенденцией повышения от его начала к концу (от  $37\pm 5$  до  $92\pm 1,5$  см<sup>3</sup> выделенного  $O_2$  на 1 г веса за 10 мин. при  $22^0$ C).

Отрождение гусениц сопровождалось некоторым подъемом активности каталазы, которая у молодых гусениц была в 8-10 раз выше, чем у яиц к концу развития. В период роста гусениц наблюдалась общая тенденция снижения активности каталазы от первого к третьему возрасту и повышение ее от четвертого к шестому.

У гусениц первой генерации со второй половины шестого возраста начинается подъем активности каталазы, которая удерживается на высоком уровне в течение всего метаморфоза куколки. Начиная с шестого возраста у гусениц втором поколении, в связи с формированием диапаузы, наблюдалось быстрое повышение активности фермента, достигавшее к концу личиночного развития 4249±602 см<sup>3</sup> выделенного кислорода, в то время как у гусениц первого поколения к этому периоду она была равна 1701±281 (рис.33).

На стадии куколки активность тканевой каталазы оказалось наиболее высокой. У куколок первого поколения ход кривой активности каталазы был, в общем, диаметрально противоположен ходу кривой газообмена. Нарастание активности фермента до 5816 см<sup>3</sup> выделенного кислорода к третьему дню развития куколки сменялось небольшим (до 2517-3860 см<sup>3</sup>) спадом в середине метаморфоза и резким ее снижением (до 1872) к концу

куколочного развития. Вылет бабочек сопровождался дальнейшим снижением активности каталазы до 544 см<sup>3</sup> выделенного кислорода. На всем протяжении куколочного развития активность каталазы у самцов была более низкой, чем у самок. Особенно велика эта разница в середине метаморфоза, когда активность каталазы у самок достигала 6900 см<sup>3</sup> выделенного кислорода, а у самцов удерживалась около 2500 см<sup>3</sup>. (рис.33).

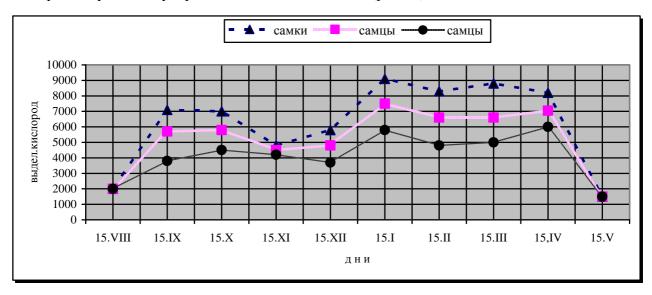


Рис.33. Активность тканевой каталазы у диапаузирующих куколок американской белой бабочки в первом поколении (по: Иванчик, 1974)

У диапаузирующих куколок первого поколения активность каталазы в сентябреоктябре удерживалась в среднем на уровне 5500-5700 см<sup>3</sup> выделенного кислорода (рис.33). Значительное снижение активности фермента до 4400-4600 см<sup>3</sup> выделенного кислорода наблюдалось в ноябре-декабре, совпадая по времени с окончанием диапаузы. Затем на протяжении всей зимы активность тканевой каталазы оставалась очень высокой и колебалась в пределах 6500-7400 см<sup>3</sup> выделенного кислорода. Резкое снижение активности каталазы отмечено лишь в мае с возобновлением процессов метаморфоза и повышением газообмена. К концу развития куколок активность каталазы снизилась до 1493 см<sup>3</sup> кислорода.

У куколок второго поколения в связи с диапаузой, которая сопровождается различной степенью депрессии метаболизма, проявляющейся, прежде всего в подавлении оксидазной фракции тканевого обмена. Активность каталазы была исключительно высокой на протяжении всей зимы, удерживалась на уровне 6920-8950 см<sup>3</sup> кислорода. Преддиапаузный период у американской белой бабочки совпадает формированием куколки и начальными этапами ее метаморфоза. Резкий подъем активности тканевой каталазы, который начался во второй половине шестого возраста, продолжался до 20-го дня развития куколки, после чего началось постепенное снижение ее активности, достигавшее в начале декабря 6496-6615 см<sup>3</sup> кислорода. Судя по другим показателям, это падение активности каталазы совпадает с

окончанием диапаузы и ослаблением физиологической депрессии, с ней связанной. После глубокого падения в начале декабря активность каталазы быстро повысились, и со второй половины декабря по конец апреля удерживалась на высоком уровне. В конце апреля и в мае в связи с весенним восстановительным периодом и завершением метаморфоза куколок наблюдалось сначала незначительное, а затем резкое понижение активности каталазы, достигавшее перед вылетом бабочек 1300, а у бабочек – 452±127 см<sup>3</sup> кислорода.

Следовательно, в индивидуальном развитии американской белой бабочки активность тканевой каталазы на разных стадиях развития различна. Наименее активен фермент на стадии яйца, его активность возрастает на личиночной стадии почти в 10 раз и в 5-10 раз – на стадии куколки; активность каталазы снова понижается у имаго.

На стадии куколки активность каталазы всегда выше у самок, чем у самцов.

Таким образом, формирование диапаузы всегда сопровождается торможением газообмена, уменьшением содержания воды (*Иванчик*, 1974) в организме куколки, повышением активности тканевой каталазы. Депрессия метаболизма типа диапаузы (летней и зимней) по времени совпадает с теплым периодом сезона (конец лета и осень). Во второй половине декабря диапауза заканчивается, и происходят химические превращения, направленные на повышение холодоустойчивости организма. Холодозащитные реакции, как показала Р.С. Ушатинская (1973), не входят в физиологические механизмы диапаузы, но накладываются на состояние физиологического покоя, обусловливая дополнительное температурное подавление обмена веществ.

Летняя диапауза у куколок исследуемых видов, переходящая в зимнюю диапаузу с наступлением осени, является адаптацией, дополнительно гарантирующей сохранение части особей видов в случае гибели последнего поколения.

Из полученных экспериментальных данных видно, что свободные аминокислоты, как сравнительно более лабильные вещества, сильнее подвержены воздействию факторов внешней среды, а именно изменению длины дня (Кулиева, 1983, а). Не было установлено существенных различий от изменения общего содержания аминокислот и белков в зависимости от пищевых режимов. Пищевой фактор может являться решающим, превышающим влияние температуры и длины дня лишь при недостаточном количестве корма.

Установлено, что не зависимо от видовой принадлежности для исследуемых совок и белянок характерна фазовая и сезонная (в частности, ответная реакция периодической изменчивости экологических факторов – температуры, длины дня и т.д.) специфичность изменчивости отдельных показателей обменных процессов, а также участвующих в них активности ферментов.

Ранее нами было установлено, морфологические аномалия у совок, белянок после экзогормонального вмешательства (ювеноидами альтозар 4 z, ZR-515, ZR-619, феноксикарб и др.) приводят к нарушению основных физиологических процессов, в частности метаморфозов (*Кулиева*, 1999). Такие физиологические показатели как динамика веса гусениц (одного из основных показателей изменения интенсивности обменных процессов), выживаемость, репродуктивное развитие, диапауза находились под воздействием ювеноидов – физиологический эффект.

Несмотря на существующие различия в динамике веса между опытными и контрольными вариантами у исследуемых видов совок и белянок проявляется два признака в ответных реакциях на экзогормональное вмешательство в «неблагоприятные» в ювенильном отношении (критические периоды) период. Во-первых, обработка ювеноидами приводит у озимой совки, а также у капустной и репной белянок к продлению гусеничной фазы (дополнительный возраст), во-вторых, у совок гамма и капустная отмечается раннее завершение этой фазы.

Экзогормональное вмешательство в 4-ом и 5-ом возрастах гусениц хлопковой совки в диапаузогенном режиме (20°C и 10 ч. св.) приводит к гибели всех особей ( куколки – 98,5%), тогда как при 25°C и 16 ч.св. относительно повышается сопротивляемость особей. Ибо, в этом режиме был отмечен лет бабочек, из которых семь особей морфологически нормальные, но 100% стерильные бабочки и девятнадцать штук деформированные имаго. Соответственно, нарушение куколочно-имагинального метаморфоза у хлопковой совки (активная форма) составлял 73,0%. Эти данные были противоположными результатам контрольного варианта, где отмечалось нормальное развитие особей и высокий процент лета морфологически и в репродуктивном отношении нормальных бабочек (87,8%).

Надо отметить, что капустная совка проявляет относительную стойкость к воздействию извне ювеноидами. Так экзогормональное вмешательство в «критический период» в гусеничной фазе развития приводит к гибели меньшего количества пронимф (6,0%) и куколок (11,0%). А высокий лет имаго характеризовался из 83,8% морфологически нормальных и 16,2% деформированных бабочек. Процент стерилизации при этом составил 59,4% (это-средняя чувствительность).

Было установлено, что оба вида белянок относятся к высокочувствительным видам по отношению ответных реакций на обработку ювеноидами. Независимо от способа воздействия (топикальное или вскармливанием гусениц «сэндвичем») у белянок отмечалась яркая выраженность ответных реакций. В частности, гибель особей капустной белянки послеобработочного периода соответствовал 45,3-100%, а отмеченный высокий лет имаго сопровождался 70,2%-ми нарушениями метаморфоза.

А значить, экзогормональное вмешательство в более чувствительной гусеничной фазе приводило к уменьшению: *лета бабочек* совок хлопковая в 4,0-7,2; озимая – 5,4-6,6; гамма – 5,3-8,3; капустная совка – 1,1-1,2 и у белянок капустная – 1,4-1,5, и репная – 18,0-16,1 раза; *количества спаривающихся самочек* совок хлопковая на 36,8-44,0%; озимая – 45,4-53,8%; гамма – 60,0-47,8%; капустная – 79,7-72,7%; белянок капустная – 27,0-36,5%; репная – 0% соответственно; *к снижению средней плодовитости самок* у хлопковой совки в 2,6-2,7; озимая – 2,4-2,5; гамма – 2,9; капустная – 1,0; белянок капустная – 2,4-1,7 раза соответственно, репная (100% гибель); *отрождению гусениц* ( в среднем на 1 самку) у совок хлопковая в 2,2-2,9; озимая – 2,1-2,5; гамма – 2,8-3,4; капустная – 1,1-1,5; у капустной белянки – 9,7-5,7 раза соответственно, у репной – наблюдалось 100% -ная гибель особей.

Во время анализа экспериментальных данных было установлено, что экзогормональное вмешательство нарушает формирование у 63,3% зимующих гусениц у озимой совки диапаузного состояния. Т.е. летальный исход в преддиапаузном состоянии гусениц соответствовал 30,0% в диапаузе. Причем во время не глубокой гусеничной диапаузы у озимой совки эффект снятия состояния физиологического покоя у особей было в 2,0 раза ниже, чем у хлопковой совки, для которой характерна глубокая куколочная диапауза (хотя и факультативная).

Значить, гусеничная диапауза у озимой совки регулируется не только ювенильными гормонами, т.е. существует вероятность совместного гормонального контролирования гусеничной диапаузы.

Как было отмечено ранее, для капустной совки и капустной белянки характерна глубокая зимняя куколочная диапауза. Было выявлено, что 100%-ное нарушение диапаузы возможно лишь после воздействия ювеноида –феноксикарба (0,0001% p-p). А ювеноиды группы ZR-515 и ZR-619 эффективны только у белянок- снятие диапаузы у 87,5-98,0% куколок. Данный эффект нарушения диапаузного состояния у капустной совки соответствовал всего 17,0-20,0%.

Таким образом, резюмируя вышесказанное, следует отметить, что искусственное изменение титра ювенильных гормонов с использованием ювеноидов в период формирования и прохождения диапаузы, зависит как от степени чувствительности и видовой принадлежности особей. Было установлено, что контроль над основными физиологическими процессами, в частности метаболическими непосредственно связано с функциональной деятельностью гормонов. Поэтому, эффект ювеноидов выражался не только в действии на конкретные процессы, но и влиянии таковых на общие метаболические в организме исследуемых видов.

Экспериментальные данные, полученные нами при изучении биохимического действия ювеноидов на представителей *Noctuidae*, *Pieridae* сводятся к тому, что происходит ряд изменений в суммарной активности и в числе множественных форм кислой фосфатазы и ферментов эстеразного комплекса. Это можно рассматривать как реализацию действия экзогенных гормональных препаратов на организм исследуемых видов на молекулярном уровне.

Экзогормональное вмешательство в «критических возрастах» гусениц у совок и белянок выражается в ингибировании удельной активности кислой фосфатазы; к 48 часам отмечалось восстановление удельной активности данного фермента. Наиболее быстрое восстановление происходит у совок. Нет сомнения, что в связи с предстоящей ролью лизосомальной системы (Кутузова и др., 1984; 1985) в период метаморфоза особей повышается активность кислой фосфатазы и экзогормональное вмешательство в «критических возрастах», в отношении титра ювенильных гормонов инактивирует данный фермент. Затем, независимо от дальнейшего восстановления активности нарушается период подготовки для нормального прохождения процессов деградации белков и клеточных органелл во время морфогенетического превращения.

Наиболее ярко выраженной чувствительностью к экзогормональному воздействию обладает кислая фосфатаза как на уровне общей активности, так и на активности ее молекулярных форм: у *Noctuidae* –ингибирующий, у *Pieridae* – стимулирующий эффект.

Как гормональная индукция, так и инактивация множественных форм кислой фосфатазы и ферментов эстеразного комплекса наступает, как правило, через 24 часа после обработки ювеноидами. У совок и белянок это формы, обладающие эстеразной активностью с Rf 0,25; 0,31-0,34. Из литературных сведений (*McCaleb*, *Kumaran*, 1980; *Reddy et al.*, 1979; *Hammock et al.*, 1981; *Bogus et al.*, 1986, 1987; *Vermunt et al.*, 1996) известно, что эти формы эстераз в неблагоприятных условиях среды (включая охлаждение) резко снижают свою активность.

Биохимическое действие экзогормонального вмешательства было обнаружено и для динамики активности сукцинатдегидрогеназы (*Кулиева*, 1999). Этот фермент является показателем анаэробных процессов метаболизма, у наиболее чувствительных видов (озимая совка и белянки) скорость восстановления (к 48 часам) данного фермента зависит как от концентрации ювеноидов, так и от возраста гусениц в период обработки.

Таким образом, искусственное изменение титра ювенильных гормонов перед формированием диапаузы нарушает переход замещения метаболических процессов, что приводит к нарушению зимовки у особей.

## II. 2. Холодостойкость

Для прогнозирования численности вредных насекомых обычно используются данные характеризующие состоянии зимующего материала – количество особей, уходящих на зимовку. В процессе адаптации к переживанию зимнего покоя у насекомых исторически сложились 2 основных механизма. При помощи этих механизмов – переохлаждение и замерзание, насекомые могут противостоять повреждению морозами. В первом варианте они избегают замерзания, во втором – переносят замерзание.

Не менее 95,0% всех видов насекомых зимуют в средах сглаженными температурными условиями: под снегом, в растительных остатках или в почве, в лесной подстилке, под корой и в древесине деревьев и т.д. Лишь относительно немногие виды зимуют открыто, выше линии снежного покрова, подвергаясь всем крайностям низкой температуры. Среды, в которых зимуют насекомые, защищают их не только от экстремального охлаждения. Они предохраняют от высушивания(дегидратации) и сглаживают скорость охлаждения и согревания, делая этот процесс постепенным, растянутым во времени. Лишь немногие виды насекомых, зимующие открыто на стволах и в кронах древесных растений, в сухом травостое, выше линии снежного покрова, подвергаются всем крайностям низких температур.

Подавляющее большинство зимующих насекомых в морозный период года находятся в состоянии переохлаждения и не выдерживают даже коротковременного замерзания жидкостей их тела. Салт (Salt, 1961) называет такие виды морозочувствительными. Обычно меньшее число насекомых могут выдержать образование в полости их тела или же в клетках кристаллов льда — это морозоустойчивые виды. Для морозоустойчивых видов максимальное переохлаждение, с которого начинается температурный скачок, отражающий начавшееся замерзание, является тем пределом, охлаждение ниже которого неизменно приводит к смерти.

Расположение точки максимального переохлаждения и точки замерзания на температурной шкале у разных видов насекомых, на разных стадиях их развития и в разном физиологическом состоянии неодинаково. В периоды активной жизнедеятельности, т.е. во время питания, размножения, развития, расселения точка максимального переохлаждения жидкостей тела насекомых достигает лишь нескольких градусов ниже нуля. С другой стороны, в состоянии физиологического покоя типа зимней диапаузы, наступлению которого предшествует продолжительная и глубокая физиологическая и биохимическая подготовка, точка максимального переохлаждения жидкостей тела некоторых насекомых может достигать — (30-40°), а у отдельных видов она еще ниже (Лозина-Лозинский, 1952, 1972; Salt, 1961; Куузик, 1970).

Гемолимфа насекомых и плазма их клеток являются сложными растворами, в которых вода служит не только растворителем органических веществ, но и связана разным образом физически и химически. Поэтому и у активных, развивающихся в летний период насекомых замерзанию жидкостей тела предшествует их переохлаждение, которое по глубине иногда мало отличается от наблюдаемого у зимующих особей. Такое переохлаждение, обусловленное физическими структурами, химическим составом и композицией веществ, входящих в состав тела. По оценке Меривээ (1971) это «неспецифическое» переохлаждение.

Состояние переохлаждения жидкостей тела насекомых во время их активной жизнедеятельности неустойчиво и быстро заканчивается кристаллизацией, сопровождающейся смертью. Наоборот, состояние переохлаждения зимующих насекомых может продолжаться на протяжении всего морозного периода года, т.е. в умеренной климатической зоне – месяцы.

В настоящее время доказано, что находясь в состоянии длительного переохлаждения (во время опытов или естественной зимовки), насекомые постепенно погибают и их смерть наступает тем быстрее, чем более низка температура их переохлаждения. На большое значение фактора времени для выживания переохлажденных насекомых впервые обратила внимание Пэйн (*Payne*, 1927). Позже значение фактора времени было подтверждено в работах Р.С. Ушатинской (1959). Причины смерти при переохлаждении не всегда одни и те же. Доказано, что в основе переохлаждения лежит спонтанная кристаллизация воды со всеми вытекающими из нее вредными или необратимыми изменениями (концентрация биологических растворов, механическое разрушение морфологических структур, коагуляция белков и др.).

В состоянии активной жизнедеятельности насекомых водный баланс поддерживается через пищу, питье, абсорбцию или отдачу воды поверхностью тела, а также за счет образования метаболической воды. В период зимнего покоя поступление воды в тело извне бывает весьма ограниченно, а образование метаболической воды в связи с низкой температурой среды замедлено. Поэтому в период покоя важной биологической задачей является удержание водного баланса на определенном, видоспецифичном, невысоком, но достаточно стабильном уровне. Работами Р.С. Ушатинской (1957, 1958) доказано, что перед переходом насекомых ИЗ состояния активной жизнедеятельности физиологического покоя, происходит значительное понижение содержания воды в теле. По видимому эта дегидратация является обязательным условием повышения холодостойкости. Содержание воды в теле насекомых особенно низко во время диапаузы, с которой у многих видов начинается зимний покой. С наступлением морозного периода диапауза заменяется олигопаузой (Ушатинская, 1973), при которой водный баланс зимующих особей несколько

повышается. Он остается на таком повышенном, но значительно более низком, чем во время активной жизнедеятельности, уровне до весеннего восстановительного периода. Во время восстановительного периода, предшествующего пробуждению насекомых и выходу их из зимних укрытий, водный баланс восстанавливается до видовой нормы, характерной для активной жизнедеятельности.

Несомненно, дегидратация готовящихся к зимовке и зимующих особей способствует глубине переохлаждения жидкостей тела и, следовательно, их выживаемости в морозный период. Смертность насекомых зимой очень высока, несмотря на то, что еще до наступления холодов они прячутся в укрытия и убежища, делают пещерки в почве, плетут коконы и зимние «гнезда» и т.д. Для некоторых видов зарегистрированы очень высокие проценты зимней смертности, как 90-98%. Важным моментом в выживаемости или гибели зимующих насекомых является фактор времени. Состояние переохлаждения жидкостей, защищающее организм от гибельных последствий замерзания, физически неустойчиво и со временем переходит в устойчивое кристаллическое. Механизм этого процесса достаточно детально раскрыт физиками и биофизиками (Мегутап, 1966). Показано, что между соседними молекулами воды существуют большие направленные силы, которые возникают вследствие асимметричности распределения зарядов на отдельных молекулах. В молекуле воды две пары валентных электронов соединены связью с кислородом и атомами водорода; две другие пары валентных электронов («свободные пары») направлены в сторону от электрически положительно заряженной области молекулы. Такая электрическая асимметричность обусловливает сильный дипольный момент молекулы воды. Молекулы воды могут образовывать водородные связи с другими молекулами воды через свободную пару электронов. При этом случае, когда водород становится между двумя молекулами воды, связь образуется между одной парой свободных электронов и протоном второй молекулы воды. При использовании всех возможных связей протонов и свободных пар электронов образуется тетраэдральная решетчатая структура воды, которая характерна для льда. Такая структура воды неустойчива и постоянно формируется и вновь распадается с большей скоростью. Образующиеся скопления молекул воды со структурой льда подвергаются постоянной бомбардировке со стороны других молекул. Водные молекулы, которые бомбардируют такие «ядра кристаллизации» при соответствующем положении и энергии, могут становиться частью такого центра кристаллизации, обусловливая его рост. С другой стороны, при бомбардировке часть молекул воды отрывается от кристалла, переходя снова в жидкую фазу. Эти два процесса: присоединение молекул воды и отрыв их от центра кристаллизации в разной степени представлены в кристаллизующейся жидкости (Маутап,

1966). Чем ниже температура среды, тем меньше энергия бомбардирующих молекул и тем больше возможности спонтанной кристаллизации и обрастания кристаллов льда.

Образованию центров кристаллизации и спонтанному образованию льда в теле насекомых способствуют многие факторы: остатки пищи в кишечнике, инокуляция воды извне через покровы тела или стигмы, резкие колебания температуры среды, механические нарушения покоя переохлажденного тела и, конечно, изменения химического состава переохлажденной биологической жидкости, количества и физического состояния входящей в них воды. Поэтому фактор времени играет важную роль в спонтанной кристаллизации жидкостей тела насекомых.

Обмен веществ у насекомых, хотя и с пониженной скоростью, продолжается и в состоянии переохлаждения (Калабухов, 1935; Scholander et al., 1953; Salt, 1958, 1966). Следовательно, химический состав органических веществ насекомых постоянно изменяется в связи с метаболизмом. Постепенно накапливаются недоокисленные метаболиты и конечные продукты обмена веществ, выведение которых в состоянии холодового оцепенения затруднено или невозможно. Поэтому условия, от которых зависит устойчивость состояния переохлаждения, - непостоянны. Через какое-то время, когда соответствующие сдвиги достигнут определенной интенсивности, устойчивое состояние переохлаждения нарушается и происходит спонтанная кристаллизация воды, заканчивающаяся гибелью особи. В этом, по-видимому, главное значение фактора времени в состоянии переохлаждения.

Можно предположить, что чем глубже переохлажден организм и чем ближе температура переохлаждения, за которой начинается немедленная кристаллизация воды, тем менее устойчиво это состояние и тем меньшее значение будет иметь фактор времени. И наоборот, чем больше «запас» градусов между температурой охлаждения и точкой максимального переохлаждения, тем меньше прямая угроза спонтанной кристаллизации. А значить, и большее значение приобретает фактор времени, во время которого в физиологическом состоянии организма должны произойти такие сдвиги, в результате которых точка максимального переохлаждения повысится и вновь возникнет реальная угроза спонтанной кристаллизации воды в теле. Поэтому у насекомых, имеющих в состоянии активной жизнедеятельности при интенсивном обмене веществ низкую точку максимального переохлаждения, оно неустойчиво и быстро заканчивается смертью.

Из вышеотмеченного следует, что холодостойкость — это сложное приспособление вида к условиям среды обитания, в частности к низким температурам холодного периода года, и она вырабатывается в результате адаптации к климатическим и микроклиматическим условиям, к периодическим изменениям температуры — суточным и годовым циклам.

Выяснение связи фотопериодической реакции насекомых с повышением устойчивости к низким температурам является значимой проблемой. Этой проблеме посвящены многие исследования, которые обобщены К.Ф. Гейспиц (1958), Л.К. Лозина-Лозинский (1972), Р.С. Ушатинская (1973), Н.И. Горышиным и А.Х. Саулич (1982).

Доказано, что устойчивость многих видов насекомых к воздействию низких температур, обеспечивается целым набором органических веществ, синтез и накопление которых запускается и регулируется сигнальными факторами окружающей среды, например коротким фотопериодом (*Smith*, 1961). К ним относятся белки-антифризы, многоатомные спирты и сахара, которые способствуют снижению точки переохлаждения тканей.

Для насекомых, зимующих в состоянии переохлаждения, большое значение имеет не только уровень понижения температуры окружающей среды, но и длительность ее воздействия. Низкая температура, не оказывает вредного влияния при малых экспозициях, но при длительном воздействии вызывает гибель насекомого. Поэтому пределы холодостойкости специфичны для различных насекомых в связи с особенностями их биологии (Данилевский, 1961; Шельдешова, 1965). Биологические особенности видов могут резко изменяться в зависимости от физиологического состояния организма. В связи, с чем особенности холодостойкости различны у активных и диапаузирующих особей видов.

Реализация возможностей повышения холодостойкости у насекомых относятся: 1) уменьшение общего количества воды в теле и связывания ее коллоидами; 2) увеличение содержания жира у зимующих особей (обычно содержание жира на 1,5-2,0% выше, чем у активных особей); 3) увеличения количества резервных углеводов – гликогена, являющегося гидрофильным коллоидом; 4) повышения концентрации различных веществ, растворенных в жидкости тела: 1 мол любого вещества на 1л раствора понижает температуру замерзания почти на 2°C, например глюкозы, фруктозы, трегалозы, белков и аминокислот; у зимующих насекомых в теле до 25,0% от массы тела присутствует антифриз-глицерин, который после окончания зимовки превращается в гликоген).

Большая ленточная совка (*Triphoena pronuba L.*) зимует на стадии взрослой гусеницы. Помимо зимней диапаузы этот вид имеет летнюю диапаузу, которая формируется летом (июнь-август). Гусеницы появляются осенью и в течение сентябряноября развиваются в природе.

Из результатов опытов Р.М. Ахмедова (1992) видно, что активные гусеницы данного вида способны переносить действия пониженных температур. В условиях  $20^{\circ}$ С и 8, 10 часов света средняя температура переохлаждения гусениц в третьем возрасте составило  $8,2\pm0,62^{\circ}$ С, в четвертом –  $7,6\pm0,49$ , а в шестом –  $7,2\pm0,35^{\circ}$ С (табл. 8).

Т а б л и ц а 8 Холодостойкость активных и диапаузирующих гусениц( $20^{0}$  и 8,10 ч) азербайджанской популяции большой ленточной совки *Triphoena pronuba L*.

Состояние	Количество		Средняя	Средняя те	мпература, <sup>0</sup> С
гусениц	гусениц	Возраст	масса, мг	Переохлаждения	Замерзания
Активные	25 20 20	III IV VI	280,0±4,41 397,0±4,4 1027,0±28,2	- 8,21±0,6 - 7,6±0,5 - 7,2±0,4 - 7,6±0,3	$-1.8 \pm 0.5$ $-1.6 \pm 0.1$ $-2.5 \pm 0.1$ $-1.9 \pm 0.3$
Диапаузирующие	20 20 20	III IV VI	284,0±3,1 395,0±4,1 1089,0±25,2	- 16,3±0,3 - 16,5±0,4 - 17,1±0,5	- 8,7 ±0,2 - 9,3±0,3 - 10,9±0,3

Колебания значение точки переохлаждения у активных гусениц варьировало между 5.7 и  $11.0^{0}$ С. Температура замерзания в этих случаях невысокая и в среднем составляет -  $1.9^{0}$ С. Пределы температуры замерзания тканей активных гусениц колебалась от -1,2 до -  $2.7^{0}$ С.

Было выявлено, что возрастная принадлежность имеет несущественное влияние на холодостойкость особей в активном состоянии. Разница в температуре переохлаждения составило всего -1°C. Незначительное повышение температуры точки переохлаждения у гусениц в третьем возрасте, видимо, связано с наступлением диапаузы, которая завершается зимовкой гусениц большой ленточной совки.

Обычно у диапаузирующих гусениц холодостойкость выше, чем у активных гусениц. При этом температура переохлаждения во время диапаузы достигает в среднем  $-16,6\pm0,24^{\circ}$ C. Понижение температуры переохлаждения до  $-21,0^{\circ}$ C способствовало соответственному снижению и точек замерзания от -6,9 до  $-12,5^{\circ}$ C.

Результаты опытов с горной и равнинной популяциями большой ленточной совки показали, что температуры переохлаждения у активных и диапаузирующих гусениц различается в зависимости от различия экологических условий развития. А именно, у диапаузирующих гусениц равнинной популяции средняя температура переохлаждения составляет  $-17.1\pm0.52^{\circ}$ C, тогда как это значение у горной популяции соответствует  $-19.8\pm0.59^{\circ}$ C (табл.9).

Та б л и ц а 9 Холодостойкость гусениц VI возраста азербайджанской популяции большой ленточной совки

Состояние	Средний вес	Средняя температура, $^{0}$ С						
гусениц	гусениц, мг	переохлаждения	замерзания					
	Равнинная популяция							
Активные	1027,0 <u>+</u> 28,2	-7,2 <u>+</u> 0,4	-2,3 <u>+</u> 0,1					
Диапаузирующие	1089,0 <u>+</u> 25,2	-17,1 <u>+</u> 0,5	$-10.9 \pm 0.3$					
		Горная популяция						
Активные	993,0 <u>+</u> 11,6	- 7,6 <u>+</u> 0,3	- 2,4 <u>+</u> 0,1					
Диапаузирующие	1077,0 <u>+</u> 22,9	- 19,8 <u>+</u> 0,6	- 11,3 <u>+</u> 0,5					

При этом температура замерзания почти совпадает в обеих популяциях ленточной совки. Низкие температуры переохлаждения, установленные для шестого возраста гусениц большой ленточной совки указывают на то, что у этого вида глубокая диапауза и зимовка происходит в последнем возрасте гусеничной фазы. Выявленные различия в температуре переохлаждения между активными и диапаузирующими особями обоих популяций характеризует способность гусениц в состоянии диапаузы к устойчивому переохлаждению.

Для уточнения роли температурного фактора в степени холодостойкости у диапаузирующих гусениц обоих популяций были поставлены дополнительные опыты (Ахмедов, 1988). Результаты этих исследований показали, что гусениц содержавшихся и развивающихся при разных температурных режимах ( в первой серии гусеницы обоих популяций развивались при  $20...22^{0}$ С, во второй – при  $15...18^{0}$ С) холодостойкость почти не различалась (рис. 34). Средняя температура переохлаждения в обоих случаях близка к -16<sup>0</sup>C колебалась незначительно. При ЭТОМ средняя температура переохлаждения диапаузирующих гусениц равнинной популяции при двух испытанных температурных режимах соответственно составляли  $-15,4^{0}$ С $\pm 0,4$  и  $-16,9\pm 0,5^{0}$ С, а у горной популяции -15,4+0,3 и -17,5+0,9  $^{0}$ С. Следовательно, различие в температурах переохлаждения между равнинной и горной популяциями в этих исследованиях также сохранилось.

Аналогичные исследования были проведены и с природным материалом большой ленточной совки, гусеницы которой развивались в естественных условиях (равнинная популяция Хачмасский р-н и горная популяция Кусарский р-н) и в октябре-ноябре ушли в почву на зимовку. Измерение температуры холодостойкости гусениц автор производил путем периодического перенесения группы гусениц в лабораторные условия. В результате было установлено, что наступление зимней диапаузы у гусениц равнинной и горной популяций наблюдается соответственно в середине и конце октября. Данные убедительно указывали на существующие экологические различия между популяциями. Показано, что

гусеницы равнинной популяции к 15-му октября прекращают питание и уходят в почву на зимовку, а гусеницы горной популяции этот процесс претерпевают на 10 дней позже.(12 января). Сравнительный анализ полученных данных по температуре переохлаждения диапаузирующих гусениц между равнинной и горной популяциями показал, что это значение в начале бывает значительно низкой, затем происходит незначительное увеличение к концу, например у зимующих гусениц равнинной популяции 15-20.Х числах температура переохлаждения составляло от -12,3 до -13,1°C, то 15-20.ІХ она достигла -16,9...-18,3°C. Однако температура замерзания во время опыта у этих популяций отличалась незначительно. Для равнинной популяции она колебалась в среднем от -2,4 до -4,3 °C, а для горной от -4,9 до -8,3°C.

Таким образом, представленная экологическая характеристика по холодостойкости зимующих гусениц большой ленточной совки свидетельствует о глубокой экологической приспособленности каждой популяции к климатическим условиям в местах их обитания.

Зимующая фаза в о с к л и ц а т е л ь н о й с о в к и (Agrotis exclamationis L.) в различных условиях Азербайджана исследована Р.М. Ахмедовым (1970). По данным этого автора восклицательная совка в равнинных (низменных) регионах зимует на стадиях гусениц младших возрастов и пронимфы, а в горных – зимуют только пронимфы.

Экспериментально доказано, что активные гусеницы восклицательной совки в разных возрастах способны переносить температуру ниже  $0^{\circ}$ C. При этом температура переохлаждения у активных гусениц в III возрасте составляла  $4,4\pm0,3^{\circ}$ C, IV  $-5,6\pm0,1^{\circ}$ C, V  $-4,3\pm0,1^{\circ}$ C, а у пронимф — на несколько градусов —  $2,9\pm0,23^{\circ}$ C. Было отмечено, что у диапаузирующих гусениц и пронимф температура переохлаждения увеличивалась и составляла  $-10,6\pm0,5^{\circ}$ C,  $-8,7\pm0,4^{\circ}$ C,  $-9,4\pm0,4^{\circ}$ C,  $-11,5\pm0,4^{\circ}$ C.

Анализ экспериментальных данных показал, что среди испытанных особей восклицательной совки различных возрастов гусеницы младших возрастов (в основном третий возраст) и пронимф имели сравнительно низкие температуры переохлаждения — соответственно  $-10,6\pm0,5$ ;  $-11,5\pm0,4^{0}$ С. Данный результат свидетельствует о способности перенесения этими стадиями вредителя неблагоприятных условий зимы. Экспериментальные данные по температуре переохлаждения хорошо согласуются с фенологией восклицательной совки . В опытных вариантах отдельные гусеницы переохлаждались значительно сильнее, в частности до  $-14,5^{0}$ С, при этом соответственно понижалась точка замерзания как у активных, так и у диапаузирующих особей восклицательной совки.

При сопоставлении вышеотмеченных результатов можно заметить отсутствие различий по возрастам температуры замерзания у активных и диапаузирующих гусениц. В основном этот выражено у гусениц в третьем возрасте (табл.10).

Таблица 10 Холодостойкость активных и диапаузирующих гусениц восклицательной совки

Состояние	Возраст	Средняя масса,мг	Средняя температура, <sup>0</sup> С			
гусениц	Боорист	Гродины мисси, и	переохлаждения з			
Диапаузирующие	III IV V пронимфа III IV V пронимфа	476,0±4,7 631,0±3,9 892,0±1,6 241,0±0,3 529,0±0,5 788,0±0,6	$ \begin{array}{r} -4,5 \pm 0,3 \\ -5,5 \pm 0,1 \\ -4,3 \pm 0,1 \\ -2,9 \pm 0,2 \\ -4,3 \pm 0,78 \\ -10,6 \pm 0,5 \\ -8,7 \pm 0,4 \\ -9,4 \pm 0,4 \\ -11,5 \pm 0,4 \\ -10,1 \pm 0,9 \end{array} $	$ \begin{array}{c} -1,5\pm0,01 \\ -1,4\pm0,1 \\ -1,5\pm0,1 \\ -1,5\pm0, \\ -1,4\pm0,04 \\ -3,9\pm0,2 \\ -3,4\pm0,2 \\ -3,9\pm0,2 \\ -3,2\pm0,2 \\ -3,6\pm0,2 \end{array} $		

Сопоставление полученных данных по выяснению холодостойкости диапаузирующих пронимф равнинной и горной популяций, воспитанных при температуре 15 и  $20^{0}$ С и 12 часовом освещении, показали, что развитие вредителя в указанных экологических режимах проходит нормально, но при этом диапауза оказывается более прочной и продолжается несколько месяцев. Материалы ПО индивидуальному измерению температуры переохлаждения невелики, и они не полной мере отражают отсутствие различия в холодостойкости диапаузирующих гусениц, воспитанных при разных температурных условиях. В частности, индивидуальная температура переохлаждения у диапаузирующих гусениц колебалась для равнинной популяции в пределах -8.7 и -16.7<sup>0</sup> в варианте 15<sup>0</sup>C, а от -7.8 до  $-14.5^{\circ}$  в варианте  $20^{\circ}$ С. Аналогичные значения для горной популяции соответствовало при  $15^{\circ}$ C варианте -9,4 и -17,5°, а при  $20^{\circ}$ C варианте от -8,9 до -16,2°C.

Как видно из полученных результатов, различие температурного фактора незначительно повлияло на значения равнинной и горной популяций. У диапаузирующих пронимф, формирующихся из гусениц, воспитанных при  $15^{0}$ С режиме отличались сравнительно более высокими показателями температур переохлаждения, чем особи воспитанные при  $20^{0}$ С.

Одним из интересных в экологическом плане результатов следует считать данные по изучению связи между холодостойкостью и холодовой закалкой гусениц восклицательной совки равнинной популяции во время возникновения диапаузы. Для получения данного состояния следовало часть гусениц с первых дней диапаузы (03.09) перенести в минусовую температуру, при этом контрольным вариантом служили гусеницы, содержащиеся при комнатной температуре  $(15^{0}\text{C})$ .

Было установлено, что несмотря на содержание при низкой температуре в течение месяца, холодостойкость гусениц незначительно изменилась. Отмечено также, что

содержание гусениц в конце сентября (25.09) и начале октября при температуре 15,5 и  $0^{0}$ С незначительно изменяло температуру (на  $2^{0}$ С.) переохлаждения у пронимф.

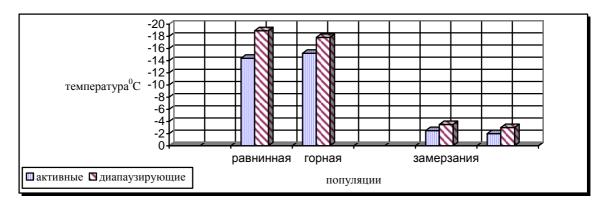
Таким образом, экспериментально доказано, что холодостойкость пронимф восклицательной совки температурные условия воспитания и «холодовой закалки» заметного влияния не оказывает.

К а п у с т н а я с о в к а (Barathra brassicae L.) зимует на стадии куколки. Куколкам капустной совки свойственно переносить отрицательную температуру только в состоянии переохлаждения. По типу холодостойкости капустная и хлопковая совка относятся к 6 типу (Лозина-Лозинский, 1971). Видам, относящимся к данному типу Свойственна сезонная изменчивость холодостойкости. Они могут перенести охлаждение в пределах температур -10 до +15°С и совсем не переносят замерзание. Обычно зимой они находятся в состоянии диапаузы или спячки. Редко в зимний период могут быть активными и прячутся в убежищах. График холодостойкости у видов данного типа носит двухпиковый характер: максимумы соответствуют периоду диапаузы и адаптации к низким температурам.

Установлено, что куколки азербайджанская популяция капустной совки способны переносить отрицательную температуру только в состоянии переохлаждения (*Ахмедов*, 1988; *Кулиева*, 1992). Замерзание и образование льда внутри куколки, как активных куколок, так и диапаузирующих, всегда вызывает гибель.

По данным Р.М. Ахмедова (1988) активные куколки капустной совки равнинной и горной популяций переносят понижение температуры лишь до -14,4 и -17,8°C. В среднем точка переохлаждения у диапаузирующих куколок на несколько градусов ниже: -18,9 и - 17,8°C. Холодостойкость активных и диапаузирующих куколок заметно различается. Это объясняется тем, что у куколок горной популяции зимняя диапауза очень глубокая, стойкая.

Температура замерзания у всех активных куколок колеблется незначительно, обычно в пределах -2 и -4<sup>0</sup>C (рис.34).



Puc.34. Холодостойкость активных и диапаузирующих куколок азербайджанской популяции капустной совки *Barathra brassicae L*.

Диапаузирующие куколки по ряду особенностей отличаются от активных куколок, температура переохлаждения при диапаузе достигает чаще всего  $-16...17^{0}$ C.

Единичные куколки капустной совки могут переносить значительно более сильное охлаждение: до  $-23,5^{\circ}$ С (*Ахмедов*, *1988*). В это время соответственно понижалась точка замерзания: она колебалась в пределах от 2,0 до 4,5 $^{\circ}$ С. Холодостойкость активных и диапаузирующих куколок отличалась мало как и температура, переохлажденная.

В результате исследования зависимости холодостойкости диапаузирующих и активных куколок от температурных условий в период их размножения были выявлены оптимальные условия диапаузы. А именно, для решения этой цели гусениц содержали при коротком (12 ч) и длинном (16 ч) фотопериодах, но при разных температурах. В условиях температуры 22±2,0°C и короткого фотопериода формирующаяся диапауза была неглубокой и продолжалась 40-50 дней. В варианте с температурой 15°C диапауза формировалась более глубокая и продолжалась несколько месяцев. Можно было ожидать, что разная глубина диапаузы скажется на степени холодостойкости куколок (табл.11).

Было установлено, что температура переохлаждения для активных куколок, которые воспитывались при  $20^{0}$ C, в среднем составляет  $-10,3\pm0,7$ , а для  $15^{0}$ C варианте она выше на  $2^{0}$ C. Такая закономерность наблюдается и для диапаузирующих куколок.

В результате исследования была изучена связь холодостойкости с холодовой закалкой в период уже возникающей диапаузы. Часть гусениц капустной совки с первых дней формирования диапаузы (20.X) содержались при температуре  $+5^{0}$ С, а контрольный вариант содержался при комнатной температуре  $18^{0}$ С. Было установлено, что несмотря на месячное содержание при низкой температуре, холодостойкость гусениц изменялось очень незначительно. Аналогичные опыты проводились и с природным материалом (20 октября). В естественных условиях температура переохлаждения куколок в среднем равнялась  $-14,5^{0}$ С, а температура замерзания в среднем  $-2,8^{0}$ С.

Показано, что холодостойкость куколок капустной совки зависит от фотопериода во время воспитания гусениц: при воспитании в условиях длинного дня устойчивость к отрицательным температурам ниже, чем в коротком (табл.12). Например, было отмечено, что куколки, гусеницы которых воспитывались в условиях круглосуточного освещения, выдерживали понижение температуры до  $-4,5^{0}$ C, а при 18-часовом фотопериоде до  $-5,6^{0}$ C, при 10-часовом фотопериоде до  $-16,7^{0}$ C.

Таким образом, можно подытожить вышеотмеченные данные как сведения позволяющие оценить эколого-физиологические особенности азербайджанской популяции капустной совки.

Т а б л и ц а 11 Холодостойкость диапаузирующих и активных куколок капустной совки при содержании гусениц в различных температурах

Carana	П	Предварительное содержание при						
Состояние	Дата	20	<sup>0</sup> C	15 <sup>0</sup> C				
куколок	замораживания	переохлаждения	замерзания	переохлаждения	замерзания			
Активные	25.VI	-9,5	-1,8	-12,5	-1,5			
	30.VI	-11,7	-2,0	-11,5	-2,0			
	5.VII	-10,5	-2,5	-12,5	-2,5			
	10.VII	-9,5	-1,7	-11,5	-3,1			
В среднем		-10,3 <u>+</u> 0,7	-2,0 <u>+</u> 0,2	-12,0 <u>+</u> 0,4	-2,3 <u>+</u> 0,5			
Диапаузирующие	25.VI	-16,5	-2,5	-17,5	-2,8			
	30.VI	-15,5	-3,0	-18,5	-4,5			
	5.VII	-14,5	-2,7	-16,5	-3,7			
	10.VII	-16,5	-3,1	-21,5	-3,1			
В среднем		-15,7 <u>+</u> 0,7	-2,8 <u>+</u> 0,2	-18,5 <u>+</u> 1,5	-3,5 <u>+</u> 0,5			

Т а б л и ц а 12 Температура переохлаждения активных и диапаузирующих куколок капустной совки в зависимости от длины дня в период их воспитания

Состояние куколок	Длина дня,ч	Средняя температура, ${}^{0}$ С					
		переохлаждения	замерзания				
Активные	24	-4,5 <u>+</u> 0,2	-1,5 <u>+</u> 0,1				
	18	-5,6 <u>+</u> 0,1	-1,0 <u>+</u> 0,1				
Диапаузирующие	12	-12,5 <u>+</u> 0,3	$-2,5 \pm 0,2$				
	10	-14,5 <u>+</u> 0,1	$-3,1 \pm 0,1$				

Как в лабораторных, так и в природных условиях короткодневные фотопериоды стимулируют подготовку особей, развивающихся в осенний период, к перенесению низких температур. В таких экологических условиях диапаузирующие особи имеют высокую холодостойкость (-16, -17°C). Такие температуры в Азербайджане не наблюдаются в зимний период даже в горных районах. Успешная зимовка гарантирует выживаемость этих видов и дальнейшее развитие в следующем году.

По холодостойкости капустная и х л о п к о в а я с о в к и (Heliothis armigera Hubn.) относятся 6-му, а к а п у с т н а я б е л я н к а (Pieris brassicae L.) к 7-му типу (Лозина-Лозинский, 1971). Для видов, относящихся к 6-му типу свойственна сезонная изменчивость холодостойкости, они переносят температуры -10+15°C, не способны переносить замораживание. Во время зимовки они находятся в состоянии диапаузы, или спячки. Кривая холодостойкости у этих видов двухвершинная: максимальный уровень отмечается в период

диапаузы и в период адаптации к низким температурам. Холодостойкость 7-го типа мало отличается от предыдущего типа. У них также холодостойкость отмечается в определенной стадии развития и зависит от диапаузы, способности перенесения низких температур, от защитных веществ в покрове (глицерин, сахара). Эти виды способны переносить температуры  $-25...30^{0}$ C, не переносят замораживание.

Продолжительность диапаузы ограничивается количеством резервных веществ в теле и потерей влаги. Поэтому во время диапаузы наименьшая смертность наблюдается при температуре ниже  $10^{0}$ C, а иногда и при отрицательных температурах. При индукции зимней диапаузы основным сигнальным фактором, как известно, является фотопериод, при окончании же чаще всего играет температура.

Хлопковая совка многоядный вредитель, имеющий широкое географическое распространение. Зимует этот вид только на стадии куколки. Выявлено, что в 2004 г из общего количества куколок во II поколения 4,5% ушли на зимовку, а в 2005-2006 гг. диапаузирующих куколок в этом поколении хлопковой совки обнаружить не удалось. Авторы объясняют это обстоятельство тем, что основу зимующего запаса у хлопковой совки составляют куколки III поколения (Фефолова, Фролов, 2007; Казанюк, 2009).

Сведения, касающиеся холодостойкости хлопковой совки противоречивые. Из результатов работ Н.И. Горышина (1953) следует, что как активные, так и диапаузирующие куколки хлопковой совки способны переносить значительное переохлаждение. Величина точки переохлаждения, определяемая термоэлектрическим методом, варьирует, за редким исключением, в пределах -16 и -18 $^{0}$ C, а температура замерзания от -2 до -3 $^{0}$ C.

Интересно, что в отношении способности к переохлаждению при коротковременном охлаждении не наблюдалось резкой разницы между диапаузирующими и развивающимися куколками. Поэтому при рассмотрении вопроса о возможности зимовки активных куколок необходимо учесть, что они, в отличие от диапаузирующих, являются не только менее холодостойкими, но также характеризуются высоким уровнем обмена, приводящего к преждевременной трате резервных веществ.

Зимующие куколки в зависимости от условий различия гусениц способны к длительной, или кратковременной диапаузе. Обычно длительная диапауза отмечается у особей, окуклившихся в сентябре при довольно высокой температуре (23-24°C). Более короткая диапауза наблюдается у особей, развивающихся поздно осенью при температуре 17-18°C (Комарова, 1959). Продолжительность диапаузы хлопковой совки зависит от действия комплекса внешних факторов, при этом, важным из них является сезонное проявление длины дня, но для его полного проявления необходима температура не ниже 23-24°C.

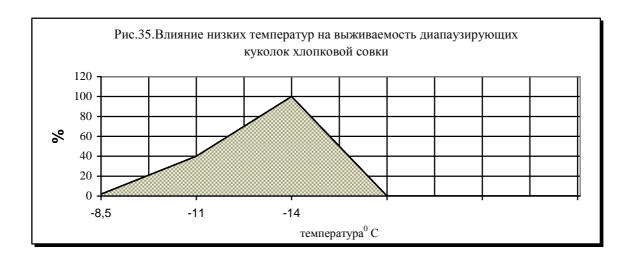
По данным Л.К. Лозина-Лозинского (1949) зимующие куколки хлопковой совки способны перенести коротковременное охлаждение при температуре -6 и - $7^{0}$ С. Хотя ранее Бланш (1942) утверждал, что куколки хлопковой совки несколько дней могут находится в условиях температур -10 и - $12^{0}$ С.

По данным А.Х. Саулич и Д.Л.Мусолина (2011) температура переохлаждения у личиной хлопковой совки составляет  $5.1^{\circ}$ C.

Экспериментально доказано, что несмотря на наличие резких различий в интенсивности газообмена и других физиологических показателей между активными и диапаузирующими куколками хлопковой совки, им свойственна практически схожая холодостойкость. Но при этом схожесть в холодостойкости не указывает на идентичность состояния у активных и диапаузирующих куколок.

В результате исследований было установлено, что диапаузирующие куколки способны вынести температуру  $-8.5^{\circ}$ C и более (рис.35). Понижение температуры до  $-11^{\circ}$ C привело к гибели 40.0%, а  $-14^{\circ}$ C всех (100%) диапаузирующих куколок хлопковой совки.

Выявлено, что активные куколки хлопковой совки хорошо переносят охлаждение до -  $2^{0}$ С, при этом температура - $7^{0}$ С сопровождается гибелью всех особей.



Доказано, что содержание активных куколок при низких температурах приводит к снижению среднего веса куколок от 3,2 до 6,0 мг. Понижение веса на 20,0% приводит к гибели куколок (*Кулиева*, 1983, а, 1992). Высокие и низкие температуры тормозят развитие куколок хлопковой совки, а температура 10 и 15<sup>о</sup>С являются оптимальными и ускоряют развитие особей. У куколок с более глубокой диапаузой, несмотря на идентичность условий зимовки, весной лет бабочек запаздывает на 10-15 дней.

На примере капустной совки более убедительно было отмечено, что куколки, полученные от гусениц воспитанных в условиях  $20^{0}$ C и 15 часов света, могут быть

активными и диапаузирующими. При этом у трехдневных куколок температура холодостойкости составляет в среднем  $-21.0^{\circ}$ C. Несмотря на продолжение диапаузы эта температура холодостойкости не изменяется. Сходство температурного показателя холодостойкости между активными и диапаузирующими особями может показаться неожиданным и странным. Такая особенность отличает куколок капустной совки (Ушатинская, 1957; Данилевский, 1961; Лозина-Лозинский, 1972). Но это проявление не носит универсальный характер, например у совки Acronycta rumicis доказано, что у куколок температура активных диапаузирующих холодостойкости составляет соответственно -  $21,0^{0}$  и  $19,6^{0}$ С (Симакова, 1971). В дальнейшем продолжение состояния диапаузы сопровождается снижением точки холодостойкости до -29<sup>0</sup>C, тогда как этот показатель у активных куколок остается неизменным. Аналогичная закономерность была выявлена и у капустной белянки (Данилевский, 1961) и хлопковой совки (Горышин, 1953).

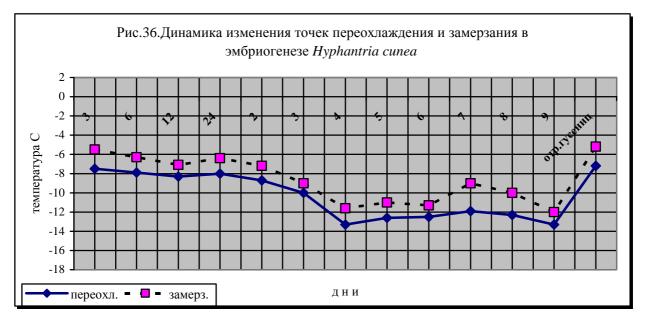
У к а п у с т н о й б е л я н к и (*Pieris brassicae L.*) стадии яйца и куколки являются наиболее холодоустойчивыми. В результате проведенных опытов было доказано, что куколки способны выдержать температуру в среднем -23,8 $^{\circ}$ C, а точка холодостойкости у яиц равна -26,8 $^{\circ}$ C (*Меривеээ, 1971, 1972*). Этот показатель для гусениц капустной белянки в четвертом и пятом возрастах составляет -10 $^{\circ}$ C. Активные гусеницы капустной белянки способны перенести коротковременное замерзание. А именно, питающиеся гусеницы белянки выдерживаю -5 $^{\circ}$ C при экспозиции 2 часа, некоторые из которых смогли выжить при температуре -9 $^{\circ}$ C. Температура холодостойкости у имаго капустной совки немного ниже и это состояние носит мобильный характер. Мобильность холодостойкости у бабочек капустной совки этологическая адаптация, которая связана активным поиском места для зимовки.

У зимующих куколок а м е р и к а н с к о й б е л о й б а б о ч к и (*Hyphantria cunea Drury*.) обнаружены холодозащитные реакции, выраженные в увеличении в тканях в наиболее холодные месяцы зимы редуцирующих веществ и глицерина, с параллельно понижением количества резервного гликогена. С наступлением зимнего периода куколки американской белой бабочки пребывают в состоянии олигопаузы — физиологического покоя, менее глубокого, чем диапауза. В этот период происходят биохимические и биофизические превращения резервных веществ, лежащие в основе холодозащитных реакций (*Иванчик*, 1969, 1971; *Родионова*, *Чеснек*, 1969).

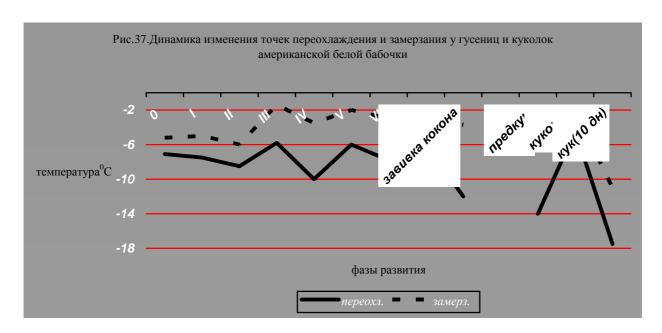
Экспериментально установлено, что существуют большие различия в холодостойкости яиц, гусениц, куколок на разных этапах эмбриогенеза, личиночного развития, метаморфоза (*Ушатинская*, *Иванчик*, *1974*). Динамика температуры переохлаждения в период эмбриогенеза представлено на рисунке 36.

В период эмбриогенеза первые три часа точка максимального переохлаждения в среднем достигает  $-(7,5-7,9^0)$ , а средняя точка замерзания колеблется между-5,5 и  $-6,3^0$ С. Через шесть часов эмбриогенеза точка максимального переохлаждения понижается до  $-8,3^0$ , а точка замерзания до  $-7,1^0$ С. До конца первых двух суток развития зародыша точка переохлаждения удерживается на уровне  $-(8,0-8,7)^0$ С, а замерзания — между -6,4 и  $-7,2^0$ С. Максимальная точка переохлаждения -13,3, а замерзания  $-11,6^0$  соответствует третьему и четвертому дням развития зародыша.

Установлено, что перед вылуплением гусениц точка переохлаждения точка переохлаждения равна -7,2, а замерзания -5,2°С (рис.36). Обычно температура переохлаждения и соответственно замерзания, незначительно понижается. Кривая, характеризующая динамику изменения температур переохлаждения и замерзания у гусениц американской белой бабочки, указывает на синхронность возрастной изменчивости этих показателей (рис.37).



Сразу после вылупления гусениц и в первые дни их развития происходит незначительное понижение температур переохлаждения и замерзания. А именно, до третьего гусеничного возраста точки переохлаждения снижаются с -7,1 до  $-10,3^{\circ}$ С, при этом точка замерзания синхронно изменяясь находится в пределах -5,2 и  $-7,1^{\circ}$ С (рис.37). С середины третьего возраста оба значения повышаясь, достигают максимума у двухдневных гусениц пятого возраста — точка переохлаждения -5,8 и замерзания  $-1,4^{\circ}$ С.



На протяжении второй половины пятого возраста и всего шестого и седьмого возрастов точка максимального переохлаждения и замерзания гусениц удерживается около –  $(-6-7^{0}\mathrm{C})$ , а точка замерзания – около – $(2-3^{0}\mathrm{C})$ . Незначительные колебания обеих точек происходит в периоды линек: перед каждой линькой точка максимального переохлаждения гусениц на  $0.5-1.0^{0}\mathrm{C}$  повышается и сразу после линьки она также незначительно падает.

Глубокое падение точки максимального переохлаждения и менее значительное падение точки замерзания происходит вскоре после окончания питания гусениц с переходом их в фазу предкуколки (рис.37). Перед линькой в фазу куколки и особенно в первые дни развития куколок (которые проходят через состояние диапаузы и олигопаузы) зимующего поколения наблюдается значительное повышение точек переохлаждения и замерзания. Через 10-15 дней развития куколок зимующего поколения охватываются зимней диапаузой, и прохождение и окончание их метаморфоза задерживается до весеннего периода.

По данным Р.С. Ушатинской и Е.Д. Иванчика, в условиях Западной Украины американская белая бабочка развивается в двух поколениях. Все куколки второго поколения диапаузируют, а в первом поколении диапаузируют лишь 86,0% куколок. У остальных 14,0% формируется летняя диапауза (как и у азербайджанской популяции), которая переходит осенью в зимнюю диапаузу. Установлено, что у куколок летнего поколения точки переохлаждения и замерзания имеют классическую U-образную кривую. Весь метаморфоз летних, развивающихся куколок занимает около 10-11 дней. Метаморфоз особей начинается при высоко лежащих точках переохлаждения (-2,7°C) и замерзания (1,4°C). До десятого дня развития куколок точка максимального переохлаждения удерживается между -16 и -18°C, а точка замерзания — между -10 и -12°C. Резкий подъем обеих точек происходи перед вылетом бабочек, при этом точка переохлаждения не превышает -5,8°, а точка замерзания -2,9°C.

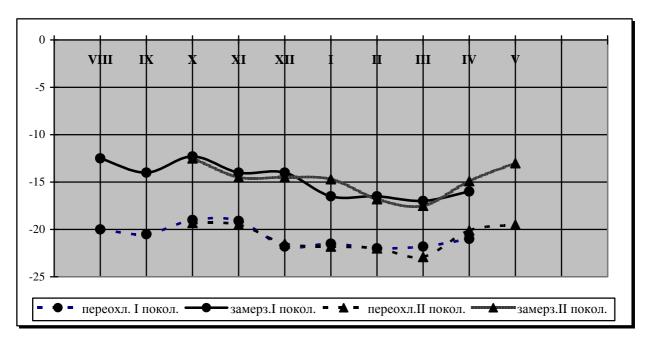


Рис.38. Изменение точек максимального переохлаждения и замерзания у диапаузирующих куколок американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury*.

Экспериментальные данные убедительно указывают на то, что между поколениями у американской белой бабочки отсутствуют резкие различия по показателям холодостойкости зимующих куколок. Но при этом у зимующих куколок из первого поколения данные точки переохлаждения и замерзания располагаются несколько ниже, чем у зимующих особей из второго поколения(рис. 38).

Американская белая бабочка относится к видам, которые выдерживают на некоторых стадиях и этапах онтогенеза глубокое переохлаждение жидкостей тела, но погибают при замерзании (7 тип). Поэтому точка максимального переохлаждения определяет нижнюю границу ее выживания при низкой температуре.

По интерпретации Э.Э. Меривээ (1971) переохлаждение, обусловленное структурами и химизмом развивающегося организма, следует называть «неспецифическим». Тогда как сезонные сдвиги, обусловленные физиологическими и биохимическими механизмами диапаузы и ее производных, которые накладываются на нормальный онтогенез, удлиняют его и придают организму более высокую устойчивость к неблагоприятным воздействиям внешней среды, являются «специфическими».

У американской белой бабочки холодостойкость ярко выраженная. По данным Е.П. Иванчика (1974) зимующие куколки погибают главным образом в начале осени (до конца октября смертность в зимующих популяциях достигает 17,9%) и весной, в восстановительный период (с середины марта по начало мая – 27,9%). За четыре с половиной морозных месяца (ноябрь-март) процент смертности зимующих куколок не превышал 12,1.

Выживаемость гусениц, холодостойкость куколок как у активных, так и диапаузирующих, является одним из наиболее существенных показателей для

характеристики условий развития популяций. Так как плодовитость не может обеспечить даже в благоприятных условиях увеличение численности, если потомство окажется нежизнеспособным. Иногда зимняя температура может быть определяющим фактором для некоторых зимующих насекомых, в частности во время зимней диапаузы. Показатели изменения веса особей могут характеризовать состояние зимующего материала. Низкая температура и даже замораживание полезны, т.к. позволяют сохранить энергетические резервы для выживания и плодовитости (Irwin, Lee, 2000; Margaix, Carrido, 2000).

Таким образом, пределы холодостойкости специфичны, они определяются особенностями их биологии. При этом они могут резко изменяться в зависимости от физиологического состояния организма. На таблице 13 представлены результаты особенностей холодостойкости активных и диапаузирующих куколок желтой лугов ой пяденицы (Tephrina arenacearia Den.et Schiff.)(Кулиева, 2007).

Обычно куколки этой группы способны переносить отрицательную температуру только в состоянии переохлаждения. Замерзание и образование льда внутри куколок как активных, так и диапаузирующих, всегда вызывает гибель (7 тип).

Как видно из результатов, представленных на таблице 13, эти исследования проводились в 2-х направлениях: 1) по выяснению способности активных куколок переносить отрицательную температуру; 2) по влиянию различий между активными и диапаузирующими куколками. Полученные данные убедительно указывают на то, что холодостойкость активных и диапаузирующих куколок желтой луговой пяденицы, основного вредителя кормовой люцерны, заметно различается. А именно, в среднем точки переохлаждения у диапаузирующих куколок на несколько градусов ниже, у апшеронской популяции -12°C, а у кубинской -18°C. Это объясняется тем, что у куколок кубинской популяции зимняя диапауза глубокая – эти куколки гораздо тяжелее, чем активные: разница в весе 22,1 мг (апшеронская) и 25,1 мг (кубинская). Температура замерзания у всех активных куколок колеблется незначительно, обычно в пределах от 1,6 до 1,8°C. Температура переохлаждения во время диапаузы достигает -12...-18°C. Соответственно, понижалась точка замерзания: она колебалась в пределах от -3,0 до -3,5°C. Вес активных куколок при низких температурах понижается, потому что по сравнению с диапаузирующими у активных куколок высокий уровень обмена веществ.

Это и является причиной тому, что они не холодостойкие. Для каждого вида существует своя точка холодостойкости — ниже этой температуры особи погибают. Диапаузирующие куколки наиболее холодостойкие.

Т а б л и ц а 13 Холодостойкость активных и диапаузирующих куколок желтой луговой пяденицы и влияние минусовой температуры на лет бабочек после зимовки

Кол-во куколок	Состояние куколок и средняя масса, мг-ах	Средняя температ <sup>0</sup> С			Масса куколок после экспозиции при - 18 <sup>0</sup> C, часы		Дата учета	Дата лета бабочек	
	Состо и сред мг-ах	Переохл.	Замерз.	1*	2**	3***	Контроль +5-+10 <sup>0</sup>		
			Апшерон	ская популя	ция (4-е по	коление)	<b></b>		
26	Активные: 64,5 <u>+</u> 3,3	-6,0	-1,8 -1,6	Гибель - 0% 42,5 <u>+</u> 4,1	Гибель 50,0% 82,5 <u>+</u> 1,7	Гибель 66,7% 61,7 <u>+</u> 1,0	Гибель - 0% 86,6 <u>+</u> 5,5	28.11	*** - 11.05 Контроль
	Диапаузир. 86,6 <u>+</u> 5,7	-12,0	-3,5	59,0 <u>+</u> 1,5	70,0 <u>+</u> 3,7	56,0 <u>+</u> 1,3	59,0 <u>+</u> 0,66	2.04	22.05 29.05 -
		Куби	нская поп	уляция (рав	внинная) (3-	е поколение	)		
	Активные: 75,8 <u>+</u> 9,5	-12,0	-2,0	Гибель - 0%	Гибель -15,0%	Гибель -25,6%	Гибель - 0%	-	-
30	Диапаузир. 100,9 <u>+</u> 12,7	-18,0	-3,0	93,8 <u>+</u> 4,6	106,1 <u>+</u> 12	101,0 <u>+</u> 14	99,5 <u>+</u> 7,9	15.11	12,06 Контроль 5.06

Установлено, что чем меньше объем тела и параметры насекомого, тем более он холодоустойчив, потому что в организме этих особей имеются капиллярные силы препятствующие образованию центров кристаллизации (*Кулиева*, 2007).

Установлено, что у желтой луговой пяденицы короткодневные фотопериоды, стимулируют подготовку особей к перенесению низких зимних температур (*Кулиева и др.*, 2009). В следующей серии данных опытов была выяснена связь между холодостойкостью и холодовой закалкой в период в уже возникшей диапаузы. Для этого часть гусениц (20.10) были перемешены в условия положительных низких температур (+4°C). Контрольная партия оставалась при температуре помещения (18-20°C). Из обеих партий брали пробы для замораживания. В частности, несмотря на месячное содержание гусениц при низкой температуре, в отличие от физиологических показателей (массы и роста), холодостойкость изменялась незначительно. А именно, перемещение гусениц с третьего возраста в экоусловия контрольного варианта способствовало интенсивному развитию и нормальному окуклению гусениц. В условиях 18-20°C смертность гусениц составило 10,0-20,0%, тогда как гибель особей при +4°C достигало 70,0-80,0%. Проверка холодостойкости у диапаузирующих

куколок, полученных в природных условиях в зависимости от популяций, показал, что точки переохлаждения в среднем равняются -12 и  $-18^{0}$ C, а замерзания -3.0 и  $-3.5^{0}$ C. В результате этих исследований было выявлено, что у кубинской популяции (равнинная) желтой луговой пяденицы точка переохлаждения значительно ниже ( $-17.8^{0}$ C), чем у апшеронской популяции.

Но следует отметить, что те виды, у которых зимующие куколки находятся в почве выявленные температуры переохлаждения (-12...-18<sup>0</sup>C) в Азербайджане не наблюдаются в зимний период даже в горных районах. По данным Л.Н.Кулешова (1974), в Азербайджане отрицательные температуры в зимнее время в почве отсутствуют. Поэтому успешная зимовка гарантирует выживаемость этих вредителей и дальнейшее развитие в следующем году.

## **II.3.** Влияние различия корма на физиологическое состояние

Ранее было отмечено, что физиологическое состояние организма насекомых зависит от различных факторов. В основном это длина светового дня, т.е. фотопериод, температура и влажность. В настоящее время доказано, что фотопериодическая реакция вида проявляется неодинаково при различном сочетании внешних условий, на фоне которых она осуществляется. Такими условиями, прежде всего, являются температура и кормовой режим. В первой главе более подробно проанализированы существующие строгие взаимодействия между температурой и фотопериодом в регуляции индукции диапаузы у исследуемых видов. Представленные данные убедительно указывали на причины изменчивости фотопериодических кривых – взаимодействие фотопериодической реакции с температурой: у одной и той же популяции конфигурация фотопериодической кривой при разных температурах оказывается разной.

Помимо температурного фактора, на фотопериодическую реакцию могут влиять, иногда сильно, и другие внешние факторы. Но в отличие от температуры, обычно их влияние не подчиняется никаким общим количественным и качественным закономерностям. В отношении этих разнородных факторов прослеживается лишь одна общая тенденция, не связанная, конечно, со способом их воздействия: их благоприятное для исследуемых видов проявление способствует бездиапаузному развитию, а неблагоприятное – диапаузе.

Одним из факторов, изменяющим фотопериодические реакции является пищевой. Сама неоднородность, составной характер этого фактора не допускает возможности коголибо единого типа его взаимодействия с фотопериодом. У фитофагов неблагоприятное питание может повышать склонность к диапаузе, но проявляется это обычно лишь

фотопериодах, близких к порогу (Данилевский, 1961). При этом неблагоприятным может быть питание на неоптимальном виде или органе растения, а также состояние растения, обусловленное старением или недостаточным увлажнением. Примером могут служить разница в величине порога фотопериодической реакции у хлопковой совки Heliothis armigera Hubn. (=Chloridea obsolete Hb.) при питании листьями и коробочками хлопчатника (рис.10, А) и изменение количества диапаузирующих особей в зависимости от вида картофеля и возраста скармливаемого листа у колорадского жука Leptinotarsa decemlineata (de Wilde, de Boer, 1969). Сходным образом у Drosophila phalerata добавление в искусственную среду плодовых тел грибов, на которых она развивается в природе, уменьшает количество диапаузирующих при фотопериодах 12 и 14 часов света. Установлено, что короткодневная реакция, свойственная голодным нимфам паразитического клеща Ixodes ricinus L., сменяется на длиннодневную у тех же нимф после их насыщения (Белозеров, 1970).

В более специальных случаях наличие определенного пищевого субстрата приобретает выраженного значение резко сигнального фактора, иногда даже доминирующего по отношению к фотопериодике. Это встречается у фитофагов (Hodková, 1982), но, по-видимому, более характерно для специализированных энтомофагов, хозяева и жертвы которых подвержены резким колебаниям численности или длительное время недоступны для заражения. Примером может служить Blastothrix longipennis(=confusa) паразит акациевой ложнощитовки (Parthenolecanium corni)(Сугоняев, 1963; Шельдешова, Стекольников, 1965). У этого вида имагинальная диапауза вызывается фотопериодической реакцией короткодневного типа, но только в том случае, когда развитие происходит в молодых самках хозяина. В случае же паразитирования в личинках 2-го возраста хозяина действие фотопериода не проявляется, и даже при длинном дне имаго паразита вылетают активными, но взаимодействие фотопериодической реакции и хозяино-паразитных отношений продолжается и в течение жизни имагинальной стадии. Диапаузирующие имаго, лишенные контакта с подходящими для заражения стадиями хозяина, при длинном дне остаются в диапаузе, при переносе же в короткий день быстро реактивируются и созревают. Однако контакт с личинками 2-го возраста или молодыми самками хозяина и питание их гемолимфой реактивируют самок Baltothrix даже на фоне длинного дня, т.е. в обход фотопериодической реакции. Первый вариант реактивации – при действии только короткого дня – доказывает, что питание гемолимфой хозяина не является обязательным условием созревания. Это и дает считать, что наличие контакта с хозяином и питание действуют как фактор сигнальный.

Выявлена резко выраженная реакция на наличие пищи у златоглазки *Chrysopa mohavae (M.Tauber, C,Tauber,1973)*, у которой короткий день вызывает имагинальную

диапаузу всегда, а длинный день вызывает активное размножение лишь при наличии второго условия — живых тлей для питания имаго. В случае отсутствия, несмотря на длинный день, возникает настоящая диапауза, сопровождаемая характерными изменениями цвета тела. Реактивация наступает при наличии тлей. Таким образом, одно лишь наличие или отсутствие жертвы у данного хищника может предотвращать, индуцировать или прекращать диапаузу на фоне разрешающего созревание длинного дня. У ближайшего к *Ch.mohavae* вида *Ch.carnea*, обладающего такой же фотопериодической реакцией длиннодневного типа, реакция на пищу у ряда популяций вообще отсутствует, что иллюстрирует необязательность, нерегулярность взаимодействия фотопериодической реакции с пищевым фактором.

Также доказана сигнальная роль пищевого фактора у клопа *Pyrrhocoris apterus*, у которого действие отсутствия пищи и короткого дня затрагивает одни и те же звенья нейроэндокринной системы (*Hodková*, 1982).

Обычно физиологическая реакция организма насекомых на органический и минеральный состав кормового растения носит специфичный характер, т.е. имеет две стороны: положительную и отрицательную. Отрицательным воздействием специфики биохимического состава кормового растения заключается в увеличении процента смертности и замедлении темпов развития, обменных процессов в организме гусениц старших возрастов в сторону интенсификации. Этот процесс сопровождается в конечном итоге большим накоплением депонированных веществ, возрастанием массы особей в данной фазе развития насекомого. Увеличение массы и метрических показателей у гусениц старших возрастов (перед метаморфозом) является признаком более высокого уровня накопления зоомассы в последующей фазе, у Holometabola куколочной, что способствует повышению плодовитости бабочек и жизнеспособности яиц у активных особей. У особей перед формированием физиологического покоя весовой показатель имеет значение, но жизнеспособность у зимующих куколок зависит от объема жирового тела, где накапливаются резервные вещества, необходимые для зимовки.

Экспериментально доказано, что степень привлекаемости и наличие необходимого кормового растения определяют суточную интенсивность питания гусениц американской белой бабочки. При этом процесс окукления гусениц не зависит от систематической близости кормового растения (табл. 14). Как видно из представленных на табл.14 данных, дата окукления активных гусениц (II поколение) в вариантах с кормовыми растениями шелковица, орех и айва происходит почти одновременно, тогда как гусеницы, воспитанные листьями абрикоса, яблони и инжира этот процесс переносят разницей в 5-6 дней.

Показано, что начало и продолжительность процесса окукления не зависит от систематического положения и биохимического состава кормового растения, на котором

содержатся и развиваются гусеницы американской белой бабочки. Тут и инжир относятся к роду *Morus*, при этом в данных вариантах разница в формировании метаморфоза в куколочную фазу составила 5 дней (28.08 и 04.09). Но динамика весового показателя у гусениц убедительно указывало на то, что физиологическое состояние, т.е. уровень и интенсивность обмена веществ (*Иванчик*, *1974*) непосредственно зависит от состава корма. Наиболее благоприятными для развития гусениц американской белой бабочки являлись шелковица —  $287,6\pm14,6$  мг, слива —  $217,9\pm21,1$  мг, абрикос —  $216,0\pm18,8$  мг и орех —  $207,9\pm5,9$  мг (табл.14).

Анализ полученных данных позволило проследить такую закономерность — метаморфоз происходит на фоне снижения количества массы особей. Т.е. после последней линьки обнаруживается снижение массы у особей на 50,0-52,0%

На таблице 15 представлены результаты исследований по воздействию различия кормового растения на изменчивость физиологического состояния американской белой бабочки.

Таблица 14 Влияние различия кормового растения на процесс окукления гусениц в последнем возрасте у американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury*.

Варианты	Площадь съеденного гусеницами листа за сутки, см <sup>2</sup>	Вес гусеницы до окукления, мг	Дата окукления гусениц	Живой вес* 2- дневных куколок, мг
Тут (Morus alba)	84,9 (99,9%)	287,6 <u>+</u> 14,6	29.08	150,1 <u>+</u> 12,4
Opex (Juglans regia)	13,0 (34,2%)	207,9 <u>+</u> 5,9	29.08	108,5 <u>+</u> 7,7
Айва (Cydonia oblonga)	2,02 (28,0%)	91,9 <u>+</u> 3,8	30.08	48,9 <u>+</u> 1,4
Абрикос (Prunus armeniaca)	25,0 (99,0%)	216,0 <u>+</u> 18,8	01.09	112,8 <u>+</u> 9,0
Слива (Prunus domestica)	2,1 (56,0%)	217,9 <u>+</u> 21,1	01.09	113,7 <u>+</u> 12,9
Алыча (Prunus divaricata)	0,3 (13,0%)	65,9 <u>+</u> 4,9	02.09	34,4 <u>+</u> 2,5
Яблоня (Malus pumila)	1,05 (49,0%)	115,0 <u>+</u> 15,9	06.09	48,6 <u>+</u> 2,82
Персик (Persica vulgaris)	0,25 (2,4%)	102,8 <u>+</u> 14,7	04.09	54,6 <u>+</u> 7,1
Инжир (Morus ficus)	7,0 (43,0%)	177,2 <u>+</u> 11,4	04.09	92,5±5,8
Вишня обыкновенная				
(Cerasus vulgaris)	0 (0,0%)	-	_	-

Примечание: \* - активные куколки второго поколения (2004 г.)

Наиболее выраженные различия были обнаружены в период диапаузы и зимовки (*Hybernation*), в частности физиологические показатели во втором поколении отличаются от первого и третьего поколений американской белой бабочки. Куколки во втором поколении тяжелее на 14,7% по сравнению с куколками первого поколения и на 19,8% третьего поколения. Вес жирового тела у куколок II поколения соответствовало 34,7% от общего веса.

В других поколениях этот показатель равен соответственно 26,6% ( I поколение) и 24,8% (III поколение).

Эти данные убедительно указывают на то, что в физиологическом отношении куколки во втором поколении значительно сильнее таковых в первом и третьем поколениях. Хотя куколки третьего поколения (если это поколение развивается до стадии куколки – Кулиева, 2006, a, $\delta$ ) в связи с подготовкой к предстоящей диапаузе и зимовке должны быть значительно сильнее куколок второго поколения.

Экспериментально доказано, что в III поколении американской белой бабочки (02.10) происходит постепенное снижение объема жирового тела от  $52,0\pm2,7$  мг до  $31,2\pm0,88$  мг. В это время имеющиеся в куколочной жидкости сгусток также увеличиваясь в размере стал тяжелее на 51,3% (табл. 15).

Таблица 15. Изменение физиологических показателей у куколок американской белой бабочки в различные периоды развития

	Периоды развития	Живой вес куколок, мг	Вес жирового тела, мг	Разница по отношению живого веса, %	Вес сгустка, мг	рН
I поі	коление	163,0 <u>+</u> 9,17	47,6 <u>+</u> 2,11	29,2	-	5,0
II поколение		187,0 <u>+</u> 15,1	64,9 <u>+</u> 7,5	34,7	-	5,0
Шп	околение	150,0 <u>+</u> 10,5	52,0 <u>+</u> 2,71	21,3	8,0± 0,005 (02.10)	
	Преддиапауза(ноябрь)	128,0 <u>+</u> 15,2	40,0 <u>+</u> 1,7	31,3	12,1 <u>+</u> 0,01	6,0
Ion	Диапауза(декабрь)	120,0 <u>+</u> 13,9	35,5 <u>+</u> 2,19	29,6	15,7 <u>+</u> 0,04	7,0
rnatI	Олигопауза(февраль)	115,0 <u>+</u> 11,2	34,0 <u>+</u> 1,2	29,5	21,7 <u>+</u> 0,3	7,0
Ну ве	Пробуждение	100,0 <u>+</u> 12,2	31,2± 0,88	31,0	25,3 <u>+</u> 1,1	8,0

С развитием отдельных этапов *Hybernation* изменяется и pH куколочной жидкости: во время подготовки к диапаузе слабо кислая (pH -5,0), диапаузы и олигопаузы нейтральная (pH -7,0) и морфогенеза слабо щелочная (pH -8,0).

Несмотря на то, что на стадии преддиапаузы у куколок, содержащихся на листьях ореха, абрикоса, персика, сливы вес значительный, к концу зимовки они не могут нормально перенести восстановительный период повышения интенсивности обменных процессов. А

именно, во время олигопаузы в переходный период потеря веса куколок в вариантах — тут (18,2%), айва (4,0%), орех (61,5%), персик (36,5%), абрикос (44,5%), слива (28,6%), яблоко (9,8%), инжир (29,2%), алыча (2,3%) (табл.16).

Основная потеря веса у куколок отмечается в период физиологического покоя, а также после — во время перехода в олигопаузное состояние. В это время происходит постепенное снижение живого веса особей, наибольшая потеря отмечается в вариантах орех, персик, абрикос, и слива, наименьшая — в период олигопаузы, когда прибавка в весе была значительной  $(210,0\pm9,7\ u\ 200,1\pm22,1)$  в вариантах айва и алыча.

На таблице 17 представлены данные, характеризующие зависимость между физиологическим состоянием и соответствующими показателями, а также плодовитостью весенних бабочек и депрессией внутрипопуляционной динамики вредителя.

Полученные результаты убедительно указывают на то, что уровень депрессии в динамике популяции американской белой бабочки определяется физиологическим состоянием зимующих куколок, в частности количеством резервных веществ в жировом теле (табл.17).

Установлено, что в соответствующих годах учета объем жирового тела у зимующих особей изменяется в пределах  $31,0\pm0,5$  и  $26,3\pm0,6$  мг, а плодовитость бабочек, вылетевших весной из этих куколок, составила  $671,0\pm33,4$  и  $520,6\pm27,3$  шт. яиц.

Т а б л и ц а 16 Влияние кормового разнообразия на динамику веса у зимующих куколок американской белой бабочки

Варианты	Дни учета					
Живой вес, мг	05.11.05 – преддиапауза	05.12.05 – диапауза	15.01.06 – олигопауза	23.02.06 – зимовка		
Тут	126,0 <u>+</u> 10,2	110,0 <u>+</u> 11,4	90,0 <u>+</u> 1,80	75,1 <u>+</u> 5,5		
Айва	210,0 <u>+</u> 9,7	125,0 <u>+</u> 10,9	120,0 <u>+</u> 11,8	65,0 <u>+</u> 10,0		
Opex	130,0 <u>+</u> 15,0	103,2 <u>+</u> 7,91	40,0 <u>+</u> 0,92	20,1 <u>+</u> 0,08		
Персик	205,3 <u>+</u> 21,0	85,0 <u>+</u> 3,6	75,0 <u>+</u> 5,7	50,2 <u>+</u> 0,19		
Абрикос	150,0 <u>+</u> 18,1	115,0 <u>+</u> 13,1	65,0 <u>+</u> 3,3	50,0 <u>+</u> 1,1		
Слива	98,0 <u>+</u> 5,9	70,2 <u>+</u> 2,2	50,3 <u>+</u> 1,7	20,4 <u>+</u> 0,11		
Яблоня	210,0 <u>+</u> 27,1	133,3 <u>+</u> 10,7	120,0 <u>+</u> 16,1	115,0 <u>+</u> 6,9		
Инжир	130,0 <u>+</u> 13,5	120,4 <u>+</u> 13,3	85,0 <u>+</u> 7,8	80,0 <u>+</u> 4,8		
Алыча	200,1 <u>+</u> 22,1	155,0 <u>+</u> 23,3	120,0 <u>+</u> 12,9	100,0 <u>+</u> 15,7		

Т а б л и ц а 17 Зависимость между физиологическими показателями куколок и плодовитостью весенних бабочек с депрессией внутрипопуляционной динамики американской белой бабочки

Годы	Время учета	Живой вес куколок, мг	Вес жирового тела , мг	Средняя плодовитость бабочек, шт	Среднее число кладок на 1 дерево	Средний вес яиц, мг	Фаза градации
2004	02.10 04.11 05.12 15.02.05 05.03.05 20.05.05	150,0±9,5 128,0±11,4 120,0±3,0 115,0±5,0 100,0±2,2	52,0±1,7 40,0±1,0 35,5±1,9 34,0±1,2 31,0±0,5	671,0 <u>+</u> 33,4	0,68	0,77	Увеличение численности (вспышка)
2005	05.11 05.12 05.01.06 23.02.06 17.05.06	126,2±10,0 110,0±7,4 90,0±4,8 75,0±5,5	30,0±0,67 27,9±2,1 27,0±0,99 26,3±0,6	520,6 <u>+</u> 27,0	1,7	0,8	Увеличение численности (вспышка)
2006	18.10 05.12 15.02.07 20.05.07	127,0±8,2 100,0±7,7 78,8±1,9	30,5±0,75 27,8±0,26 21,8±0,26	283,0 <u>+</u> 11,0	0,05	0,68	Спад Численности (потухание)

В эти годы в последующих поколениях были зарегистрированы массовые вспышки данного адвентивного вредителя в Азербайджане. У апшеронской популяции американской белой бабочки (в Азербайджане данный вредитель развивается в основном в северовосточных районах – *Кулиева*, 2006, *а*, б) массовые вспышки были отмечены на разных фазах вредителя: 2004 г. на одном дереве среднее число кладок составило -0,68, 2005 г. – 1,7.

Выявленное снижение объема жирового тела у куколок 2006 г. (в среднем  $21,8\pm0,26$  мг) способствовало снижению количества, отложенных яиц весенними бабочками ( $283,0\pm11,5$  шт.), а соответственно на каждом модельном дереве среднее число кладок составил 0,05.

Для сравнительного анализа было интересно выяснение роли пищевого фактора в формировании и прохождении зимовки у диапаузирующих и недиапаузирующих насекомых. Для выяснения данного вопроса были поставлены дополнительные опыты с пяденицами (сем. Geometridae) -вредителями плодовых культур и др. Ascotis selenaria Den. et Schiff., Idaea degeneraria Hubn.

На таблице 18 представлены результаты по изучению влияния различия кормового растения на основные физиологические показатели гусениц старших возрастов малой буропятнистой пяденицы. Как видно из данных, представленных на таблице, суточная интенсивность питания на этих растениях неодинакова. Интересным фактом следует считать, то что дата начала метаморфоза гусениц в куколочную фазу развития не зависит от

интенсивности потребления корма: разница в вариантах «яблоня» (35,8%) и «слива» (80,7%) всего 24 часа.

Полученные данные, по динамике веса и роста гусениц убедительно указывают на то, что развитие особей и формирование последующей фазы зависит не от интенсивности потребления корма, а от вида и состава кормового растения. Растение с более благоприятным для развития гусениц биохимическим составом, т.е. концентрацией растворимых углеводов, общих и ненасыщенных липидов может способствовать к сдвигу белкового, углеводного и липидного обмена и повышать зоомассу гусениц (Плешков, 1969). Данные по динамике веса гусениц подтверждают, что дата начала процесса формирования куколок зависит от процесса накопления массы особей: в вариантах «слива», «вишня» и «абрикос» вес гусениц-пронимф выше, по сравнению с другими вариантами на 14,8-46,1%, 6,7-41,1% и 16,3-47,1% соответственно (табл.18). При этом следует указать, что в варианте «мята» и «айва» нарушена динамика веса гусениц на фазе пронимфы – снижение массы в 1,1 –1,2 раза, которая отражается как на дате формирования куколок, так и в проценте выживаемости особей.

Таблица 18
Влияние различия кормового растения на физиологические показатели взрослых гусениц пяденицы, *Idaea degeneraria* (в каждом варианте по 20 особей единой кладки:07.06.09)

		8	,	ормовое				,	
1108	азатели	Грецкий орех	Яблоня	Айва	Слива	Вишня Персик Абрикос		Абрикос	Мята
кор	I-во ма за ки, %	50,0	35,8	40,0	80,7	45,0	30,0	55,0	65,5
Вес гусениц, мг	06.07 09.07 11.07 15.07 18.07	30,3±2,1 28,2±1,24 27,2±0,46 30,6±0,89 31,7±0,57	31,6±0,35 33,2±1,89 43,4±1,55 46,9±0,81 36,4±0,23	26,3±0,34 25,8±1,94 25,6±1,63 28,2±2,25 23,0±1,95	24,1±1,6 38,0±1,1 40,2±2,1 39,5±1,9 42,7±1,4	23,4±2,7 33,3±1,8 33,1±2,3 33,4±2,5 39,0±2,6	16,9±0,4 23,5±1,5 23,8±0,9 27,8±1,3 30,1±0,5	33,9±1,61 46,1±2,29 48,7±0,65 42,9±2,05 43,5±1,20	40,0±2,8 33,9±2,1 37,8±1,3 40,7±0,2 35,4±0,2
Рост, мг	09.07 11.07 18.07	16,5±0,68 18,3±1,35 19,0±0,88	19,0±0,71 18,9±0,39 17,5±1,22	12,8±0,27 14,0±0,16 13,3±0,91	16,6±0,2 17,6±0,2 18,0±1,6	16,3±0,7 17,0±0,7 17,4±1,6	14,5±0,3 13,8±0,3 16,2±1,1	19,8±0,18 20,0±0,44 20,5±0,90	20,0±0,2 18,9±0,3 18,0±1,5
Дат нача оку		20.07	19.07	23.07	18.07	18.07	20.07	18.07	15.07
Гиб	ель, %	0,0	0,0	82,8	0,0	0,0	0,0	0,0	16,7

Наиболее высокая смертность (причем во время формирования куколок) отмечена в варианте «айва» — 82.8%.

Вероятно, причиной задержки роста и понижения жизнеспособности гусениц в варианте «айва» является недостаток в составе листьев азота, воды, а также отрицательные значения углеводно-белкового соотношений, недостаточность ионов  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  и т.д. Действие этих факторов затрудняет ход процессов утилизации и усвоения пищи и служит одной из причин задержки развития, поэтому пронимфы весом менее 30,0 мг не могут успешно перенести метаморфоз в куколочную фазу. Повышение массы гусениц до  $40.7\pm0.2$  мг в варианте «мята» способствовало включению защитного физиологического механизма, и начался процесс метаморфоза (15.07), в результате смертность составила всего 16,7% (табл.18).

Для оценки значения индивидуальной изменчивости в популяционной динамике пяденицы дымчатой полынной Ascotis selenaria Den.et Schiff. (=Boarmia selenaria) подробно были исследованы физиологические особенности низменной и предгорной популяций (Кулиева, 2011).

Разница между экологическими условиями развития низменной и предгорной популяций составляет — температура  $5-7^{0}$ С, длина дня 03 мин., влажность варьирует между 50-75%.

В результате экспериментальных работ не были обнаружены качественные различия в физиологической характеристике между этими популяциями. В основном выявлены количественные различия во времени яйцекладки, линьки гусениц на последующие возраста, прохождении метаморфоза в куколочную фазу, продолжительности жизни особей, лета бабочек и выживаемости (табл.19).

Как видно из экспериментальных данных, представленных на таблице 19, несмотря на почти одновременную кладку, разница в этих популяциях в количестве отложенных яиц составляет 1,6-2,3 раза. Отличается также дата вылупления гусениц, а именно в предгорной зоне этот процесс осуществляется на 5 дней позже. В результате исследований установлено, что пяденице дымчатой полынной, как и многим пяденицам, свойственно наличие пяти возрастов в гусеничной фазе развития (4 линьки). Между низменной и предгорной популяциями различия отмечаются лишь во времени прохождения линек. В основном, существенные различия в прохождении линьки отмечены для взрослых гусениц, в частности разница между ІІІ и ІV линьками составляет - у низменной популяции 16 дней, а у предгорной - 24 дня. Как видно их этих результатов, для предгорной популяции необходимо значительное время для питания и достигания необходимого веса гусеницами до начала метаморфоза в куколочную фазу.

Как видно из экспериментальных данных, независимо от места развития, т.е. низменность или предгорье, на фоне увеличения массы особей на 19.6 - 29.8%, длина тела

остается почти одинаковой перед окуклением. Куколки, формирующиеся при относительно коротком дне (12ч.01' света в сутки для особей низменной, и 11ч.41' предгорной) также отличаются своим весом — на 34,5 мг тяжелее, чем куколки низменной популяции.

Таким образом, физиологические процессы в организме данного вредителя во взаимосвязи с условиями существования, дают более полное представление о приспособительном характере изменений в популяциях. В результате изучения особенностей фотопериодических адаптаций у данного вида пяденицы можно будет более точно охарактеризовать условия перезимовки гусениц и прогнозировать дальнейшее развитие вредителя.

Вероятно, пяденице дымчатой полынной свойственно наличие количественных фотопериодических реакций – разница 03- 06 мин. при среднесуточной температуре воздуха  $20^{0}$ С влияет на развитие гусениц. Такая закономерность проявляется у одного из основных вредителей кормовой люцерны желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia Den. Et Schiff.* Ранее было установлено, что короткодневный фотопериод приводит к заметному замедлению роста и увеличению веса у гусениц желтой луговой пяденицы, а также расщеплению всей популяции на две группы, одна из которых развивается замедленно, а другая ускоренно (*Кулиева и др.2009*).

Таблица 19. Физиологическая характеристика азербайджанской популяции пяденицы дымчатой полынной *Boarmia selenaria* 

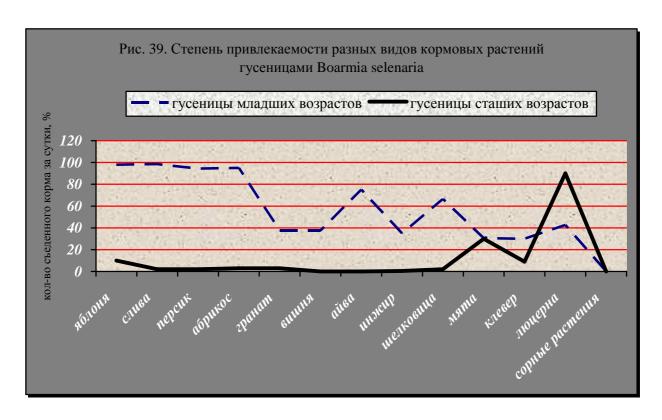
га луплен		Дата ли	ньки и масс	а мг		1	1	l	Лет
g 🗐 возраста гусениц		Длина гусениц,	Масса куколок,	Гибель, %	бабочек и продолж.				
Дата вылу	П	Ш	IV	V	перед окукл.	ММ	МГ	Гиб	жизни
	Низме	енная зон	а (Апшеро	н: пос. Г	ерадиль, І	Тиршаги)	4		
10.08	14.08 6,0 ± 0,004	19.08 9,8 <u>+</u> 0,12	24.08 65,8 ± 2,47	- 119 <u>+</u> 5,72	09.09 142,3 <u>+</u> 7, 45	4,0±0,05 13,0±0,14 22,5±0,67 35,3±0,55	09.09 122,5 <u>+</u> 5, 2	Гусениц 3,7	16.09 \$\$ 7-8
						пронимфа 54,0 <u>+</u> 3,48		Куколок. 13,5	od10 − 12
		Пре	дгорная зо	на (Алты	ыагач)				
15.08		21.00	1.09 70,0± 0,89	- 131,0 <u>+</u> 9,1	25.09 170,0± 7,99	4,8±0,07 16,5±0,11 25,0±0,33 36,0±1,7 пронимфа 54,6±2,5	25.09 157,0±5,07	Гусениц 25,8 Куколок 20,3	60% куколок зимуют
1	0.08	Низме       0.08 $14.08$ $6,0 \pm 0,004$ $0,004$ 5.08 $19.08$ $12,5 \pm 0.08$	Низменная зон $0.08$ $14.08$ $19.08$ $6,0 \pm$ $0,004$ $9,8 \pm$ $0,12$ Пре $5.08$ $19.08$ $12,5 \pm$ $24.08$ $49,0 \pm$	Низменная зона (Апшеро         0.08       14.08       19.08       24.08         6,0 ± 0,004       9,8 ± 0,12       65,8 ± 2,47         Предгорная зо         5.08       19.08       24.08       1.09         12,5±       49,0±       70,0±	Низменная зона (Апшерон: пос. Г         0.08       14.08       19.08       24.08       -         6,0 ± 0,004       9,8 ± 0,12       65,8 ± 2,47       119± 5,72         Предгорная зона (Алты 19.08         19.08       24.08       1.09       -         5.08       12,5± 49,0± 70,0± 131,0	окукл.         Низменная зона (Апшерон: пос. Герадиль, I         0.08       14.08       19.08       24.08       -       09.09         6,0 ± 0,004       9,8 ± 0,12       65,8 ± 2,47       119± 5,72       142,3± 7, 45         Предгорная зона (Алтыагач)         Предгорная зона (Алтыагач)         5.08       19.08       24.08       1.09       -       25.09         12,5±       49,0±       70,0±       131,0       170,0±	Низменная зона (Апшерон: пос. Герадиль, Пиршаги)  0.08	Низменная зона (Апшерон: пос. Герадиль, Пиршаги)  0.08	Низменная зона (Апшерон: пос. Герадиль, Пиршаги)  0.08   14.08   19.08   24.08   -   09.09   4,0±0,05   13,0±0,14   22,5±0,67   35,3±0,55   10,004   0,12   2,47   5,72   7,45   25.09   16,5±0,11   25,0±0,33   157,0±5,07   25.08   12,5±0,17   2,31   0,19   2,31   0,89   ±9,1   7,99   170,0±0,000

На рисунке 39 представлены результаты опытов по изучению степени привлекаемости разных видов кормовых растений гусеницами пяденицы дымчатой полынной.

В опыт были взяты как листья (реже плоды) плодовых культур, так и смесь сорных растений, шелковицы, мяты, люцерны и клевера. Эксперименты были начаты 20 августа (гусеницы II и III возрастов) и длились до 5 сентября (гусеницы IV и V возрастов). Как видно из результатов представленных на рисунке 39, в основном гусениц младших возрастов привлекают листья плодовых культур. В частности, количество съеденного корма в вариантах составило – яблоня 97,9%, слива 98,5%, абрикос 95%, персик 90-94,5%. Обычно в природных условиях (наблюдения в приусадебных садах) массовое повреждение плодовых культур гусеницами пяденицы дымчатой полынной проявляется в виде выгрызания плодов и листьев (июль-август). Взрослые гусеницы (IV и V возраста) в сентябре также могут быть обнаружены на некоторых плодовых (осенние сорта яблони, айва и др.), но в основном эти гусеницы заканчивают свое развитие на листьях и люцерне. Сентябрьские гусеницы предпочитают люцерну листьям плодовых культур, так как в этот период изменяется биохимический состав, и они теряют полезную значимость, снижается количество необходимых органических и минеральных веществ нужных для развития гусениц.

Наши исследования по выяснению степени привлекаемости и количества съеденного корма за сутки (рисунок) убедительно указывают на то, что для гусениц младших возрастов данного вредителя наиболее привлекаемы листья плодовых культур. К среднепривлекаемым растениям можно отнести молодые листья айвы (70,0-75%), шелковицы (66,5%), мяты (30,5%), вишни (25,7-30,0%), инжира (30,0-35,0%), клевера (25,0-30,0%), люцерны (35,0-42,6%). Полностью отвергнутыми гусеницами для употребления в качестве корма были варианты со смесью сорных растений (дикий горошек, одуванчик, мальва, подорожник, черный паслен, злаковые эфемеры), листья цветков, рапс. В этих вариантах смертность гусениц младших возрастов на второй день после кормления составило более 50% от общего объема взятых в опыт особей.

Ранее нами проводились аналогичные исследования с малой буропятнистой пяденицей *Idaea degeneraria Hubn* Было изучено влияние различия кормового растения на физиологические показатели – рост, вес, прохождение метаморфоза и т.д. (*Кулиева*, 2010, а).



Результаты этих опытов убедительно указывали на то, что развитие гусениц и формирование последующей фазы зависит не от интенсивности потребления корма, а от вида и биохимического состава кормового растения. А именно, растения с более благоприятным для развития гусениц биохимическим составом, т.е. концентрацией растворимых углеводов, общих и ненасыщенных липидов (Плешков, 1969) может способствовать к сдвигу белкового, углеводного обмена и повышать зоомассу гусениц. Так как вес взрослых гусениц (особенно перед зимовкой) является основной предпосылкой благоприятного окукления и нормальной зимовки.

## **II.4.** Влияние длины дня на развитие гусеничной фазы при переменной температуре

В природных условиях обычно очень сложно выделить влияние отдельных факторов условий обитания, так как действуют они совместно.

Фотопериодическая реакция каждого вида чешуекрылых проявляется в пределах определенных температур. У видов с длиннодневным типом ФПР обычно высокая температура подавляет индукцию диапаузы, а пониженная – появление длиннодневного эффекта (активное развитие). В условиях пониженных температур диапауза наступает при любой длине дня. Температурный оптимум существенно отличается в зависимости от видовой принадлежности и даже географической популяции, при чем эти отличия отражают адаптацию к локальным фототермическим условиям обитания.

Восприятие и оценка длины светового дня осуществляется у насекомых на специфических для каждого вида этапах онтогенеза. Тогда как остальные стадии развития не чувствительны к этому фактору. Показано, что чувствительность к фотопериоду может проявляться на любой стадии от яйца до имаго или охватывать несколько стадий (Горышин, Тыщенко, 1974; Saunders, 1981; Саулич, Волкович, 2004).

Как известно, восприятие длины светового дня происходит на стадии, которая предшествует диапаузирующей. Например, в случае куколочной или пронимфальной диапаузы чувствительностью к фотопериоду обладают личинки разных возрастов. При личиночной ( у чешуекрылых гусеничной) или имагинальной диапаузе фотопериодическая информация воспринимается и реализуется в пределах одной морфофизиологической системы. У некоторых видов чувствительная и реагирующая на длину дня стадии относятся даже к разным онтогенетическим циклам. Так, для волнянки *Orgyia antique L*. свойственна раннеэмбриональная диапауза, детерминация которой определяется температурными и фотопериодическими условиями развития гусениц предшествующего поколения (*Кинд*, 1972).

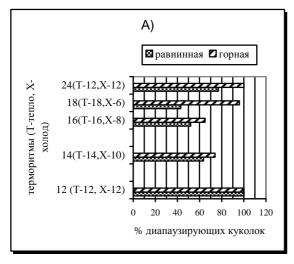
Чувствительная стадия является обязательным звеном ПР. В это период ежедневные фотопериодические сигналы накапливаются, образуя пакет ФП-информации, который сохраняется в звене памяти до его реализации (Горышин, Тыщенко, 1974). Число фотопериодических циклов, вызывающее диапаузу или активное развитие у 50,0% особей, получило название критический пакет фотопериодической информации (Горышин, Тыщенко, 1972), или required day number (Saunders, 1976). Этот параметр показывает, сколько дней потребуется для завершения фотопериодической индукции диапаузы или активного состояния у половины особей после наступления короткого или длинного дня, и вместе с критическим порогом определяет экологическое значение фотопериодической реакции в природе.

Традиционно для определения чувствительной стадии служат опыты с однократными изменениями альтернативных фотопериодов на разных этапах онтогенеза.

В природных условиях рост и развитие, физиологическое состояние насекомых находится под воздействием переменной температуры, влажности, длины дня и др. экологических факторов. Вопрос о том, как влияет переменная температура на рост и развитие, в частности на жизнеспособность, плодовитость, питание, обмен веществ, изучался многими авторами. Результаты некоторых авторов указывают благоприятное воздействие переменной температуры на развитие насекомых, другие же считают изменение температурного фактора неблагоприятными для развития насекомых (*Harris*, 1943; Ежиков, 1933; Ахмедов, 1988).

Среди исследуемых видов капустная совка (Barathra brassicae L.) имеет четко выраженную летнюю и зимнюю диапаузу. Установлено, что у горной и равнинной популяций капустной совки продолжительность развития гусеничной фазы (в сутках) и изменения в связи с влиянием различных фотопериодов почти схожие (Ахмедов, 1988). При этом прослеживается тенденция – гусеницы горной популяции развиваются медленнее, чем гусеницы равнинной популяции. Данная закономерность отмечается в динамике нарастания массы у куколок (рис.40,Б) Показано, что 100%-ная диапауза у горной популяции капустной совки может формироваться только у куколок, развивающихся в фотопериоде 12 ч и 24 ч света в сутки. При нормальном сочетании ритма температуры и фотопериода, когда ночь холоднее дня, критическая длина дня оказалась значительно выше, чем при постоянной температуре (20 и 25°C). Полученные данные согласуются с имеющими ранее данными Н.И.Горышина (1955) указывающего на то, что критическая длина дня для ночных насекомых, в частности совок, в большей мере зависит от уровня ночных температур. Эта особенность имеет адаптивное значение в связи с большой стабильностью ночных температур в природе.

Результаты исследований по влиянию терморитмов в условиях короткого и длинного дня на формирование диапаузы у равнинной и горной популяций капустной совки указывают на то, что при температуре  $25^0$ , число диапаузирующих куколок при 12 ч света составляет 21,0-65,0% (равнинная популяция) и 32,0-73,0% (горная популяция).



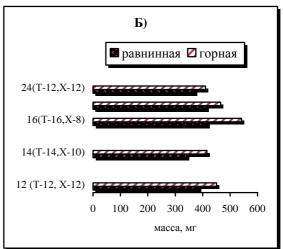


Рис. 40. Характеристика равнинной и горной популяций капустной совки в условиях различных терморитмов: А) диапауза; Б) масса куколок (T – тепло; X- холод в часах)

Установлено, что при 12-часовом терморитме число диапаузирующих куколок достигает 100% (рис.40,A) При 12-часовом фотопериоде и температуре  $25^{0}$ С наблюдалось лишь 65,0% (равнинных) и 73,0% (у горной) диапаузирующих особей, а при терморитме  $25^{10}$ С, и  $25^{10}$ С число диапаузирующих куколок увеличивалось до 100%. В то же время,

повышение ночной температуры до  $20^{0}$ С в варианте с терморитмом  $28...20^{0}$ С вызывало снижение числа диапаузирующих особей (рис.41).

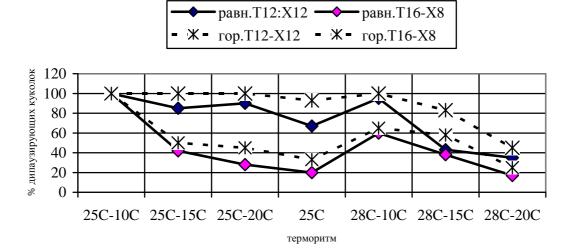


Рис. 41. Влияние терморитма на ФПР равнинной и горной популяций капустной совки *Barathra brassicae L.* (Т- тепло; X – холод в часах)

Т а б л и ц а 20 Влияние фотопериодических условий содержания отдельных стадий хлопковой совки *Heliothis armigera* на процент диапаузирующих куколок

Стадии	Фотопериодические режимы и % диапаузирующих куколок										
	Постоянные	%	Уменьшение длительности	%	Увеличение длительности	%					
Имаго	C: T 14:10 13:11 12:12 11:13 10:14	0,5 0,5 16,1 12,6 22,4	C: T 14: 10 13: 11 12: 12 11: 13	0,0 26,1 57,0	C:T 10:14 10:14 11:13 11:13 12:12 12:12	26,2 3,5 6,5 0,0 0,0 0,0					
Яйца	14:10 13:11 12:12 11:13 10:14		14:10 13:11 12:12 11:13	20,8	10:14 11:13 11:13 12:12 12:12 13:11						
Гусеницы	14:10 13:11 12:12 11:13 10:14		13:11 12:12 11:13 10:14		11: 13 11: 13 12: 12 12: 12 13: 11 13: 11						

В серии опытов с терморитмом 16 ч тепла и 8 ч холода число диапаузирующих куколок было значительно ниже, чем при 12-часовом терморитме. Это, скорее всего объясняется тем, что период темноты во всех вариантах опытов этой серии был значительно более длительным (рис.41).

Существует строгое взаимодействие между температурой и фотопериодом в регуляции индукции диапаузы у хлопковой совки *Heliothis armigera Hubn.* (табл. 20).

Когда имаго, яйца и гусеницы содержатся в 13-часовом дне, диапауза почти полностью предотвращается у куколок независимо от температурного режима. Такой результат не является неожиданным, так как 13-часовой день подавляет диапаузу. Лишь единичные куколки впадали в диапаузу, когда длина дня периодически сокращалась с 13 до 11 часов, а температура поддерживалась на постоянном уровне 26,6°C. Однако когда этот же фотопериодический режим использовали при температуре 21°C, то диапаузировало 76,5% куколок. Эти результаты убедительно доказывают, что фотопериодическая реакция хлопковой совки зависит от температуры. Иными словами, фотопериод может индуцировать диапаузу у этого насекомого только в том случае, когда температуры для этого благоприятны. Сходные результаты были получены для другого рода хлопковой совки Heliothis zea Boddie. (Roach, Adkisson, 1970). Показано, что максимальная индукция происходит в тех случаях, когда длина дня сокращается с 13 ч до 11 чпри одновременном понижении температуры с 26,6 до 18,5°C ( на 3° в неделю). В этом режиме было получено наибольший процент диапаузирующих куколок (94,3%).

Следовательно, комбинированный эффект сокращения длины дня и снижения температуры продуцирует более четкий стимул индукции диапаузы, чем любое одиночное внешнее воздействие.

Аналогичные опыты нами были поставлены для американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury*. Была прослежена зависимость от фототермопериодических условий развития изменение основных физиологических показателей, таких как продолжительность гусеничной фазы, линька, масса особей и метрические показатели, выживаемость, прохождение гусенично-куколочного метаморфоза.

Как видно из данных, представленных на таблице 21, продолжительность гусеничной фазы наиболее длительна во втором поколении американской белой бабочки. Это поколение развивается в условиях изменения среднесуточной температуры от 22,3 до 31,4°C, влажности 50-75,0% и длины дня 14ч 46 мин – 12ч 55 мин. Причем, если контрольный вариант (материал содержался в «садках» на ветвях) в первом поколении по продолжительности гусеничной фазы составил 15 дней (фотопериод 14 ч 33 мин), то во втором поколении длительность развития гусениц было на 2 дня больше (табл.21).

Экспериментальные данные позволило сделать такое заключение, что длительность гусеничной фазы не зависит от длины дня. При полной темноте (0 ч) и круглосуточном освещении (24 ч) длительность развития гусениц была одинаковой, т.е. 16 дней. Тогда как при 16 ч-23 дня, а при 8-часовом режиме этот показатель составляет 19 дн. – разница в 4 дня.

Несмотря на то, что гусеницы второго поколения во всех взятых в опыт фотопериодах развивались при значительно высокой температуре (пик 29,0-31,4°С-см.рис.20) продолжительность развития гусениц изменялось только в пределах 8 и 16 часовых режимов. Было установлено, что как при круглосуточной темноте, так и круглосуточном освещении задерживается развитие гусениц при высоких температурах. Только при 16-часовом освещении наблюдается максимальная продолжительность – 23 дня(табл.21).

Полученные экспериментальные данные указывают на то, что в первом поколении американской белой бабочки дата линек гусениц в контрольном варианте совпадают с опытными вариантами: 3 дня разницы было отмечено лишь в 12-часовом режиме. Очевидно, это связано с формированием в этом опытном варианте VII гусеничного возраста. В данном возрасте масса гусениц достигает 252,5 мг, т.е. на 59,8% больше, чем в VI возрасте. Но рост гусениц, независимо от возраста перед окуклением, достигает 2,9-3,0 см. Установлено, что начало гусенично-куколочного метаморфоза, по сравнению с другими взятыми в опыт вариантами, в 12-часовом режиме происходит на 3 дня позже.

Надо отметить, что процент смертности значительно высок (30,0%) также в 12-часовом варианте. Значить, при изменении температурного показателя в пределах  $24-25,7^{0}$ C, 12-часовой режим является наиболее благоприятным для данного вредителя.

Видно, что во втором поколении по характеру прохождения линьки в гусеничной фазе, резко отличается 16-часовой вариант. А именно, при длительном освещении (16 и 24 ч) на 3-4 дня запаздывает линька на 2-ой возраст гусениц, а это отодвигает линьку на последующих возрастах (табл.21).

Установлен, что круглосуточное освещение приводит к значительному увеличению массы гусениц, начиная со 2-го возраста. Эта закономерность сохраняется до предпоследнего возраста гусениц. Но во время окукления (100%) отмечается высокий уровень смертности – 64,6%. Очевидно, интенсивное протекание обменных процессов приводит к быстрому переходу в куколочную фазу. По сравнению с контролем разница составляет 5 дней, хотя смертность и в контрольном варианте была высокой – 62,6%. На фоне высокого процента окукления (80,0-100%) во втором поколении в опытных вариантах (0-16 ч) смертность была незначительной при этом среднесуточная температура достигала 31,4°C, влажность – 65,0 - 75,0%.

По данным Х.Эренхардт и других авторов (*Ehrenhardt et al.*, 1953) на развитие гусениц американской белой бабочки, особенно младших возрастов, отрицательно влияют высокие температуры в сочетании с низкой влажностью (24,0-30,0%).

Таблица21 Влияние длины дня на физиологические показатели гусении *Hyphantria cunea* при переменной температуре

ылияние длины дня	дня на физиологические показатели гусениц <i>Hyphantria cunea</i> при переменной температуре  Длительность освещения, часы									
Показатели	Контроль природа	0	8	12	14	16	24			
	Среднесуточная температура в пределах 23 и 29,4°C									
Продолжительность гусенич.фазы, дн	15	-	-	18	15	-	_			
Дата линьки и возраст	14.06 - II 18.06 - III 20.06 - IV 23.06 - V 25.06 - VI 28.06 - 0	-	-	13.06 - II 17.06 -III 20.06 - IV 23.06 - V 25.06 - VI 28.06-VII	14.06 – II 17.06 – III 20.06 – IV 23.06 – V 25.06 – VI 28.06 – 0	-	-			
Масса гусениц (мг) в возрастах	II-1,0±0,002 III - 28±0,41 IV- 86±0,38 V - 118±0,92 VI 287,6±1,5	-	-	II- 1±0,001 III 14±0,01 IV 53±0,66 V 97,8±1,1 VI 150,8±9 VII252,5±2	II-1,±0,005 III-21±0,1 IV-66±0,15 V114,8±3,9 VI204,3±7,	-	-			
Длина гусениц, см	II-0,5±0,01 III-1,0±0,05 IV-2,3±0,08 V-2,6±0,12 VI-3,0±0,05	-	-	II 0,5±0,00 III 0,8±0,0 IV-1,9±0,1 V 2,3±0,02 VI2,6±0,12	II 0,5±0,00 III0,9±0,01 IV1,9±0,09 V 2,5±0,14 VI 2,9±0,0	-	-			
Смертность, %	0	-	-	VII2,9±0,0 30	0	-	-			
	Средне	суточная тем	пература в п	ределах 22,3	и 31,4 <sup>0</sup> C					
Продолжительность	17	16	19	-	-	23	16			
Дата линьки	II - 27.07 III - 30.07 IV - 2.08 V - 5.08 VI - 9.08 VII - 10.08	II 27.07 III 30.07 IV 1.08 V 4.08 VI 7.08 VII 9.08	II - 27.07 III - 30.07 IV - 3.08 V - 6.08 VI - 9/08 VII - 12.08	-	-	II -31/07 III- 7.08 IV- 9.08 V - 11.08 VI- 13.08 VII -15.08	II - 30.07 III - 3.08 IV - 5.08 V - 7.08 VI - 10.08			
Масса гусениц, мг	II 1,0±0,07 III 10,3±0,4 IV 31,0±0,21 V 48,8±0,6 VI 161,2±1,1 VII 251±9,6	0,84±0,02 4,0±0,12 27±0,31 44±0,61 166,8±2,9 209,4±6,4	1,0±0,005 5,0±0,01 26,0±0,58 58,0±0,43 218,6±11,5 263,8±9,99			0,6±0,04 7,7±0,09 38,2±0,77 110±9,75 158,0±4,8	VII – 12.08 4,5±0,3 17,8±0,2 44,0±1,55 143,0±12,9 216,0±11,2 250,3±13,4			
Длина гусениц, см	II - 0,42±0,03 III 0,93±0,01 IV 1,43±0,03 V 1,8±0,02 VI 2,6±0,02 VII 2,7±0,08	0,4±0,001 0,73±0,05 1,5±0,07 1,7±0,002 2,1±0,01 2,7±0,16	0,53±0,003 0,73±0,03 1,47±0,04 1,8±0,07 2,4±0,09 2,8±0,05			260,3±4,2 0,35±0,008 1,2±0,01 1,5±0,03 2,0±0,001 2,3±0,17	0,7±0,01 1,2±0,05 1,6±0,04 1,8±0,01 2,7±0,06 2,8±0,15			
Дата окукления и Количество	Единичные: 25.06(6,7%) 10.08(30,0%) Массовое: 2.07(100%) 12.08(80,0%)	11.08(5%) 15.08(80%)	9.08(3,3%) 15.08 (100%)	28.06(3,8% 4.07(70- 85%)	25.06(3,3% 5.07(89%)	2,5±0,01 14.08(3%) 16.08 (100%)	15.08(100%)			
Смертность,%	62,5	0,5	8,9	-		1,5	64,6			

По их сведениям, в период массового отрождения гусениц (первая половина августа) среднесуточная температура воздуха составляла  $31,2^{0}$ С, относительная влажность воздуха доходила до 24,0%, а количество осадков в июле снизилось до 5 мм. Авторы считают, что это сочетание условий явилось причиной уменьшения в том году численности вредителя.

В нашем варианте же на фоне высоких температур (29,0-31,4°C) влажность изменялась в пределах 50,0-85,0%. Очевидно, что развитие и смертность американской белой бабочки определяются совместным воздействием внутренних и внешних факторов: один и тот же природный материал в различных режимах освещенности проявляет не одинаковую реакцию.

На таблице 22 представлены результаты исследований по влиянию длины дня на основные физиологические показатели желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia Den.et Schiff.* (*Hokuma Quliyeva*, 2011).

Таблица 22. Влияние длины дня на физиологические показатели гусениц желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia*( дата проведения опытов: 2.07-21.07)

Показатели		Длит	ельность о	свещения, ч	асы	2	900000000000000000000000000000000000000
110.000	Контроль-І	Контроль II	4	8	12	18	24
Продолжи- тельность фазы, дн	18	17	15	13	15	12	3 - 9
Дата линьки и возраст	5.07 – II 8.07 – III 12.07 - IV	5.07 – II 8.07 – III 11.07 – IV 14.07 - V	5.07 – II 8.07 – III 11.07 – IV 13.07 - V	5.07 – II 8.07 – III 14.07 – IV	11.07 – II 14.07 – III 16.07 – IV	5.07 – II 8.07-III 11.07IV	8.07- II - - -
Масса гусениц, мг	3,3±0,01 4,2±0,005 22,5±0,37	3,0±0,002 4,5±0,14 14,2±0,39 48,0±2,5	3,5±0,01 6,25±0,20 11,7±0,66 52,5±0,60	3,2±0,003 5,47±0,10 9,17±0,26	2,5±0,07 7,5±0,22 26,0±0,57	2,6±0,01 5,9±0,17 31,0±1,1	2,0 <u>+</u> 0,0 - - -
Длина гусениц, мм	4,0±0,005 6,3±0,16 15,5±0,21	5,0±0,001 9,1±0,21 14,0±0,09 20,0±0,63	5,4±0,16 9,0±0,01 12,5±0,33 19,5±0,54	6,6±0,41 9,7±0,37 10,0±0,20	3,5±0,05 11,5±0,71 15,5±1,44	5,2±0,17 9,8±0,4 17,0±0,2	2,0 <u>+</u> 0,0 - - -
Дата метаморфоза	18.07	17.07	17.07	-	17.07	14.07	_
Масса во время окукления,мг	90,5 <u>+</u> 1,47	72,3 <u>+</u> 3,33	78,4 <u>+</u> 2,30	-	87,0 <u>+</u> 1,06	57,5 <u>+</u> 2,2	_
Смертность. %	33,0	12,5	38,5	100,0	70,0	45,6	100,0

Было установлено, что продолжительность гусеничной фазы у этого основного вредителя кормовой люцерны существенно не зависит от длительности освещения. В частности, гусеничная фаза наиболее длительна в контрольных вариантах 17-18 дн., разница между контролями (контроль I –константная температура  $23^{0}$ C ( $\pm 1^{0}$ ), влажность 55,0-60,0% и освещение природное – 15ч 01мин-14 ч 08 мин; контроль II- природная популяция в стеклянных емкостях при изменчивой температуре в пределах 18,3 и  $27,7^{0}$ C, влажность - 50,0-75,0%) составляет всего 1 день. А самый короткий период, всего 3-9 дней был отмечен в режиме круглосуточного освещения (табл.22).

Установлено, что фотопериод в основном влияет на дату линек в гусеничной фазе, при этом количество возрастов у гусениц непосредственно зависит от массы. Как видно из данных на таблице 22, гусеницы весом менее 20,0мг в последнем возрасте не могут перенести метаморфоз в куколочную стадию. В 4-часовом режиме у гусениц 4-го возраста вес составляет  $11.7\pm0.66$  мг, и только формирование 5-го возраста с весом до  $52.5\pm0.6$  мг особи нормально переносят метаморфоз.

Эти данные подтверждаются аналогичными результатами в контроле — II (природная популяция). Следует обратить внимание на то, что условия развития различны: контрольный — 14 ч 05-08 мин и опытный — 4 ч света в сутки (Кулиева, Ибрагимов, 2007). Значить, дата окукления гусениц также не зависит от длительности освещения — эта физиологическая особенность выражена также и в других опытных режимах с контролем- I.

Сравнительный анализ данных лабораторной популяции убедительно указывает на то, что дата гусенично-куколочного метаморфоза зависит не от фотопериодических условий содержания гусениц (влажность 55,0-60,0% и среднесуточная температура  $23^{0}$ C, т.е. оптимальные), а от скорости нарастания массы в последнем возрасте данной фазы развития.

Следует отметить также и то, что природная популяция желтой луговой пяденицы характеризуется высоким процентом выживаемости на стадии куколки. Несмотря на то, что вес гусениц во время окукления (пронимфы) в 4- и 18-часовом фотопериодах по сравнению с контролем- І на 13,4 и 36,5%, а с 12-часовым режимом на 9,9 и 33,9% соответственно ниже, они смогли нормально перенести процесс окукления (табл.22). Причем дата метаморфоза была независима от веса пронимф: в отличие от контроля и других опытных вариантов при 18-часовом режиме окукление происходит раньше на 3-4 дня.

Для желтой луговой пяденицы (сем. *Geometridae*) установлена зависимость роста и развития гусениц от короткодневного фотопериода. В 4-часовом режиме отмечается максимальное количество линек (5 возрастов), веса  $(52,5\pm0,6\ \text{мr})$  и роста  $(19,5\pm0,45\ \text{мм})$  - II тип количественной ФПР. Этот тип количественной фотопериодической реакции

характеризуется с прогрессирующим ростом в последнем возрасте и очень медленным развитием гусениц младших возрастов.

Выявлено, что в 8-часовом режиме преобладает I тип количественной ФПР, которая характеризуется быстрым ростом в младших возрастах гусениц и замедленным ростом в последнем возрасте: минимальный вес у взрослых гусениц  $(9,17\pm0,26\ \mathrm{Mr})$  предотвращает дальнейшее развитие особей. А 12-часовой фотопериод характеризуется преобладанием II типа количественной реакции, которая проявляется в разнице линьки на 2-й возраст гусениц: по сравнению с другими режимами на 6 дней (табл.22). И, наконец, 18-часовой фотопериод отличается относительно короткой продолжительностью гусеничной фазы (12 дн.) и проявлением обоих типов количественной ФПР: высокая скорость нарастания массы до  $31,0\pm1,1$  мг и увеличение роста до  $17,0\pm0,18$  мм способствует раннему метаморфозу в куколочную стадию развития.

Таким образом, регуляция сезонного цикла желтой луговой пяденицы основана на сезонной системе фотопериодических адаптаций. Количественные реакции могут определять возможность перезимовки гусениц в почве, а также влиять на подготовку зимней диапаузы, наступление которой определяется качественной ФПР.

Для сопоставления и сравнения выявленных данных по влиянию длины дня и переменной температуры на развитие гусениц были реализированы опыты на малой буропятнистой пяденице *Idaea degeneraria Hubn.*(сем. *Geometridae*). Этот вид в условиях Азербайджана развивается в 2,5 поколениях (*Кулиева*,2010) и успешное развитие гусениц при среднесуточной температуре воздуха 8°C и относительной влажности 75,0-80,0% указывает на то, что зимовка этой пяденицы гарантируется высокой выживаемостью при низких зимних температурах (смертность 21,3%). Результаты проведенных исследований 2008-2009 гг. показали, что буропятнистая пяденица развивается без состояния физиологического покоя. Обычно гусеницы могут питаться даже гниющими частями растений. Этот вид пяденицы очень быстро адаптируется изменению внешней среды, хотя предпочитает относительно жаркий и сухой климат.

На таблице 23 представлены результаты исследований по выяснению влияния длины дня на рост и развитие гусениц малой буропятнистой пяденицы (*Hokuma Quliyeva*, 2010). Анализ полученных данных указывают на то, что длина дня существенно не влияет на продолжительность гусеничной фазы: между короткодневными (4, 8, 12 ч) и длиннодневными (14, 18, 24 ч) фотопериодами резких различий не обнаружено. Несмотря на идентичность условий освещения в контроле (14 ч – 12 ч02 мин) по сравнению с 12- и 14-часовыми фотопериодами гусеничная фаза на 5-6 дней была продолжительной (табл.23).

Таблица 23 Влияние длины дня на физиологические показатели малой буропятнистой пяденицы *Idaea degeneraria* (дата вылупления 08.08 при температуре 25°C и влажности 60,0%)

ПОКАЗАТЕЛИ	Контроль -14.0-12.2 часов	Оч	4 ч	8 ч	12 ч	14 ч	18 ч	24 ч
Продолжительн ость гусеничн. Фазы, дни	37	38	35	33	32	31	35	37
Дата линьки и возраст гусениц	18.08 – II 29.08 – III	18.08- II 25.08- III	18.08- II 31.08-III -	20.08- II 26.08- III -	18.08- II 26.08-III 29.08-IV	19.08- II 26.08- III -	29.08- II 31.08- III -	29.08 – II 6.09 – III
Масса гусениц, Мг	2.9 <u>+</u> 0.10 29.5 <u>+</u> 1.16	5.6 <u>+</u> 0.1 19.4 <u>+</u> 0.1	5.2 <u>+</u> 0.26 29.9 <u>+</u> 1.3	5.6 <u>+</u> 0.22 12.4 <u>+</u> 1.1	5.5±0.21 17.6±0.3 37.2±1.3	4.8±0.31 12.1±1.0	4.6 <u>+</u> 0.04 31.8 <u>+</u> 2.7	5.4 <u>+</u> 0.13 45.8 <u>+</u> 2.02
Длина гусениц, Мм	0.5 <u>+</u> 0.007 11.2 <u>+</u> 0.16	0.7 <u>+</u> 0.01 12.5 <u>+</u> 0.5 -	0.7 <u>+</u> 0.05 16.6 <u>+</u> 0.2	0.8±0.01 14.3±0.9	0.8±0.03 12.3±0.4 16.7±0.4	0.73 <u>+</u> 0.0 13.6 <u>+</u> 0.8	0.7 <u>+</u> 0.05 15.2 <u>+</u> 0.6	0.73 <u>+</u> 0.02 17.4 <u>+</u> 0.54
Дата окукления и количество,%	15.09; 80.0	16.09; 75.0	13.09; 100	11.09; 87.5	10.09; 100	11.09; 100	13.09; 79.0	15.09; 100
Вес куколок, мг	45.0 <u>+</u> 2.07	40.5 <u>+</u> 2.9	42.0 <u>+</u> 3.9	29.7 <u>+</u> 1.9	37.9 <u>+</u> 1.5	32.3 <u>+</u> 2.8	37.0 <u>+</u> 2.3	38.0 <u>+</u> 2.22
Дата лета и % на 1-й день	26.09; 25.0	27.09; 14.2	24.09; 20.0	24.09; 1.25	23.09; 30.0	24.09; 10.0	24.09; 4.0	25.09; 10.0
Смертность, %	21.0	25.0	0.0	12.5	0.0	0.0	71.0	0.0

Выявлено, что условия освещения влияют на дату линьки и динамику веса гусениц. Значительные различия были обнаружены в развитии гусениц между 2-м и 3-м возрастами: при 18 часовом режиме 2 дня и при 4 часовом — 13 дней. А при 12-часовом фотопериоде была дополнительная линька на 4-й возраст. Обнаружена закономерность резкого увеличения веса гусениц на второй день после вылупления: по сравнению с контролем эта прибавка составляет 58,6-93,1% в зависимости от фотопериода. При 12-часовом фотопериоде эта закономерность сохраняется до конца гусеничной фазы развития. При сопоставлении полученных данных с динамикой веса гусениц, во всех режимах в период развития (29.10) отмечен резкий подъем веса. Весовой показатель гусениц имеет важное значение в регуляции даты линек. А именно, гусеницы весом менее 40,0 мг не способны перенести метаморфоз. Кроме того, при 12-часовом режиме разница между линьками на третий и четвертый возраста составила 3 дня, а максимальная разница в 13 дней при фотопериоде 4 ч связана с минимальным весом гусениц — 8,7±0,24 (27 августа). При этом следует указать, что самый минимальным весом гусениц — 8,7±0,24 (27 августа). При этом следует указать, что самый минимальный вес установлен при круглосуточном освещении у гусениц до линьки на 3-й возраст — 6,0±0,17 (t<sub>D</sub>= 9,3 при уровне вероятности β>0,99).

Обычно у насекомых число линек зависит от условий внешней среды. У разных видов насекомых разнокачественность в сроках выделения проторакотропного гормона

свидетельствует о том, что помимо фотопериодической регуляции линьки, определенную роль играют и другие механизмы, связанные с условиями питания и накопления веса гусеницами (Буров, 1983; Раушенбах, 1990). В литературных источниках отмечено также и то, что при 12-часовом фотопериоде выделение проторакотропного гормона у личинок табачного бражника в предпоследнем возрасте начинается на вторую ночь после линьки на 4-й возраст. Значить появление у гусениц малой буропятнистой пяденицы при 12-часовом фотопериоде дополнительного возраста можно объяснить повышением гормона в этот период.

Ранее, нами было отмечено, что у некоторых видов влияние короткодневных фотопериодов приводит к заметному замедлению роста и увеличению их веса и расщеплению всей популяции на 2 группы особей: замедленно и ускоренно развивающиеся. Поэтому у одних видов количественная ФПР характеризуется быстрым ростом в младших возрастах и замедленным ростом в последнем возрасте. А у других, наоборот, с прогрессирующим ростом в последнем возрасте и очень медленным развитием гусениц младших возрастов.

Судя по результатам настоящих исследований (табл.23) у гусениц буропятнистой пяденицы количественный ответ на действие фотопериода наиболее выражен в длиннодневных вариантах 18 и 24 ч света. Превышение веса гусениц из длиннодневных вариантов над короткодневными (4, 8, 12 ч) достигает 8,9 мг, что составляет 29,5% от среднего веса гусениц в условиях короткого дня. Указанные различия высоко достоверны ( $t_D$ =7,7 при уровне вероятности  $\beta$ >0,99). Выявлено, что 4-часовой фотопериод стимулирует вес гусениц на фазе пронимфы, что создает среднюю прибавку веса по сравнению с другими режимами на – 10,3 мг (контроль), 1,8 мг(0 ч), 7,8 мг (12 ч), 7,1 мг (14 ч), 6,6 мг (18 ч), 7,5 мг (24 ч) соответственно (табл.23).

Обнаружено, что на второй день после вылупления из яиц происходит резкое увеличение в массе гусениц:  $93,1\%(0\ \text{ч}),\ 79,3\%\ (4\ \text{ч}),\ 93,1\%\ (8\ \text{ч}),\ 89,7\%\ (12\ \text{ч}),\ 65,5\%\ (14\ \text{ч}),\ 58,6\%\ (18\ \text{ч}),\ 86,2\%\ (24\ \text{ч})$  соответственно. При 12-часовом фотопериоде выявленная закономерность сохраняется до конца гусеничной фазы  $(37,2\pm1,32\ \text{мг}\ \text{в}$  четвертом возрасте гусениц). В 3-м возрасте на второй день после линьки (27.08) вес гусениц по сравнению с контролем достоверно повышается на  $61,5\%\ (t_D=16,8\ \text{при уровне вероятности}\ \beta>0,997)$ .

Таким образом, данные по весу гусениц дали возможность оценить результаты, а именно не обнаруживается явственная связь с фотопериодическими условиями и массой особей – вес гусениц колеблется сравнительно слабо – от 4,6 до 5,6 мг. Тогда как средний вес взрослых гусениц (3-й и 4-й возраста) значительно выше – от 12,1 до 45,8 мг, и гораздо сильнее изменяется в разных фотопериодах. Максимальный вес гусениц у данной пяденицы

было отмечено в условиях 24 часов света ( $45,8\pm2,02$  мг), а минимальный при 14 ч ( $12,1\pm1,02$  мг).

Установлено, что дата гусенично-куколочного метаморфоза, процент куколок, дата лета и процент вылетевших бабочек на первый день не зависит от освещенности (табл. 23). Попытка изучения фотопериодической регуляции веса куколок у буропятнистой пяденицы тоже дало отрицательный результат. Оказалось, что разница среднего веса куколок в условиях короткого ( $36,5\pm2,4$  мг) и длинного ( $35,8\pm2,45$  мг) дня составляет всего 0,7 мг и статистически недостоверна ( $t_D=0,21;t_D < t_{st}$ ).

Было выявлено, что дата лета бабочек и процент имаго на первый день вылета также не зависит от фотопериода: ранний лет и высокий процент особей (30,0%) был отмечен при 12-часовом варианте, а минимальный процент вылетевших бабочек наблюдалось в варианте 8 ч (1,25%). Во время данных опытов было выявлено, что малая буропятнистая пяденица характеризуется также высоким процентом выживаемости (табл.23). Только 18-часовом варианте была отмечена очень низкая выживаемость (смертность 71,0%).

Таким образом, анализ полученных результатов позволяет прийти к такому выводу. Что у малой буропятнистой пяденицы, как и у желтой луговой пяденицы количественный ответ на действие светового дня наиболее выражен в гусеничной фазе развития. Фотопериодические условия развития гусениц не влияют на развитие куколок и процесс вылета бабочек. Видимо, регуляция сезонного цикла развития пядениц (сем. *Geometridae*) основана на сезонной системе фотопериодических адаптаций, а количественная реакция определяет возможность перезимовки гусениц во взрослых возрастах.

## ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ СПОСОБ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

На современном этапе разработки и освоения системы защиты растений от вредных организмов она рассматривается с точки зрения управления и регулирования фитосанитарного потенциала посевов и почвы. Регулирование численности вредных организмов осуществляют с помощью проведения взаимосвязанных организационных, агротехнических, биологических и химических мер. Но для рациональной организации системы защиты растений от вредных видов насекомых следует знать особенности циклов развития и динамики сезонной активности имаго данных видов.

Сроки сезонного развития вредных видов и продолжительность его отдельных этапов определяются астрономическими причинами, зависят от географических координат местности и особенностей месторасположения участков, определяющих микроклимат. В регионах, зависимости от географической широты и долготы, и конкретных климатических условий, могут наблюдаться значительные различия в циклах развития этих видов и сезонной приуроченности отдельных фаз их развития. Обычно эти различия являются приспособлением к циклически меняющимся условиям внешней среды, а также переживанию климатически неблагоприятных периодов года. Они позволяют в значительной степени использовать трофические ресурсы путем распределения выкармливающихся стадий развития насекомых - вредителей по различным временным периодам.

Изучение фенологических особенностей видов существенно для понимания путей экологической адаптации видов к конкретным условиям обитания, а с практической точки зрения, эти сведения способствуют прогнозированию состояния популяций вредных насекомых. Прогнозирование развития вредных насекомых в посевах сельскохозяйственных культур включает составление прогнозов появления и распространения вредных организмов в условиях конкретной территории. Существуют долгосрочные, сезонные и краткосрочные прогнозы.

Долгосрочные прогнозы обычно составляются на предстоящий год или определенную перспективу. Эти прогнозы содержат характеристику ожидаемой ситуации в конкретных условиях и рекомендации по защите растений от комплекса видов вредных организмов. Долгосрочные прогнозы разрабатываются на основе научных исследований и в них даются анализ фактического положения за прошедший год.

Сезонные прогнозы разрабатываются для динамичных объектов, развитие и распространение которых зависит от факторов среды и других условий.

Краткосрочные прогнозы используются только для некоторых видов. Обычно при данном виде прогноза учитывают исходное состояние популяций, их вредоносность и экономические пороги вредоносности

Для классификации сезонных циклов насекомых-вредителей используются сравнительные данные по срокам сезонного развития и выживаемости особей в разных географических и экологических популяциях, определяются причины различий в их динамике. Методом фенологических кривых и тепловых ресурсов прогнозируются те стадии в онтогенезе вредителя, развитие которых не прерывается зимовкой или диапаузой, то есть для тех же стадий, что и метод сумм температур.

## III.1. Анализ фенологии некоторых исследуемых видов

Для выяснения экологических особенностей годового цикла насекомых вредителей недостаточны сведения лишь особенностей фотопериодических реакций. Имеют значение данные, касающиеся других эколого-физиологических особенностей, зависимость сроков и скоростей развития активных стадий от прямого влияния температуры, а также распределение по вертикальной зональности.

С е р а я к о р н е в а я с о в к а в условиях Азербайджана в основном вредит овощным, кормовым и бахчевым культурам. Единичные сведения о данном вредителе как «виноградная совка» представлены некоторыми авторами (*Богачев*, 1951; Алиев, 1976, 1984; Абдинбекова и др, 1982), но фенология исследована Р.М. Ахмедовым (1988).

Установлено, что корневая совка в основном распространена на Апшеронском полуострове. Зимующие гусеницы корневой совки после питания и развития до V –VI возрастов во второй декаде мая окукливаются в почве. В этот период начинается летняя диапауза ( см.І.З). Летняя диапауза у корневой совки происходит при фотопериоде 15 ч 03 мин, относительной влажности воздуха 15-20%, среднесуточной температуры воздуха 27-33°C. Показано, что с 15.07 гусеницы выходят из состояния летней диапаузы и в течение 7-10 дней идет процесс окукления. Лет бабочек отмечается с 15 августа до конца октября и продолжается 70-80 дней. Обычно гусеницы вылупляются с конца августа и развиваются до 3го возраста, уходят в почву, где зимуют.

Значить, корневая совка в условиях Апшеронского полуострова развивается в одном поколении (моновольтинный вид) и имеет длительную летнюю диапаузу.

Т а б а ч н а я с о в к а также представлена в работах вышеупомянутых авторов. Этот вид совки специализированный вредитель, развивающийся в условиях Приараксинской равнины, в предгорьях Нахичевани и западных регионах Азербайджана.

Развитие табачной совки имеет сходные признаки в развитии, в частности весной, перезимовавшие гусеницы активизируются и в начале июня у гусениц формируется летняя диапауза (см. І.З.). Вышедшие из состояния экстивации гусеницы через 4-6 дней окукливаются. Вылет бабочек из этих куколок происходит в середине августа и растягивается до первой декады октября. Кладки были отмечены в третьей декаде августа. Гусеницы в основном развиваются в сентябре и октябре. Зимняя диапауза гусениц происходит в 3-м и 4-м возрастах — конец октября и начало ноября. Зимняя диапауза формируется у гусениц в условиях длины дня 11-12 ч и снижения среднесуточной температуры воздуха 10-15°С.

Для табачной совки характерна довольно высокая устойчивость к пониженным температурам, что позволяет данному виду развиваться в неблагоприятных зимних условиях горных и предгорных районов Азербайджана.

Большая ленточная совка также относится к моновольтинным видам. В Апшероне этот вид развивается в одном поколении. Это опасный вредитель овощебахчевых культур и картофеля в равнинных районах Азербайджана (*Ахмедов*, 1988).

Фенология большой ленточной совки исследована недостаточно хорошо. Имеющиеся сведения носят отрывочный характер (*Алиев*, 1984).

По данным Р.М. Ахмедова (1982) в условиях равнинных районов (Ленкорани и Хачмаса) выход из почвы перезимовавших гусениц происходит в третьей декаде марта. В северо-восточной части Азербайджана выход зимующих гусениц наблюдалось в середине и конце апреля. Обычно сроки выхода зимующих гусениц и их численность имеет значение для своевременного проведения истребительных мероприятий против данного вредителя.

Окукление гусениц отмечается уже в апреле месяце. Весь процесс окукления и развития куколочной фазы продолжается до конца мая и второй декады июня. Массовое окукление в южных регионах Азербайджана было зарегистрировано с третьей декады апреля до конца первой декады мая, в северо-восточных регионах – от середины до конца мая.

Численность куколок на ранних капустных полях на  $1\text{m}^2$  составляет от 3 до 12 особей. Обычно этот показатель в 2 раза ниже в северо-восточных регионах. Во время развития и окукления зимующих гусениц условия среды обитания соответствовало среднесуточной температуре от 12 до  $19,5^{\circ}$ С и влажности воздуха 70,0-90,0% (Ленкорань) и от 11,7 до  $17,3^{\circ}$ С и 56,0-85,0% соответственно (Хачмас).

Вылет из куколок зимующего поколения ленточной совки начинается в конце апреля и начале мая. Длительность имагинальной фазы составляет 20-30 дней, после чего они впадают в летнюю диапаузу. Установлено, что летовка у большой ленточной совки длится более трех месяцев (июнь-август). Во время летней диапаузы среднесуточная температура

воздуха составляет от 20,6 до  $26,8^{0}$ С, длина дня -15 ч 03 мин. Лет бабочек после экстивации начинается - в южных регионах в третьей декаде августа, а в северо-восточной в начале первой декады сентября. Массовый лет начинается со второй декады сентября и продолжается до середины октября.

Первые кладки отмечаются уже в первой декаде сентября в южных районах Азербайджана, а в северо-восточных зонах яйцекладка начинается со второй декады сентября и завершается в первой и третьей декаде октября. Вся гусеничная фаза охватывает сентябрь, октябрь и частично ноябрь месяцы. Гусеницы в 6-м возрасте уходят на зимовку в почву. Таким образом, у большой ленточной совки летняя диапауза происходит в имагинальной фазе, а зимняя - на фазе взрослой гусеницы.

Д р о к о в а я с о в к а является вредителем сельхоз культур в северо-восточной части Азербайджана. Соответственно чему, фенология данного вредителя исследована в вертикальной зональности Куба-Хачмасского районов (Ахмедов, 1992).

Показано, что в хозяйствах равнинных зон Прикаспия начало вылета бабочек наблюдается в середине мая. В это время среднесуточная температура воздуха составляет 17...18°C, относительная влажность варьирует в пределах 56,0-62,0%. Лет продолжается до второй декады июня и длится 25-40 дней. Первые кладки происходят при термических условиях 21-23°C, и продолжается до 25 дней. Эмбриональное развитие охватывает 5- 6 дней (конец мая и начало июня).

Первые гусеницы в равнинной зоне отмечены в конце мая, а вся гусеничная фаза завершается в конце июня. Процесс окукливания начинается с конца июня и продолжается до второй декады августа. В это период в Азербайджане длина дня соответствует 14-15 ч, среднесуточная температура — 28°C. При данных фототермических условиях у дроковой совки формируется 100%-ная диапауза. Длительность этой летней диапаузы у куколок составляет 20-26 дней. В конце июля и начале августа из 20-,0-30,0% диапаузирующих куколок вылетают бабочки первого поколения. Лет продолжается до 35 дней и заканчивается в середине сентября.

Во время лета бабочек второго поколения (20,0-30,0% особей) температура воздуха составляет в среднем около 20...23<sup>0</sup>C. Откладка яиц и их развитие наблюдается в третьей декаде августа и первой декаде сентября. Яйцекладка у этих бабочек несколько короче, чем у бабочек, вылетевших из перезимовавших куколок.

Развитие второго поколения дроковой совки происходит в сентябре-октябре. В этот период в равнинных условиях длина дня сокращается до 10-12 ч, а температура воздуха снижается от 27 до  $13^{0}$ C, т.е. условия обеспечивающие формирование зимней диапаузы у 100% куколок.

В условиях предгорья Кубинского района (северо-восточная зона) дроковая совка развивается в одном поколении. Зимовка в этих условиях происходит на стадии куколки. Лет бабочек происходит в конце мая и начале июня (при температуре  $15...18^{0}$ C). Массовый вылет в предгорной зоне соответствует первой-второй декаде июня, а в горной зоне – в конце июня. Развитие гусениц в природе – в июне-августе месяце. Температурные условия в предгорной зоне составляло от 14 до  $26^{0}$ C, а в горной от 13 до  $19,5^{0}$ C.

В природных условиях при длине дня от 8 до 14 ч в сутки количество диапаузирующих куколок составляло 100%. Снижение процента диапаузирующих куколок наблюдалось только в 15-16-часовом фотопериоде, но такие длиннодневные режимы в южных районах ареала данного вредителя не встречается. Полученные данные по фотопериодической реакции указывают на моновольтинность дроковой совки (*Ахмедов*, 1988).

Имеется достаточное количество работ, касающихся фенологии о з и м о й с о в ки в различных областях Москвы, Украины, Казахстана, Киргизии, Узбекистана и т.д. Это широко распространенный вид, встречающийся в различных природных условиях степной, лесостепенной и таежных зон. Восточная граница распространения совпадает с январской изотермой –  $20~^{\circ}$ С (*Кулиева*, 1999).

Бабочки озимой совки на свет летят довольно охотно и в массовом количестве с начала мая до конца октября. Гусеницы многоядны, питаются 147 видами растений. В Азербайджане озимая совка вредит табачной рассаде, бобовым, огородным культурам и поздним посевам хлопчатника и кукурузы, нуту, рассаде чая и т.д.

О зимовке озимой совки в литературных источниках имеется различная информация. Так, ряд авторов указывают на то, что озимая совка зимует на стадии взрослой гусеницы (Джамалов, 1957; Щеголев, 1960; Ахмедов, 1975), другие – различных возрастах гусеничной фазы (Гусейнов, 1982; Ахмедов, Гусейнов, 1975), а также на стадии пронимфы (Сахаров, 1930; Ларченко, 1949; Гейспиц и др., 1971). А значить, для нормальной зимовки озимой совки требуется предварительная физиологическая подготовка. У данного вида между понятиями спячка и диапауза нельзя проводить резкой границы различия, в данный момент носят количественный характер, ибо глубина покоя во время спячки меньше, чем при диапаузе.

По данным С.И. Гусейнова (1982) при температуре  $25^{\circ}$ С гусеницы как горной, так и низменной (равнинной) популяции озимой совки в условиях 16-24 ч развиваются без диапаузы, а при коротких фотопериодах (10,12 ч) наблюдается диапауза у 11,5-25,0% (низменная) и 16,0-30,0% (горная) гусениц данного вида. При температуре  $15^{\circ}$ С и фотопериодах 12,14 ч была отмечена 100%-ная диапауза.

Зимующие гусеницы озимой совки имеют большой запас жира и малый процент воды, они холодоустойчивы и могут переносить морозы до  $-11^{0}$ С. Озимая совка по холодостойкости относится к 6-му эколого-физиологическому типу (*Кулиева*, 1992).

Азербайджану первые сведения отмечаются в работе В.И. Рекача (1933). В различных регионах Азербайджана озимая совка дает 2 полных и частично третье поколение (*Кулиева*, 1999).

Установлено, что выход зимующих гусениц из почвы и их развитие продолжаются до середины мая. Окукление гусениц осуществляется в пределах 11-16 дней. Массовое окукление происходит в мае при температуре  $20,3^{0}$ С.

Развитие первого поколения наблюдается в мае-июне ( $20^{0}$ с), второго – в июле-августе (при среднесуточной температуре воздуха  $24,5-28^{0}$ С, длине дня 15 ч) и третьего – в августе-октябре (при  $22-15^{0}$ С и 12,5 и 10 ч света). В предгорных условиях озимая совка имеет 2 поколения, а в горных – 1 поколение.

В результате наблюдений было установлено, что самка озимой совки вылетает из куколок с не вполне развитыми яйцами и для нормального их созревания необходимо дополнительное питание нектаром. Степень плодовитости бабочек зависит от комплекса факторов. Выявлено, что высокая температура  $(31...34^{0}\text{C})$  оказывает угнетающее действие (откладывается в среднем 23-275 яиц), а низкая температура  $(18^{0}\text{C})$  благоприятствует увеличению плодовитости бабочек озимой совки  $(430-725\ \text{яиц})$ . Наиболее благоприятная влажность — 65,0-80,0%, при низкой влажности бабочки становятся менее плодовитыми, а при высокой – они погибают.

С о в к а - и п с и л о н в южных регионах Азербайджана развивается в 3,5 поколениях. Зимовка происходит в стадии гусеницы старших возрастов и куколки. Лет бабочек из перезимовавших куколок начинается в середине и продолжается до конца мая. Откладка яиц первого поколения отмечается с 3 по 19-21 мая, а вылупление гусениц – с конца первой декады мая. Развитие длится 40-46 дней и заканчивается к концу июня. Лет бабочек первого поколения начинается в середине третьей декады июня и достигает максимума в первую декаду июля.

Развитие второго и третьего поколений совки-ипсилон происходит в июле-сентябре при благоприятных экологических условиях. Лет бабочек третьего поколения растянут до середины октября. Откладка яиц четвертого поколения отмечается в конце второй декады сентября и продолжается до конца первой декады октября. Вылупившиеся гусеницы из-за пониженной температуры воздуха развиваются медленно, поэтому взрослые гусеницы четвертого возраста наблюдается лишь через 50-55 дней. Достигнув массы в среднем 1000

мг, они уходят в почву, где 20,0-25,0% из которых окукливается и остается на зимовку (Axmedos, 1973).

У равнинной популяции совки-ипсилон (Хачмасский р-н) развитие начинается с мая до сентября. Всего в этом регионе данный вид дает три поколения. В это период среднесуточная температура воздуха колеблется от 17 до 23,5°C, а в ноябре 10...13°C и 10-11 ч света. В данных условиях гусеницы развиваются до 6-го возраста и уходят в почву, где остаются на зимовку. Лишь незначительная часть (15,0-20,0%) успевает окуклиться.

В предгорной зоне Азербайджана вылет бабочек из перезимовавших куколок начинается в третьей декаде мая. Массовый лет имаго происходит в середине июня. Яйцекладка начинается с середины июня и продолжается до третьей декады августа. Первые куколки зарегистрированы в третьей декаде июля. Вылет бабочек из этих куколок происходит в августе. Откладка яиц второго поколения начинается в августе и растягивается до конца второй декады сентября. Вылупление гусениц и их развитие происходит в сентябре – октябре.

Результатами многолетних наблюдений (Axmedos, 1973) доказано, что гусеницы, вылупившиеся из яиц третьей декады августа, успевают окуклиться в конце октября и из этих куколок отмечается лет бабочек. Вылет и развитие этих бабочек происходит медленно при средней суточной температуре  $14...12^{0}$ С. После питания эти бабочки в конце ноября ( $12^{0}$ С) уходят на зимовку. Но при этом гусеницы, отродившиеся из яиц, отложенных в сентябре, развиваются до конца ноября и в старших возрастах уходят в почву, где остаются зимовать. Часть из них (около 10,0%) окукливаются и зимуют.

Таким образом, совка-ипсилон в хозяйствах предгорной зоны имеет два поколения и может зимовать на стадиях гусеницы, куколки и имаго. Установлено, что в горной зоне этот вредитель развивается в одном поколении, а ее зимовка происходит на стадии гусениц старших возрастов.

С о в к а с – ч е р н о е в зависимости от климатических условий в Азербайджане дает разное число поколений. В юго-западных регионах этот вид совки развивается в трех поколениях (Абдинбекова и др., 1982). В конце марта зимующие гусеницы выходят и начинают питаться. Первые куколки появляются вначале апреля, и их развитие растягивается до второй декады мая. Вылет бабочек из зимующего материала начинается в первой декаде мая. Яиц первого поколения можно найти уже во второй декаде мая и яйцекладка продолжается до конца первой декады июня. Вылупившиеся в третьей декаде мая гусеницы развиваются до конца первой декады июля. Куколки первого поколения появляются в конце июня. Вылет имаго из этих куколок отмечается в начале июля. Развитие первого поколения происходит в условиях 11-15 ч длины дня. Среднесуточной температуры

воздуха 25...26<sup>0</sup>C, относительной влажности воздуха 70,0-76,0%. В таких условиях развития у гусениц совки с-черное развитие завершается без диапаузы.

Гусеницы второго поколения развиваются при длине дня 14,5-13 ч, высокой температуры (до  $28^{0}$ С) и относительной влажности 42,0-60,0%. Эти экологические условия также гарантируют гусеницам бездиапаузное развитие.

Откладка яиц третьего поколения начинается в первой декаде сентября и продолжается до конца второй декады октября. В середине сентября начинается вылупление гусениц из яиц, которые развиваются до середины ноября. Гусеницы развиваются до 4-го возраста и впадают в диапаузу. Первые зимующие гусеницы появлялись в начале ноября, а массовый уход отмечался 15 ноября при длине дня 10-11 ч, температуре воздуха в среднем  $9^{0}$ С.

Выявлено, что горная популяция совки с-черное (Таузский р-н Азербайджана) имеет одно поколение, а ее зимовка также происходит на стадии гусеницы.

К а п у с т н а я с о в к а имеет очень сложную экологию в естественных условиях (Кулиева, 1992, 1999). У капустной совки, как и у других полициклических видов число поколений увеличивается по направлению к югу (рис.42). В условиях равнинной зоны (Куба-Хачмасская) вылет бабочек из зимующих куколок наблюдается в середине мая, откладка яиц начинается в начале третьей декады мая и продолжается до начала июня. Отрождение гусениц первого поколения наблюдается в середине третьей декады мая, а развитие протекает до конца июня. 29,5% куколок первого поколения диапаузирует. Летняя диапауза в первом поколении не глубокая продолжается более 15-20 дней. Развитие диапаузирующих куколок первого поколения совпадает с развитием гусениц второго поколения. Вылет бабочек первого поколения из активных куколок наблюдается в конце первой декады июля в течение 12-15 дней.

Вторая откладка яиц происходит в конце июня и продолжается до 8 июля. Гусеницы второго поколения развиваются до первой декады августа. Второму поколению также свойственна летняя диапауза (15,5%). Вылет бабочек наблюдается в конце июля и продолжается до 18-20 августа. Третья откладка яиц соответствует первой декаде августа с продолжительным периодом развития до 15-16 августа. Развитие гусениц продолжается до конца сентября. В третьем поколении на зимовку с предстоящей зимней диапаузой уходят 73,3% особей. Вылет бабочек из куколок третьего поколения очень растянут.

В период теплой осени могут развиваться гусеницы четвертого поколения капустной совки (17,0%). Но гусеницы развиваются медленно и все гибнут от неблагоприятных условий в ноябре и начале декабря.

Таким образом, развитие гусениц и куколок первого поколения в природе при длине дня (15 ч света) и температуры 20,2 и  $25,4^{0}$ С завершается куколочной диапаузой. Развитие же гусениц второго поколения при более коротком дне (14 ч света) и относительно высокой температурах —  $26-28^{0}$ С создает возможность для возникновения летней куколочной диапаузы. Развитие третьего поколения происходит в условиях короткого дня (10-12 ч света0 и пониженных температур ( $18^{0}$ С), что обеспечивает формирование зимней диапаузы (*Кулиева*, 1992).

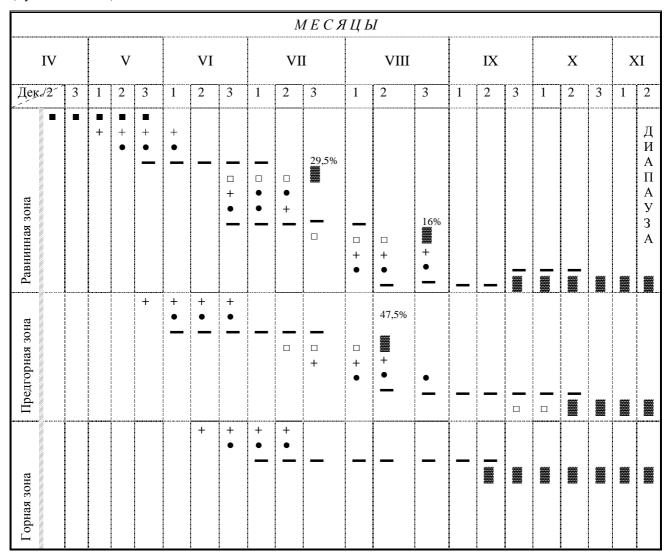


Рис.42. Фенология капустной совки *Barathra brassicae* в условиях Куба-Хачмасской зоны (■ –зимующие куколки; + бабочки; • – яйца; — - гусеницы; □ – активная куколка; Ш - диапаузирующая куколка)

По данным Р.М. Ахмедова(1988) в предгорной части Азербайджана весенний лет бабочек происходит в конце мая с продолжением развития до 14-15 июня. Откладка яиц отмечается в начале июня. Вылет бабочек из куколок затягивается и около 50,0% куколок диапаузируют. Диапаузирующие куколки до поздней осени остаются в почве. Вылет бабочек

не происходит, и развитие первого поколения составляет 54 дня. Вторая откладка яиц отмечается в начале августа и продолжается до конца второй декады августа. Развитие гусениц этого поколения продолжается около 74 дней. Окукливание происходит в конце первой декады октября.

Х л о п к о в а я с о в к а в условиях Азербайджана (Сабирабадский, Нефтечалинский р-ны) развивается в неполных 4 поколениях, причем развитие первого и половины четвертого поколений протекает на кукурузе, нуте, томатах, люцерне и сорняках, а второе и третье поколений – на хлопчатнике (*Кулиева*, 1983, 1999).

Наблюдения показали, что первое поколение хлопковой совки развивается со второй декады мая до третьей декады июня, с продолжительностью развития поколения в 4-45 дней при среднесуточной температуре воздуха 19-25°C и относительной влажности воздуха 59,0-71,0%. (рис. 43).

	МЕСЯЦЫ																					
	IV			V			VI			VII			VIII			IX			X		X	I
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
		<b>■</b> +	+	+	+	+			I	П	o	К	0	Л	t	Н	И	e				
					_	_		<b>-</b> - +	_ +	+	+											
									•	•	• — — +	<b>—</b>	+	+	II							
											•	•	•	• <b>—</b> □ +	_ +	_ +	<b>III</b> +	+				
														•	•	•	• —	• —		IV		

Второе поколение развивается в течение 35-40 дней, в основном на хлопчатнике и кукурузе с конца июня до конца июля (при температуре воздуха 25-28<sup>0</sup>С и относительной влажности воздуха 59,0-61,0%). Третье поколение хлопковой совки развивается в течение 30-35 дней на хлопчатнике с конца июля до конца августа. В это время среднесуточная

температура воздуха составляло 23-25°C и относительная влажность воздуха 60,0%. В четвертом поколении привлекаемость хлопчатника для откладки яиц (с конца августа до начала октября) несколько снижается в связи ухудшением общего состояния растений под влиянием условий среды. В это время гусеницы перекочевывают в большом количестве на поживные посевы кукурузы и в меньшей мере на дурман, канатник, сорные растения. Кроме того, яйца также откладываются как на хлопчатник, так и на сорные растения. Неполное четвертое поколение хлопковой совки развивается с конца августа-начала сентября до третьей декады октября с продолжительностью развития до 50 дней. Обычно четвертое поколение хлопковой совки заканчивает свое развитие стадией куколки, которая остается на зимовку до следующего вегетационного сезона.

Фенология а м е р и к а н с к о й б е л о й б а б о ч к и в условиях Азербайджана (Апшерон и Куба-Хачмасской зоны) впервые исследована И.А. Нуриевой (2000) и С.А. Гаджиевой (2005). К сожалению, результаты этих авторов носили фоновый характер, т.к. в них не были учтены качественные проявления фотопериодизма. В своих исследованиях И.А. Нуриева (2000) показало, что в условиях северо-восточной зоны Азербайджана американская белая бабочка развивается в 2,5 поколениях: развитие третьего поколения происходит до гусениц второго (1995 г.) и четвертого-пятого (1998 г.) возрастов.

Результаты наших фенологических наблюдений (2005-2006) с учетом качественного и количественного проявлений фотопериодизма показали, что в условиях Баку-Апшерона данный вредитель развивается в 2,5 поколениях, но до конца куколочной фазы, ушедших на зимною диапаузу (100%), а затем на зимовку (*Кулиева*, 2006, а). Причем, первые куколки третьего поколения были получены 19.09 – весом 101,0-122,0 мг. У 90,0% гусениц была отмечена фаза предкуколки, т.е. идет подготовка к массовому окуклению 23.09. Вес предкуколки достигал до 139,0 мг, а после окукления до 163,0 мг. В результате настоящих исследований было выявлено, что наряду с зимней диапаузой для американской белой бабочки в условиях Баку-Апшерона свойственна также и летняя диапауза (рис.44).

У апшеронской популяции американской белой бабочки летняя диапауза (39,1%) длится с 24.07 по 21.08, при этом экологические условия изменяются соответственно: длина дня 14 ч 46 мин - 12ч 55 мин, среднесуточная температура воздуха - 31,4 и 26,4 $^{0}$ С, влажность -65,0-75,0% и 50,0-60,0%.

Развитие первого поколения американской белой бабочки (АББ) в третьей декаде апреля — начало мая (рис.44). Первые бабочки вылетают в первой декаде мая, и лет имаго продолжается до второй декады июня. Но первые яйца уже обнаруживаются в первой декаде мая. Вылупления единичных гусениц отмечается в начале июня. Гусеничная фаза продолжается до первой декады июля. В это время появляются первые куколки. Куколочная

фаза первого поколения тянется до конца третьей декады августа, но 39,1% из этих куколок в третьей декаде июля впадают в летнюю диапаузу (см. І.3).

,	МЕСЯЦЫ																					
	IV			V			VI			VII			VIII			IX			X		X	I
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
			+ •	+	+	+						39,1%										
				I			_	<b>—</b>		_ +												
				1					T	'	+	+	+									
										•	•	•	•	_				J			ā	
						II																
													+	+	+							
													•	•	•		_	_				
									III													

Рис.44. Фенология американской белой бабочки *Hyphantria cunea* в условиях Баку-Апшерон (обозначения такие же как на рис.42 и 43)

Первые бабочки из куколок первого поколения начинают вылетать в первой декаде июля, а во второй декаде уже отмечается яйцекладка (II поколение). Яйцекладка продолжается до второй декады августа, но при этом первые гусеницы встречаются в первой декаде августа. Гусеничная фаза развивается до первой декады сентября. Хотя куколочная стадия продолжается и в первой декаде сентября, вылет бабочек из этих куколок отмечается во второй декаде августа. Первые яйца также встречаются во второй декаде августа, начинается развитие третьего поколения АББ. В первой декаде отрождаются гусеницы и идет процесс окукления. Гусениц третьего поколения можно встретить до первой декады октября. В основном идет процесс окукления, активные куколки развиваются до25 ноября, а затем они переходят в состояние зимней диапаузы, после которой начинается зимовка.

Известно, что люцерна является одной из важнейших сельскохозяйственных культур, обеспечивающих животноводство высокобелковым кормом и участвующих в поддержании высокого уровня плодородия почвы. Для создания стабильной семеноводческой базы

необходимо производить ежегодно большое количество семян люцерны. Одной из основных причин недобора урожайности семян люцерны - вредоносная деятельность фитофагов. Перспективным направлением решения этой проблемы является разработка эффективных методой управления популяциями фитофагов. Изучение особенностей фенологии вредителей существенно для понимания путей экологической адаптации видов к конкретным условиям той или иной зоны, а в практическом плане способствует прогнозированию состояния популяций вредных видов.

Структура циклов развития пядениц в исследуемых регионах включала установление зимующей фазы и выяснение соотношения этих стадий развития (*Кулиева*, 20116). На таблице 24 представлены результаты по структуре циклов развития различных видов пядениц, отмеченных на кормовой люцерне.

Зимующая стадия развития пядениц, выявленных на люцерне по оригинальным материалам из исследуемого региона известна для 9 видов (табл.24). Полученные данные убедительно указывают на то, что из геометрид постоянными вредителями люцерны следует считать Tephrina arenacearia Den.et Schiff., Tephrina murinaria Den.et Schiff., Semiothisa clathrata L., Chlorissa viridata L., Chlorissa pulmentaria Guence.; временными – Idaea degeneraria Hubn., Idaea seriata Schrank., Ascotis selenaria Den.et Schiff., Hypomecis punctinalis Scopoli. Фенологическими наблюдениями было установлено, что почти все отмеченные виды пядениц зимуют на фазе куколки. Исключение составляют временные виды – I.degeneraria, I. seriata., основная часть которых зимует на фазе взрослой гусеницы (табл.24).

Как видно из результатов, представленных на таблице, для пядениц, отмеченных на кормовой люцерне характерно би- и полициклическое развитие, что диктуется, в первую очередь, благоприятным вегетационным периодом в данных регионах.

На диаграмме представлены данные по общей динамике встречаемости выявленных видов пядениц. По каждой декаде показано количество встреченных видов. Первые единичные виды пядениц были отмечены с третьей декады апреля – *Tephrina murinaria*, *Hypomecis punctinalis* (5,0-5,8%). С третьей декады мая начинается резкий подъем числа встречаемых видов на люцерне. Максимальный процент встречаемости отмечено для желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia* и серой луговой пяденицы *Tephrina murinaria* (75,0-80,0%) в июле. С первой декады августа начинается столь резкий спад встречающихся видов. Причем, такие виды как *Chlorissa pulmentaria* и *Idaea degeneraria* не были выявлены в последующих месяцах. Гусеницы пяденицы *Ascotis selenaria* на люцерне были обнаружены лишь в сентябре – всего 25,0-18,5%(диаграмма). В отличие от предыдущих видов, встречаемость малой крапчатой пяденицы *Idaea seriata*, хотя и не в больших количествах (15,0-3,3%), была долгой – с I декады июня по III декаде ноября (2009-2010 гг.)

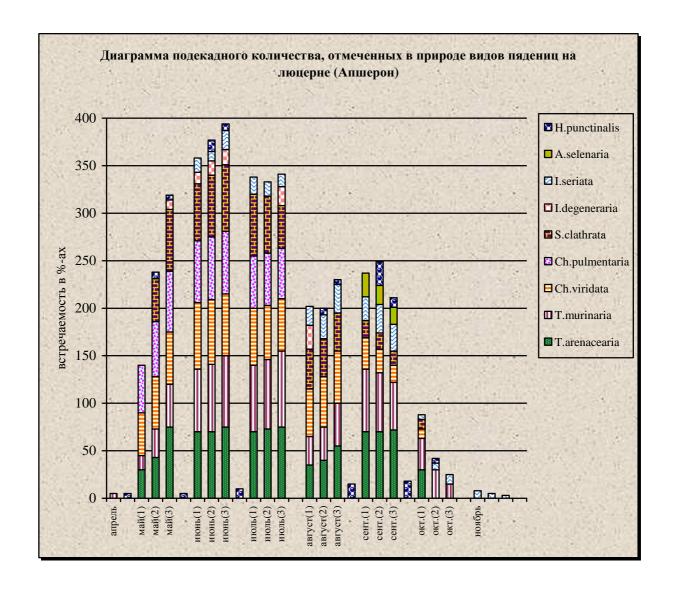
Таблица 24
Зимующие фазы развития и лет имаго пядениц (*Geometridae*) на северо- -восточной части Азербайджана (+ 5 дней)

Вид	E	апрель	май	ИЮНЬ	ИЮЛЬ	август	сентябрь	октябрь ноябрь
декады	зимуют	3-я	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3 1
T.arenacearia	К	-	- + +	+ + -	+ + +	- + +	+ + +	
T. murinaria	К	+	+ + +	+	- + +	+	- + +	
S. clathrata	К	-	- + +	+	- + +		- ++	+
Ch. viridata	К	-	+ + +	+	- + +	+		
Ch.pulmentaria	К	-	+ + +		+			
I.degeneraria	Γ,	-	+ + +	+	+	+	+	+
I. seriata	К							
	Γ	-	+	+ + +	+	+	+ + -	
A. selenaria	К							
A. selellaria	К	+	+ + +	- + +	+	+ + +	- + +	+
H.punctinalis	К	+	+ + +	+ + -	+	- + +	+	

Примечание: к – куколки: г - гусеницы

Относительно пологий участок данной диаграммы, приходящийся, на апрель и июль, было характерным для пяденицы дымчатой родственной *Hypomecis punctinalis* (диаграмма). Таким образом, встречаемость пядениц на кормовой люцерне в Апшеронском полуострове в течение летнего и частично осеннего периодов имеет вид почти симметричный одновершинной (июнь-июль) кривой нормального распределения, если не учитывать пологий участок, приходящийся на апрель и ноябрь. Этому пологому участку отвечает наличие в фауне пядениц на люцерне только двух ранневесенних видов *T.murinaria* и *H.punctinalis*. В соответствии с общей динамикой последовательно изменяется долевое участие в столбцах видов.

Динамика начала лета имаго пядениц более информативна для анализа фенологии, чем диаграмма общей динамики встречаемости имаго на люцерновых полях. А именно, начало вылета бабочек, в особенности массовый лет, отвечает сложившимся благоприятным условиям для их отрождения из зимующих куколок как постоянных, так и временных видов пядениц. Завершение лета обычно выглядит как длительная встречаемость отдельных облетанных экземпляров (*T.murinaria*, *I.seriata*) и фиксируется с трудом. Оно зависит от индивидуальной продолжительности жизни бабочек, которая лимитирована как собственными биологическими особенностями вида, так и внешними факторами.



Основываясь на данных по динамике начала лета имаго пядениц, можно выделить ряд фенологических порогов, характеризуемых качественной перестройкой видового состава вылетевших видов.

- 1.Весенний период начинается с третьей декады апреля и ознаменован вылетом в основном трех видов *T.murinaria*, *A.selenaria*, *H.punctinalis*. Первый вид может считаться феноиндикатором этого периода (постоянный вредитель), тогда как последующие два вида очень редки в сборах (временные виды).
- 2. Раннелетний период начинается со второй и третьей декады мая. Характеризуется началом массового вылета пядениц в природе (*T.arenacearia*, *S.clathrata*, *Ch.viridata*, *Ch.pulmentaria*).
- 3. Среднелетний период начинается с первой декады июня, характерным для этого периода является массовый лет пяденицы *I.seriata*, вида который зимует на фазе взрослой гусеницы.

Таким образом, в результате полученных данных установлено, что начало раннелетнего периода, совпадает с климатическим началом летнего (теплого) сезона. Климатическая осень в исследуемых регионах Азербайджана наступает во второй декаде октября. При этом разница в показателях экологических условий между равнинной и

предгорной зонами составляет - среднесуточная температура воздуха  $5-7^{0}$ С, длина дня -06 мин., влажность варьирует от 50% до 75%. Это время совпадает с полным прекращением вылета постоянных видов пядениц, развивающихся на кормовой люцерне, и постепенным прекращением их общего лета.

На основании результатов по началу лета пядениц выделено 3 группы фенологических периодов (весенний, раннелетний и среднелетний), отличающихся числом и составом видов.

## **III.2.** Закономерности сезонной динамики численности видов и их использование в фенологическом прогнозе

Изменение динамики численности исследуемых видов вредителей находится в прямой зависимости от интенсификации сельскохозяйственного производства. В различных районах распространения популяции вредителя интенсивность размножения, а также особенности поведения изменяются в зависимости от этих процессов. В системе защиты растений от вредных насекомых используются различные зональные модели динамики их численности. При помощи агроклиматического метода определяется характер расселения и развития вредителя, динамика численности, которая в большей степени становится состоянием энергетических ресурсов и физиологических факторов среды.

Многолетние наблюдения за популяциями насекомых – вредителей показывают, что численность особей в природе из года в год различна, но эти изменения происходят в определенных пределах. Верхний предел, конечно, обусловлен имеющимися ресурсами существования данной популяции, емкостью ее среды. Нижний предел – нулевая линия, при достижении которой популяция полностью вымирает. Вполне возможно, что последнее – распространенный случай, но это не означает, что в данном биотопе на следующий год эти виды будут полностью отсутствовать. Иммигранты из соседних выживших популяций создадут популяцию заново.

Выяснению связи между характером поведения и размножения насекомых с изменчивостью климатических факторов в пространстве и времени посвящено значительное количество работ. В настоящее время доказано, что решающее значение в динамике численности вредителя имеют важное значение факторы внешней среды, которые обеспечивают репродуктивное развитие и способствуют повышению уровня их плодовитости и возможности реализации.

Из анализа представленных в предыдущих главах экспериментальных данных видно, что среди этих факторов наиболее значимыми являются тепло и влагообеспеченность. Состояние гигротермических условий влияет как на характер расселения вредителей в

пространстве, так и на число их поколений, развитие и продолжительность фаз, интенсивность лета бабочек и т.л.

В условиях равнинных и горных зон Азербайджана Р.М. Ахмедовым (1988) разработаны математические модели, характеризующие сроки появления бабочек, яиц, личинок восклицательной и капустной совок, колорадского жука за 10-20 дней появления. Для построения математической модели, позволяющей прогнозировать сезонную динамику численности и заранее оценить уровень вредоносности вредителя необходимо получить данные, характеризующие изменения численности имаго, яиц и гусениц исследуемых видов. Исходные данные, обосновывающие разработанные модели, включают результаты по годам, существенно различающимся по климатическим условиям.

В результате анализа многолетних данных разработаны математические модели фенологического прогноза пороговой численности бабочек, при которой возможно указать на сроки проведения защитных мероприятий. Для совок восклицательной, капустной и ипсилон разработаны модели пороговых плотностей численности бабочек, которые оценивались по учетам светоловушки (среднее число бабочек на 1 ловушку за декаду). В качестве экономически важных пороговых критериев, автором использованы пороговые значения плоскостей для яиц и гусениц, предложенные И.Я. Поляковым с соавторами (1962). Математические модели были разработаны для равнинных и горных зон Азербайджана.

Уравнения графической модели фенологического прогноза пороговой численности бабочек восклицательной совки при плотностях яиц: через 10 дней:  $y=6+1,52x\pm2,9$  (r=0,915;D=84) для горной популяции;  $y=2,1x-4\pm37$  (r=0,933; D=87) для равнинной популяции.

При плотностях гусениц через 10 дней: y=0,6+0,17x+0,3 (r=0,784; D=61)для горной популяции; через 20 дней: y=0,24x+0,3 (r=0,971; D=94) для равнинной популяции. В качестве порогов для яиц восклицательной совки принята плотность 7 яиц, а гусениц 1,5 в среднем на 1 растение. При этом пороговая численность  $x_n=\Pi+1,96E-a$  / $\theta$ , где:  $x_n$  – пороговая численность обилия бабочек,  $\Pi$  – пороговая плотность(яиц), 1,96 – константа, t - критерии Стьюдента, E- ошибка уравнения прогноза,  $\theta$  – коэффициент регрессии уравнения прогноза.

Аналогичная модель и уравнения фенологического прогноза для капустной совки соответствует: при плотности яиц через 10 дней:  $y=1,4+1,04x\pm0,7$  (r==0,96; D=93) для равнинной популяции; y=2,1+ 1,67 $x\pm$  1,7 (r= 0,94; D=83) для горной популяции капустной совки. При плотности гусениц капустной совки через 10 дней:  $y=(x-1)^{4,683}/$  0,1199  $\pm$ 0,36 (r=0,87; D=76) для равнинной популяции и  $y=0,93+0,27x\pm0,3$  (r=0,925; D=86) для горной популяции.

Установлено, что пороговые плотности бабочек, требующие обработки не позднее, чем в течение 10 дней при пороговой плотности яиц — 9 и гусениц -9 для равнинной и 4 и 9 соответственно для горной популяций (c о g к a g о c к n и u g и g соответственно 1-2 и 3 для равнинной и 8 и 6 для горной популяций (g о g к g и g и g и g для равнинной, соответственно 4 и 4 для предгорной популяций (g и g

Для определения сроков проведения защитных мероприятий против совок целесообразно использовать номограммы для составления фенологического прогнозирования хода развития (Ахмедов, 1988). В частности, на основе многолетних показателей температуры по месяцам используются показатели номограммы и определяются сроки развития исследуемых совок в различных районах. Например, предлагаются математические модели для определения длительности развития (в днях) поколений у совок:

В о с к л и ц а т е л ь н а я при температуре от 15 до  $30^{\circ}$ С средняя продолжительность развития  $y_{\text{равнинна}} = 1/(0.001183 \ t - 0.01186)^{-1} + 1.61; \ y_{\text{горная}} = 280/(t-13)^{-0.5571} + 1.89$ 

С о в к а и п с и л о н при среднемесячной температуре от 15 до  $30^{\circ}$ С средняя продолжительность развития  $y_{pashuhhas}$  16101/t  $1,8764 \pm 1,46$ ;  $y_{rophas}$  16939/t  $1,8468 \pm 1,24$ 

К а п у с т н а я при среднемесячной температуре от 15 до  $20^{\circ}$ С средняя продолжительность развития  $y_{\textit{равнинная}} = 213-0.1554(t-10)^3 \pm 3.1;$  при  $20-30^{\circ}$ С  $y_{\textit{равнинная}} = 107-26.5$   $t \pm 0.6;$  При среднемесячной температуре  $15-20^{\circ}$ С  $y_{\textit{горная}} = 214-0.4054$   $y_{\textit{горная}} = 214-0.4054$   $y_{\textit{горная}} = 123-3$   $y_{\textit{горная}} = 123-3$ 

На основе многолетних данных проведен корреляционный анализ изменчивости фенологии совок и американской белой бабочки в естественных условиях (*Кулиева*, 2010). В процессе анализа был использован собранный материал по исследуемым видам, а также регистрировались суммы эффективных температур для каждой фенофазы и даты появления стадий развития (единичное и массовое). При этом учитывались следующие фенологические периоды:

- От перехода температуры через нижний порог развития до значений температур, при которых наблюдается вылет имаго;
- От вылета имаго перезимовавшего поколения до вылета бабочек следующего первого поколения;
- От вылета имаго первого поколения до вылета бабочек второго поколения.

Знание сроков развития опасного и исключительно пластичного вида по отношению к условиям внешней среды американской белой бабочки необходимо для планирования и своевременного проведения мер борьбы по ликвидации этого вредителя в условиях малой численности. Кроме того, определение сроков развития отдельных фаз вредителя имеет также большое значение для соседних с зараженной зоной районов, в которых необходимо устанавливать оптимальные сроки обследования насаждений, чтобы своевременно выявлять и в последующем ликвидировать очаги заражения. Но для изыскания более точного метода определения сроков развития и на основе экологофизиологических показателей прогнозирования появление данного вредителя нами изучены особенности многолетней фенологии и динамики численности американской белой бабочки с учетом суммы эффективных температур. Американская белая бабочка представляет большую опасность для многих сельскохозяйственных культур и в случае широкого распространения по территории Азербайджана возможные убытки от нее намного превысят затраты на борьбу с ней в настоящее время.

На таблицах 25 представлены экспериментальные данные, характеризующие изменчивость фенологии американской белой бабочки, как в опытных, так и в естественных условиях по изменчивости основного критерия при прогнозе – суммы эффективных температур, необходимых для прохождения отдельных фаз развития. Надо отметить, что продолжительность развития гусеничной фазы, кроме всех других факторов внешней среды, зависит от кормового растения, на котором проходило развитие. Наши наблюдения, проведенные на природной популяции данного вредителя, показали, что бабочки данного вида откладывают яйца избирательно, а именно, избирательный характер кладки подтверждается и в опытах по воспитанию гусениц на различных растениях (табл. 25).

Наиболее полноценным кормовым растением, как следует из приведенных данных на таблице 1, обеспечивающим насекомому наименьшую гибель во всех фазах развития и наибольшую плодовитость, является шелковица — *Morus alba L*. Было выявлено, что в условиях оптимального питания (на шелковице), основным и решающим фактором, который может быть положен в основу для прогнозирования сроков появления данного вредителя, является температура (4, 5).

Ранее нами было установлено, что определенная часть куколок уже в февралемарте выходит из состояния зимней диапаузы (признаками развития являются исчезновение стеммы, и изменение жирового тела) и дальнейшее их развитие строго связано с температурой, которая должна превышать какой-то определенный предел,

т.е. «порог» развития.
 Таблица 25
 Распределение кладок яиц американской белой бабочки на различных древесных породах

Порода	Количество кладок в % к общему числу их	Порода	Количество кладок в % к общему числу их
Шелковица	67,3	Персик	4,9
Слива	7,7	Айва	8,9
Яблоня	9,6	Инжир	1,5
Орех грецкий	3,8	Алыча	5,5
Груша	5,8	Вишня	1,3
Черешня	4,8	Акация	0,0
		Дуб	0,0

На таблице 26 представлены "пороги" развития отдельных фаз американской белой бабочки. Нами были условно взяты "пороги" – температуры 8, 9 и  $10^{0}$ . Но из них наиболее точно расчетные данные совпали опытными при условном «пороге»  $9^{0}$  С. А именно, при данном «пороге» вылет первых бабочек в природе начинается тогда, когда сумма эффективных температур достигает  $130-138^{0}$ С.

Таблица 26 «Пороги» развития отдельных фаз американской белой бабочки *Hyphantria cunea* 

Фазы развития	Нижний "порог" развития							
Яйцо Гусеница Куколка	$+9 - +10^{0}$ $+10.7^{0}$ $+9.5 - +10.5^{0}$							

Рассчитанные суммы эффективных температур при «пороге»  $9^{0}$ С на отдельные периоды развития американской белой бабочки представлены на таблице 27. Данные этой таблицы почти совпадают с данными наблюдений за развитием вредителя в природе (табл.27). Если составить суммы эффективных температур при «пороге» развития  $9^{0}$  (табл. 27) и календарные сроки появления бабочек и отрождения гусениц в природе (табл. 28), можно заметить, что они имеют по годам незначительные отклонения.

Таблица 27 Суммы эффективных температур на отдельные этапы развития американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (опытный материал)

I поколение	II поколение
суммы эффективных	суммы эффективных
температур	температур
130-138	815
175	895-900
275	945
365	1025
410	1100
500	1175
655	1309
735	1400
	суммы эффективных температур  130-138 175 275 365 410 500

Надо отметить, что в природе до начала вылета бабочек весной проходит 18-22 дней со среднесуточной температурой, превышающей 9<sup>0</sup>С (*Кулиева*, 2006 а, б), а до начала отрождения гусениц I поколения – 30-41 дней. Продолжительность развития яиц в первом поколении составляет 14-22 дня, а II поколения – 9-12 дней, летних куколок – 14-18 дней. Общая продолжительность развития от начала вылета весенних бабочек до начала вылета летних бабочек составляет 63-67 дней, а от начала отрождения гусениц I поколения до начала отрождения гусениц II поколения проходит 49-62 дней (таблица 4). Надо указать на то, что развитие III поколения в природе непосредственно связанно наличием необходимой суммы эффективных температур. А именно, при несоответствующей сумме эффективных температур развитие этого поколения происходит до гусениц второго (1995 г) и четвертого-пятого (1998 г.) возрастов (*Кулиева*, 2006 а, б).

Из таблицы 28 видно, что продолжительность развития от начала вылета бабочек II поколения до начала вылета бабочек III поколения составляет 37-41 дней, а от начала

отрождения гусениц II поколения до начала отрождения гусениц III поколения проходит 12-30 дней.

Т а б л и ц а 28 Календарные сроки вылета бабочек, отрождения гусениц, и расчетные данные суммы эффективных температур у *Hyphantria cunea* (при «пороге» развития  $9^{0}$ С)

		I поко	ление		]	І пок	оление		III ı	токоле	ение	
Годы	начало вылета бабочек		начало отрождения гусениц		начало вылета бабоче	ı	начало отрож, я гусен	дени	начал выле <sup>,</sup> бабоч	га	начало отрождения гусениц	
ТОДЫ	дата	сумма температур	дата	сумма температур	дата	сумма	дата	Сумма	дата	Сумма температур	дата	Сумма температур
2004	5/V	132, 0	2/VI	274, 5	10/VII	900, 0	21/VII	965, 3	20/VIII	861, 0	2/ IX	258, 0
2005	2/ V	129, 8	2/ VI	280, 5	4/ VII	945, 0	3/ VIII	955, 8	10/ VIII	736, 3	ШЛ /87	448, 0
2006	1/ V	134, 2	1/ VI	295, 0	8/ VII	957, 0	20/VII	931, 0	15/ VIII	782, 8	28/ VIII	504, 0

Сумма эффективных температур составляет до начала лета бабочек весной 130- $138^{0}$ , летом —  $815-895^{0}$ , до начала отрождения гусениц I поколения —  $275^{0}$ , II поколения —  $945^{0}$  (опытный материал только по двум поколениям) (табл. 27).

На таблице 29 представлена сумма эффективных температур в различные годы на Апшероне (пункт пос. Герадиль) при «пороге» 9°С. Эти данные подтверждают возможность развития на Апшероне трех поколений (до стадии куколки) американской белой бабочки. А именно, если ввести поправку на разницу между показателями температуры по метеорологическим сведениям по отдельным пунктам Апшерона (разница 2-3°), то указанные суммы эффективных температур более 3228°Ссоответствуют трем неполным поколениям американской белой бабочки в условиях Апшерона. Таким образом, данные указывают на то, что появление первых гнезд с гусеницами третьего и четвертого возрастов следует ожидать через 12-18 дней для I поколения и через 10-15 дней для II поколения, после

Таблица 29 Сумма эффективных температур в различные годы на Апшероне (пункт пос. Герадиль) (при «пороге» 9°С)

			Годы и ср	едняя т	емператур	ра возду	yxa .		
	Harawa	2 (	003	2 (	0 0 4	2 (	005	200	) 6
Месяцы	Число дней	<sup>0</sup> C	Сумма температур	<sup>0</sup> C	Сумма температур	<sup>0</sup> C	Сумма температур	<sup>0</sup> C	Сумма температур
май	31	19.6	328, 6	15.6	204,6	20.1	344,1	18.9	306,9
июнь	30	24.4	462,0	24.2	456,0	26.0	510,0	26.3	519,0
июнь		26.0	527,0	29.0	620,0	29.0	620,0	28.4	601,4
июль	31	29.2	626,2	30.9	678,9	28.4	601,4	29.3	629,3
август	31	26.9	537,0	29.3	609,0	29.3	609,0	27.3	549,0
сентябрь	30	19.9	337,9	24.1	468,1	24.1	468,1	23.6	452,6
октябрь	31	10.9	57,0	15.4	192,0	16.4	222,0	16.5	225,0
ноябрь	30	Сумм	ia 2875,7	4 ( nii) ( diid ( nii) ( diid ( nii) ( di	3228,6	9 (1000) (1000) (1000) (1000) (1000)	3374,6	100 1 100 1 100 1 100 1 100 1 100 1 100 1 100 1	3283,2

начала отрождения гусениц. При этом сумма эффективных температур за этот отрезок времени должна составить не менее  $130^{\circ}$ . А массовый вылет бабочек весной обычно начинается через 7-15 дней после начала вылета при сумме эффективных температур 175- $180^{\circ}$  С. Чем выше среднесуточная температура (более  $15^{\circ}$ ), тем дружнее вылет бабочек. А летом, т.е. во втором поколении массовое отрождения гусениц, массовое появление гнезд и массовый лет бабочек наступает соответственно через 7-10 дней бабочек, чему должно соответствовать дополнительно  $90^{\circ}$  эффективных температур (табл.27).

Для практического применения, предлагаемого метода прогнозирования сроков развития отдельных у фаз американской белой бабочки по сумме эффективных температур необходимо пользоваться данными метеослужбы. В частности, учитывая то, что температурные условия Баку-Апшерона и Куба-Хачмасской зон (где в основном развивается азербайджанская популяция данного вредителя) различные, поэтому прогнозирование сроков развития вредителя, а следовательно, и проведение истребительных мероприятий по борьбе с ним необходимо строить и проводить с учетом климатических особенностей района.

Учитывая важное значение сведений, касающихся плотности залегания и физиологического состояния зимующего материала в прогнозе динамики численности весенних бабочек, были исследованы плотность залегания зимующих и активных куколок. Проведен учет их численности, изучены влияние длины дня и температуры на количество отложенных яиц, развитие гусениц, интенсивность лета бабочек у хлопковой совки (Кулиева, 1983 а, 1992).

Исследования плотности залегания зимующих куколок хлопковой совки и учеты их численности проводились в различных хлопкосеющих регионах Азербайджана (рис. 45)

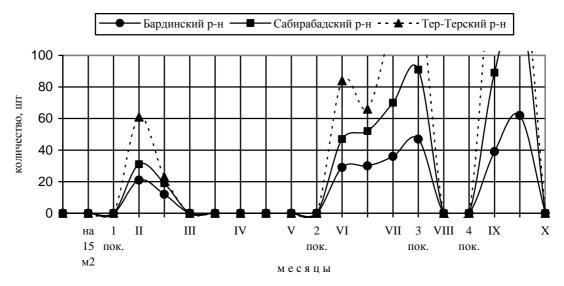


Рис. 45. Динамика численности куколок хлопковой совки в течение сезона

Как видно из кривых, характеризующих динамику численности куколок хлопковой совки в течение сезона, явно прослеживается закономерность нарастания их численности от первого к четвертому поколению. Резкое снижение численности наблюдается лишь при сравнении количества куколок, ушедших на зимовку в почве с количеством вылетевших из них весной следующего года бабочек. Основной причиной такой разницы являются агротехнические мероприятия — позднеосенняя (конец октября-ноября) и ранневесенняя (начало марта) вспашки и весенний полив (до вылета бабочек из перезимовавших куколок), что значительно снижает число благополучно перезимовавших куколок.

Показано, что откладка яиц начинается через 3-4 дня после вылета имаго. В лабораторных условиях была исследована зависимость динамики численности отдельных фаз от фототермических условий содержания. При  $25^{0}$ C 12 и 16 ч света гусеничная фаза развивается в среднем 17-18 дней, а при  $20^{0}$ C этот показатель соответствует 19-25 дням. Фаза пронимфы продолжается при температуре  $25^{0}$ C 2-3 дня, а при  $20^{0}$ C – 4-5 дней. Куколки развиваются при температуре  $25^{0}$ C за 14-15 дней, а при  $20^{0}$ C – 16-19 дней.

Анализ экспериментальных данных показал, что полный цикл развития хлопковой совки в лабораторных условиях при температуре  $25^{\circ}$ C завершается за 40-41 день (на эмбриональное развитие требуется 3-4- дня), а при  $20^{\circ}$ C – за 45-47 дней (эмбриональное развитие происходило за 6-7 дней). Продолжительность жизни бабочек также в зависимости от температурного фактора изменяется в пределах 26-33 дней.

На таблице 30 представлены данные многолетних исследований(1983-1988 гг.), характеризующие зависимость в виде прямолинейной корреляции между плотностью залегания куколок как зимующих, так и активных и количеством вылетевших бабочек хлопковой совки в различных поколениях.

Т а б л и ц а 30. Значения прямолинейной регрессии  $y=a+bx\pm\Delta$  между плотностью залегания куколок (по 1 м² на 1 га) и численностью вылетевших имаго в различных поколениях хлопковой совки

Поколения	a	b	X	Δ	r	$R_{y/x}$	в крайних случаях		
							m <sub>y</sub>	$\Delta_{ m y}$	
I (y=-3+3x±0,07 r=+1,0; $R_{y/x}$ = 3)	- 3	3	1,2	0,07	+ 1,0	3	0,66	1,7	
II (y=1,49+0,0044x $\pm$ 0,0042; r=+0,21; $R_{y/x}$ = 0,0044)	1,49	0,0044	2,87	0,0042	+ 0,21	0,0044	0,65	1,37	
<b>III</b> (y=4,43+0,07x±0,029; r=+0,32; R <sub>y/x</sub> =0,07)	4,43	0,07	5,3	0,029	+ 0,32	0,07	0,67	1,4	
$IV$ (зимующий материал) $(y=1,6+0,07x \pm 0,47; r=+0,21; \\ R_{y/x}=0,07)$	1,6	0,07	4,0	0,47	+ 0,21	0,07	0,44	1,1	

Обозначения:  $m_y$ - ошибка индивидуальных определений функции,  $\Delta$  -максимальная погрешность при прогнозе генерального параметра,  $\Delta_y$  – индивидуальная погрешность (при  $\beta$ = 0,95 и  $t_1$ =2,0) в крайних случаях,  $R_{y/x}$  – коэффициент регрессии, r – коэффициент корреляции, x – фактический показатель числа вылетевших бабочек, a – пороговое число, b – коэффициент регрессии

Статистически значимая корреляция считается сильной, если ее абсолютное значение не менее 0,7. В этом случае целесообразно использовать ее для практического прогноза вредителя. По коэффициенту регрессии можно заметить, что не во всех поколениях хлопковой совки проявляется сильная степень прямолинейной корреляции только в первой поколении (июнь) между плотностью залегания куколок и количеством вылетевших из них

бабочек – отмечается сильная связь между значениями. Во всех остальных поколениях проявляется слабая степень корреляции, варьирующая между +0,21 и +0,32 (табл.30).

Принято считать, что плотность залегания зимующих куколок, т.е. количество зимующего материала, определяет численность и интенсивность лета весенних бабочек: чем больше куколок, тем больше имаго вредителя. А так ли это? Обычно резкое снижение численности наблюдается лишь при сравнении количества куколок, ушедших на зимовку в почве, с количеством вылетевших из них весной следующего года бабочек (Кулиева, 1983). Основной причиной такой разницы принято считать агротехнические мероприятия — позднеосенняя (конец октября-ноября) и ранневесенняя (начало марта) вспашки и весенний полив(до вылета бабочек из перезимовавших куколок). Но помимо этого фактора причиной резкого снижения интенсивности лета весенних бабочек может быть значительный процент зараженности куколок паразитами и болезнями.

Многолетние исследования, проведенные в условиях разных районов Азербайджана (Бардинский, Сабирабадский и Тер-терский) показали. что у зимующих куколок процент заражаемости паразитами в годы учета составляет соответственно: первое поколение от 13,8 до 27,7%, второе – от 12,7 до 30,6%, третье – от 8,5 до 38,0%. Значить, показатель плотности залегания зимующих куколок (четвертое поколение) не может быть 100%-но верным способом для прогноза динамики численности весенних бабочек, а также плодовитости имаго.

На рисунке 46 и таблице 31 представлены данные, характеризующие зависимость даты вылета весенних бабочек желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia* от температуры. Эта сильная степень прямой корреляции, ее можно использовать для прогнозирования численности данного вида, который является опасным вредителем кормовой люцерны.

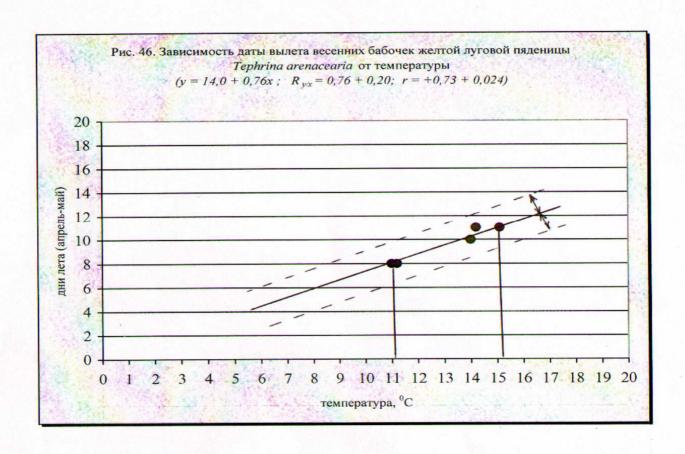
Ввиду того, что вариации различных факторов (абиотические, биотические и др.) и их взаимодействия не могут быть полностью предсказаны, используемые в целях прогноза модели не бывают жестко детерменированы. Обычно модель включает в себя дополнительные элементы случайного характера, и соответственно дает прогноз с той или иной степенью вероятности. Например, сумма эффективных температур в течение вегетационного сезона изменяется в зависимости от местности за год. Этот показатель, конечно, влияет на численность и развитие вредителя. Эта методика прогнозирования численности и развития вредителей приближенно отражает реальную зависимость, так как применима только в зонах близкой к точке восходящей части кривой зависимости скорости развития от температуры (Чернышев, 1996). При более высоких и низких температурах формула дает не точный результат.

Т а б л и ц а 31 Сравнение фактической и прогнозируемой даты вылета весенних бабочек апшеронской популяции желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia* ( *y*=14,0+0,76*x* )

Годы	Среднесуточн. температура воздуха, ${}^{0}C(x)$	Дата ле	та бабочек	Разница(в днях) между прогнозируемыми и фактическими датами
	воздуха, «С (х)	прогнозируемая (у)	Фактическая	лета имаго
2005	11. 2	08.05	09.05	+ 1. 0
2006	15. 1	11.05	10.05	- 1. 0
2007	14. 2	11.05	10.05	+ 1. 0
2008	14. 0	10.05	12.05	- 2. 0
2009	11. 0	08.05	10. 05	+ 2. 0
2010	11. 3	08.05	09. 05	+ 1. 0

Эколого-физиологический анализ, представленный в главах I и II показывает, что рост и развитие, физиологическое состояние исследуемых видов находится под влиянием комплекса факторов условий содержания. Причем, сроки развития и интенсивность обменных процессов в природных условиях находятся под воздействием меняющихся, переменных экологических факторов за сезон. Но при этом эффект воздействия носит специфический характер, он зависит от видовой принадлежности. Например, при переменной температуре имеет место не только ускорение развития, но может резко уменьшаться и смертность, особенной в период эмбрионального развития.

Кроме того, ускорение развития под влиянием постоянно меняющихся экологических факторов влияют также на жизнеспособность видов. Это в первую очередь, связано особенностями физиологической адаптации организма вредителя к изменениям фототермических условий. Повышение или снижение температуры и влажности приводит к резкому подъему метаболических процессов, которые за тем постепенно понижаются до уровня, типичного для данных показателей.



## III.3. Усовершенствование метода прогноза вредителей путем оценки физиологического состояния куколок

Модели для прогноза численности вредных насекомых не могут в полней мере предсказать состояние и численность популяции. Все модели численности, построенные на основе изменения экологических факторов, в реальных ситуациях часто не дают ожидаемого результата, так как они специфичны. Например, для желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia* сильная степень прямой корреляции была получена между показателями даты вылета весенних бабочек и среднесуточной температуры воздуха (рис.46). Но эта зависимость не всегда отражает общую закономерность изменчивости интенсивности вылета весенних бабочек от температурного показателя для других видов.

Стремление охватить все большее количество факторов приводит к усложнению модели и затрудняет реализацию. Если учеты численности проводятся в то время, когда основной показатель находился на оптимальном уровне, то его влияние останется не заметным, и в результате он исключается из анализа как несущественный. Хотя самые небольшие отклонения данного элемента от оптимума может исказить построенную картину явления. Поэтому модели со сложными экологическими явлениями часто бывают несовершенными. Несовершенство этих моделей проявляется как при изменениях во времени, например от года к году, так и в пространстве от одного биотопа к другому. Это связано с тем, что учеты численности и составление на основе данных сведений различные таблицы, характеризующие выживаемость вида опирается на результаты наблюдений за данной популяцией и в данное время. Эти модели применимы лишь во время изменениях всех факторов в пределах, которые имели место во время наблюдений.

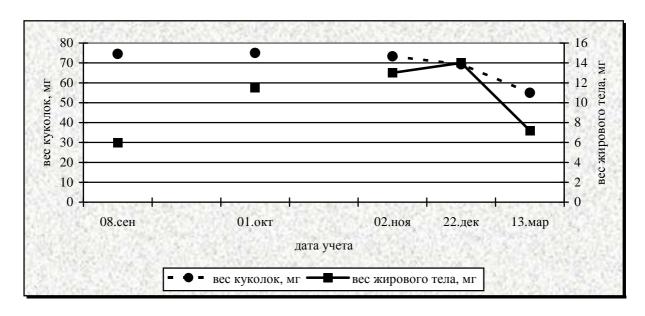
С другой стороны, сложность реализации этих моделей, основанных на изменчивости экологических показателей, связано с неточностью измерений, т.е. точность определения численности вредителя в естественных условиях не очень велика, а объединение неточных данных еще больше увеличивает вероятность ошибки.

Кроме того, очень часто плодовитость бабочек считают постоянной величиной. На самом деле же этот показатель зависит как от экологических условий развития, так и от физиологического состояния организма, протекания обменных процессов и накопления резервных органических веществ, необходимых для формирования репродукции особи.

Как видно из рисунка 47, объем жирового тела увеличивается в соответствии увеличения общего веса тела, чем тяжелее общая масса куколок, тем больше веса в этом органе, а значить и запаса необходимых органических веществ.

Экологические факторы в их обычных пределах не столько характеризуют выживаемость, сколько влияют на плодовитость бабочек. При этом генетическая структура

популяции может спонтанно меняться во времени, что также отражается на плодовитости, на устойчивости вредителя по отношению к неблагоприятным факторам среды и заболеваниям.



Puc.47. Динамика веса куколок и жирового тела у желтой луговой пяденицы Tephrina arenacearia

Существует такая закономерность – чем опаснее вид, тем сложнее в его жизненном цикле физиологические адаптации, позволяющие ему выжить в экстремальных условиях. Поэтому недостаточны существующие методы для прогноза численности опасных и адвентивных видов, необходимы более точные способы предопределения массовое появление видов.

Основной задачей в работе моделирования прогноза численности вредных видов, является разработка наиболее простого в реализации и эффективного способа. Для своевременного определения начало нарастание или падение численности вредителя необходима формулировка показателя точного определения физиологического состояния, репродуктивного развития, т.е. разработка и использование метода, дающего возможность делать прогнозы и принимать меры к локализации вспышек массового размножения.

Известны различные методы, основывающиеся на физиологических особенностях вида и позволяющие более точно определить период наибольшей чувствительности к воздействию извне. Но для прогноза численности, и конечно предотвращения массовых вспышек вредных насекомых необходимо использовать физиологический показатель, который непосредственно участвует в синтезе вителлогенинов и гарантирует плодовитость имаго - таким органом является жировое тело. В жировом теле у самок присутствует специфическая для вителлогенина информационная РНК (и -РНК), не найденная в жировом теле самцов (*Chen et al.*, 1976). У самок большая часть жиров превращается в белки и липиды

развивающихся яиц. Жировое тело, характеризующее жизнеспособность зимующего биоматериала и позволяющего оценить физиологическое состояние определенной фазы в развитии вредных насекомых. Путем определения количества жирового тела у куколок и включением этих данных в разработанную математическую модель, выражающую корреляционную зависимость между плодовитостью самок и весом жирового тела, заранее прогнозируется численность особей как весеннего, так и последующих поколений вредителя (Кулиева, 2011 б).

Основные положения *физиологического метода прогнозирования* численности вредителя представлены на таблице 32 и рисунке 47.

Т а б л и ц а 32 Значения прямолинейной регрессии  $y=a+bx\pm\Delta$  между весом жирового тела и плоловитостью бабочек

Поколения	a	b	Х	Δ	В крайних случаях	
					m <sub>y</sub>	$\Delta_{ m y}$
I	406	1,8 r=1,01 <u>+</u> 0,08	26,3	0,29	3,5	7,4
II		31,8 r=1,05 <u>+</u> 0,06	23,3	3,8	43,9	92,0
III	321	32,3 r=1,08 <u>+</u> 0,08	21,8	5,04	30,9	64,9

Обозначения как на таблице 30.

Сложившиеся экологические и экономические условия требуют разработку и усовершенствование новых методов прогноза развития вредителей. Как было отмечено, для прогнозирования развитие вредных насекомых и разработки оптимальных условий для борьбы с ними используются различные способы.

Имеются предложения для прогнозирования численности вредителей по изменчивости уровня обменных процессов на отдельных фазах развития, а также морфофизиологического состояния (*Ушатинская*, 1974; *Тихонравова*, 1974; *Киреева*, 1983). Кроме того, известны работы, касающиеся прогнозирования плодовитости самок по признаку изменения концентрации гемолимфы и ферментативной активности (*Филиппович и др.*, 1979; Шамиев, 1994). Настоящий способ прогнозирования численности вредных насекомых отличается своей несложностью и доступностью в реализации.

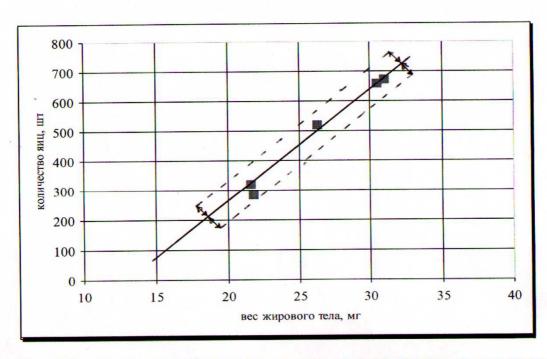


Рис. 47. Зависимость между объемом жирового тела у зимующих куколок и плодовитостью весенних бабочек американской белой бабочки *Hyphantria cunea* (y=32,3x-321;  $R_{yx}=32,3\pm2,4$ ;  $r=+1,08\pm0,08$ )

Эволюционно создано две «стратегии выживания» насекомых в неблагоприятных условиях внешней среды: состояние диапаузы и состояние задержки метаморфоза у недиапаузирующих насекомых. Сравнение полученных данных (на примере хлопковой совки) позволили выявить такую закономерность — диапауза зависит, от фотопериодов в которых находятся предшествующие стадии. Для возникновения диапаузы имагинальная, эмбриональная и личиночная стадии должны экспонироваться к сокращающемуся последовательно дню. Но при этом даже при сокращении длины дня диапауза наблюдается только в том случае, когда критический фотопериод имаго и яиц перекрывает таковой гусениц.

Сопоставлением типов фотопериодических реакций у исследуемых видов *Noctuidae*, *Pieridae*, *Arctiidae*, *Geometridae* позволяет прийти к такому заключению, что фотопериодические адаптации можно рассматривать как подвижную и гибкую систему. В основе всех проявлений фотопериодических реакций лежит двухвершинная кривая, которая путем большей или меньшей степени выраженности отдельных пиков может претерпевать существенные модификации. Эти модификации обусловлены как внутренними, так и внешними стимулами. Они характеризуют фотопериодические реакции различных видов, популяций, а также последовательных природных поколений (*Гейспиц и др., 1972;* Заславский, 1972, 1984; Тыщенко, 1981).

Исследованиями Р.С.Ушатинской (1973) показано, что диапауза как адаптация к ритмично повторяющимися неблагоприятным воздействием абиотических факторов среды вне связи с филогенетическими взаимоотношениями видов. Представляется правильным считать, что диапауза у насекомых сформировалось на основе и в процессе усложнения биохимических и физиологических процессов обмена веществ, которые проявляются во время линек и в начале метаморфоза и являются обязательными звеньями их развития. Формирование диапаузы сопровождается торможением газообмена.

Для организации своевременных защитных мероприятий против данных вредителей имеют значение сведения касающиеся интенсивности обменных процессов, их экологофизиологических особенностей. На основе фенологических наблюдений, выявлена ведущее значение фотопериодических адаптаций в регуляции сезонных циклов насекомых, выражающихся в чередовании активно развивающихся и покоящихся стадий. Этот вывод можно считать основной для разработки практического фенологического прогноза численности исследуемых вредителей.

Многолетними исследованиями фотопериодических адаптаций у исследуемых насекомых доказано, что им характерно наличие количественных и качественных проявлений фотопериодизма. Количественные ФПР обнаружены почти у всех исследуемых видов Noctuidae, Pieridae, Arctiidae, Geometridae (за исключением хлопковой совки). Эти реакции выражаются в виде интенсификации обменных процессов, способствующих росту и развитию особей, в значительном накоплении резервных питательных веществ, повышении плодовитости и т.д. При этом данная реакция проявляется не одинаково, т.е. в зависимости от вида ответная реакция на воздействие фотопериода и температуры носит специфичный характер: у одних наблюдается рост гусениц, увеличение массы куколок, повышение плодовитости, у других – замедление процессов роста и развития.

Фотопериодические реакции также зависят от представителя: у исследуемых видов в основном она наиболее выражена только при относительно низких температурах  $(18...20^{0}\text{C})$ , а у других она сохраняется и при повышении температуры.

Качественная ФПР, индуцирующая прочную и глубокую диапаузу обнаружена не у всех видов, например у хлопковой совки факультативная диапауза, а у озимой совки не глубокая, коротковременная гусеничная диапауза, которая очень быстро переходит в зимовку.

Таким образом, регуляция сезонного цикла у исследуемых видов *Noctuidae*, *Pieridae*, *Arctiidae*, *Geometridae* основана на сезонной системе фотопериодических адаптаций, специфичных для каждого вида. Количественные реакции определяют возможность зимовки, а наступление зимней диапаузы определяется качественной фотопериодической реакцией.

Характерные особенности холодостойкости также различны в зависимости от вида. А именно, те виды, у которых последнее поколение развивается осенью – при коротком дне и средней температуре воздуха, имеют высокую холодостойкость. Повышение холодостойкости у особей следует считать подготовкой к зиме, а именно за укорочением длины дня и снижение среднесуточной температуры воздуха является сигналом о наступающих неблагоприятных периодов в жизни.

Учитывая роль фототермических условий развития, представлены математические модели прогноза длительности развития поколений, численности особей. Наряду с оценкой существующих моделей для некоторых видов совок, американской белой бабочки, желтой луговой пяденицы, разработан и представлен новый способ физиологического прогноза численности. На примере американской белой бабочки разработана математическая модель, отличительной особенностью которой является то, что определением только одного показателя – веса жирового тела у зимующих и активных куколок в различных поколениях можно предсказать ожидаемую численность, т.е. массовое появление вредителя.

Абдинбекова А.А., Ахмедов Р.М. Особенности фотопериодических адаптаций некоторых видов совок (*Noctuidae*, *Agrotinae*) в Азербайджане.- Тр.ВЭО, 1981, т.63, с.166-168.

Абдинбекова А.А., Ахмедов Р.М., Гусейнов С.И. Анализ фенологии некоторых видов совок (Lepidoptera, Noctuidae) в Азербайджане.- Зоол.журн., 1982, т.61, вып.6, с. 949-953.

Абдинбекова А.А., Кулиева Х.Ф., Ахмедов Б.А. Сравнительное изучение энергетического обмена у капустной совки и капустной белянки.- Деп.в ВИНИТИ 3 авг., 1984 (№ 5669-84) Москва.

Алиев С.В. Вредные совки Азербайджана. – Баку, Изд. АН Азерб.ССР, 1964.

Алиев С.В. Совки (Lepidoptera, Noctuidae) Азербайджана. – Баку, Изд.Элм, 1984, 227 с.

*Ахмедов Р.М.* Влияние различного корма на рост и развитие подгрызающих совок рода *Agrotis.* – Вест. ЛГУ, 1969, вып. 2, № 9, с. 7-11.

Ахмедов Р.М. Анализ фенологии восклицательной совки A.exclamationis L. (Lepidoptera, Noctuidae) в условиях разных географических зон. – Энтом. Обозр., 1970, т.49, вып.1, с 48-53.

*Ахмедов Р.М.* Суточный ритм питания гусениц совки-ипсилон (*Agrotis exclamationis L.*) в лабораторных и природных условиях. – Вест.зоол., 1971, № 4, с.72-76.

Ахмедов Р.М. Фенология совок ( Agrotis ypsilon Rott., Barathra brassicae L.в Азербайджане.-Зоол. журн., 1973, т.52, № 3, с. 451-454.

Ахмедов Р.М. Фотопериодизм вредных насекомых. – Баку, 1975, 75 с.

*Ахмедов Р.М.* Температура и фотопериод как факторы в развитии большой ленточной совки (*Triphoena pronuba L.*) в Азербайджане.- Зоол. Журн., 1977, т.56, вып.4, с. 557-562.

Ахмедов Р.М. Большая ленточная совка и меры борьбы с ней.- Баку, 1982, 25 с.

*Ахмедов Р.М.* Эколого-физиологические основы прогнозирования численности совок и колорадского жука, повреждающих овощные культуры и картофель в Азербайджане – Киев, 1988, Автореф. докт.дис., 329 с.

*Ахмедов Р.М.* Эколого-физиологические основы прогноза динамики популяций совок и колорадского жука в Азербайджане.- Баку, 1992, 366 с.

Ахмедов, Р.М. Гусейнов С.И. Экологические особенности озимой совки в условиях Азербайджана.- В кн: II Всесоюзн.конф. по вопр. срав. морф. и экол. животных.- М.; 1975, с.б.

*Буров В.Н.* Механизмы гормональной регуляции линек и метаморфозов. В кн: Гормональная регуляция роста и развития насекомых.- Тр. ВЭО, Л.; 1983, т.64, с.44-64.

*Белозеров В.Н.* Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus L. (Ixodidae)*.Ш. Фотопериодическая реакция голодных нимф.- Паразитология, 1970, т.4, вып.2, с.139-144.

*Беляева Т.Г.* Эндокринные железы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata Say.*) и их роль в половом созревании и имагинальной диапаузе.- В сб. Экол.и физиол.диап.колорад.жука, М., Наука, 1966.

Виноградова Е.Б. Диапауза мух и ее регуляция.- СПб., Наука, 1991, 218 с.

Виноградова Е.Б., Резник С.Я. Влияние однократного (ступенчатого) изменения фотопериодического режима и возраста самок на личиночную диапаузу Calliphora vicina R.-D (Diptera, Calliphoridae).- Энтомол.обозр., 2002, т.81, вып.4, с.785-794.

*Гасанов О.Г.* Изучение количественной фотопериодической реакции чешуекрылых и ее соотношений с регуляцией диапаузы.- Автореф. канд. дис., Ленинград, 1979, с.1-22.

*Гейспиц К.Ф.*, *Пенязь М.И.*, *Шашенкова Д.Х.* Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *A.segetum Schiff.* (*Lepidoptera, Noctuidae*).- Зоол.журн., 1971, т.50, вып.11, с.1674-1685.

*Горышин Н.И.* Экологический анализ сезонного цикла хлопковой совки в северных районах хлопководства.- Автореф.канд.дис., ЛГУ, 1953, 21 с.

*Горышин Н.И.* Соотношение светового и температурного факторов в фотопериодической реакции насекомых.- Энтом. обозр., 1955, т.34, с.9 -14.

*Горышин Н.И.* Экологический анализ сезонного цикла развития хлопковой совки (*Chloridea obsolete F.*) в северных районах ее распространения.- Учен.зап.ЛГУ, 1958, 240, с. 3-20.

*Горышин Н.И.*, *Тыщенко Г.Ф.* Экспериментальный анализ процесса фотопериодической индукции диапаузы у насекомых.- Тр. Биол.ин-та ЛГУ, 1972, т.21, с. 68-89.

*Горышин Н.И.*, *Тыщенко В.П.* Звено памяти и его место в механизме фотопериодической регуляции насекомых.- Журн.общ.биол., 1974, т.35, вып. 4., с. 518-528.

*Горышин Н.И., Саулич А.Х.* Изучение сезонных адаптаций у гомодинамных чешуекрылых. 2. Холодостойкость и выживаемость при низких положительных температурах.- Зоол.журн., 1982, т.49, вып.1, с.36-46.

*Горышин Н.И., Ахмедов Р.М.* Фотопериод и температура как факторы в развитии совки *Agrotis ypsilon (Lepidoptera, Noctuidae).*- 300л. журн., 1971, т.50, вып.1, с.56 – 66.

Гилмур Д. Метаболизм насекомых.- М., Мир, 1968. 227 с.

*Гусейнов С.И.* Экологические особенности некоторых видов совок (*Noctuidae, Agrotinae*) в условиях Азербайджана.- Автореф. канд. дис., 1982, Баку, 22 с.

*Данилевский А.С.* Фотопериодизм как регулятор сезонной цикличности насекомых.- Чтения памяти Н.А. Холодковского, 1956, (7-8), с. 32-55.

Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых.- Л.: Изд.ЛГУ, 1961, 243 с.

Джамалов  $\Gamma$ .И. Результаты изучения биологии озимой совки (Agrotis segetum Schiff.) в условиях Азербайджанской ССР и уточнение мер борьбы с ней.- Автореф. канд. Дис., Изд. Груз. ССР, 1957, 17 с.

Заславский В.А. Двухступенчатые фотопериодические реакции как основа для разработки модели фотопериодического контроля развития членистоногих.- Энтомол. обозр., 1972, т.51, вып.2, с.217-239.

Заславский В.А. Взаимосвязь количественных и качественных реакций в фотопериодизме насекомых.- Зоол. журн., 1975, т.54, вып.6, с. 913-921.

Заславский В.А. Существует ли у насекомых качественная оценка фотопериодической информации?.- Журн. общ. биол., 1979, т.40, вып.2, с. 189-201.

3аславский B.A. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых.- Л., 1984, 180 с.

*Зотин А.И.*, *Фаустов В.С.*, *Радзинская Л.И.* Уровень АТФ и дыхание у зародышей.- Журн. Эмбриол.и Экспер.морфология.- 1967, т.18, № 1, с.1-12.

*Иванчик Е.П.* Динамика газообмена у гусениц и куколок американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*).- В сб. Периодичность индивидуального развития насекомых, М., Наука, 1969.

*Иванчик Е.П.* Экологические и физиологические особенности зимнего покоя у американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*). – Мат.симп.по холодостойкости насекомых и клещей, Тарту, 1971.

*Иванчик Е.П.* Периодичность индивидуального развития и критические периоды онтогенеза американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*).- В сб. Вопросы экологической физиологии беспозвоночных, М., 1974, с.82-118.

*Калабухов Н.И.* «Анабиоз» у животных при температуре ниже  $0^0$ . II. Условия переохлаждения организма животных.- Зоол.журн., 1935, т.14, вып.1, с. 97-111.

Kазанюк T.C. Биоэкологические особенности хлопковой совки в агроценозе сахарной кукурузы и меры борьбы с ней в условиях Западного Предкавказья.- Дис.канд.с/х наук, 2009, Воронеж, 151 с.

*Кинд Т.В.* Эндокринная детерминация эмбриональной диапаузы у античной волнянки *Orgyia antique L.* (*Lepidoptera*, *Limantriidae*).- Проб.фотопер. и диап. насекомых, Л., 1972, с.210-228.

Киреева А.М. Экология и физиология непарного шелкопряда.- Киев, 1983, с. 90-117.

*Киреева-Золотоверхая И.М.* Влияние света и температуры на интенсивность поглощения кислорода куколками непарного шелкопряда.- Вестн.зоологии, 1967, № 2, с.51-55.

*Комарова О.С.* Формирование зимующего запаса и диапауза куколок хлопковой совки.-Энтом. обозр., 1959, т.38, вып. 2, с. 352-361.

*Кожанчиков И.В.* Видовой состав, особенности биологии и географического распространения вредных подгрызающих совок в СССР.- В сб. Ин-та зоологии и фитопатологии, М.-Л.: Сельхозиздат, 1956, вып.4, с. 5-57.

Кожанчиков И.В. Основные результаты изучения экологии насекомых.- Энтом. обозр., 1959, т.38. № 2.

*Кулешов Л.Н.* О температурных различиях некоторых почвенных типов Азербайджана.- Изв. АН Азерб.ССР, 1974, № 5-6, с. 78-84.

*Кулиева Х.Ф.* Возрастные и сезонные изменения содержания белков и аминокислот у хлопковой совки (*Heliothis armigera Hubn.*).- Дис.канд.н., 1983(a), 149 с.

*Кулиева Х.Ф.* Влияние экологических факторов на возрастные изменения уровня аминокислот у хлопковой совки.- Депонир. В ВИНИТИ 19 апр. 1983(б), (№ 2468-84), Москва

Кулиева X.Ф. Эколого-физиологическая и биохимическая характеристика некоторых опасных вредителей сельхозкультур (Noctuidae, Pieridae, Aphididae) и разработка научно обоснованных схем применения ювеноидов в системе борьбы с ними в условиях Азербайджана.- Дис.докт. н., 1999, Баку, 379 с.

*Кулиева Х.Ф.* Фототермопериодические особенности летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*).- Вестник БДУ, 2006 (a), № 3, с.64-78.

*Кулиева Х.Ф.* Экологические особенности формирования летней диапаузы у апшеронской популяции американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*).- Тр. Ин-та зоологии НАН Азербайджана, 2006 (б), т.28, с.385-396.

*Кулиева Х.Ф.* Особенности фотопериодических адаптаций американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury.*) в Азербайджане.- V Межд. науч.конф. «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах», Днепропетровск, ZOOSENOSIS -2009( a) , с. 209-211.

Кулиева Х.Ф. Фотопериодические реакции апшеронской популяции желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia Den. et Schiff. (Lepidoptera, Geometridae).*- Мат. Всерос. науч.конф. с межд. Участием «Экология, эволюция и систематика животных», 2009 (б), с. 98-100.

Кулиева Х.Ф. Биоэкологические и физиологические особенности пяденицы *Idaea degeneraria Hubn.* (*Lepidoptera, Geometridae*) на Апшеронском полуострове.- I Междунар. Беккеровские чтения, Волгоград, 2010 (a), с. 431-433.

*Кулиева Х.Ф.* Сигнализация сроков развития апшеронской популяции американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury.* (*Lepidoptera, Arctiidae*).- Мат. науч.конф. « Актуальные проблемы в биологии XXI веке», Баку, 2010 (б), с.132-140.

Кулиева~X.Ф. Биоэкологическая и физиологическая характеристика пяденицы дымчатой полынной (лунчатой) Boarmia selenaria Den. et Schiff. (Lepidoptera, Geometridae) на Апшеронском полуострове.- VI Междунар.науч.конф. «Формы жизни и вопросы их сосуществования», Киев-Лондон, 2011 (а).

Кулиева~X.Ф. Новый физиологический способ прогнозирования численности вредных насекомых.- Р. а 2009 0009, 2011 (б).

Кулиева~X.Ф.,~Aхмедов~Б.А. Изменение некоторых показателей энергетического обмена в онтогенезе хлопковой совки при разных физиологических состояниях.- Депонир. ВИНИТИ, Москва, 1988, № 4517-B88.

Кулиева Х.Ф., Ибрагимов Ф.О. Некоторые особенности биологии и физиологии желтой луговой пяденицы *Tephrina arenacearia Den.et Schiff.* (Lepidoptera, Geometridae) в северо-восточной части Азербайджана.- Вестн. БДУ, сер.ест.н., 2007, № 3, с.51-59.

*Кулиева Х.Ф.*, *Агамалиев Ф.Г.* Соотношение реакций, определяющих диапаузу у апшеронской популяции американской белой бабочки (*Hyphantria cunea Drury*.).- Вест.БДУ, 2009, № 4, с. 70-78.

Кулиева~X.Ф., Гумбатов~A.М.,~Aлиева~M.Г. Особенности фотопериодических адаптаций у некоторых чешуекрылых (Lepidoptera) в Азербайджане.- Мат. межд. науч. конф. 2009, с. 377-379.

*Кутузова Н.М.,Шамшина Т.Н., Голубева Е.Ю., Макулин А.И.* Взаимодействие экзогенных гормонов (ювенильного гормона и экдизона) и антигормона (прокоцена II) в регуляции активности некоторых ферментов тканей и органов тутового шелкопряда.- В сб. Биохимия насекомых, М., 1984, с.58-75.

Кутузова Н.М., Шамшина Т.И., Голубева Е.Ю., Тищенко Г.Н., Хейфец А.Е. Гормональная регуляция активности кислой фосфатазы и эстераз жирового тела тутового шелкопряда.- В сб.: Биохимия насекомых, М., 1985, с.71-80.

*Куузик А.* Изучение зависимости скорости замерзания от степени переохлаждения у гусениц побега вьюна-смолевщика (*Petrova resinella L.*) при помощи аспирационного криостата.- Изв.АН Эст.ССР, 1970, т.19, №3, с. 219-223.

Лозина-Лозинский Л.К. Экология хлопковой совки.- ВАСХНИЛ пленум 16, 1949, 1.

 $\it Лозина-\it Лозинский \it Л.К.$  Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных.-Изв. НИИ им. П.Ф. $\it Лесгафта$ , 1952, т.25, с.3-32.

*Лозина-Лозинский Л.К.* Очерки по криобиологии. Адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам. Л., Наука, 1972, 288 с.

*Масленникова В.А.* Влияние гормонов хозяина на диапаузу *Pteromalus puparum L.* – ДАН СССР, 1961, т.139, вып.1, с. 249-251.

*Масленникова В.А.* О гормональном механизме регуляции куколочной диапаузы капустной белянки *Pieris brassicae L. (Lepidoptera, Pieridae).*- Энтом. обозр., 1968, т.12, с. 429-439.

*Мерив*ээ Э.Э. Эколого-физиологическая характеристика холодостойкости насекомых.-Автореф. канд. дис., Тарту, 1972.

*Никольская И.С., Грудницкий В.А.* Влияние рентгеновского облучения и ингибиторов синтеза нуклеиновых кислот на дыхание и содержание АТФ в зародышах вьюна.- Докл.АН СССР, 1970, т.194, № 2, с. 478-480.

*Никольская И.С.*, *Радзинский Л.И.* Соотношение дыхания и содержания АТФ в яйцах клопа *Pyrrhocoris apterus L.* в течение развития.- Онтогенез, 1979, т.10, № 6, с.636-639.

Плешков Б.П. Биохимия сельскохозяйственных растений.- М., Изд.Колос, 1969, 406 с.

*Перри Л., Адкиссон С.Х.* Рог Фотопериодизм и сезонная дискриминация у насекомых.- В сб. Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых, ЛГУ, 1972, с.102-111.

*Разумова А.П.* Изменчивость фотопериодической реакции в ряду последовательных поколений у паутинных клещей (*Acarina*).- Энтомол. обозр., 1967, т.46, с. 268-272.

Радзинская Л.И., Никольская И.С., Фаустов В.С. Действие оснований и нуклеозидов на дыхание и АТФ зародышей морского ежа.- Докл. АН СССР, 1972, № 6, с.505-508.

Радзинская Л.И., Никольская И.С. Энергетика развития тутового шелкопряда. 1. Дыхание и уровень АТФ в зародышевом развитии.- Онтогенез, 1972, т.3, № 6, с. 602-607.

*Раушенбах Н.Ю.* Нейрогормональная регуляция развитие насекомых в условиях стресса.-Новосибирск, Наука, 1990, 157 с.

*Родионова Л.З.* Критические периоды в онтогенезе китайского дубового шелкопряда *Antherea pernyi G.-М.*.- ДАН СССР, т.137, вып.4, с. 964-967.

Родионова Л.З., Чеснек С.И. Сравнительная устойчивость к низким температурам куколок *Hyphantria cunea Drury*. летней и зимней генераций.- В сб. Период.инд. разв. Насекомых, М., Наука, 1969.

Cаулич A.X. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения.- СПб, Изд. СПбГУ, 1999, 248 с.

Cаулич A.X., Bолкович T.A. Экология фотопериодизма насекомых.- СПб, Изд. СПбГУ, 2004, 274 с.

Симакова Т.П. Географическая изменчивость реакции на условия зимовки у совки Acronycta rumicis. - Зоол.журн., 1971, т.50, вып. 3, с.373-382.

*Синицкий Н.Н., Киреева И.М.* Динамика жирового обмена у куколок тутового, дубового и непарного шелкопрядов в различных экологических условиях.- Вест. зоологии, 1968, № 4, с. 51-55.

Соколова И. В. Сезонные циклы совок (Lepidoptera, Noctuidae) лесостепной зоны России.- С. Петербург, 2002, 135 с.

Сугоняев Е.С. О сезонно-циклических адаптациях паразита *Blastothrix confuse Erd.* (*Hymenoptera, Chalcididae*) к своему хозяину- акациевой ложнощитовке.- Зоол.журн., 1963, т.42, вып.11, 1732-1734.

*Тихонравова Н.М.* Соотношение и смена аэробиоза и анаэробиоза в онтогенезе колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata Say.*) и капустной белянки (*Pieris brassicae L.*).- В сб. Вопр. экол. физиол. беспозвоночных, Изд. Наука, 1974, с.45-82.

*Тилавов Т.* Изменение цианоустойчивости в постэмбриональном развитии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata Say.* – В сб. Периодичность индивидуального развития насекомых, М., Наука, 1967.

*Тилавов Т.* Изменение устойчивости к высокой температуре в постэмбриональном развитии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata Say.*-Зоол. журн., 169, т.28, с.158.

Tыщенко  $B.\Pi$ . О сходстве основного механизма фотопериодической реакции насекомых и растений.- В кн: Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых, 1972, с. 112-137.

*Тыщенко В.П.* О происхождении и эволюции фотопериодической реакции насекомых.- Журн. общ. биол., 1973, т.34, вып.4, с. 539-558.

Тыщенко В.П. Физиология фотопериодизма насекомых.- Тр. ВЭО., 1977, т.59, с.1-155.

*Тыщенко В.П.* Некоторые теоретические аспекты проблемы взаимоотношений качественных и количественных проявлений фотопериодизма у насекомых.- В кн: Фотопериодическая регуляция сезонных явлений у членистоногих и растений, Л.: Изд.ЛГУ, 1981, с.82-104.

*Тыщенко В.П., Ланевич В.П., Гасанов О.Г.* О соотношениях количественных и качественных проявлений фотопериодизма у капустной совки (*Barathra brassicae L.*)- Журн. общ.биол., 1977, т.38, вып.2, с.264-275.

*Тыщенко В.П., Гасанов О.Г.* Сравнительное изучение фотопериодической регуляции диапаузы и веса куколок у нескольких видов чешуекрылых.- 300л.журн., 1983, 7.62, 7.62, 7.63

Ушатинская Р.С.Основы холодостойкости насекомых.- М., Изд. АН СССР, 1957, с.1-314.

Ушатинская Р.С. Некоторые физиологические и биохимические особенности диапаузы колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata Say..-* Сб.Колорадский жук и меры борьбы с ним, М., Наука, т.2, 1958, с.150-185.

*Ушатинская Р.С.* Диапауза насекомых и ее модификаций.- Журн. общ. биол., 1973, № 2, с.194-215.

Ушатинская Р.С. Эколого-физиологическая приспособленность колорадского жука к периодичности абиотических факторов внешней среды.- В сб. Вопросы экологической физиологии беспозвоночных, М., Наука, 1974, с.5-44.

Ушатинская Р.С., Иванчик Е.П. Переохлаждение и замерзание на разных этапах индивидуального развития американской белой бабочки *Hyphantria cunea Drury.*- В сб. Вопр.экол. физиол. беспозвоночных, М., Наука, 1974, 144-155.

Ушатинская P.С., Йирковский  $\Gamma.\Gamma.$ , Тилавов T. Характер и размеры изменений чувствительности колорадского жука к повреждающим агентам в процессе онтогенеза.- Экология, 1971, т.3, с.53.

Фалькович М.И. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (*Lepidoptera*)Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. - Энтом. обозр., 1979, т.58, вып.2, с.260-281.

Фаустов В.С., Зотин А.И., Радзинская Л.И., Никольская И.С. АТФ в развитии зародышей иглокожих, рыб, амфибий.- Журн. эвол. биохимии и физиол., 1968, т.4, № 3, с.224-230.

Фефилова Ю.А., Фролов А.И. Факторы сезонной динамики численности хлопковой совки Helicoverpa armigera в Краснодарском крае.- Вест. защ. растений, С.-Петербург-Пушкина, 2007, т.1, с 47-52

*Филиппович Ю.Б.* Биохимические методы прогнозирования продуктивности гетерозиса и оценки физиологического состояния полезных и вредных насекомых.- Сб.тр., Моск.пед.ун-та, М., 1979.

Чернышев В.Б. Экология насекомых.- М., Изд.МГУ, 1996, 304 с.

*Шамиев Т.М.* Концентрация гемолимфы гусениц и ее значение в повышении и прогнозировании продуктивности тутового шелкопряда.- Автореф.канд. дис., Баку, 1994, 22 с.

Шельдешова Г.Г. Географическая изменчивость фотопериодических реакций и сезонного развития яблонной плодожорки Laspeyresia pomonella L. (Lepidoptera, Tortricidae).- Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1965, т.36, с.5-25.

*Шельдешова Г.Г., Стекольников А.А.* О смене типов фотопериодической реакции при развитии акациевой ложнощитовки *Pathenolecanium corni Bouche.*- Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1965, т.36, с.26-30.

Щеголев В.Н. Сельскохозяйственная энтомология.- М.; Л.: Сельхозиздат, 1960.

Яхонтов В.В. Экология насекомых.- М., Изд. Выс. шк., 1964

*Bodine J.H., Boell E.* The action of certain stimulating and inhibiting substances on the respiration of active and blocked eggs and isolated embryos.- Physiol. Zool.,vol.10, N 3, p. 245-257.

Bogus M.I., Wisniewski J.R., Cymborowski B. Effect of injury to the neuroendocrine system of last instar larvae of Galleria mellonella.-J. Insect Physiol., 1986, vol.32, p.1011-1018.

Bogus M.I., Wisniewski J.R., Cymborowski B. Effect of lighting conditions on endocrine events in Galleria mellonella.- Ibid., 1987, vol.33, p.355-362.

Beck S.D. Insect photoperiodizm.- N.Y.-London: Acad.Press., 1968, p. 1-228.

Beck S.D. Effect of Photoperiod and Thermoperiod on Growth of Agrotis ipsilon (Lepidoptera, Noctuidae).- Ann. Entomol. Soc. Ann. 1986, vol. 79, N 5, p. 821-826.

*Bünning E.* Суточные ритмы и изменение времени при фотопериодических реакциях.- В кн: Биологические часы. М., 1964, с.409-421.

Bünning E. Common features of photoperiodizm in plants and animals.- Photochem. Photobiol., 1969, vol.. 9, N 3, p. 219-228.

Chen T.T., Couble P., De Lucca F.L., Wyatt G.B. The juvenile hormones.- New York., London, 1976, p. 505-524.

Ehrenhardt H., Bachmann F., Dierks R., Vogel W. Beitrage zur Biologie und Bekampfung von H.cunea auf grund von Beobachfungen und experimentallen unter suchungen am Internationalen Laboratorium Zum stadium von H. cunea in Palic. Зашт. Бильа., 1953,№ 16/17, p. 19-57.

*Guillet Ch.* La metabolisme energetique au cours du development de *Drosophila melanogaster*. Les nucleotides adenyliques.- These doct.sci., boil. Univ. Claude-Bernard Lyon, 1973, p.34-ill.

Hammock B.D., Jones D., Jones G. et al. Regulation of juvenile hormone esterase in the cabbage looper, *Trichoplusia ni.*- Regulation of Insect Develop.and Bahavior., Wroclaw, Poland, 1981, p.219-235.

*Hadek I., Ruzicka Z.* Photoperiodic response in relation to diapause in *Coccinella septempunctata* (*Coleoptera*).- Acta entomol. Bohemoslov. 1979, vol. 76, N 4, p. 209-218.

*Hodek I.*Sensitivity of photoperiod in *Aelia acuminate (L.)* after adult diapause in two insects. Oecologia (Berl.), 1971 (a), vol.6, N 2, p.152-155.

*Hodek I.* Sensitivity of larvae to photoperiods controlling the adult diapause in two insects.- J.Insect Physiol., 1971 (b), vol.17, N 2, p. 205-216.

*Hodek I.* Reactivation of diapausing *Aelia acuminate (L.)* adults before hibermation (*Heteroptera*).-Acta ent. Bohemoslov., 1974, vol.71, N 2, p. 65-71.

*Hodek I.* Photoperiodic response in spring in three *Pentatomoidea (Heteroptera)*.- Acta entomol. Bohemoslov. 1977, vol.. 74, N 4, p. 209-218.

*Hodkova M.* Interaction of feeding and photoperiod in regulation of the corpus alatum activity in females of *Pyrrhocoris apterus* (*Hemiptera*).- Zool. Jb. Physiol. 1982, B 86, H.4, p. 477-488.

Hokuma Quliyeva Ecological-physiological characteristics of the Absheron population of *Idaea degeneraria Hubn. (Lepidoptera, Geometridae)* Inter.J. of Acad. Res. 2010, vol.2, N 1, p.21-26.

*Hokuma Quliyeva*. Study of quantitative photoperiodic reaction, regulating growth and development rate of caterpillars of *Tephrina arenacearia Den.et Schiff.* (*Lepidoptera, Geometridae*).- Inter. J. of Acad. Res., 2011, vol. 3, N 2, p. 144-146.

*Irwin Jason T., Lee Richard E.* Mild winter temperatures reduce survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis (Diptera, Tephritidae).*- J.Insect Physiol..2000, vol.46, N 5, p. 665-661

*Krehan J.* Die Streverung von Jahresrhythmik und diapause bei larval und Imagoüber.winterem der gattung Pterostichus (*Coleoptera*, *Carabidae*).- Oecologia (Berl.), 1970, vol.6, N 1, p. 58-105.

*Lees A.D.* The physiology of diapause in Arthropods.- Cambridge monogr.exper. biol., 1955, vol. 4, 151 p.

Lees A.D. The control of polymorphism in aphids.- J. Insect Physiol., 1966, vol.3, p. 207-277.

*Masaki S.* The effect of temperature of pupal diapause in *Barathra brassicae L.*- Jap. Appl. Zool., 1956 (f), vol. 21, N 3, p. 97-107.

*Masaki S.* The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassicae L.* with particular reference to the aestival diapause.- Bull. Fac.Agric. Mic. Univ., 1956 (b), vol. 13, p. 29-46.

*Masaki S.* Ecological significance of diapause in the seasonal cycle of *Abraxas Miranda Butl.*- Bull. Fac.Agric. Mie. Univ. 1957, vol. 15, p. 15-24.

*Masaki S.* The response of a "short-day" insect to certain external factors: the induction of diapause in *Abraxas Miranda Butl.*- Butl.Japan,J.Appl. Entomol. a. Zool., 1958, vol.2, N 4, p. 285-294.

Masaki S. Summer diapause.- Ann. Rev. Entomol., 1980, vol. 25, p. 1-25.

*Margaix C., Carrido A.* Effect de temperatures constants en el dosarrollo de *Steinton(Lepidoptera, Gracillariidae).*- Bol. Stanid. veg Plases, 2000, vol.26, N 2, p. 277-283.

Maryman H.T. Review of biological freezing.- In: "Cryobiology", H.T. Maryman (Ed) Acad. Press, 1966.

*McCaleb D.C., Kumaran A.K.* Control of juvenile hormone esterase activity in *Galleria mellonella* larvae.- Ibid., 1980, vol.26, p.171-177.

Müller H.J. Probleme der Insektendiapause.- Verhandt. Deutsch. Zool. Ges., 1965, B.29, S. 192-222.

Norris M.J. The influence of constant and chansing photoperiods on imaginal diapause in the *Red Locust (Nomadacris septemfasciata Serv.)*- J. Insect Physiol.., 1965,vol. 11, N 8, p. 1105-1119.

*Novak V.J.*, *Slama K*. The influence of juvenile hormone on the oxygen consumption of the last larval instar of *Pyrrhocoris apterus L.-* J. Insect Physiol., 1962, vol.8, p.145-153.

Park K.E., Yoshitako N.A.- A radiographic study of diapause in the silkworm, Bombyx mori.- J. Insect Physiol., 1970, vol.16, N 8, p. 1655-1663.

Payne N. M. Two factors of heat energy involved in insect cold hardening.- J. Ecol., 1927, vol. 8, p.8 Rabb R.L. Diapause in Protoparce sexta (Lepidoptera, Sphingidae).- Ann. Entomol.Soc. Amer., 1966, vol. 59, N 1, p. 160-165.

Roach S.H., Adkisson P.L. Role of photoperiod and temperature in the induction of pupae diapause in the boolworm, *Heliothis zea* (Boddie).- J. Insect Physiol., 1970.

*Reddy G., Hwang-Hsu K., Kumaran A.K.* Factors influencing juvenile hormone esterase activity in the wax moth *Galleria mellonella.*- J. Insect Physiol., 1979, vol.25, p. 65-71.

Saunders D.S. Insect clocks.- Oxford, 1976, p. 1-212.

Saunders D.S. Insect photoperiodizm: the clock and the counter-review.- Physiol.Entomol., 1981, vol. 6, p. 99-116.

Saunders D.S. Insect clocks. Third Edition Elsevier Sci. B.V. 2002, p. 1-551.

*Salt R. W.* Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing.- Canad. Entomol.ogist., 1957, vol.89, N 11, p. 491-494.

*Salt R. W.* Application of nucleation theory to the freezing of supercooled insects.- J. Insect Physiol., 1958, vol.2, N 3, p. 178-188.

Salt R. W. Principles of insect cold-hardiness.- Ann. Rev. Entomol., 1961, vol.6, p. 55-74.

Salt R. W. Factors influencing nucleation in supercooled insects.- Canad J. Zool., 1966, vol.44, N 1, p. 117-133.

Smith A.U. Biological effects of freezing and supercooling.- London, 1961.

Scholander P.F., Flagg W., Hock R.J., Irving L. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic.- J. Cell. And Compar. Physiol., 1953, vol.42, suppl. 1.

Schneiderman H.A., Williams C.M. The physiology of insect diapause. VII. The respiratory metabolism of the *Cecropia silkworm* during diapause and development.- Biol. Bull., 1953, vol.105, N 2, p. 320-334.

*Tauber M.J., Tauber C.A.* Nutritional and photoperiodic control of the seasonal reproductive cycle in *Chrysopa mohavae (Neuroptera).*- J. Insect Physiol., 1973, vol. 19, N 4, p. 729-736.

*Tauber M.J., Tauber C.A.*, *Masaki S.* Seasonal adaptations of bisects.- N.Y., Oxford: Oxford University Press, 1986, 411p.

*Tsumuki H., Kanchisa K.* Phosphatases in the rice stemborer, *Chilo suppressalis*. Some properties and changes of the activities during hibernation.- Cryobiology., 1984, vol. 21, N 2, p. 117-182.

*Vermunt A.M.W.*, *Koopmanschap A.B.*, *Kort C.A.D.* Day-length dependent gene expression of juvenile hormone esterase in the *Colorado potato beetle.*- 20 Int.Cong.Entomol., Firenze, Aug.25-31., 1996, Proc. Firenze., 1996, p.280.

*Vuillaume M., Dattee J.* Photostimulation delaproduction d'ATPH dans le tegument d'un insecte: interpretation physiologique des analyses in vivo et in vitro.- Arch. Zool. Exp. Et Gen., 1980, vol. 121, N 2, p. 159-172.

Wellso S. G., Adkisson P.L. A long-day short-day effect in the photoperiodic control of pupal diapause of the boolworm, Heliothis sea (Boddie.) (Lepidoptera, Noctuidae).-J. Insect Physiol., 1966, vol. 12, p. 1455-1465.

*Wilde J., de Stegwee D.* Two major effects of the corpus allatum in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata Say.*).- Arch. Neerl.zool., 1958, vol. 13, p. 277-289.

*Wilde J. de.* Photoperiodic control of endocrines in insects.- Arch. anat. microse. et morphol. exper., 1965, vol. 54, N 1, p. 547-564.

*Wilde J. de Boer J.A.* Humoral and nervous pathways in photoperiodic induction of diapause in *Leptinotarsa decemlineata Say.*- J. Insect Physiol., 1969, vol. 15, N 4, p. 661-675.

Wigglesworth V. The functions of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. - Qurat. J. Microsc. Sci., 1936, vol. 79, p. 91-121.