

УДК 595.7-11:57.035

© 1996 г. О.Э. СТРАШКО, А.З. ЗЛОТИН

## **ИНДУКЦИЯ И РЕАКТИВАЦИЯ ДИАПАУЗЫ НАСЕКОМЫХ (ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ)**

### **Явление диапаузы как приспособление к условиям окружающей среды**

В последнее время в связи с интенсивным развитием технической энтомологии, большое значение приобретает изучение теоретических и практических аспектов воспроизводства культур насекомых. В первую очередь необходимо познать особенности биологии и экологии объекта разведения и во всех случаях при культивировании насекомых необходимо исходить из знания онтогенетических особенностей вида и факторов, определяющих диапаузу (Злотин, 1989).

Диапауза насекомых - одна из форм адаптации к изменяющимся условиям обитания. Большинство насекомых приурочивает диапаузу к неблагоприятному сезону. В умеренной зоне диапауза часто наблюдается в зимнее время и связана с понижением температуры и отсутствием пищи, в тропических и субтропических районах - в сухое, жаркое время. Диапауза может быть на разных стадиях развития насекомого, но обычно она наступает именно на той стадии, которая по своему образу жизни или плотности покровов наиболее защищена от внешних воздействий. Насекомые в состоянии диапаузы очень устойчивы ко многим неблагоприятным воздействиям - низкой или высокой температуре, низкой влажности, асфиксии, действию радиации или химических веществ. Таким образом диапауза играет важную роль в адаптации насекомых к неблагоприятным условиям существования. Особи, не впавшие в диапаузу к моменту наступления неблагоприятного периода, погибают. Поэтому диапауза служит естественным фактором отбора, повышающим общую жизнеспособность популяции и играет важную роль в онтогенезе насекомых. Диапауза служит также одним из факторов резкого повышения жизнеспособности особей в природных популяциях благодаря обогащению генофонда за счет спаривания разнокачественных особей разных поколений (Виноградова, 1973; Ушатинская, 1973).

### **Регулирование диапаузы при разведении насекомых**

Искусственное устранение диапаузы при разведении приводит к потере ее функции как существенного фактора повышения жизнеспособности насекомых. Особенно сильно снижается жизнеспособность культуры при непрерывном разведении в течение длительного времени, так как негативные изменения накапливаются в культуре из поколения в поколение в связи с отсутствием естественного отбора.

Также при разведении насекомых существенное значение имеет глубина диапаузы, особенно для тех культур насекомых, у которых исходный материал отбирается в состоянии диапаузы. Кроме того, разведение насекомых с

применением реактивации в период хранения при пониженных температурах для получения биоматериала к любому сроку (без устранения диапаузы в цикле развития вида) часто приводит к тому, что сроки хранения диапаузирующей стадии превышают необходимые для ее реактивации из-за различной глубины диапаузы. Это сопровождается более интенсивным расходом питательных веществ и приводит к понижению жизнеспособности культуры. Поэтому очень важно изучить факторы вызывающие или препятствующие наступлению диапаузы, а также разработать способы быстрой реактивации в необходимое время максимального количества насекомых и в кратчайшие сроки (Злотин, 1989). Такая стратегия требует разведения тех видов, в жизненном цикле которых имеется диапауза, и она может быть индуцирована, поддержана и прекращена способом, доступным в лаборатории.

### **Некоторые аспекты индукции диапаузы насекомых**

Индукция диапаузы в природных популяциях происходит при участии многих факторов, таких как длина светового дня, температура, влажность, плотность популяции, качество корма и др. Все эти факторы воздействуют совместно и в зависимости от их комбинации детерминируют тот или иной тип сезонного развития. Известно, что фотопериод является одним из главных факторов, вызывающих диапаузу. Длина светового дня зависит от астрономических причин и является самым точным и надежным сигналом, показывающим наступление того или иного сезона. Влияние же других факторов обычно накладывается на фотопериодическую реакцию и ее модифицирует (Заславский, 1984).

Реакция на фотопериод может сильно изменяться под прямым влиянием уровня температуры. Например, у моновольтинных пород тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) в результате развития гусениц в условиях короткого дня и низкой температуры, получающиеся бабочки будут откладывать недиапаузирующие яйца, а при температуре +24°C и любой длине дня отложенные яйца впадают в диапаузу (Данилевский, 1961). Гусеницы капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) при +18°C и коротком дне дают диапаузирующих куколок, а при +25°C процент диапаузирующих куколок уменьшается в два раза (Мустафаева, 1974). В опытах Горышина (1958) на колорадском жуке (*Leptinotarsa decemlineata* Say) при температуре +20°C и коротком дне (12 - 15 часов) у всех жуков после преддиапаузного питания наступает диапауза и критический фотопериод составляет 16 ч. 30 мин. Изменение фотопериодической кривой в зависимости от температуры известно у многих видов. У щавелевой совки (*Acronycta rumicis* L.), щитника (*Graphosoma limantum* L.) с повышением температуры на 5°C критический фотопериод сокращается на 1,5 часа (Данилевский, 1961; Мусолин, Саулич, 1995). В природе это приводит к увеличению срока в котором возможно развитие насекомого, а "усиление" фотопериодической реакции при низкой температуре способствует сохранению вида при необычайно раннем наступлении осени. В лабораторных условиях сочетание фото- и термопериодов позволит управлять диапаузой в нужном направлении и даже полностью вызывать бездиапаузное развитие. С другой стороны, как было показано А.Л.Монастырским и В.В.Горбатовским (1991) на примере чистой линии капустной совки, искусственное индуцирование диапаузы через каждые несколько поколений заметно повышает жизнеспособность всей культуры в целом.

Таким образом температура - важный фактор в индукции диапаузы, проявляющийся на фоне фотопериодизма. Но бывают случаи, когда реакция

на температуру более выражена, чем на фотопериод. Например, у личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Зиновьева, Виноградова, 1972) и *Trichogramma euptocticidis* (Май, Заславский, 1983) наступление диапаузы главным образом зависит от длины дня при которой идет их развитие.

Часто в лабораторных условиях культивирование производится при постоянных температурах, что неправильно отражает действие экологических процессов в природе и приводит к ошибочным для практики выводам. В природе температура варьирует в течение суток, а тем более года. Такие колебания могут выступать в качестве предвестников сезонных изменений среды и могут использоваться для индукции или предотвращения диапаузы.

У одних видов обнаружено возрастание числа диапаузирующих особей в условиях переменных температур (Горышин, 1964; Зиновьева, 1976, 1978; Волкович, Арапов, 1994), и других - снижение по сравнению с постоянными температурами, эквивалентными их средним (Волкович, 1988). Известны также примеры стабильности реакции (Гейспец и др., 1972, Горышин и др., 1988). Бывает так, что специфическое действие терморитмов проявляется лишь при очень низких ночных температурах и подавляет диапаузу или при высоких дневных и индуцирует диапаузу (Гейспец и др., 1972; Волкович, Арапов, 1994; Beck, 1987).

Помимо температуры на индукцию диапаузы могут влиять, иногда очень сильно, и другие внешние факторы. В отношении этих разнородных факторов прослеживается лишь одна общая тенденция: их благоприятное (для данного вида) проявление способствует бездиапаузному развитию, а неблагоприятное - диапаузе. Один из факторов такого рода - пищевой. Связано это с тем, что процесс формирования диапаузы и подготовки к длительному состоянию покоя всегда сопровождается накоплением в организме насекомого специальных питательных резервов и глубокими внутренними перестройками, связанными с пищевым обменом (Данилевский, 1961; Ушатинская, 1973) сезонные и возрастные изменения химизма кормовых растений существенно сказываются на становлении диапаузы, модифицируя влияние фотопериода (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Чернышев, 1996). У фитофагов неблагоприятное питание может повышать склонность к диапаузе, но проявляется это обычно лишь при фотопериодах, близких к порогу (Горышин, 1953, 1958; Данилевский, 1961). При этом неблагоприятным может быть питание на неоптимальном корме (Данилевский, 1961) или органе растения (Бабаян, 1958; Мкртумян, 1958), а также состояние растения, обусловленное старением (Lees, 1953;) или недостаточным увлажнением (Гейспец, 1960). В более специальных случаях наличие определенного пищевого субстрата приобретает значение резко выраженного сигнального фактора, иногда даже доминирующего по отношению к фотопериодике (Заславский, 1984). Так, у златоглазки (*Chrysopa carnea* St.) короткий световой день индуцирует диапаузу. Однако даже и при длинном световом дне недостаток тлей, которыми они питаются, приводит к появлению диапаузы у 60-80% особей (Tauber et al., 1986).

Роль пищевого фактора в наступлении диапаузы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.), который не реагирует на длину светового дня экспериментально показано в работе А.З.Злотина (1966, 1989). Выкармливали недиапаузирующую линию непарного шелкопряда (часть особей - листом дуба, биохимический состав которого в течение сезона менялся от весны к лету, другую часть - семядолями желудей, имевших постоянный биохимический состав). Потомство особей, которые питались листом, впали в диапаузу, в то время как питавшиеся желудями продолжали развиваться без диапаузы.

Интересные данные получены в нашем эксперименте. Гусениц капустной белянки зимующего поколения выкармливали при 16 часовом дне, контроль - старыми листьями из качанов капусты, а второй вариант - молодыми листьями рассады капусты. В результате установлено, что особи контрольного варианта впали в диапаузу на стадии куколки, в то время как около 50% особей, питавшихся рассадой, не диапаузироваали.

Таким образом, вышеуказанные данные свидетельствуют о важной роли пищевого режима в индукции диапаузы. Этот фактор необходимо учитывать при лабораторном разведении насекомых. Установлено, что питание на оптимальном корме (естественном или искусственном) положительно влияет на рост, созревание, размножение и поведение насекомых (Злотин, 1989).

Еще один фактор - влажность субстрата или наличие контактной влажности - иногда существенно влияет на формирование и особенно прекращение диапаузы, причем низкая влажность в одних случаях поддерживает, в других прекращает диапаузу (Данилевский, 1961; Зиновьева, 1978; Митакина и др., 1993).

Другой фактор, способный сам по себе вызвать диапаузу - это плотность популяции. Обычно высокая плотность способствует появлению диапаузы. Так, у насекомых - вредителей злаков (*Ephestia cautella* Wlr., *Plodia interpunctella* Hb.) скопление личинок, обычно возникающее при недостатке питания, приводит к их диапаузе, а в результате - к длительному сохранению популяции (Tsuji, 1963).

Способность к диапаузе у многих видов модифицируется материнским влиянием со стороны родительского поколения во время созревания ооцитов (Богданова и др., 1978), а также материнским возрастом при яйцекладке (Зиновьева, 1978). Диапауза насекомых - паразитов может быть синхронизирована с диапаузой у хозяев. У некоторых хозяев присутствие паразитов нарушает наступление диапаузы (Вагина, Черногуз, 1995).

Сроки наступления диапаузы меняются в зависимости от действия многих факторов внешней среды. Но вместе с тем, регуляцию диапаузы нельзя объяснить влиянием только внешних причин. Тот факт, что диапауза у многих видов наступает еще задолго до неблагоприятного периода, свидетельствует о наличии эндогенного, обусловленного внутренними физиологическими процессами механизма. Возникновение диапаузы связано с изменениями деятельности нейрогуморальной системы, управляющей ростом и метаморфозом (Тыщенко, 1977). В зависимости от онтогенетической стадии (яйцо, личинка, куколка, имаго) различаются гормональные регуляторы диапаузы, но при любом ее типе первичным регулирующим центром служит мозг насекомого, причем воспринимаемые им стимулы могут исходить как из внутренней, так и внешней среды. Такая двойная регуляция создает разную степень зависимости сезонных циклов насекомых от внешних условий. Когда преобладающее значение в регуляции цикла имеют внутренние факторы, диапауза приобретает облигатный характер. При доминирующей роли экзогенных факторов диапауза становится факультативной и проявляется лишь при определенных экологических условиях (Тыщенко, 1977). Облигатная диапауза чаще всего характерна для моновольтинных видов, факультативная для би- и поливольтинных видов. У видов с облигатной диапаузой прекращение секреции гормонов генетически запрограммировано, а при наличии факультативной диапаузы активное и неактивное состояние нейроэндокринной системы определяются действием экологических факторов. Например, у моновольтинных пород тутового шелкопряда диапауза яиц определяется

содержанием гормона диапаузы в организме куколки и бабочки. Гормон диапаузы продуцируется подглоточным ганглием под контролем генов диапаузы. При достаточном его количестве откладываются диапаузирующие яйца, а при небольшом - недиапазирующие (Fukuda, Tareuchi, 1967). У бивольтинных пород наблюдается четкая зависимость между вольтичностью и условиями во время инкубации грены. При высокотемпературной инкубации (+25<sup>0</sup>С) на свету грена будет диапаузирующей, при низкотемпературной инкубации (+15<sup>0</sup>С) в темноте - недиапазирующей. Инкубация при промежуточной температуре даст смешанную (диапаузирующую и недиапазирующую) грену. Освещение и влажность у бивольтинных пород оказывают влияние на вольтичность только при промежуточной температуре (выше +15<sup>0</sup> и ниже +25<sup>0</sup>С). Инкубация при высокой влажности на свету способствует откладке диапаузирующей грены, а при низкой влажности и темноте процент диапаузирующей грены уменьшается. Следовательно на индукцию диапаузы большое влияние оказывает вольтичность.

У моновольтинных пород предотвратить диапаузу труднее, чем у би - и поливольтинных (Silkworm, 1988).

### **Возможности индукции диапаузы при разведении насекомых**

Подытоживая вышеуказанное, стоит перечислить факторы, оказывающие влияние на индукцию диапаузы, а именно:

1. Фотопериодизм;
2. Суточные и сезонные колебания температуры;
3. Пищевые объекты и качество корма;
4. Влажность;
5. Плотность популяции;
6. Паразитизм;
7. Материнское влияние;
8. Вольтичность.

- Все эти факторы воздействуют на организм насекомого одновременно и совместно, причем действие одного из них в определенной степени зависит от количественного выражения других факторов и ни один из необходимого организму факторов не может быть полностью заменен другим. И хотя один из факторов обычно оказывает решающее воздействие на индукцию диапаузы, он не может считаться абсолютным и единственным.

Таким образом, анализ литературных данных и наших собственных исследований позволил вскрыть многофакторность механизмов, индуцирующих проявление диапаузы в природе.

По нашему мнению представляет несомненный интерес анализ действия этих факторов с позиции возможного их использования в лабораторных условиях для индукции диапаузы.

Представляем практические возможности использования следующих приемов:

1. Создание определенного фотопериодического режима: для светочувствительных длиннодневных видов - короткий световой день (до 12 часов) позволяет получить практически 100% диапаузу. Для короткодневных видов - продолжительность дня 16 часов. При этом температура для длиннодневных видов снижается до +18 - +20<sup>0</sup>С, а для короткодневных - повышается до +25<sup>0</sup>С и выше.

2. Для термофильных видов создание высоких дневных температур и пониженных ночных (день - +25<sup>0</sup>С, ночь - +16<sup>0</sup>С).

3. Воздействие сублетально низкими температурами.
4. Снижение температуры разведения на каждые  $5^{\circ}$  снижает фоточувствительность на 1,5 часа и обуславливает более раннее наступление диапаузы.
5. Регулирование качества пищевого субстрата. Кормление старым листом или растением способствует индукции диапаузы.
6. Воздействие низкой влажности воздуха в критические периоды жизни вида (на стадии, предшествующей наступлению диапаузы).
7. Создание повышенной плотности содержания особей на стадии, предшествующей диапаузе.
8. Воздействие на насекомых препаратов гормонального действия, индуцирующих диапаузу.

### **Некоторые механизмы реактивации диапаузы насекомых**

Не менее важно для программ массового разведения насекомых познание механизмов предотвращения наступления диапаузы и разработка способов реактивации в нужное время и в кратчайший срок.

В природных условиях состояние зимнего покоя постепенно ослабевает и заканчивается восстановлением активной жизнедеятельности только с наступлением благоприятных условий. Согласно точке зрения В.А.Заславского (1978) здесь имеют место два последовательных процесса: процесс изживания диапаузы как таковой (бездиапаузное развитие) и процесс активации организма под воздействием повышения температуры.

Для устранения зимней диапаузы насекомых обычно требуется охлаждение при температурах между  $0^{\circ}\text{C}$  и  $+10^{\circ}\text{C}$ , которому поздней осенью или зимой подвергаются все организмы (Данилевский, 1961). Это очень характерное явление было названо холодной реактивацией. Долгое время считалось, что прекращение диапаузы определяется только специфическим действием пониженной температуры. Результаты исследований ряда авторов (Беклемишев, 1944; Золотарев, 1950; Кожанчиков, 1950) показали, что реактивация насекомых требует времени и становится возможной только по истечении какого-то периода покоя. Кроме этого было показано, что реактивацию насекомых можно вызвать не только действием холода. Высокая температура, повышенная влажность, фотопериодические условия, а также механические и химические воздействия, как порознь, так и в сочетаниях также стимулируют процесс реактивации (Эмме, 1947, 1949; Астауров, 1943, 1956).

Но если при индукции зимней диапаузы основным сигнальным фактором обычно является фотопериод, то при реактивации сигнальную роль чаще играет температура. Причина такой смены сигнальных факторов заключается, по-видимому, в том, что зимующие насекомые находятся в укрытиях, куда свет совсем или почти совсем не проникает. Кроме того, весной определенный фотопериод всегда совпадает с более низкой температурой, чем осенью. Тем не менее в ряде случаев удалось продемонстрировать зависимость реактивации от длины светового дня, то есть фотопериодическую реактивацию. Фотопериодическая реактивация сильно изменяется в зависимости от температуры. Например, у клеща *Tetranychus crataegi* Hirst. в коротком дне при температуре  $+15^{\circ}\text{C}$  наблюдается диапауза, а в длинном дне (20 часов) происходит реактивация. С повышением температуры до  $+25^{\circ}\text{C}$  реактивация наблюдалась как при длинном, так и при коротком дне (Глиняная, 1972). У капустной белянки (*Pieris brassicae*) наоборот - реактивирующий эффект длинного дня наблюдался только при высокой температуре ( $+25^{\circ}\text{C}$ ) а

при низкой (+15°C) уже проявляется эффект холодовой реактивации (Глиняная, 1972). У *Apanteles glomeratus* L. фотопериодическая реактивация наиболее полно проявляется при длиннодневных фотопериодах и максимально при непрерывном освещении и любой температуре (Глиняная, 1972).

Сохранение чувствительности к фотопериоду было обнаружено даже у видов, для которых холодовая реактивация считалась доказанной (*Ostrinia nubilalis*, *Antheraea pernyi*). Экологический смысл этого явления в том, что такая чувствительность необходима преимущественно видам с непрочной диапаузой. В случае зимней диапаузы фотопериодическая чувствительность поддерживает состояние диапаузы до наступления низких температур. При летней диапаузе фотопериодическая реактивация является регулятором сроков прекращения диапаузы осенью, а на юге, возможно, зимой. Фотопериодическая реактивация невозможна в случае зимовки в почве и других недоступных для света местах.

Сроки весеннего возобновления развития определяются только повышением температуры (Заславский, 1984). Однако, по мнению Р.С. Ушатинской (1990) через 2 - 3 месяца после наступления покоя диапауза переходит в значительно менее глубокое состояние покоя - олигопаузу, которая перекрывает все самые морозные месяцы зимы и поддерживается низкими температурами. И если насекомых уже вначале декабря перенести в тепло, у многих из них возобновляется нормальное развитие еще до наступления природного потепления. Чем ниже была температура во время диапаузы, тем резче температурный скачок и тем быстрее протекает реактивация (Заславский, 1978). Также замечено, что после холодовой реактивации длина дня уже не имеет значения и насекомые возобновляют свое развитие при любой длине дня (Глиняная, 1972; Чернышев, 1996).

У многих видов процесс реактивации зависит от режима влажности. Состояние зимней спячки и весеннего восстановительного периода у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) заканчивается в разные календарные сроки, зависящие от температуры и влажности среды. Недостаток влаги в почве задерживает реактивацию на 1 - 2 недели (Йирковский, 1969). Условия сухости субстрата не только препятствуют формированию состояния диапаузы у молодых личинок (*Calliphora vicina* R.-D.), но и стимулируют реактивацию уже диапаузирующих яиц африканской саранчи *Locusta pardalina* Walr. в течение 1,5 месяцев в сухих условиях и последующем увлажнении личинки отрождаются более дружно (Matthee, 1951). Ускоряет процесс реактивации содержание в сухих условиях диапаузирующих гусениц кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hubn.) (Rouband, 1928). Противоположный эффект описан для паразита *Hexacola* sp. Смачивание зараженных пупариев в течение нескольких часов приводит к реактивации и дружному вылету паразитов через 12 дней, в то время как без смачивания диапауза продолжается не менее 7 месяцев (Eskafi, Legner, 1974).

Существенно затрудняют процесс реактивации три фактора:

1. вольтинность;
2. склонность к многолетней диапаузе;
3. различная глубина диапаузы у особей одной популяции.

Так, например, у лунки серебристой (*Phalera bucephala* L.), имеющей тенденцию у части особей к двух и трехлетней диапаузе реактивация была успешной при двух и трехразовом комплексном воздействии пониженной температурой и инкубации в условиях длинного светового дня. Такой способ

позволил реактивировать более 90% особей, в то время как однократным воздействием - около 30% (Авраменко, Злотин, 1966).

### **Возможности реактивации и предотвращения диапаузы у насекомых при разведении**

При необходимости регулирования диапаузы насекомых принципиально возможны следующие пути:

1. Устранение диапаузы в цикле развития вида путем создания условий, препятствующих ее наступлению в родительском поколении:

а) для фоточувствительных длиннодневных видов - фотопериод 16 часов, для короткодневных - не более 12 часов;

б) повышение ночных температур при длинном фотопериоде;

в) воздействие сублетально высоких температур на стадии, предшествующей диапаузе;

г) регулирование качества пищевого субстрата за счет увеличения количества воды и белка (кормление физиологически молодым кормом);

д) разведение предшествующих диапаузе стадий в условиях высокой влажности воздуха;

е) оптимизирование плотности популяции с целью недопущения излишних контактов между особями в период, предшествующий диапаузе;

ж) предотвращение диапаузы путем использования препаратов гормонального действия.

2. Реактивация наступившей диапаузы:

а) путем воздействия химических реагентов;

б) реактивация диапаузы путем воздействия холодого или теплого воздействия;

в) реактивация гормональными препаратами;

3. Создание бездиапаузных линий:

а) путем искусственного отбора;

б) путем введения генов бездиапаузости в популяции насекомых.

Таким образом, анализ литературных данных и наши собственные исследования по изучению механизмов индукции, предотвращению и реактивации диапаузы позволяют заключить, что все три отмеченных явления обусловлены многофакторным характером действия экологических факторов среды. На основе полученных данных впервые рекомендованы конкретные приемы индукции, предотвращения и реактивации диапаузы насекомых при их непрерывном разведении, которые могут быть использованы при решении целевых программ технической энтомологии.

#### **Список литературы**

Авраменко И.Д., Злотин А.З. Заблаговременный прогноз размножения лунки серебристой // Лесное хозяйство. - 1967, № 2. -С. 54 - 55.

Астауров Б.Л. Терморективация как явление и способ устранения эмбриональной диапаузы // Ж. общ. биол. -1943. -Т. 4, № 6. -С. 313-344.

Астауров Б.Л. Температурные условия и воздействие как средство управления развитием пойкилотермных организмов // Пробл. совр. эмбриол. Труды совещ. эмбр. -Л.:ЛГУ, 1956. -№ 25. -С. 1 - 12.

Бабаян А.С. Биологические особенности мальвовой моли (*Pectinophora malvella* Hb.) на хлопчатнике // Тр. ин-та земледелия Арм. ССР. Мальвовая моль и меры борьбы с нею. -1958. -№ 1. -С. 21 - 48.

Беклемишев В.Н. Экология малярийного комара // М.: Медгиз, 1944. -52с.



Вагина Н.П., Черногуз Д.Т. Стресс или управление? К эффекту прерывания диапаузы у мух при заражении наездниками // Зоол. журн. -1995. -Т. 74, вып. 3. -С.354-360.

Виноградова Е.Б. Материнское влияние на диапаузу потомства у насекомых // Чтения памяти Н.А.Холодковского 30 - 31 марта 1972 г. - Л.: Наука, 1973. -С. 39 - 66.

Волкович Т.А., Арапов В.В. Особенности фотопериодической реакции златоглазки *Chysopa perla* L. (Neuroptera, Chrysopidae) при постоянных и переменных температурах // Энтотомол. обзор., 1994, т. LXXIII, № 3, с. 506 - 519.

Волкович Т.А. Роль световых и температурных условий в контроле активного развития и диапаузы златоглазки обыкновенной *Chrysopa carnea* Steph. (Neuroptera, Chrysopidae) II. Сезонное развитие в Белгородской области // Энтотомол. обзор. -1988. -Т. 67, вып. 1. -С. 3 - 10.

Гейспец К.Ф. Влияние условий воспитания предшествующих поколений на фотопериодическую реакцию географических форм хлопкового паутинного клещика (*Tetranychus urticae* Koch.) // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. -1960. -№ 18. -С. 169 - 177.

Гейспец К.Ф., Горышин Н.И., Тыщенко Г.Ф., Симакова Т.П. Фотопериодическая реакция соснового шелкопряда *Dendrolimus pini* и ее роль в регуляции сезонного развития // Зоол. журн. -1972. -Т. 51, вып. 12. -С. 1823 - 1836.

Горышин Н.И. Экологический анализ сезонного цикла развития хлопковой совки в северных районах хлопководства. Автореф. канд. дисс. -ЛГУ, 1953. -19с.

Горышин Н.И. Влияние длины дня на формирование диапаузы у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Колорадский картофельный жук. -М.: АН СССР, 1958. -С. 136 - 149.

Горышин Н.И. Влияние суточных ритмов света и температуры на формирование диапаузы у чешуекрылых (*Lepidoptera*) // Энтотомол. обзор. -1964. -Т. 43, вып. 1. -С. 86 - 93.

Горышин Н.И., Волкович Т.А., Саулич А.Х., Вагнер М., Борисенко И.А. Роль температуры и фотопериода в контроле развития и диапаузы хищного клопа *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae) // Зоол. журн. -1988. -Т. 67, вып. 8. -С. 1149 - 1161.

Глиняная Е.И. Роль фотопериодических условий в процессах реактивации при зимней и летней диапаузе // Проблемы фотопериодизма насекомых. -Л., 1972. -С. 88 - 101.

Данилевский А.С. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. -Л., 1961. -243 с.

Заславский В.А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 180 с.

Зиновьева К.Б., Виноградова Е.Б. Регуляция развития паразитов мясных мух. II. Экологическая регуляция зимних адаптаций у *Calliphora vicina* R.-D. // Хозяино - паразитарные отношения у насекомых. -Л., 1972. -С. 96 - 99.

Зиновьева К.Б. Роль фото- и термопериодов в индукции диапаузы у наездника *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae) // Энтотомол. обзор. -1976. -Т. 55, № 3. -С. 517 - 524.

Зиновьева К.Б. Зависимость индукции диапаузы и реактивации от суточного ритма температур и фотопериода у *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae) // Фотопериодические реакции насекомых. -Л., 1978. -С. 124 - 146.

Злотин А.З. Экспериментальное обоснование методики круглогодичного разведения непарного шелкопряда и рекомендации по использованию в прикладной энтомологии. -Автореф. дис. канд. биол. наук. -Харьков, 1966. -22с.

Злотин А.З. Техническая энтомология. -К.: Наукова думка, 1989. -183 с.

Золотарев Е.Х. О развитии гусениц боярышницы в период зимовки // Зоол. журн. -1950. -Т. 29, № 2. -С. 152 - 158.

Иирковский Г.Т. Физиологические особенности зимнего покоя и реактивация колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в зависимости от условий среды // Периодичность индивидуального развития насекомых. -М.: Наука. -1969. -С. 140 - 167.

Кожанчиков И.В. Особенности зимовки и диапаузы непарного шелкопряда // Докл. АН СССР. -1950. -Т. 73, № 3. -С. 605 - 607.

Май Фу Кви, Заславский В.А. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma ciproctidis* Gir (*Hymenoptera, Trichogrammatidae*) // Зоол. журн. -1983. -Т. 62, вып. 11. -С. 1672 - 1680.

Митякина О.Н., Заскинд Л.А., Ижевский С.С. Клименко А.А. Влияние температуры и влажности на преимагинальное развитие *Edovum putteri* Grissell (*Hymenoptera, Eulophidae*) - яйцевого паразита колорадского жука // Зоол. журн. -1993. -Т. 72, вып. 9. -С. 118 - 123.

Монастырский А.Л., Горбатовский В.В. Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений. М.:Агропромиздат, 1991. -320 с.

Мкртумян К.Л. Роль различных кормовых растений в развитии мальевой моли в Армянской ССР // Тр. ин-та земледелия Арм. ССР. -1958. -Т.1. -С. 69 - 79.

Мусолин Д.Л., Саулич А.Х. Факториальная регуляция сезонного цикла щитника *Grophosoma lineatum* L. I. Температурные нормы развития и фотопериодическая реакция // Энтотомол. обзор. -1995. -Т. LXXIV, вып. 4. -С. 736 - 739.

Мустафаева Т.М. Экспериментальный анализ сезонно - циклических адаптаций некоторых энтомофагов. -Автореф. дис. канд. биол. наук. -Баку, 1974. -25 с.

Тыщенко В.П. Физиология фотопериодизма насекомых // Тр. ВЭО. -1977. -Т.50. -156 с.

Ушатиная Р.С. Диапауза насекомых и ее модификации // Журн. общ. биол. -1973. -Т. 34, № 2. -С. 194 - 215.

Ушатиная Р.С. Скрытая жизнь и анабиоз. -М.: Наука, 1990. -186 с.

Эмме А.М. Роль температуры в изживании эмбриональной диапаузы у тутового шелкопряда // Докл. АН СССР. -1949. -Т. 67, вып. 3. -С. 589 - 592.

Эмме А.М. О стимулирующем действии низких температур // Усп. совр. биологии. -1947. -Т. 23, вып. 1. -С. 127 - 140.

Beck S.D. Termoperiod - photoperiod interaction in the determination of the diapause in *Ostrinia nubilalis* L. // J. Insect. Physiol. -1987. -V. 33, N 10. -P. 707 - 712.

Eskafi F.M., Legner E.F. Fecundity, development and diapause in *Hexicola* sp. near *websteri*, a parasite of *Hippelates* eye - gnats // Ann. Ent. Soc. Amer. -1974. -V. 67, N 5. -P. 769-771.

Fukuda S., Takeuchi S. Hormonal control of diapause // Embriologia. -1967. -V. 9. -P. 149 - 155.

Lees A.D. Environmental factor controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* Roch. // Ann. Appl. Biol. -1953. -V. 40. -P. 449 - 486.

Matthee J.J. The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* Walk. // Sci. Bull. Dept. Agr. S. Afr. -1951. -P. 1 - 83.

Silkworm rearing. FAO Agricultural services bull. 73/2. Food and agriculture organization of the United Nations ROME. -1988. -P. 85.

Tauber M.I., Tauber C.A., Masaci S. Seasonal adaptations of insects. -Oxford Univ. Press., 1986. -247pp.

Roubaud E. L'anhydrobiose re`activante dans le cecle e`volutif de Pyrale du mais//C.R. Acad. Sci. -1928. -V. 186. -P. 792 - 793.

*Харьковский  
госпедуниверситет им.  
Сковороды*

O.E. STRASHKO, A.Z. ZLOTIN

**THE INDUCTION AND REACTIVATION OF DIAPAUSE INSECTS  
(PRACTICAL AND TEORETICAL ASPECTS)**

*Kharkov State Pedagogical University*

**S U M M A R Y**

The analysis of literature, as well as our own investigation in mechanisms of induction, prevention and reactivation of diapause insects are given in the article.

New points were suggested about impact of many ecological factors on the induction, prevention and reactivation of the insect diapause.