

М. В. ШТЕРНШИС,
И. В. АНДРЕЕВА,
О. Г. ТОМИЛОВА

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Учебник

Издание шестое,
стереотипное



ЛАНЬ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
МОСКВА • КРАСНОДАР
2022

УДК 631.544
ББК 44я73

III 90 Штерншис М. В. Биологическая защита растений : учебник для вузов / М. В. Штерншис, И. В. Андреева, О. Г. Томилова. — 6-е изд., стер. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 332 с. : ил. — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-8114-9501-6

Изложены теоретические основы биологической защиты растений. Показано практическое использование разработанных методов экологически безопасного подавления численности вредных видов. Описаны основные агенты биологического контроля вредителей, болезней и сорняков сельскохозяйственных культур (микроорганизмы, энтомоакарифаги, биологически активные вещества). Дана оценка современного уровня развития биологической защиты растений. Показано усиление роли биологических методов в интегрированной защите растений, наиболее полно отвечающих целям охраны окружающей среды и здоровья человека.

Для студентов, аспирантов вузов биологического и агрономического профилей и специалистов по защите растений по направлениям подготовки «Лесное дело», «Агрономия», «Садоводство», «Лесное хозяйство».

УДК 631.544
ББК 44я73

Рецензенты:

А. С. БАБЕНКО — доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой сельскохозяйственной биологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета;

Л. Н. КОРОВА — доктор биологических наук, профессор кафедры почвоведения, агрохимии и земледелия Новосибирского государственного аграрного университета.

Обложка
Е. А. ВЛАСОВА

© Издательство «Лань», 2022
© Коллектив авторов, 2022
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2022

ПРЕДИСЛОВИЕ

К концу XX в. в России была разработана концепция фитосанитарной оптимизации агроэкосистем. Новая концепция предусматривала предпочтительное использование нехимических методов защиты растений от вредных организмов. Это объяснялось тем, что химические пестициды наряду с преимуществами (например, быстрое и резкое снижение численности вредных видов) обладают и существенными недостатками, такими как накопление остатков химикатов в сельскохозяйственной продукции, загрязнение окружающей среды (водоемов, почвы, воздуха), гибель нецелевых объектов (полезных насекомых, рыб, птиц) и др.

Наиболее привлекательная альтернатива химическим пестицидам — природные агенты (энтомоакарифаги, гербифаги и микроорганизмы), регулирующие численность фитофагов, возбудителей болезней растений и сорных растений в естественных биоценозах. Еще в конце XIX в. русский ученый И. И. Мечников впервые обосновал и реализовал возможность использования энтомопатогенных грибов против насекомых-фитофагов сельскохозяйственных культур, что побудило ученых разных стран к разработке биологических препаратов. Так, в 1915 г. соотношение выходящих в свет работ по биологическим и химическим инсектицидам было 1:1, однако к 1946 г. оно составляло уже 1:20. Такое резкое падение интереса к биопрепаратам объяснялось широким и успешным использованием разработанного в те годы химического инсектицида ДДТ. Однако вскоре восторги по поводу его использования сменились глубоким разочарованием, поскольку последствия его применения оказались очень серьезными для здоровья людей и окружающей среды. Поэтому в 60-е гг. XX в. возобновился интерес к биологическим методам защиты растений, появились отечественные препараты Энтобактерин и Дендробациллин, был введен в строй Бердский завод по промышленному производству биопрепаратов (ныне ПО Сиббиофарм). Активизировались исследования по использованию энтомофагов в защите растений. На территории бывшего СССР возникла сеть биофабрик и биолaborаторий по производству и применению целого ряда хищных и паразитических насекомых и клещей, в первую очередь трихограммы. Начавшийся в 90-е гг. прошлого века общий кризис экономики и аграрного сектора негативно сказался и на развитии биологической защиты растений. Тем не менее, вскоре снова наметилась тенденция возрастания роли

биологических методов в общей системе интегрированной защиты растений, возникла новая идеология биологической защиты, адаптированная к региональным условиям, основанная на использовании расширяющегося ассортимента биологических средств защиты растений и сохранении природных регуляторов численности вредных видов. Особенность более позднего этапа развития биологической защиты растений (БЗР) — расширение сети государственных и коммерческих фирм, которые обеспечивают производство и применение биологических средств защиты растений, объединяя специалистов, развивающих и производственные, и исследовательские аспекты биологической защиты растений. Это подразумевает концептуальную цепочку от выявления природных видов энтомофагов и штаммов энтомопатогенов и микробов-антагонистов, их селекции, технологии массового размножения энтомофагов и культивирования штаммов-продуцентов до использования в качестве агентов биологического контроля вредных видов. В первую очередь использование БЗР актуально для органического земледелия, санаторно-курортных зон, вблизи водоемов, на неблагоприятных техногенных территориях, при производстве сырья для детского диетического и лечебно-профилактического питания и особенно в сооружениях закрытого грунта.

Для рационального и грамотного применения биологических средств защиты растений требуется подготовка высококвалифицированных специалистов. В настоящем учебнике авторы стремились в максимальной степени отразить достижения в создании биологических средств защиты растений, поэтому описаны биопрепараты, не только вошедшие в «Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации» на момент написания данного учебника, но и имеющие историческое значение, а также зарегистрированные в разные годы. Это связано с тем, что ужесточение требований по перерегистрации биопрепаратов в плане увеличения финансирования этой процедуры не всегда позволяет авторам своевременно оформить необходимые документы. В связи с этим ряд биопрепаратов периодически исчезает из Госкаталога и появляется в нем вновь. Следует подчеркнуть, что если химические пестициды удаляют из Госкаталога окончательно в связи с высокой токсичностью или развитием устойчивости у насекомых к ним, то биопрепараты могут по той или иной причине отсутствовать лишь временно. Отметим также, что все разработанные отечественные биологические препараты

составляют национальную гордость российской школы биологических методов защиты растений.

В соответствии с общемировыми тенденциями при описании способов биологической защиты растений авторы придерживались терминологии, отличающейся от химической защиты растений. Вместо термина «борьба» использовали «биологический контроль» или «подавление численности», вместо «протравливание семян» — «обработка семян».

1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

1.1. Основные формы взаимоотношений организмов

Биологические методы защиты растений от вредителей, болезней и сорной растительности основаны на естественных механизмах регуляции численности видов, что определяется формой взаимоотношений между организмами. Поэтому биологическая защита растений использует знания, полученные в рамках фундаментальной и прикладной экологии.

Поскольку в природе все взаимосвязано, организмы живут не изолированно друг друга, а в виде сообщества. Такие исторически сложившиеся группировки видов животных, растений и микроорганизмов, занимающие участки среды с более или менее однородными условиями существования, получили название биоценозов. Взаимоотношения между организмами в биоценозе очень сложны и многообразны и складываются из внутривидовых и межвидовых связей (биocenотических). Рассмотрим основные формы взаимоотношений между организмами. Это симбиоз, или мутуализм; хищничество; паразитизм и антибиоз.

Симбиоз, или мутуализм. Включает различные формы сосуществования особей. Отметим, что термины «симбиоз» и «мутуализм», а также «симбионт» и «мутуалист» — синонимы и используются в экологии как взаимозаменяемые понятия. Среди мутуалистических (симбиотических) форм отношений различают форезию, облигатный мутуализм и комменсализм.

Форезия — форма отношений, при которой один мутуалист (симбионт) с целью собственного передвижения использует другого. Примером служат отношения жуков-короедов и фитопатогенных грибов. Жуки прокладывают ходы в древесине, в которых поселяются грибы. Личинки питаются этими грибами, а последние, в свою очередь, используют насекомых для заселения новых мест обитания (ходов в древесине).

Облигатный мутуализм (симбиоз) — это отношения, где совместное существование чрезвычайно выгодно обоим симбионтам. Эта форма мутуализма наблюдается во взаимоотношениях муравьев с тлями и некоторыми кокцидами. Муравьи питаются сахаристыми выделениями тлей или кокцид и одновременно защищают их от нападения паразитов и хищников. Другой пример — симбиотический

комплекс энтомопатогенных нематод с бактериями, используемый против насекомых. Бактерии не могут самостоятельно проникнуть в организм насекомых, а нематода в свою очередь — использовать для питания ткани насекомых без предварительной переработки бактериями-симбионтами.

Комменсализм — форма отношений, при которой один мутуалист, обычно более сильный, служит источником пищи или убежищем для другого организма, но при этом не испытывает вредных последствий. Более слабый симбионт называется комменсалом (нахлебником). К комменсалам относятся личинки пчёл-кукушек и некоторых ос-блестянок, которые живут в гнездах других пчелиных и питаются их запасами.

Хищничество — форма взаимоотношений, при которых один организм — хищник — питается другим — жертвой, обычно приводя её к гибели в течение короткого времени. Как правило, хищник крупнее и в процессе развития съедает несколько жертв. Время питания одной жертвой значительно короче периода развития личинки или взрослой особи. Хищник может неоднократно возвращаться к питанию одной и той же жертвой.

Хищничество широко распространено среди насекомых, клещей и пауков. Среди клещей, например, к хищникам относится большинство представителей семейства фитосейид из отряда паразитиформных.

Различают фатальное и нефатальное хищничество. Наиболее распространено фатальное, которое связано с гибелью жертвы. Например, жуки и личинки некоторых видов кокцинеллид, а также личинки хищных сирфид питаются тлями, жуки и личинки жужелицы-красотела питаются гусеницами непарного шелкопряда. При нефатальном хищничестве жертва не погибает. Это характерно для некоторых видов кровососущих клопов, мух и приближается к паразитизму.

К одной из форм проявления хищничества можно отнести также **канибализм**, когда хищники питаются особями своего вида (луговой мотылек, капустная совка). Он проявляется при перенаселении, недостатке корма, ограниченности жизненного пространства.

Хищные насекомые и клещи обладают большой прожорливостью и способны оказывать существенное влияние на численность вредителей сельскохозяйственных культур. Потребность в большом количестве пищи у хищников связана с тем, что питание обеспечивает процессы их роста, развития, полового созревания и размножения. Кроме того, питание восполняет энергетические ресурсы в организме

хищника, затраченные на поиск жертвы, преодоления ее сопротивления и другие процессы жизнедеятельности.

Хищников делят на три группы:

– виды, хищничающие во взрослой фазе (стадии) (небольшое число преимущественно многоядных видов). К этой группе относятся хищные жуки-стафилиниды рода *Aleochara* (их личинки — эктопаразиты куколок капустных и других мух). Для имаго этих видов белковая пища необходима для полового созревания. Сюда входят также насекомые, которым свойственны сложные инстинкты заботы о потомстве, например, муравьи и общественные осы. Взрослые перепончатокрылые ловят насекомых для кормления своих личинок. Для этого они тщательно размельчают жертву, превращая ее в жидкую кашу. Имаго муравьев питаются насекомыми и сладкими выделениями тлей, а осы — размельченными ими насекомыми и нектаром цветов;

– виды, хищничающие только в личиночной фазе. Эта группа включает преимущественно мух сирфид, галлиц, серебрянок и некоторых сетчатокрылых (в частности, златоглазку обыкновенную). Взрослые особи мух сирфид и златоглазки обыкновенной питаются нектаром и пылью растений. Имаго галлиц не питаются совсем, живут недолго (2–3 недели). Их назначение отложить яйца вблизи насекомых, которыми потом будут кормиться личинки. Мухи-серебрянки питаются медвяной росой и откладывают яйца в колонии тлей, которых поедают личинки серебрянок;

– виды, хищничающие и в личиночной, и в имагинальной фазах. Эта группа наиболее многочисленна и разнообразна по пищевой специализации и образу жизни. Взрослые особи хищников довольно часто питаются особями такого же вида жертвы, как и их потомство, то есть имеют сходные пищевые режимы и заселяют одинаковые станции. Примером здесь могут служить кокцинеллиды, питающиеся тлями. Имаго божьей коровки за сутки может уничтожить 50–60 особей тлей. Обычно здесь же в колониях жуки откладывают яйца, из которых через 3–4 дня отрождаются веретеновидные личинки, которые также питаются тлями. Среди кокцинеллид известен узкий олигофаг — стеторус точечный *Stethorus punctillum*, питающийся паутиными клещами. Он широко распространен, заселяет различные станции. Откладывает яйца в колонии клеща, благодаря чему личинка обеспечена кормом с первого дня жизни. К этой группе можно отнести и хищного клеща фитосейулюса *Phytoseiulus persimilis*.

Из многоядных хищников можно отметить жужелиц (например, родов *Calosoma* и *Carabus*), питающихся, главным образом, крупными насекомыми — гусеницами и куколками бабочек, личинками некоторых жуков и другой животной пищей. Личинки жужелиц — вполне самостоятельные существа, способные быстро передвигаться и добывать себе пропитание. Их рацион так же разнообразен, как и родительский: яйца и личинки разных насекомых, мелкие слизни и улитки. Однако если взрослые насекомые охотятся на поверхности земли, то личинки — преимущественно в верхнем слое почвы (различных щелях, норах).

Для других насекомых характерны различия по пищевым режимам и стадиям обитания в личиночной и имагинальной фазах. Так, личинки стрекоз живут в водоемах и питаются личинками комаров, поденок и другими организмами. Взрослые стрекозы — воздушные охотники и ловят свою добычу на лету (добыча — бабочки, среди них — монашенка, совка-гамма, луговой мотылек и многие другие насекомые).

Паразитизм. Явление, когда один организм — паразит — живет за счет другого организма — хозяина — длительное время, приводя, наконец, хозяина к гибели или сильно его истощая. В отличие от мутуализма здесь наблюдается антагонистический характер отношений паразита и хозяина. Поэтому паразитизм определяют как односторонне выгодное использование одним организмом другого живого организма в качестве источника пищи и среды обитания.

У паразитов-энтомофагов, то есть у насекомых, паразитирующих на насекомых, имеются характерные черты, послужившие основанием для появления особого термина *паразитоиды*.

Многообразие форм паразитизма можно классифицировать по пяти признакам:

- по месту обитания — эндопаразитизм и эктопаразитизм;
- по степени обязательности или свойственности — облигатный, факультативный, случайный паразитизм;
- по последовательности заселения хозяев и его паразитов — первичный, сверхпаразитизм, клептопаразитизм;
- по числу и видовой принадлежности паразитов, развивающихся в одном хозяине — одиночный, групповой, суперпаразитизм и множественный;
- по числу хозяев, необходимых для завершения развития, — моноксенный и гетероксенный.

Эндопаразитизм. Внутренние паразиты живут внутри тела хозяина и питаются его содержимым (трихограмма, апантелес беляночный). Для защиты растений ценно, когда паразитирование осуществляется на стадии яйца, поскольку уже в начальной фазе развития происходит подавление численности вредителя.

Эктопаразитизм. Наружные паразиты, живут на теле хозяина и питаются через ранку в кожных покровах. Например, личинка жука алеохары паразитирует на теле взрослой личинки капустной мухи.

Облигатный, факультативный и случайный паразитизм. При облигатном (обязательном) паразитизме нападающий организм может вести только паразитический образ жизни, тогда как при факультативном — паразит в отсутствие своего хозяина может вести свободный образ жизни. При случайном паразитизме нападающий организм развивается внутри или на поверхности тела хозяина, с которым он обычно не связан.

Первичный паразитизм и сверхпаразитизм. Первичный паразит развивается за счет другого свободного организма. Если же паразит развивается за счет паразита этого вида, то это сверх- или гиперпаразит. Например, возбудитель мучнистой росы паразитирует на растении, а на этом возбудителе паразитирует грибок *Ampelomyces quisqualis* Ces. (= *Cicinnobolus cesatii*).

Клептопаразитизм (воровской). Клептопаразит пристраивает своё потомство на уже заселенного хозяина и устраняет первичного паразита в ходе конкуренции. Так, эвритомиды, являющиеся эктопаразитами личинок IV возраста долгоносика — шишковой смолевки — не могут напасть на хозяина до тех пор, пока личинка не будет парализована и заселена ихневмонидом рода *Scambus*. Эвритомиды сначала умерщвляют личинку ихневмонида, а затем приступают к питанию «ворованным» объектом.

Одиночный и множественный паразитизм. При одиночном паразитизме один паразит заселяет одного хозяина. При одновременном использовании одного хозяина двумя и более особями паразита того же вида наблюдается групповой паразитизм, а при перенаселенности — суперпаразитизм. При множественном паразитизме одного хозяина одновременно используют паразиты двух и более видов.

Моноксенный и гетероксенный паразитизм. При моноксенном паразитизме, встречающемся более часто, для завершения развития паразита требуется один хозяин, тогда как при гетероксенном — несколько хозяев разного вида.

Антибиоз. Это антагонистические взаимоотношения между видами, связанные с выделениями микроорганизмами или высшими растениями различных веществ (аллелопатиков), подавляющих или задерживающих развитие других организмов. Первоначально под этим явлением понимали лишь выделение бактериями, актиномицетами и грибами антибиотиков, то есть специфических продуктов жизнедеятельности, обладающих высокой физиологической активностью по отношению к определенным группам микроорганизмов. Сейчас термин «аллелопатики» трактуют более широко. К ним относят, например, фитонциды растений, другие биологически активные вещества.

Для биологической защиты растений, прежде всего, представляют интерес хищники и паразиты, уничтожающие вредные виды фитофагов или растений, а также антагонисты фитопатогенных микроорганизмов. В качестве хищников полезны млекопитающие, птицы, рыбы, насекомые, клещи. Из них как агенты биологической защиты наиболее распространены насекомые и клещи, что следует из приведенных выше примеров.

Многочисленные микроорганизмы паразитируют на насекомых и грызунах — вредителях растений. Возбудители болезней этих видов являются основой микробиологических препаратов. В зависимости от природы возбудителей различают бактериальные, грибные, вирусные, микроспорициальные болезни насекомых и грызунов. После выделения микроорганизма из больных или погибших особей нужно подтвердить его роль как возбудителя данной болезни.

Подавление возбудителей болезней растений микроорганизмами возможно тремя способами:

- иммунизация растений ослабленными или убитыми штаммами микроорганизмов, которые вызвали болезнь;
- применение гиперпаразитов (например, вирусов, паразитирующих на фитопатогенных грибах или бактериях);
- использование микроорганизмов — антагонистов возбудителей болезней.

В формировании взаимоотношений между паразитами (макро- и микроорганизмами) и их хозяевами большую роль играют кормовые растения хозяев. Во-первых, растение в биоценозах выступает как внешний фактор. Во-вторых, опосредуясь через организм хозяина при его питании, растение как пищевой или внутренний фактор оказывает влияние на физиологическое состояние и хозяина, и паразита. Например, в процессе коэволюции у фитофагов и энтомофагов скла-

дывались трофические связи с определенными видами растений. В результате на разных сельскохозяйственных или лесных культурах формировались характерные для них комплексы — системы триотрофа. Поэтому углубленное изучение трофических связей в системе растение — фитофаг — энтомофаг, растение — фитофаг — энтомопатоген или растение — фитопатоген — природный антагонист способствует изысканию путей управления деятельностью фитофагов и фитопатогенных микроорганизмов для экологически безопасной защиты растений.

Таким образом, экологической основой биологической защиты растений является использование естественных врагов организмов, повреждающих сельскохозяйственные и другие культуры. К естественным врагам относятся позвоночные и беспозвоночные хищники и паразиты, а также микроорганизмы. Современные достижения в области физиологии и биохимии, экологии и микробиологии обусловили новые перспективные направления в биологической защите растений, связанные с применением гормонов, феромонов, антибиотиков, генетически модифицированных растений.

1.2. Этапы развития биологической защиты растений

Применение хищников для защиты растений от вредителей известно с давних пор. Так, обыкновенных жаб когда-то держали в теплицах для подавления численности насекомых и улиток. Уже около 1000 лет назад для борьбы с вредителями цитрусовых культур выпускали хищных муравьев. Давно замечено, что хищные жуки-кокциnellиды могут регулировать численность некоторых вредителей. За приносимую пользу в России их называли божьими коровками. В конце XIX в. в Калифорнии использовали хищного жука-кокциnellида *Rodolia cardinalis* Muls. для защиты цитрусовых культур от австралийского желобчатого червеца. После выпуска энтомофага численность червеца резко снизилась, а в следующий сезон вредитель не представлял опасности для растений. В 1903 г. в России предпринята попытка переселения паразитов-яйцеедов вредной черепашки из одних районов в другие для подавления численности вредителя, что увенчалось успехом, а в 1911 г. аналогично использовали трихограмму (паразита-яйцеда) против яблонной плодовой гнили. В 30-е гг. XX в. в России стали актуальными работы по использованию энтомофагов против опасных карантинных вредителей (красная тля, червецы). Такие исследования проводились в созданной в ВИЗР лаборатории энтомофагов под руководством Н. Ф. Мейера. Например, в результате

интродукции паразита афелинуса *Aphelinus mali* Hald. вредоносность кровяной тли резко снизилась. Большую роль в развитии макробиометодов (использование энтомофагов и акарифагов) в России сыграли профессора Н. В. Бондаренко, Г. А. Бегляров, Е. М. Степанов, К. Е. Воронин, С. С. Ижевский. Их работы явились основополагающими для становления биологической защиты растений с использованием энтомо- и акарифагов. Н. В. Бондаренко первым в 80-х гг. XX в. создал кафедру биологической защиты растений в Санкт-Петербургском аграрном университете.

С развитием экономических и торговых связей между государствами все большую остроту приобретала проблема проникновения в страну чужеземных или адвентивных вредителей (пришельцев). Для биологического подавления их численности используют интродукцию энтомофагов из того ареала, откуда появились фитофаги. Как известно, далеко за пределы Америки распространился колорадский жук. В Россию были интродуцированы из Северной Америки его естественные враги — хищные клопы периллюс и подизус. Эти энтомофаги были выпущены в агроценозы с надеждой на акклиматизацию. Однако зимние условия оказались для клопов слишком суровыми, поэтому пришлось заниматься искусственным разведением энтомофагов и выпускать их для подавления численности колорадского жука. Успешными были исследования в этом направлении ученых Всероссийского НИИ биологической защиты растений. Позднее, начиная с 2008 г., установлен феномен акклиматизации периллюса в Краснодарском крае (Агасьева и др., 2016).

Микробиометод первоначально возник как метод подавления численности вредных насекомых. Историческая подоплека связана также с тем, что болезни насекомых играли большую роль в шелководстве, где главным производителем был тутовый шелкопряд. Естественно, что микробные болезни тутового шелкопряда, вызывая его массовую гибель, наносили огромный ущерб этой важной отрасли хозяйства. В 1865 г. французское правительство поручило известному ученому Луи Пастеру расследовать причины заболеваний тутового шелкопряда. Пастер описал несколько болезней этого насекомого, в их числе так называемый паралич гусениц, связанный с бактерией. Эта бактерия была названа им *Bacillus bombycis*. На самом деле это была самая известная сейчас энтомопатогенная бактерия *Bacillus thuringiensis* Berliner, которую детально описал немецкий ученый Берлинер в начале XX в. (Тюрингия). Таким образом, Л. Пастер обнаружил этого возбудителя болезней многих насекомых за 40 лет до

его описания. Работы Пастера и прежде всего его публикации о болезнях тутового шелкопряда вызвали большой интерес у российского ученого И. И. Мечникова в начальный период его деятельности. Личная встреча ученых состоялась позже. Осенью 1878 г. И. И. Мечников начал изучение болезней хлебного жука-кузьки *Anisoplia austriaca* Hrbst., чтобы среди их возбудителей найти средство для уничтожения вредителя. Им были обнаружены несколько видов бактерий, а также гриб *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. Полученные результаты убедили И. И. Мечникова в том, что болезни насекомых играют роль регулирующего фактора, и он решил практически это использовать. Для распространения инфекции на полях разбрасывали больных личинок хлебного жука или их экскременты, смешанные с пылью. Кроме того, И. И. Мечников разработал проект сети станций по размножению гриба для его последующего рассеивания на полях. Пока комиссия изучала его проект, он разрабатывал питательную среду для размножения гриба, используя отходы пивоварения, что не потеряло значения и в наши дни. И. И. Мечников был первым исследователем, пытавшимся организовать разведение гриба в промышленных масштабах. Эти работы были продолжены затем И. М. Красильщиком, возглавившим специально организованную при Одесском университете лабораторию (станцию) по производству микробных препаратов для защиты от насекомых-вредителей. На этой станции в г. Смеле под Киевом приступили к получению препарата на основе предложенного гриба. За первые 4 месяца было произведено 55 кг чистых спор. Для получения такого количества спор сотрудники станции должны были вырастить не менее 500–1000 кг грибной массы, а с учетом питательной среды — переработать 2 т материала. Полученные споры гриба применяли для опыливания полей. Через 10–14 дней после обработки численность жуков и личинок свекловичного долгоносика снизилась до уровня, достаточного для сохранения урожая.

Что касается бактерии *Bacillus thuringiensis* Berl., то в России первые упоминания о ней также связаны с шелководством. Наиболее развитым регионом шелководства являлся Кавказ, а научным центром в данной области — Кавказская шелководческая станция в г. Тифлисе. Еще в 1880 г. в трудах этой станции была описана бактерия, которая в 1906–1907 гг. с высокой эффективностью испытана для подавления численности капустной белянки.

В 1927 г. в Ленинграде (Санкт-Петербурге) был создан Всесоюзный институт защиты растений (ВИЗР), в котором В. П. Поспелов организовал лабораторию по разработке микробиологического метода

борьбы с вредителями. В лаборатории из гусениц большой пчелиной огневки была выделена и изучена бактерия *Bacillus thuringiensis* subsp. *galleriae*. На основе этой культуры был создан один из первых советских энтомопатогенных препаратов — *Энтобактерин*. Производство его начато в 60-е гг. XX в. на Бердском заводе в Новосибирской области (Сиббиофарм). Во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии под руководством Н. В. Кандыбина созданы бактериальные препараты *Битоксибациллин* против насекомых и *Бактороденцид* против грызунов. Первые отечественные вирусные энтомопатогенные препараты *Вирин-ЭНШ* против непарного шелкопряда и *Вирин-ЭКС* против капустной совки разработаны Е. В. Орловской (ВНИИбакпрепарат, Москва).

Большой вклад в развитие микробиологического метода защиты растений внесли сибирские ученые. В 1950 г. при Иркутском государственном университете организована лаборатория под руководством Е. В. Талалаева, который в 1949 г. в очаге массового размножения сибирского шелкопряда (Иркутская область) выделил штамм энтомопатогенной бациллы *Bacillus dendrolimus*, впоследствии отнесенной к *Bac. thuringiensis* subsp. *dendrolimus*. Этот штамм послужил основой для создания первой опытной партии отечественного препарата *Дендробациллин*. В 1953 г. он был наработан в лаборатории в количестве, достаточном для испытания с помощью самолета. В 1958 г. Московский завод бактериальных препаратов впервые изготовил для полевого испытания опытную партию препарата в количестве 3 т. На протяжении 1953–1959 гг. Дендробациллин изучали как препарат, предназначенный для воспроизведения эпизоотии в популяциях сибирского шелкопряда.

В 1959 г. в Биологическом институте СО АН СССР (ныне Институт систематики и экологии животных, Новосибирск) была создана лаборатория по изучению болезней насекомых, где работали известные доктора наук В. И. Полтев, А. Б. Гукасян, В. В. Гулий. Здесь разработаны вирусные препараты против ряда вредителей леса.

В 1962 г. в Красноярском крае в очагах размножения сибирского шелкопряда А. Б. Гукасян выделил бациллу *Bac. insectus*, впоследствии отнесенную к *Bac. thuringiensis* subsp. *thuringiensis*. На основе выделенного штамма был создан препарат *Инсектин*. В 1967 г. была организована межведомственная комиссия от Минлесхоза для испытания препарата в пихтовых лесах Красноярского края. По результатам испытаний препарат был рекомендован для защиты леса от сибирского шелкопряда. Впоследствии и Дендробациллин, и Инсектин стали использовать на сельскохозяйственных культурах. В Красноярском государственном

университете в 70-е гг. XX в. начались работы по изучению энтомопатогенов и микробов-антагонистов возбудителей болезней растений.

Естественных врагов возбудителей болезней растений стали использовать значительно позже, чем регуляторов численности вредителей. К грибам-антагонистам относятся широко известные грибы рода *Trichoderma*, в природе контролирующие численность возбудителей корневых гнилей, фузариозного увядания и других болезней растений. Первый отечественный биопрепарат *Триходермин* против корневых гнилей разработан в ВИЗР под руководством Н. С. Федоринчика в конце 60-х гг. на основе *T. viride (lignorum)* (Fr.) Pers.

Фунгицидным действием обладает антибиотик *трихомецин*, продуцируемый грибом *Trichothecium roseum* Link. Этот препарат разработан во ВНИИ бакпрепарат (г. Москва) под руководством М. Т. Петрухиной. Положительный эффект наблюдался при его использовании против мучнистой росы огурцов, корневых гнилей зерновых культур, фузариозного увядания бобовых и льна. Только в 80-е гг. XX в. разработка биопрепаратов против болезней растений стала более интенсивной благодаря использованию таких антагонистических микроорганизмов, как бактерии рода *Pseudomonas* (*P. fluorescens* Mig., *P. aureofaciens* Kluver), *Bacillus subtilis* Ehrenberg и др. Это препараты *Ризоплан* (*Планриз*), *Бацифит* (впоследствии *Бактофит*) и др.

Из гиперпаразитов в биологической защите растений нашли применение виды гриба ампеломицеса (*Ampelomyces*), паразитирующие на мучнисто-росяных грибах. Так, гриб *Ampelomyces quisqualis* обладал высокой эффективностью против мучнистой росы огурца в защищенном грунте. Впоследствии стали использоваться грибы-гиперпаразиты (*Coniothyrium minitans* Campb.) против белой гнили лука и подсолнечника.

Микробиологическая защита растений от сорняков в России в большей степени находится на уровне перспективных разработок. Это связано прежде всего с трудностью обнаружения высокоспециализированных фитопатогенных микроорганизмов, а также вероятностью подавления их более агрессивными возбудителями болезней культурных растений в агроценозах. В России были проведены работы по выделению грибов, патогенных для амброзии полыннолистной, показана эффективность обработки этого сорняка смесью грибов фузариум, альтернария и кладоспориум. В XXI в. усилились исследования в этом направлении в ВИЗР, выявлены узкоспециализированные фитопатогенные грибы как агенты биоконтроля сорных растений

(бодяка щетинистого, осота полевого, борщевика Сосновского) и на их основе созданы лабораторные образцы препаратов. В промышленных масштабах производят лишь зарубежные грибные препараты (микогербициды). Из гербифагов известно использование рыб для уничтожения водных сорняков, птиц, насекомых, поедающих нежелательную для человека растительность. В бывшем СССР разработан метод защиты посевов от сорного растения — заразики с использованием мухи-фитомизы (*Phytomyza orobanchia*).

Следует отметить возможность использования растений как агентов биологической защиты растений. Человеку давно знакомы инсектицидные и фунгицидные свойства некоторых растений. Поэтому для борьбы с вредными организмами издавна применяли настои и отвары из растений местной дикой флоры и отходы культурных видов. Например, семенники моркови закладывают на хранение в шелухе лука для защиты от серой и белой гнилей. Применение настоев чеснока в период вегетации подавляет развитие возбудителей мучнистой росы, фитофтороза. Сильными инсектицидными свойствами против колорадского жука, лугового мотылька и др. обладают кавказская и далматская ромашки. Настой тысячелистника пригоден для защиты от тлей и клещей. Выявлено инсектицидное действие экстрактов цикория обыкновенного и одуванчика лекарственного против рисового долгоносика и злаковой тли. Сильное фунгицидное действие по отношению к возбудителю мучнистой росы проявляют препараты из хвоща, крапивы, ели. В основе лежат аллелопатические химические взаимодействия между организмами. Есть примеры создания препаратов на основе экстрактов из ряда растений.

Для повышения устойчивости растений к вредителям, болезням и сорнякам используют введение в геном растения специальных генов (генетически модифицированные растения) или обработку растений биологически активными веществами, повышающими их устойчивость к заражению патогенами или заселению фитофагами. Одним из направлений является применение индукторов устойчивости растений, так называемых *элиситоров* (Тютерева, 2000). Они действуют не на возбудителя болезни растения, а на само растение, повышая его устойчивость к фитопатогену. Например, разработана серия препаратов под общим названием хитозары, основой которых является природное вещество хитозан.

Для координации работ в области биологической защиты растений в 1970 г. был создан Всесоюзный НИИ биологических методов защиты растений в г. Кишиневе. После распада СССР в 90-е гг. XX в.

организован Всероссийский НИИ биологической защиты растений в г. Краснодаре.

Необходимость объединения усилий ученых всего мира по разработке биологических методов подавления вредных видов привела к созданию в 1971 г. Международной организации по биологическому контролю вредных организмов (International Organization of Biological Control — IOBC). Цель этой организации — способствовать международному сотрудничеству в области развития биологических средств защиты растений, проведения научных исследований, пропаганды биологических методов защиты растений на национальном и международном уровнях. В состав организации по биогеографическому признаку входит 6 региональных секций: Западно-Палеарктическая, Восточно-Палеарктическая, Неоарктическая (США и Канада), Неотропическая (страны Южной и Центральной Америки), Афротропическая (все страны Африканского континента, расположенные южнее полупустыни Сахара) и секция Юго-Восточной Азии. Восточно-Палеарктическая региональная секция, в состав которой входит Россия, была создана по инициативе ученых стран Восточной Европы в 1977 г. В составе секции работают постоянные комиссии, в том числе по энтомофагам и фитофагам сорняков, по микробиологическим средствам защиты растений, по биологической защите леса, по генетическим и другим новым селективным методам, а также редакционно-издательская. Деятельность рабочих органов секции осуществляется в соответствии с уставом и программой деятельности, утверждаемой Генеральной Ассамблеей на каждые три года.

Участие в деятельности этой организации позволяет получать научно-техническую информацию о зарубежном опыте по биологической защите растений в виде трудов международных совещаний и симпозиумов, периодических изданий (Информационные бюллетени), списков-каталогов агентов биологической защиты.

Развитие биологической защиты растений немыслимо без достижений экологии, энтомологии, фитопатологии, микробиологии, биотехнологии. Главная задача при объединении усилий специалистов — максимально выявить возможности биологической защиты культурных растений от вредителей, болезней и сорняков.

1.3. Сущность биологической защиты растений

Как следует из изложенного выше, основу биологической защиты растений от вредителей, болезней и сорняков составляет направленное использование эволюционно сложившихся в природе межвидовых взаимоотношений.

Ранее отмечалось, что в биологической защите растений используются термины: макро- и микробиометод. К *микробиометоду* относится использование микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности в защите растений. *Макробиометод*, соответственно, заключается в использовании макроорганизмов (насекомых, птиц, рыб, позвоночных животных, растений). Эти биологические методы являются составной частью биологической защиты растений, сущность которой значительно шире.

Согласно определению Международной организации по биологическому контролю, *биологическая защита растений* означает использование живых организмов, продуктов их жизнедеятельности или их аналогов для предотвращения или снижения ущерба и потерь, наносимых растениям вредными организмами. Другими словами, это система мероприятий по защите растений и продукции растительного происхождения от вредных организмов путём применения биологических препаратов или использования регуляторной и истребительной деятельности естественных врагов вредных организмов. Это фундаментально-прикладная область знаний, объединяющая представителей многих дисциплин — экологов, энтомологов, фитопатологов, микробиологов (Соколов, 2000).

К *агентам биологической защиты растений* относятся:

- хищники, паразиты и энтомопатогены против вредителей;
- антагонистические микроорганизмы, их метаболиты и индукторы устойчивости растений против болезней растений;
- растительноядные животные и фитопатогенные микроорганизмы против сорных растений.

Главная цель биологической защиты растений заключается в получении высококачественной (экологически безопасной) продукции при сохранении биологического разнообразия биоценозов. Биологическая защита — это, в первую очередь, не искоренение вредных видов, а регуляция их численности (биологический контроль численности), которая основывается на четырех основных стратегиях:

1) интродукция в популяцию вредных видов биологического агента из удаленного ареала для его долговременного обоснования и постоянной регуляции численности фитофагов, фитопатогенов и сорняков. Эта стратегия была использована самой первой для успешного подавления австралийского желобчатого червеца жуком-родолией, завезенным из Австралии в США (Калифорнию) в XIX в. Поэтому данную стратегию часто называют классической;

2) однократный выпуск (или внесение) биологического агента в агроценоз с целью его дальнейшего размножения и функционирования как регулятора численности вредных организмов в течение продолжительного срока (но не постоянно);

3) многократный (наводняющий) выпуск биологического агента для оперативного сдерживания вредных видов;

4) сохранение, активизация и учет деятельности полезных видов в природе различными способами.

Это общие стратегии, присущие в той или иной степени биологической защите и от вредителей, и от болезней, и от сорняков. Особенности стратегий будут рассмотрены в специальных главах. Приведем примеры использования перечисленных стратегий биологической защиты растений в России.

Интродукция биоагента. Примером может служить выпуск в Краснодарском крае гербифагов для подавления амброзии полынно-листной — опасного сорного растения. Интродукция биоагентов осуществлена в 1978 г. из Канады. В результате искусственной колонизации на территории Краснодарского края акклиматизировались два вида фитофагов амброзии североамериканского происхождения — совка тарахидия (*Tarachidia candefacta* H.) и полосатый листоед (*Zigogramma suturalis* F.), при этом гораздо шире распространился листоед. Из двух поколений жука в подавлении амброзии активнее первое, когда растение находится в фазе 4–8 листьев. Из 15 обследованных в 1993–1994 гг. районов жук обнаружен в 11, причем на некоторых участках его плотность достигала 400 имаго на 1 м², что обеспечивало полное уничтожение сорняка.

Однократный выпуск (использование) биоагента. Для энтомофагов это соответствует *сезонной колонизации*, когда выпускают хищника или паразитоида в начале сезона в расчете на то, что этот агент будет регулировать численность фитофагов в течение всего сезона. В случае микроорганизмов примерами является однократное внесение в популяцию гороховой тли энтомофторового гриба *Conidiobolus obscurus* Rem. et Kell. (Воронина, 1990) или вируса ядерного полиэдроза в популяцию непарного шелкопряда (Орловская, 1984) в расчете на последующее вовлечение в инфекционный процесс все большего количества особей для подавления их численности. Сюда же можно отнести обработку семян препаратами на основе бактерий — антагонистов фитопатогенных грибов перед посевом для дальнейшего подавления болезней в период вегетации.

Многократное использование биоагента. Эта стратегия наиболее часто используется в России. К ней относятся наводняющие выпуски энтомофагов и акарифагов. Самым изученным и широко распространенным приемом является выпуск трихограммы (яйцееда ряда чешуекрылых вредителей) для защиты зерновых, кормовых и плодовых культур. Учеными ВИЗР разработана технология массового разведения трихограммы для внесения в агроценозы. В бывшем СССР была создана сеть биолaborаторий и биофабрик по ее производству, что позволило охватить большие площади разнообразных биоценозов по применению этого энтомофага.

Еще более широкое распространение получило использование биопрепаратов. Оперативное сдерживание вредителей и болезней растений осуществляется не менее, чем двукратным применением биопрепаратов на основе энтомопатогенов, антагонистов или их метаболитов. Наиболее известны отечественные биопрепараты на основе *Bt* — Лепидодид, Битоксибациллин, Бактокулицид (Бактицид) — против насекомых, а также *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. (Бактофит) и *Pseudomonas fluorescens* Mig. (Ризоплан) против болезней растений.

Сохранение, активизация и учет деятельности полезных видов. Эта стратегия означает, что природные биологические агенты следует защищать и повышать их эффективность для естественной регуляции численности вредоносных видов в природе. Она отличается от предыдущих стратегий, где биологический агент специально выпускается в природу. Поэтому данную стратегию следует отнести к пассивной биологической защите в отличие от активной (выпусков биоагентов в популяции вредных видов). В понятие пассивной биологической защиты входит учет деятельности полезных видов, регулирующих численность фитофагов, болезней растений и сорняков, что выражается в критериях эффективности полезных видов — энтомофагов, гербифагов или микроорганизмов. *Критерий (уровень) эффективности* естественных регуляторов численности вредных видов выражается в таком соотношении численности хищник — жертва (антагонист — фитопатоген) или степени паразитирования (проценте зараженности), когда исчезает необходимость в каких-либо обработках защищаемого растения. Например, по многолетним данным сотрудников ВИЗР (Воронин и др., 2000), в Краснодарском крае комплекс хищников сдерживал размножение тли на озимом ячмене при соотношении 1:20.

Существуют различные приемы, способствующие повышению активности энтомофагов в природе. Это использование устойчивых

сортов, агротехнических приемов, ограничение химических обработок, посев нектароносов (Тряпицын и др., 1982). Так, отмечено повышение активности у паразитов капустной совки, белянки и моли при расположении полей капусты около семенников зонтичных, лука и т. д. На повышение активности энтомофагов гессенской мухи положительное влияние оказывает посев люцерны. Для накопления энтомофагов в природных комплексах создают специальные микрозаповедники — резерваторы биоагентов.

Способ обработки почвы оказывает как положительное, так и отрицательное влияние на численность энтомофагов вредителей, обитающих в почве или связанных с ней во время зимовки. Обработка почвы может нарушить условия зимовки некоторых энтомофагов. В то же время рыхление почвы активизирует деятельность хищных жукелиц и некоторых других энтомофагов. Замечено, что численность жукелиц значительно увеличивается в севооборотах с орошением.

Отказ от обработок растений химическими инсектицидами приводит к нарастанию численности как природных энтомофагов, так и энтомопатогенных микроорганизмов. При определенном сочетании экологических факторов наблюдаются вспышки массовых заболеваний насекомых-фитофагов — *эпизоотии*.

Что касается использования этой стратегии в биологической защите растений от болезней, то сюда относится подавление численности фитопатогенов супрессивными почвами. Чтобы повысить супрессивность почв, следует вносить в них органические вещества, способствующие увеличению микробиологической активности антагонистов против ряда возбудителей болезней растений, в первую очередь, корневых гнилей. Наиболее распространено внесение сидератов.

Из рассмотрения этих стратегий следует, что биологическую защиту нельзя рассматривать только как использование биологических методов для оперативного сдерживания вредных видов. Такая подмена общего понятия более узким, несомненно, обедняет содержание биологической защиты растений, суть которой состоит, прежде всего, в биоценотической регуляции. Построение систем биологической защиты растений должно основываться на нескольких принципах (Павлюшин, 2016). В первую очередь это организация фитосанитарного мониторинга и прогноза за динамикой численности не только вредных видов, но и энтомофагов, энтомопатогенов и микробов-антагонистов. Если численность полезных видов не достигает критериев эффективности, необходим выпуск энтомофагов или внесение биопрепаратов. Кроме того, важно, чтобы совпадали оптимумы

проявления высокой биологической эффективности биологических агентов, с одной стороны, и роста и развития защищаемого растения, с другой. Использование устойчивых сортов, в том числе трансгенных, а также применение препаратов с фунгицидной (бактерицидной) или ростостимулирующей активностью по отношению к растению способствует достижению гарантированного защитного эффекта. При этом должен соблюдаться принцип совместимости всех используемых биологических средств как между собой, так и с растением. Исходя из этих принципов, систему биологической защиты растений можно сформулировать как совокупность защитных мероприятий с использованием устойчивых сортов, выпуском энтомоакарифагов и применением биопрепаратов, которая реализуется на основе фитосанитарного мониторинга и учета деятельности полезных видов, что способствует достижению биоценотического равновесия.

Таким образом, биологические средства выполняют функцию пускового механизма в экологической защите растений. Благодаря биологическим методам возникает возможность сокращения числа химических обработок и восстанавливается численность природных популяций естественных врагов.

2. ЭНТОМОФАГИ И АКАРИФАГИ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

2.1. Принципы использования энтомоакарифагов в защите растений

Энтомофаги и акарифаги играют значительную роль в регуляции численности фитофагов в природе. Энтомофаги — это виды, потребляющие в пищу насекомых, акарифаги питаются клещами. В связи с тем, что один и тот же вид может питаться и насекомыми, и клещами, а также при одновременном рассмотрении энтомофагов и акарифагов как регуляторов численности фитофагов предложен обобщенный термин энтомоакарифаг. Реальное снижение численности вредителей энтомоакарифагами зависит от многих факторов, включающих климатические и погодные условия, физиологическое состояние популяций, многообразные биоценотические связи и т. д. Поэтому не всегда выявляется отрицательная зависимость между показателями общей численности популяций фитофага и его естественного врага. Например, в условиях Западной Сибири выявлена положительная зависимость численности гороховой тли и ее хищников (Горбунов, Шадрина, 1995). Тем не менее, природные популяции энтомоакарифагов способны существенно снижать численность вредных насекомых, что позволяет в ряде случаев установить уровни (критерии) эффективности их естественных врагов.

2.1.1. Критерии эффективности энтомофагов

Критерий, или уровень, эффективности энтомофагов находит выражение в уровне соотношения численности хищник — жертва или процента паразитированных особей вредителя с учетом порога вредоносности (Воронин и др., 1988). При достижении этого критерия численность вредителя снижается до хозяйственно неощутимого уровня и любые обработки инсектицидами нецелесообразны. Отмена обработок против вредителей на основании расчета критерия эффективности символизирует *пассивный путь биологической защиты растений* (деятельность человека сводится к наблюдению). Впервые этот критерий был рассчитан для энтомофагов вредной черепашки — яйцеедов (теленомины) и мух-тахин (фазии). Впоследствии разработаны критерии эффективности и для других энтомофагов.

Критерии эффективности энтомофагов вредной черепашки. Можно обойтись без применения истребительных мероприятий на посевах озимой пшеницы, если:

- плотность перезимовавших клопов не более двух особей на 1 м^2 ;
- заражение первых кладок яиц тельноминами составляет 40–50%;
- степень паразитирования клопов фазиями приближается к 50%.

Критерии эффективности энтомофагов тлей. Численность злаковых тлей эффективно снижают хищники из сем. Coccinellidae, Chrysopidae и Syrphidae, а также паразитические перепончатокрылые сем. Aphidiidae. По многолетним данным сотрудников ВИЗР в Краснодарском крае комплекс хищников сдерживал численность тлей при соотношении хищник — жертва на пшенице и овсе — 1:30, озимом ячмене — 1:20. В Воронежской области соотношение личинок и жуков семиточечной коровки к численности большой злаковой тли, при котором сдерживается численность вредителя, составляет 1:50. По данным И. Г. Бокиной (2009), в Западной Сибири численность злаковых тлей сдерживается на хозяйственно неощутимом уровне при соотношении хищник — жертва на озимой ржи — 1:30, на пшенице и овсе — 1:40.

Критерии эффективности энтомофагов колорадского жука. Г. В. Гусев (1991) проанализировал влияние местных энтомофагов на колорадского жука. Наибольшую активность проявляют кокцинеллиды, златоглазки и жужелицы. По приведенным многолетним данным в зависимости от климатических условий критерий эффективности варьирует от 1:14 до 1:40. Как правило, истребительные мероприятия против колорадского жука следует отменять при соотношении комплекса энтомофагов и вредителя — 1:20–1:30.

2.1.2. Обогащение биоценозов энтомоакарифагами

Природные популяции энтомоакарифагов не всегда могут сдерживать численность вредителей на достаточно низком уровне. Поэтому более важным способом регуляции численности фитофагов служит обогащение биоценозов новыми биологическими агентами разными способами (интродукция, внутриареальное расселение, сезонная колонизация и др.), что относится к *активной биологической защите растений*.

Интродукция и акклиматизация. Интродукция заключается в ввозе из одной зоны в другую и расселении отсутствующих там видов для преодоления географической разобщенности с хозяевами — фитофагами (первая стратегия биозащиты). При этом предусматривает-

ся, что введенный энтомофаг интродуцируется в биоценоз и будет регулировать размножение того вредителя, против которого он применяется. Для акклиматизации выбираются виды, способные на своей родине самостоятельно подавлять вредителя. На всех континентах наибольший эффект достигнут при интродукции узкоспециализированных иноземных биоагентов. В нашей стране успешной была интродукция монофага афелинуса — паразита кровяной тли. Введение в фауну биоценоза нового компонента предусматривает выживание, размножение, расселение интродуцированного энтомофага и последующих поколений (Ижевский, 1990).

Акклиматизация включает следующие этапы:

- интродукция отсутствующего объекта;
- собственно акклиматизация — приспособление энтомофага к новым условиям (пищевым факторам, гидротермическим и фотопериодическим режимам, воздействию аборигенов-конкурентов);
- натурализация (биоагент уже дает хозяйственный эффект).

Успех переселения зависит не только от сходства климатических условий старого и нового мест обитания ввозимого полезного насекомого, но и от пластичности последнего. Поэтому следует брать смешанные популяции — из разных стадий обитания хозяина. Кроме того, надо обращать внимание на совпадение кормового растения. Многолетний опыт показал, что ввоз энтомофагов в новые для них географические зоны целесообразен лишь тогда, когда в биоценозе, включающем вредителя, имеется свободная экологическая ниша или ввозимый биоагент способен вытеснить местный менее эффективный вид.

Ввозимые виды энтомофагов должны иметь ряд преимуществ перед местными видами. Их характеризует:

- 1) сопряженный с хозяином жизненный цикл и сходные с ним экологические требования;
- 2) физиологическая приспособленность паразита или хищника к хозяину;
- 3) хорошая поисковая и миграционная способность;
- 4) высокий репродуктивный потенциал.

Внутриареальное расселение. Этот способ заключается в массовом расселении в пределах ареала специализированных энтомофагов из старых очагов размножения вредителя во вновь возникающие. Естественно, что этот способ имеет много общего с акклиматизацией и нередко происходит сочетание этих двух способов.

Сезонная колонизация. Более активный путь контроля вредителей относится ко второй стратегии биозащиты. Сезонная колонизация применяется, чтобы компенсировать отсутствие синхронности в развитии многоядных паразитов и их главных хозяев. Способ заключается в искусственном массовом разведении полезных насекомых и их ежегодных выпусках в начале развития поколения хозяев в расчете на дальнейшее самостоятельное размножение в природе. Сезонной колонизацией поддерживается численность чужеземных (адвентивных) хищников, например, криптолемуса и линдоруса, которые в холодные зимы гибнут в больших количествах. Однако чаще приходится использовать многократные выпуски — *наводняющие*, или *массовые (массированные)*, что относится к третьей стратегии биозащиты.

Многократные выпуски. В открытом грунте наиболее распространен массированный выпуск трихограммы на разных культурах, в защищенном — фитосейулуса. В защищенном грунте успешно апробирован один из приемов биологического подавления фитофагов под названием *pest in first* (сначала вредитель), впервые разработанный в Англии. Суть приема заключается в заблаговременном создании искусственных очагов фитофагов как корма для энтомофага. Возможно использование не только целевого вида (вредителя), но и насекомых, не вредоносных для защищаемой культуры. После этого осуществляют выпуск энтомофага в такой очаг с расчетом на его дальнейшее перераспределение и подавление вредителя на всей площади защищаемой культуры. Этот метод может быть рациональным и для отдельных культур открытого грунта. В России сотрудниками ВНИИБЗР реализована такая возможность для защиты сои от паутинного клеща.

Примеры массированных выпусков энтомоакарифагов будут рассмотрены в последующих разделах этой главы.

2.1.3. Повышение эффективности энтомофагов в агроценозах

Разработка приемов сохранения и накопления численности паразитов и хищников фитофагов для повышения их эффективности — одно из направлений биологической защиты растений, относящееся к четвертой стратегии.

У многих энтомофагов обнаружено сохранение естественных связей с биоценозами, с определенными растительными сообществами, где они приспособлялись к паразитированию на своем круге хозяев. Например, замечено, что деятельность паразитов на полях сельскохозяйственных культур существенно активизируется близостью к *культурным*

нектароносам. Нектароносы, привлекая полезных насекомых для питания, способствуют их концентрации в местах размножения вредителей-хозяев. Так, отмечено повышение активности у паразитов капустной совки, белянки и моли при расположении полей капусты около семенников зонтичных, лука и т. д. На повышение активности энтомофагов гессенской мухи положительное влияние оказывает подсев люцерны.

Биоагент связан с растением через своего хозяина в системе триотрофа. Известно, что от особенностей кормового хозяина зависит поисковая способность энтомофагов. Например, от того, на каком кормовом растении питаются тли, зависит плодовитость их хищников — журчалок, развитие хищных клопов и степень размножения хризоп (Воронин и др., 1988).

Развитие сельскохозяйственного производства уменьшает флористическое биоразнообразие, что ведет к разрыву связей в системе триотрофа и часто губительно действует на полезных насекомых. Поэтому наряду с подсевом нектароносных растений важно увеличивать набор выращиваемых культур в севообороте.

Одним из приемов сохранения и размножения природных популяций полезных видов является создание *маточников-резерватов энтомофагов*, представляющих собой конвейер вегетирующих овощных и кормовых культур различных ботанических семейств, сосредоточенных на ограниченной площади (3–5 га). Структура их складывается с учетом специализации хозяйства и видового состава экономически значимых вредителей. На примыкаемых к маточнику посевах овощных, хлопчатника, кукурузы энтомофаги сдерживают развитие вредителей на хозяйственно неощутимом уровне в радиусе до 5 км. Маточники также позволяют оценить местный природный фонд полезных членистоногих, а также роль как отдельных видов, так и всего их комплекса (Коваленков, Тюрина, 1998).

Выявлена также эффективность выпуска разводимых энтомофагов на смежные с агробиоценозами станции (сорная растительность в окружении полей, лесополосы). В этом случае происходит формирование их стартовых колоний в местах весенней резервации вредителей, предупреждается ранний переход их на посевы и создаются благоприятные условия для достижения саморегуляции. Так, габробракон (*Habrobracon hebetor* Say), расселенный в заросли желтой акации в лесополосах, являющихся резерватом акациевой огневки, поражает 68–91% ее гусениц и вслед за хозяином переселяется на культурные посевы (Коваленков, 2013).

Некоторые *агротехнические приемы* при выращивании культур могут оказать благоприятное влияние на развитие энтомофагов. Так, разреживание кроны яблони способствует увеличению численности свето- и теплолюбивого паразита яблонной моли — агениасписа (Тряпицын и др., 1982). В то же время замечено, что побелка стволов в садах мешает хищникам кокцид добывать жертву из-под известковой корки (Ижевский, 1990).

Способы обработки почвы оказывают существенное влияние на численность энтомофагов, которые обитают в почве или связаны с ней в период зимовки. Это влияние может быть отрицательным в случае нарушения условий зимовки. По мнению С. С. Ижевского (1990), неоднократная перепашка картофельного поля не позволяет обосноваться на нем хищным клопам — периллюсу и подизусу. Это является одной из причин использования хищников методом колонизации. В то же время рыхление почвы активизирует деятельность некоторых хищников и паразитов (хищных жужелиц, паразитов капустных и луковых мух и др.).

Определенную роль в повышении эффективности энтомофагов играют *сроки посева* культурных растений. Например, для паразита гессенской мухи — платигастера более благоприятны для размножения поздние посевы озимой пшеницы, когда зараженность вредителя максимальна (92–98%).

Показано, что на высококультурных почвах (внесение сидератов и органических удобрений) численность личинок стафилинид увеличивается в 3,3 раза по сравнению с малокультурными участками (Гусева, Коваль, 2013).

Для сохранения природных энтомофагов и акарифагов и усиления их деятельности нужно проявлять большую осторожность с использованием химических инсектицидов и акарицидов. Чтобы обеспечить выживание паразитов и хищников при химических обработках, необходимо:

- соблюдение оптимальных сроков и кратности обработок;
- использование селективных инсектицидов;
- проведение несплошных обработок площадей, в частности ленточных или краевых.

В то же время следует помнить о замене химических инсектицидов и акарицидов на биологические препараты, где это возможно. Так, выявлена несовместимость химических инсектицидов с хищными клопами периллюсом и подизусом, использованных против колорадского жука, тогда как Битоксибациллин и Фитоверм не влияли на

численность этих энтомофагов (Агасьева и др., 2016). Даже сублетальные дозы химических инсектицидов, добавленные к биопрепаратам, оказывали отрицательное действие на жужелиц — энтомофагов колорадского жука (Гусев, 1991).

В заключение отметим, что для использования энтомоакарифагов в защите растений необходимы исследования их места в биоценозе и взаимоотношений с другими организмами.

2.2. Классификация энтомоакарифагов

Как отмечалось в главе 1, для защиты растений наибольший интерес представляют хищники и паразиты, уничтожающие вредные для растений виды фитофагов. К хищным животным можно отнести млекопитающих, птиц, земноводных, рыб, питающихся насекомыми и другими членистоногими, а также большое количество насекомых, клещей, пауков. Еще раз остановимся на особенностях хищных и паразитических насекомых.

При разделении животных (энтомоакарифагов) на паразитов и хищников критерием может служить количество особей, потребляемых энтомофагом в течение его развития. *Хищникам* необходимо истребить более чем одну особь жертвы, чтобы пройти полный цикл своего развития. *Паразиты* характеризуются тем, что их личинки развиваются, как правило, за счет единственной особи, которая обозначается как хозяин. Паразитами являются некоторые насекомые (паразитоиды) и клещи. Они не вызывают немедленной гибели хозяина, находясь с ним в тесной связи.

Факт хищничества у насекомых был известен с неопределенно давнего времени. Так, в старину китайские цитрусоводы помещали гнезда хищного муравья (*Oecophylla smaragdina* F.) на мандариновые деревья, чтобы уменьшить численность насекомых, питающихся листьями. Китайские крестьяне до сих пор соединяют деревья бамбуковыми палками, помогая таким образом муравьям переходить с одного дерева на другое.

Хищные насекомые издавна использовались в сельском хозяйстве Азии и Европы. Паразитизм у насекомых был открыт гораздо позже. Первый описанный в литературе случай паразитизма апантелеса беляночного на гусеницах репной белянки относится к XVII в. (Коппел, Мертинс, 1968).

В начале XIX в. было установлено, что насекомые-энтомофаги способны сдерживать размножение сельскохозяйственных вредителей. Это и послужило началом развития биологического метода за-

щиты от вредных насекомых. Однако целенаправленное практическое использование биометода началось в середине XX в. В настоящее время накоплен достаточно большой опыт применения энтомофагов в сельском хозяйстве.

Рассмотрим подробнее виды взаимоотношений животных, обращая внимание преимущественно на насекомых и клещей.

Хищничество. Оно характеризуется тем, что один организм (*хищник*) питается другим (*жертвой*) и обычно сразу убивает ее. За свою жизнь хищник поедает множество особей жертвы.

Хищные виды — энтомофаги встречаются в 16 отрядах, среди насекомых как с неполным превращением (стрекозы, богомолы, веснянки, прямокрылые, уховертки, трипсы), так и с полным (жуки, сетчатокрылые, большекрылые, скорпионовые мухи, ручейники, чешуекрылые, перепончатокрылые, двукрылые). Хищные насекомые часто представлены крупными систематическими группами на уровне отряда, например, стрекозы (Odonata), богомолы (Mantoptera), сетчатокрылые (Neuroptera), или семейства — клопов (Antocoridae, Nabidae), мухи-ктыри (Asilidae), а также семействами отряда жуков, которые объединены в подотряд плотоядных (Adephaga). Наиболее важное значение для биологического метода имеют хищные клопы, трипсы, жуки, сетчатокрылые, двукрылые, перепончатокрылые. Многие из них часто многочисленны и постоянны в агробиоценозах. Жертвами для хищников служат представители почти всех отрядов насекомых и других членистоногих.

При питании хищники могут измельчать свою жертву с помощью грызущих ротовых органов, как это делают стрекозы, богомолы, муравьи, осы, большинство жужелиц, кокцинеллид и т. д., другие высасывают ее содержимое с помощью колюще-сосущего ротового аппарата (клопы, трипсы) либо при участии сильно развитых полых мандибул (некоторые виды жужелиц и божьих коровок), или желобка, образующегося между жвалой и нижней челюстью (личинки златоглазок). Для видов, высасывающих пищу, типично внекишечное пищеварение, при котором хищник через нанесенную ранку вводит в жертву пищеварительные ферменты, а затем высасывает уже частично гидролизованную полостную жидкость.

Хищные насекомые и клещи очень прожорливы и могут оказывать существенное влияние на численность вредителей сельскохозяйственных культур.

Паразитизм. Это более специализированная форма отношений, при которой один организм (*паразит*) живет за счет другого организ-

ма (хозяина) и тесно связан с ним биологически и экологически на большем или меньшем протяжении своего жизненного цикла.

В классе насекомых *паразитические формы* встречаются в пяти отрядах: жесткокрылых, веерокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых, т. е. в отрядах насекомых с полным превращением. Наибольшее практическое значение имеют представители отрядов перепончатокрылых и двукрылых.

Паразитическим насекомым присущ личиночный паразитизм, во взрослом же состоянии они ведут свободный образ жизни. Имаго паразитических насекомых обычно восполняют потребность в белке, питаясь медвяной росой или нектаром растений, которые, как доказано, содержат свободные аминокислоты. Медвяная роса очень важна для долговечности и плодовитости насекомых. Для многих видов паразитических перепончатокрылых большое значение имеет влага. Например, большинство видов и особей наездников-ихневмонид встречаются только там, где регулярно выпадают дожди или росы.

Хотя паразитизм — функция личиночной фазы паразитов, взрослые самки некоторых видов также питаются на хозяевах. Нападение на хозяина взрослых самок с целью питания — одна из форм хищничества. Точно установлено, что питание за счет жидкости тела хозяина необходимо для получения белка, требующегося для созревания яиц паразита. Так, самки перепончатокрылых насекомых питаются жидкостью тела хозяина и откладывают яйца на одной и той же особи хозяина (птеромалида *Nasonia*), другие — на разных, поскольку питание на хозяине делает его непригодным для откладки яиц (энциртид *Metaphycus helvolus* Comp. на щитовках), что повышает ценность энтомофага как агента биологического контроля вредных видов.

Как отмечалось в главе 1, паразиты насекомых могут быть разделены на ряд более мелких категорий в зависимости от способа нападения и вида хозяина. Так, при развитии внутри тела хозяина паразит является внутренним, или *эндопаразитом*. Обычно он откладывает яйцо в любую часть полости тела хозяина, где оно часто свободно плавает в гемолимфе. Личинка питается внутренним содержимым хозяина. К внутренним паразитам относятся, например, паразит кровяной тли — афелинус (*Aphelinus mali* Hald.); паразит личинок и молодых самок червеца Комстока — псевдафикус (*Pseudaphycus malinus* Gah.); паразит многих чешуекрылых — трихограмма (разные виды семейства трихограмматиды — Trichogrammatidae). При развитии личинки внутреннего паразита в теле хозяина последний не погибает до

завершения развития энтомофага. Для внутреннего паразита хозяин — не только источник пищи, но и среда обитания.

Если паразит развивается, располагаясь на теле хозяина снаружи, то он называется наружным, или *эктопаразитом*. Для получения пищи личинка наружного паразита прокалывает покровы хозяина и высасывает его содержимое. Хозяевами обычно являются личинки насекомых с полным превращением. Личинки паразита, как правило, защищены от вредного воздействия внешней среды щитками хозяина (афитисы паразитируют на щитовках, самки откладывают яйца под щиток жертвы), либо ложным коконом (личинки алеохары, например, *Aleochara bilineata* Gyll. — эктопаразиты личинок и куколок капустной и других мух). К наружным паразитам относятся представители семейств — Pteromalidae, Callimomidae, Eulophidae, Elasmidae, Eurytomidae.

В случае развития на каждом хозяине по одной особи паразита последний называется *одиночным* (например, энтомофаг тлей — афидиус).

У многих видов происходит заражение одного хозяина несколькими особями паразита, в таких случаях говорят о *групповом* паразитизме (энтомофаг гусениц капустной белянки — апантелес беляночный).

Множественный, или *мультипаразитизм*, наблюдается, когда одного хозяина одновременно или последовательно заражают один или несколько видов паразитов, потомство которых развивается одновременно. Такое заражение одной особи хозяина двумя и большим числом видов паразитов ведет к прямой конкуренции личинок паразитов за пищу. В результате часть личинок не может достичь зрелости. Обычно (но не всегда) особи одного вида уничтожают особей менее агрессивного вида.

Поскольку нападению паразитов подвергаются все фазы насекомых хозяев, то можно выделить паразитов яиц (трихограмма), паразитов личинок (апантелес, тахины), паразитов куколок (птеромалюс куколочный).

Некоторые, хотя и немногие виды, являются паразитами взрослых насекомых. Паразиты имагинальной фазы насекомых обычно не затрагивают жизненно важные органы хозяина. Их личинки питаются преимущественно гемолимфой, потери которой восполняются в процессе дополнительного питания хозяина, который в таких случаях обычно ослабляется или вовсе утрачивает способность к размножению (откладке яиц).

Могут быть и промежуточные категории, например, в тех случаях, когда нападению подвергается фаза яйца, но паразит продолжает развиваться и в личинке хозяина. Такие виды паразита называются соответственно яйцеличиночными, так как их развитие происходит на протяжении двух фаз развития хозяина. Такой тип развития присущ, например, аскогастеру четырехзубчатому (*Askogaster quadridentatus* Wesm.), который заселяет яйца яблонной плодовой гнили, а заканчивает развитие в коконирующей гусенице; агениаспису (*Ageniaspis buscicollis* Dalm.) — паразиту молей, в частности яблонной (Тряпичин и др., 1982).

По степени специализации к хозяевам паразитические и хищные насекомые (и другие членистоногие) делятся на три основные биологические группы: монофаги, олигофаги, полифаги.

Монофаги — узкоспециализированные энтомофаги, приспособленные к одному виду хозяина или жертвы (афелинус, псевдафикус, родолия). Монофагия сравнительно редко встречается среди энтомофагов.

Олигофаги — относительно специализированные, питаются насекомыми, относящимися к разным родам одного семейства. Многочисленная группа, среди них много эффективных энтомофагов вредителей сельскохозяйственных культур.

Полифаги — многоядные, способны жить за счет широкого круга фитофагов, даже представителей разных отрядов. Полифаги характеризуются широкой экологической пластичностью и отсутствием синхронности в развитии с хозяевами или жертвами.

Основные признаки эффективности энтомофагов. Энтомофаги, используемые в биологической защите растений, должны обладать определенными признаками.

Первый из них — *высокая поисковая способность*. Естественный враг лишь тогда становится эффективным, когда он способен находить хозяев даже при малой плотности его популяции, что и выражается поисковой способностью энтомофагов. Эта способность, по видимому, играет даже более важную роль, чем высокая плодовитость энтомофага.

Другой важный признак — *высокая степень пищевой специализации* энтомофага. Специфические по отношению к хозяевам энтомофаги (моно- и олигофаги), как правило, более предпочтительны, чем многоядные. Высокая степень специфичности по отношению к хозяевам свидетельствует о хорошей биофизиологической приспособленности к хозяину. Однако многоядные виды также могут иметь

определенные преимущества. Так, при неблагоприятных условиях среды (состоянии популяции хозяина) многоядные энтомофаги лучше выживают благодаря возможности питания на других хозяевах, в то время как специфические сильно страдают.

Третий признак — *потенциальная скорость роста популяции энтомофага*. Он характеризуется кратким периодом развития и относительно высокой плодовитостью. Благодаря этому естественный враг развивается в нескольких поколениях в течение жизни одного поколения хозяина и может быстро подавить его численность.

Четвертый признак — *способность энтомофага занимать все ниши, в которых обитает хозяин, и благополучно выживать в этих условиях*. В идеальном случае ареалы хозяина и паразита должны полностью совпадать. Это также означает, что естественный враг должен быть хорошо приспособлен к широкому диапазону климатических условий.

Как отмечалось в главе 1, в формировании взаимоотношений между паразитами и их хозяевами большую роль играют кормовые растения хозяев и в процессе коэволюции у фитофагов и энтомофагов складывались трофические связи с определенными видами растений. Так, триссолькус (*Trissolcus viktorovi* Kozl.) — паразит капустного клопа — заражает своего хозяина только на капустовых культурах. В результате на разных сельскохозяйственных или лесных культурах формировались характерные для них комплексы — системы триотрофа. Поэтому углубленные знания трофических связей в системе «растение — фитофаг — энтомофаг» способствуют нахождению путей управления деятельностью энтомофагов в природе, а также играют важную роль при массовом разведении энтомофагов.

В процессе эволюции паразитизма его развитие достигло наибольшего совершенства в отрядах перепончатокрылых и двукрылых. Личинка должна была приспособиться к развитию за счет живого хозяина внутри его полости (эндопаразиты) или на поверхности тела хозяина (эктопаразиты). При преодолении защитных реакций фитофага личинка должна была приобрести способность сохранять его полноценность как пищевого субстрата.

Защитные реакции хозяев могут быть механическими и физиологическими. К механическим относятся свойства внешних покровов противостоять внедрению, а также стремление уйти от паразита. Последнее преодолевается самкой паразита, которая перед откладкой яиц парализует заражаемую особь фитофага. Защитные механизмы физиологического характера связаны с фагоцитозом, меланизацией и

другими реакциями. Фагоцитарный иммунитет заключается в способности особи инкапсулировать проникшие в организм яйца или молодые личинки. Адаптация паразитов связана с преодолением этого механизма путем введения особого секрета, ингибирующего развитие хозяина, при этом инкапсуляция исключается.

2.2.1. Хищные и паразитические насекомые

В этом разделе приведено описание основных отрядов и семейств насекомых, представители которых имеют наибольшее значение для биологической защиты растений.

Полужесткокрылые (отр. Hemiptera). Среди представителей отряда встречается немало хищников, регулирующих численность вредных насекомых и клещей. Они относятся к семействам хищников-крошек, слепняков, клопов-охотников, хищнецов и щитников.

Хищники-крошки, или антокориды (сем. Anthocoridae). Мелкие виды (длиной 1,5–4,5 мм) с уплощенным телом. Голова вытянута вперед и обрублена на вершине. Хоботок и усики 3-члениковые. Питаются тлями, кокцидами, трипсами, личинками жуков, мелкими гусеницами, клещами. Живут на деревьях и кустарниках, на цветах, в подстилке, в свернутых листьях. Зимуют обычно взрослые клопы под опавшими листьями, в трещинах коры. На плодовых культурах для ограничения численности паутинных клещей, медяниц и тлей имеют значение антокорис обыкновенный (*Anthocoris nemorum* L.), антокорис лесной (*A. nemoralis* F.). Представители рода ориус (*Orius niger* Wolff и *O. albidipennis* Reut.) — эффективные хищники паутинного клеща на хлопчатнике в Таджикистане, Узбекистане и Азербайджане. В условиях закрытого грунта для регуляции численности трипсов и других сосущих вредителей используют *Orius laevigatus* Fieb., *O. albidipennis* Reut., *O. majusculus* (Reuter).

Клопы-охотники (сем. Nabidae). Крупные или средних размеров (длиной 3,6–12 мм) насекомые с продолговатым, реже продолговато-овальным телом. Хоботок 4-члениковый сильно изогнут, надкрылья часто несколько укорочены. Питаются тлями, цикадками, клопами, мухами. Некоторые виды активны в сумерки или ночью. Обитают больше на травянистых растениях, но встречаются также на деревьях и кустарниках. Широко распространен, особенно на полевых культурах, охотник серый (*Nabis fereus* L.), который питается тлями, трипсами, яйцами и мелкими личинками чешуекрылых, жуков, клопов. На хлопчатнике основным хищником тлей является охотник бледный (*N. pallifer* Seid.).

Слепняки (сем. Miridae). Мелкие или средней величины насекомые (длиной 2–11 мм) с нежными, слабосклеротизированными покровами, удлинненно-овальной формы, зеленовато-желтого или бурого цвета. Усики 4-члениковые, глазки не развиты, глаза большие, обычно расположены у заднего края головы. Многоядны: в садах питаются паутиными клещами, тлями, яйцами листоверток, яблонной плодожорки.

Виды рода *Deraeocoris* Kbm. хищничают за счёт тлей, мелких гусениц, паутинных клещей, причем для *D. ruber* L. отмечено питание яйцами и гусеницами американской белой бабочки, *D. trifscia-tus* L. — гусеницами яблонной моли, *D. zarudni* Kir. — преимущественно паутинным клещом на хлопчатнике, *Stethoconus cyrtopeltis* Fl. — специализированный хищник грушевого клопа.

Щитники (сем. Pentatomidae). Крупные или средних размеров насекомые (длиной 4,5–17 мм) с плотными кожистыми покровами. Клопы характеризуются 5-члениковыми усиками и большим щитком, покрывающим 2/3 брюшка. Большинство видов — фитофаги, хищники встречаются лишь в подсемействе Asopinae. В садах на различных гусеницах, ложногусеницах и представителях отряда равнокрылых питаются пикромерус двузубый (*Picromerus bidens* L.) и арма ольховая (*Arma custos* F.). Американские виды — периллус (*Perillus bioculatus* F.) и подизус (*Podisus maculiventris* Say) — питаются листоедаями, в том числе колорадским жуком.

Бахромчатокрылые, или трипсы (отр. Thysanoptera). Мелкие (длиной 0,5–2 мм) насекомые с узким длинным телом. Типичные места обитания трипсов — цветки, листья и плодовые органы растений, а также грибы, мхи, лишайники, трещины коры деревьев. Большинство видов являются фитофагами, встречаются и хищники. В нашей стране известно около 20 хищных видов, относящихся к двум семействам подотряда яйцекладных трипсов (Terebrantia) — эолотрипиды (Aeolothripidae) и трипиды (Thripidae). Полосатый (*Aeolothrips fasciatus* L.) и хищный (*A. intermedius* Bagn.) трипсы питаются клещами, тлями, трипсами.

Жесткокрылые, или жуки (отр. Coleoptera). Наиболее перспективные для биологической защиты растений энтомофаги представлены в семействах жужелиц, стафилинов, кокциnellид, нарывников. Кроме того, много энтомофагов, питающихся насекомыми — вредителями лесных культур, встречается среди семейств карапузи-ков, малашек, пестряков, блестянок, плоскотелок и узкотелок.

Жужелицы (сем. Carabidae). Подвижные жуки темной, реже яркой окраски. Взрослые жуки большинства видов живут на почве или в ее верхних слоях и ведут ночной образ жизни. Днем они прячутся под камнями, мхом, опавшей листвой. Личинки, как правило, живут в почве или под растительными остатками. Хищнический образ жизни ведут жуки и личинки, питаются насекомыми, слизнями, улитками, дождевыми червями. Широко распространены сравнительно крупные, часто с металлическим блеском хищные жужелицы из рода карабус. На полях часто встречаются полевая (*Carabus campestris* F.-W.), зернистая (*C. granulatus* L.), красноногая (*C. cancellatus* Ill.) жужелицы, уничтожающие гусениц подгрызающих совок, проволочников, личинок колорадского жука и других вредных насекомых. Крымская жужелица (*C. scabrosus tauricus* Bon.) уничтожает вредных моллюсков в садах и лесах Крыма. Жужелицы из рода красотелов активно уничтожают гусениц чешуекрылых и других вредителей на деревьях. Так, красотелы пахучий (*Calosoma sycophanta* L.) и бронзовый (*C. inquisitor* L.) — питаются гусеницами непарного шелкопряда, монашенки, пядениц и др. Красотелы степной (*C. denticolle* Geb.) и золототочечный (*C. auropunctatum* Hbst.) — обитатели открытых пространств и лесозащитных полос и уничтожают гусениц лугового мотылька, совок и других вредителей.

Кроме перечисленных видов к хищникам относятся представители родов бегунчиков (*Bembidion*), скакунов (*Cicindela*), бегунов (*Pterostichus*), бомбардиров (*Brachinus*) и др.

Стафилиниды, или коротконадкрылые жуки (сем. Staphylinidae). Жуки отличаются длинным и узким телом и сильно укороченными надкрыльями. Имаго и личинки живут под опавшей листвой, под камнями, во мху, под корой деревьев, в грибах, в прибрежном песке, в муравейниках. Многие виды — хищники, некоторые — паразиты. Из хищников известны алеохары — двуполосая (*Aleochara bilineata* Gyll.) и двуточечная (*A. bipustulata* L.). Взрослые насекомые питаются личинками капустных и луковых мух, а личинки являются наружными паразитами их личинок старшего возраста и куколок. Виды рода *Oligota* уничтожают растительных клещей, например, *O. oviformis* Cas. — естественный враг тетраниховых клещей. Некоторые представители рода *Staphylinus* уничтожают щелкунов, *Paederus* — яйца и гусениц бабочек, *Nudobius* — личинок короедов.

Жокцинеллиды, или божьи коровки (сем. Coccinellidae). Мелкие и средней величины жуки (длиной 1–9 мм) обычно с выпуклым сверху округлым телом. Многие виды ярко окрашены с пятнами на

надкрыльях. Большинство кокцинеллид — хищники. Жуки и личинки истребляют тлей, листоблошек, кокцид, белокрылок, паутинных клещей. Взрослые жуки могут встречаться в различных местах, но их подвижные, с хорошо развитыми ногами личинки обязательно находятся там, где имеются насекомые, которые служат основной пищей для данного вида.

К наиболее распространенным видам относятся 7-точечная (*Coccinella septempunctata* L.), 5-точечная (*C. quiquepunctata* L.), 14-точечная (*C. quatuordecimpunctata* L.), пропиля 14-точечная (*Propylaea quatuordecimpunctata* L.), питающиеся тлями; кальвия 14-пятнистая (*Calvia quatuordecimguttata* L.) и др., уничтожающие тлей и листоблошек; хилокорус почковидный (*Chilocorus renipustulatus* Scr.), сцимнус широколобый (*Scymnus frontalis* F.) и 2-точечный (*S. bipunctulatus* Kug.), питающиеся кокцидами; криптолемус (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.) — мучнистыми червецами, стеторус точечный (*Sthetorus punctillum* Ws.) — специализированный хищник паутинных клещей и др.

Нарывники (сем. Meloidae). Жуки средней и крупной величины, чаще яркой и пестрой окраски. Надкрылья мягкие, не прилегающие к бокам брюшка, или укороченные. Превращение усложненное, полное (гиперметаморфоз), личинки первого возраста (триунгулины) камподеовидные, второго и последующих — червеобразные. Имаго живут на растениях, питаются листьями и цветами, иногда вредят. Личинки уничтожают яйца саранчовых и запасы пищи пчел.

Представители двух родов — нарывников (*Mylabris*) и шпанок (*Epicauta*) — питаются яйцами в кубышках стадных саранчовых (преимущественно итальянского пруса и мароккской саранчи), а также одиночных (крестовой, сибирской и других кобылок). К наиболее эффективным из них относят: нарывников — пятнистых (*Mylabris crocata* Pall. и *M. calida* Pall.), 14-точечного (*M. quatuordecimpunctata* Pall.), сибирского (*M. sibirica* F.-W.); шпанок — красноголовую (*Epicauta erythrocephala* Pall.), черноголовую (*E. megalcephala* Geb.) и другие виды.

Сетчатокрылые (отр. Neuroptera). Насекомые средней величины или крупные с большими сетчатыми крыльями и тонким телом. Большинство видов сетчатокрылых — хищники, причем часто личинки и взрослые насекомые питаются одинаковой пищей. Наиболее важное практическое значение имеют представители семейств златоглазок, пыльниковых, гемеробиид и некоторых других.

Златоглазки (сем. Chrysopidae). Имаго обычно средней величины с довольно широкими перламутрово или радужно переливающимися крыльями (19–50 мм в размахе). Личинка камподоевидная с хорошо развитыми грудными ногами. Личинки исключительно хищники, истребляют тлей, медяниц, мелких гусениц, тетраниховых клещей. Они активны в сумерки, взрослые особи летят на свет. У златоглазки семиточечной (*Chrysopa septempunctata* Wesm.), красивой (*Ch. formosa* Br.), жемчужной, или прозрачной (*Ch. perla* L.), и некоторых других видов хищничают и личинки, и взрослые насекомые; у златоглазки обыкновенной (*Ch. carnea* Steph.) только личинки.

Чаще всего взрослых златоглазок можно встретить в лесу или вблизи кустарниковой и древесной растительности, а также в полях во время цветения культур. Личинки живут в колониях своих хозяев — тлей, медяниц и др.

Гемеробииды (сем. Hemerobiidae). Мелкие или средних размеров насекомые с обычно закругленными крыльями, иногда задние крылья редуцированы. Личинки и некоторые виды имаго — хищники, питающиеся тлями, хермесами, мучнистыми червецами, паутиными клещами. Ряд видов во взрослой фазе питается нектаром и пылью растений. К наиболее распространенным видам относятся гемеробиусы: серпокрылый (*Drepanopteryx phalaenoides* L.), желтоватый (*Hemerobius lutescens* Fabr.), окаймленный (*H. marginatus* Steph.) и др. Микромус угольчатый (*Micromus angulatus* Steph.) используется в защищенном грунте для снижения численности тлей.

Пыльнокрылы (сем. Coniopterygidae). Наиболее мелкие виды отряда сетчатокрылых. Тело и крылья часто покрыты белой или серой восковой пылью, что придает им сходство с белокрылками. Хищничают как личинки, так и взрослые насекомые. Чаще всего они встречаются на деревьях и кустарниках, питаются мелкими насекомыми, клещами, их яйцами, падью. Самцы летят на свет. Наиболее обычны конвенция (*Conwentzia psociformis* Curt.), кониоптериксы (*Coniopteryx pygmaea* End., *C. esbenpeterseni* Tjed.), истребляющие тетраниховых клещей.

Верблюдки (отр. Raphidioptera). Насекомые средней величины с крупной прогнатической, суженной кзади головой и длинной подвижной переднегрудью. Брюшко самки с явно выраженным яйцекладом. Хищники, обитатели лесных и степных биоценозов, довольно обычны в плодовых садах. Взрослые насекомые живут открыто на деревьях, нападая на тлей, щитовок, гусениц бабочек, личинок пилильщиков и мух. Личинки живут под корой деревьев или в подстил-

ке, в первом возрасте питаются тлями, позднее нападают на личинок короедов, усачей и других стволовых вредителей.

Небольшой отряд, представленный в нашей стране несколькими видами. Среди них верблюдка обыкновенная, или тонкоусая (*Raphidia ophiopsis* Schum.), и безглазка толстоусая (*Inocellia crassicornis* Schum.).

Скорпионовые мухи (отр. Mecoptera). Известно более 300 видов представителей этого отряда. Это насекомые мелких и крупных размеров с двумя парами перепончатых крыльев. Голова вытянута вниз в виде клюва, на вершине которого находятся ротовые органы грызущего типа. На голове имеются длинные усики и большие глаза. У самцов некоторых видов последние сегменты брюшка сильно изменены, загибаются вверх и напоминают заднюю часть тела скорпиона.

Скорпионницы признаны полезными насекомыми, так как часть их видов являются хищниками: уничтожают тлей и других мелких вредителей сельскохозяйственных растений. Другие виды питаются гниющими растительными остатками или мертвыми беспозвоночными.

Представители отряда распространены повсюду, живут преимущественно во влажных местах и около воды, тенелюбивы. Например, во влажных лесах и на лугах южных районов европейской части страны обитает *Bittacus tipularius* L. Наиболее распространенным видом считается скорпионница обыкновенная (*Panorpa communis* L.).

Перепончатокрылые (отр. Hymenoptera). Разнообразные по величине (0,2–60 мм) и образу жизни насекомые с двумя парами перепончатых крыльев, иногда крылья отсутствуют. Усики чаще нитевидные или коленчатые. Ротовые органы грызущие, грызуще-лижущие, иногда редуцированы. Виды, являющиеся активными энтомофагами, относятся к подотряду стебельчатых (Aparcrista). Наиболее важное значение для биологической защиты растений имеют представители семейств ихневмонид, браконид, афидиид, афелинид, трихограмматид, сцелионид и др.

Ихневмонида, или настоящие наездники (сем. Ichneumonidae). Наездники средней величины, реже мелкие или очень крупные (длиной 2–40 мм). Усики длинные нитевидные, почти всегда более чем 16-члениковые. Крыльев две пары, иногда они укорочены; встречаются и бескрылые формы, особенно у самок. Сочленение между 2-м и 3-м сегментами брюшка подвижное. У самок развит длинный яйцеклад, состоящий из суженной части — стебелька и расширения на конце — раструба.

Крупное семейство, включающее внутренних и наружных паразитов многих вредных насекомых. Взрослые ихневмониды питаются пыльцой и нектаром цветов, падью тлей и кокцид, некоторые виды — гемолимфой насекомых. Личинки паразитируют в яйцах, личинках и куколках насекомых, а также в пауках. Наиболее распространены и эффективны против вредителей полевых, технических, овощных и плодовых культур представители родов *Banchus*, *Exetastes*, *Dia-degma*, *Lissonota*, *Pimpla*, *Ichneumon* и др.

Бракониды (сем. Braconidae). Наездники более мелкие (длиной 2–15 мм). От ихневмонид отличаются отсутствием 2-й возвратной жилки на крыльях и неподвижным сочленением 2-го и 3-го сегментов брюшка. Имаго питаются нектаром цветов, падью, гемолимфой хозяев. Личинки ведут паразитический образ жизни. Их хозяевами являются личинки, иногда яйца чешуекрылых, двукрылых, жесткокрылых, реже клопов и перепончатокрылых. В качестве паразитов вредных видов чешуекрылых наибольшее значение имеют представители родов *Apanteles*, *Rogas*, *Habrobracon*, *Macrocentrus*, *Ascogaster*, на личинках мух паразитируют представители рода *Opius*.

Подсемейство Aphidiinae. Афидиины отличаются более мелкими размерами (длина не более 5 мм), удлинненными первыми тремя сегментами брюшка и подвижностью сочленения между 2-м и 3-м его сегментами. Жилкование крыльев сильно редуцировано. Взрослые особи питаются падью, личинки — внутренние, одиночные паразиты тлей. Тело заселенной тли вздувается, приобретает сферическую форму, меняет окраску и мумифицируется. Вылет имаго происходит через круглое летное отверстие в мумии хозяина. Наиболее распространенными на овощных, плодовых и злаковых тлях являются диэретиелла репная (*Diaeretiella rapae* Mc Int.), лизифлебус бобовый (*Lysiphlebus fabarum* Marsh.), *Aphidius ervi* Hal., *Ephedrus plagiator* Ness. и др.

Афелиниды (сем. Aphelinidae). Мелкие виды (длина менее 1 мм), желтой, бурой, реже черной окраски. Взрослые особи нуждаются в дополнительном питании на цветущих растениях или выделениях тлей. Личинки, в основном внутренние, реже наружные паразиты насекомых, специализирующиеся на отдельных видах или семействах. Распространен вторичный паразитизм. К этому семейству относятся виды, интродуцированные в нашу страну для подавления особо опасных вредителей: афелинус (*Aphelinus mali* Hald.) — против кровяной тли, проспальтелла полезная (*Prospaltella perniciosi* Town.) — против калифорнийской щитовки, коккофагус желтый

(*Coccophagus gurnegi* Comst.) — против мучнистого червеца, энкарзия (*Encarsia formosa* Gahan.) — против тепличной белокрылки.

Сцелиониды (сем. Scelionidae). Мелкие паразитические насекомые (длиной 0,6–6 мм), обычно черного цвета. Личинки — эндопаразиты яиц насекомых и пауков, преимущественно в групповых кладках яиц. Представители подсемейства Telenominae паразитируют в яйцах клопов и чешуекрылых (*Trissolcus grandis* Ashm., *T. victorovi* Kozl., *Telenomus chloropus* Thoms., *T. lymantriae* Kozl.), виды рода *Scelio* — в яйцах саранчовых.

Птеромалиды (сем. Pteromalidae). Широко распространенные мелкие виды, тело длиной 2–6 мм, блестящей металлической окраски. Имаго питаются сладкими выделениями сосущих насекомых и растений, а также гемолимфой хозяина. Личинки большинства представителей птеромалид относятся к наружным групповым паразитам личинок и куколок жуков и бабочек, перепончатокрылых, мух и других насекомых. Так, на куколках белянок и нимфалид паразитирует птеромалиус куколочный (*Pteromalus puparum* L.). Представители рода *Eupteromalus* паразитируют на личинках и куколках двукрылых и чешуекрылых (гессенская муха, златогузка).

Трихограмматиды (сем. Trichogrammatidae). Очень мелкие насекомые (длиной не более 1,2 мм) желтого, бурого или черного цвета. Ноги всегда с 3-члениковыми лапками. Брюшко обычно с широким основанием. Передние крылья часто с рядами дискальных волосков, нередко с длинной краевой бахромой. Личинки — внутренние паразиты яиц различных насекомых, чаще всего чешуекрылых. Взрослые особи питаются нектаром.

Из представителей рода трихограмма (*Trichogramma*) наибольшее значение имеют *T. evanescens* Westw., *T. pintoi* Vog., *T. embryophagum* Htg., *T. cacoeciae pallida* Meyer. Эти виды трихограмм искусственно разводят на биофабриках и в биолaborаториях, применяя метод сезонной колонизации на различных сельскохозяйственных культурах.

Муравьи (сем. Formicidae). Наиболее массовые энтомофаги леса. Это общественные полиморфные насекомые, обычно разделяющиеся на касты бескрылых рабочих, крылатых самцов и самок. Они распространены повсеместно, строят гнезда-муравейники в земле, трухлявой древесине и других органических субстратах. Кроме различных мелких животных муравьи используют для питания растительные остатки.

Для биологической защиты в качестве регуляторов численности вредных насекомых интересны представители группы рыжих лесных муравьев. Это прежде всего рыжий лесной (*Formica rufa* L.), малый лесной (*F. polyctena* Foerst.), северный лесной (*F. lugubris* Zett.), красноголовый (*F. truncorum* Retz.), луговой (*F. pratensis* F.) и тонкоголовый (*F. execta* Nub.) муравьи.

Рыжие лесные муравьи, в отличие от других хищных насекомых, являются активными многоядными хищниками. Они уничтожают вредителей на разных стадиях развития. Из стволовых вредителей это короеды, долгоносики, из корневых — чернотелки, хрущи, из хвое- и листогрызущих — совки, пяденицы, шелкопряды, пилильщики. Насекомые уничтожаются муравьями как на поверхности почвы, так и на деревьях, кустарниках и в травяном покрове. Площадь, контролируемая одним муравейником, достигает 0,25 га. Считается, что для защиты хвойного леса достаточно четырех муравейников на 1 га насаждений, а лиственного — шести муравейников на 1 га.

Осы-сколии (сем. Scoliidae). Крупные и средних размеров насекомые, отдельные виды достигают 45 мм в длину и 100 мм в размахе крыльев. Окраска тела черная с желтыми или оранжевыми пятнами или полосами. Крылья часто затемненные, с фиолетовым отливом. Глаза большие почковидные. Тело и ноги в редких, но длинных волосках.

Имаго питаются нектаром цветов, личинки — одиночные наружные паразиты личинок пластинчатоусых и некоторых других жуков. Самка сколии после спаривания находит личинку жука, парализует ее, делает в почве на глубине 0,25–1 м колыбельку, затем откладывает на личинку 1 яйцо и закапывает ход. Личинка сколии развивается на теле парализованного хозяина, затем там же окукливается. На следующий год выходит имаго.

Сколии — теплолюбивые насекомые, поэтому зона их местобитания ограничивается степными и лесостепными районами на юге нашей страны. К наиболее известным видам относятся сколия 4-точечная (*Scolia quadripunctata* F.) — паразит оленки, хлебного жука, зеленого хрущика; сколия мохнатая, или степная (*S. hirta* Schr.) — паразит бронзовок и хрущей; сколия желтолобая (*S. dejeani* Lind.) — паразит майских жуков и мраморного хруща. Сколия гигантская (*S. maculata* Drury), как и многие другие виды, занесена в Красную книгу и нуждается в охране.

Осы-тифии (сем. Tiphiiidae). Очень близки по внешнему строению и поведению к сколиям. Отличаются менее яркой окраской тела, преимущественно черной или черной с красным, меньшими размерами (длина 5–15 мм). Глаза непчовидные. Самки иногда бескрылые.

Личинки тифий, как и сколий, — одиночные наружные паразиты пластинчатоусых жуков. Кроме того, они живут за счет личинок жуков скакунов (семейство жужелиц) и жалящих перепончатокрылых. На личинках июньского хруща, жука-кузьки паразитируют *Tiphia femorata* F., *T. morio* F. и другие виды.

Двукрылые, или мухи (отр. Diptera). По образу жизни и пищевой специализации весьма разнообразны. Многие двукрылые являются паразитами и хищниками. Виды, представляющие интерес для биологической защиты растений, встречаются в семействах галлиц, ктырей, жужжал, журчалок, тахин, саркофагид, серебрянок и др.

Галлицы (сем. Cecidomyiidae). Мелкие (длиной 1–5 мм), комарики с узким стройным телом. Личинка длиной до 4 мм, без обособленной головы и ног, тело заострено к обоим концам. Взрослые галлицы не питаются или пьют нектар цветов. Личинки некоторых видов галлиц — хищники и уничтожают тлей, медяниц, хермесов, кокцид, алейродид, трипсов, паутиных клещей. Типичный представитель этого семейства — галлица афидимиза (*Aphidoletes aphidimiza* Rond.), личинки которой хищничают за счет 61 вида тлей, используется в биологическом контроле этих вредителей.

Ктыри (сем. Asilidae). Мухи средней или крупной величины (длиной 4–40 мм) с подвижной головой, торчащим сильно склеротизованным хоботком и удлинненным брюшком. Крылья в покое складываются на спину (рис. 2.1). Взрослые ктыри и их личинки — хищники. Имаго нападают на клопов, прямокрылых, перепончатокрылых, двукрылых и некоторых жуков. Взрослые ктыри — обитатели открытых пространств, их можно встретить на полях, полянах. Они ловят добычу на лету. Личинки многих видов живут в почве и питаются личинками щелкунов, чернотелок, хрушей, хлебных жуков и других обитающих в почве насекомых.

Представители: ктырь беловатый (*Asilus albiceps* Mg.), желтокрылый (*A. rufinervis* Mg.), кольчатый (*Machimus cingulatus* Fll.), ястребница рыженогая (*Dioctria rufipes* Dey) и др. Личинки ляфрии горбатой (*Laphria gibbosa* L.) и окаймленной (*L. marginata* L.) живут в ходах усачей, питаются их личинками.

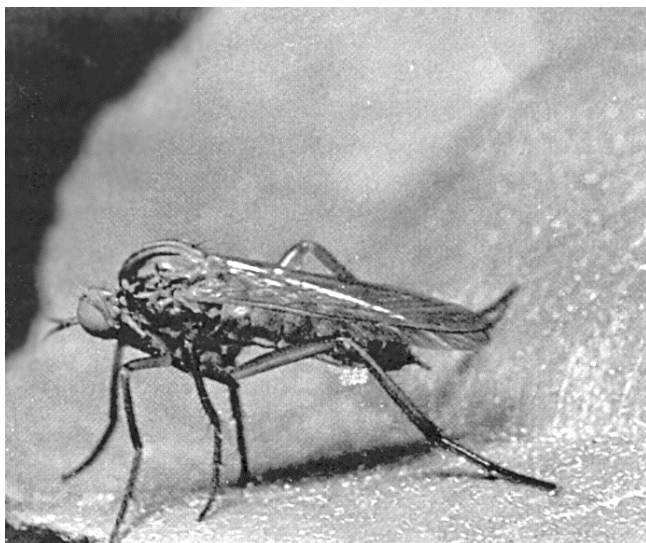


Рис. 2.1. Ктырь (фото А. А. Русалкиной)

Жужжала (сем. Bombyliidae). Представители семейства могут вести как хищный, так и паразитический образ жизни.

Разной величины мухи (длиной 1–30 мм) с прозрачными пестрыми или полностью окрашенными крыльями. Тело короткое и широкое, обычно покрыто густыми волосками. Взрослые мухи питаются нектаром и пыльцой цветков. Личинки — паразиты сетчатокрылых, бабочек, мух. Личинки жужжал из рода *Systoechus* также хищники и развиваются в кубышках саранчовых. Например, *S. ctenopterus* Mik. питается яйцами в кубышках мароккской, итальянской саранчи, сибирской кобылки. Личинки *Anastoechus nitidulus* F., *Callistoma fascipennis* Mscq. живут в кубышках азиатской и мароккской саранчи, итальянского пруса, темнокрылой и крестовой кобылок. Личинки рода *Villa* — паразиты совок.

Журчалки (сем. Syrphidae). Средней и крупной величины мухи разнообразной окраски, одноцветно черные или яркие, похожи на ос. Взрослые мухи питаются нектаром или пыльцой и участвуют в перекрестном опылении растений. Они быстро летают и в то же время могут парить в воздухе почти неподвижно. Пищевая специализация и образ жизни личинок разнообразны. Отдельные виды — хищники. Хищные личинки сирфид питаются тлями, хермесаами, некоторыми видами кокцид и цикадок, трипсами и мелкими гусеницами бабочек. К наибо-

лее обычным видам относятся сирф полулунный (*Syrphus corolla* F.), перевязанный (*S. ribesii* L.), окаймленный (*S. balteatus* = *Episyrphus balteatus* Deg.), сферофория украшенная (*Sphaerophoria scripta* L.) и др.

Тахины (сем. Tachinidae). Мухи различной величины (длиной 3–20 мм), чаще среднего или крупного размера, тело в большинстве случаев покрыто длинными жесткими щетинками. Хетотаксия сложна и служит диагностическим признаком при определении видов. Личинки червеобразные, безногие, бледноокрашенные, суженные к головному и расширенные к заднему концу. Куколки скрытые, в ложном коконе.

Имаго питаются нектаром цветков, медвяной росой, иногда гемолимфой хозяина. Особенно сильно привлекают мух цветущие зонтичные растения. Самки откладывают яйца на тело хозяина или на растение (в этом случае попадают в хозяина с пищей), некоторые виды живородящие. Личинки обычно внутренние, редко наружные, паразиты насекомых из отрядов клопов, жесткокрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых.

Важную роль в ограничении численности вредителей на посевах зерновых и капустовых культур имеют мухи фазии: серая (*Alophora subcoleoptrata* L.), пестрая (*Phasia crassipennis* = *Ectophasia crassipennis* F.), золотистая (*Clytiomyia helluo* F.), паразитирующие на клопах-черепашках, а также тахины, паразитирующие на гусеницах чешуекрылых. Например, эрнестия (*Ernestia consobrina* Mg.) — паразит гусениц капустной совки, изомера (*Isomera cineracens* Rd.) заражает гусениц серой зерновой, озимой и других видов совок. Тахина большая (*Tachina grossa* L.) и эрнестия грубая (*Ernestia rudis* Fll.) — эффективные энтомофаги чешуекрылых в лесных биоценозах.

Саркофагиды (сем. Sarcophagidae). Мухи длиной 3–14 мм, серого или темного цвета, без металлического блеска. Часто с продольными полосами на среднеспинке и мозаичным рисунком на брюшке. Большинство видов свойственно живорождение. Личинки червеобразные, безногие, в многочисленных шипиках и бугорках на кутикуле.

Пищевая специализация личинок саркофагид разнообразна: они живут в различных гниющих веществах, экскрементах позвоночных, ранах млекопитающих. Многие виды этого семейства — хищники и паразиты членистоногих. Так, личинки *Blaesoxiphella brevicornis* Vill. паразитируют в полости тела одиночных саранчовых — сибирской и темнокрылой кобылок. Личинки *Pseudosarcophaga mamillata* Pan. уничтожают гусениц и куколок яблонной моли и соснового шелкопряда.

Серебрянки (сем. Chamaemyiidae). Свое название мухи получили за серебристую окраску тела. Длина тела 1,5–2,5 мм. Брюшко овальное с темными пятнами и полосками. Личинки червеобразные, безногие, белого или желтоватого цвета.

Имаго питаются сладкими выделениями тлей и кокцид. Личинки — хищники, уничтожают тлей, червецов, червецов. Наиболее хорошо изучены представители рода *Leucopis*. Например, *L. glyphivora* Tanas. питается более чем 30 видами тлей, а *L. alticeps* Cz. развивается на червце Комстока в Закавказье и Средней Азии.

2.2.2. Хищные и паразитические паукообразные

Клещи. Представители подкласса клещей (Acari) класса паукообразных (Arachnida). Обычно мелкие, часто микроскопические виды, разнообразные по внешнему строению и образу жизни. Тело клещей, как правило, лишено первичной сегментации и условно делится на 2 крупных отдела: *гнатосому* — ротовой аппарат и *идиосому* — отдел, несущий ходильные конечности. Большинство видов обладает тремя парами ног в фазе личинки и четырьмя — на всех последующих фазах развития.

Клещи широко распространены в природе. Они встречаются среди мхов и лишайников, на растениях, на поверхности и в почве, составляют 70–80% популяции членистоногих лесной подстилки.

Практическое значение клещей многообразно. Значительное число видов относится к хищникам и паразитам насекомых и других членистоногих, поэтому представляют интерес для биологической защиты растений.

Наиболее эффективная группа хищников растительноядных клещей и некоторых насекомых — клещи семейства фитосейид (Phytoseiidae), относящихся к отряду паразитоидных (Parasitiformes). Они широко представлены в агробиоценозах различных зон, где встречаются их жертвы. Представители семейств анистид (Anystidae), хейлетид (Cheyletidae), входящих в состав отряда акариформных (Acari-formes), активно уничтожают мелких насекомых — равнокрылых, мелких гусениц, яйца насекомых. Ряд видов семейства краснотелковых (Trombididae) в фазе личинки паразитирует на насекомых, а нимфы и взрослые клещи питаются их яйцами и личинками.

Фитосейиды (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes) — наиболее эффективные хищники растительноядных клещей и некоторых вредных насекомых. Это мелкие клещи (длиной 0,2–0,6 мм), овальной или удлинённой формы, бесцветные, желтоватые или коричне-

вые. Хелицеры (ротовые придатки для схватывания и удерживания жертвы) парные, клешневидные. На спинной поверхности от 15 до 21 пары щетинок (рис. 2.2).

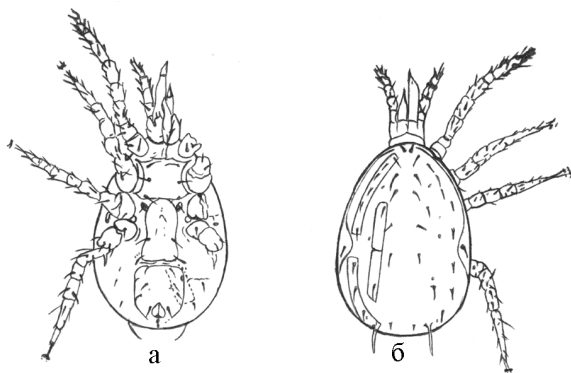


Рис. 2.2. Клещ сем. Phytoseiidae
(по И. З. Лившиц, Н. П. Секерской, 1990):

а — вид снизу, *б* — вид сверху.

Хищные клещи зимуют в фазе оплодотворенной самки под корой веточек деревьев, в трещинах и складках коры и других укромных местах. Весной они активизируются уже при температуре 2–3°C, начинают питаться растительноядными клещами в местах зимовки, яйцами и мелкими насекомыми.

Взрослые клещи-фитосейиды и их личинки очень подвижны, держатся обычно на нижней стороне листьев. Здесь же самки откладывают яйца, размещая их вдоль центральной и крупных боковых жилок. Плодовитость хищных клещей в среднем около 30 яиц на одну самку. Развитие в летний период идет очень быстро: полный цикл одного поколения — 6–10 дней.

Фитосейиды широко представлены в агробиоценозах различных зон страны, где встречаются их жертвы: на территории России зарегистрировано около 190 видов. Наибольшим разнообразием видов отличаются многолетние биоценозы (сады, леса), где складываются благоприятные условия для их жизни и размножения. В плодовых садах наиболее широко распространены *Anthoseius caudiglans* Schust., *Metaseiulus occidentalis* Nesb., *Amblyseius fallacis* Garm., *A. finlandicus* Oud., *A. similis* Koch. и др. На травянистой растительности (земляника

лесная, бахчевые, томаты) чаще встречаются *Amblyseius graminis* Chant, *A. tauricus* Livsch. et Kuzn. и др.

В условиях закрытого грунта успешно используют хищных клещей *Phytoseiulus persimilis* Ath.-H. для регуляции численности паутинового клеща, *Amblyseius mackenziei* Sch. et Pr. против табачного трипса и т. д.

Анистиды (сем. Anystidae, отр. Acariformes). Хищные клещи средних размеров (длиной 0,5–2,5 мм), красной, желтой или фиолетовой окраски со слабосклеротизованными покровами в линейных складках и радиально расходящимися ногами. В передней части проподосомы заметен шишкообразный выступ с парой сенсорных щетинок (трихоботрий). Имеют две пары глаз. Тазики ног несколько сближены между собой. Хищники. В нашей стране широко распространен анистис ягодный (*Anystis baccarum* L.), в Великобритании — *A. agilis* Banks, обладающие широкой пищевой специализацией. Кроме растительноядных клещей эти хищники поедают некоторых равнокрылых насекомых, а *A. agilis* — также мелких гусениц и ложногусениц пилильщиков младших возрастов.

Краснотелки (сем. Trombididae, отр. Acariformes). Крупные и средней величины клещи (длиной 1,5–4 мм) обычно красного цвета, с широко овальным телом, густо покрытым перистыми или разветвленными щетинками, придающими им бархатистый вид. Спинной щиток небольшой, расположен в средней части проподосомы, с парой сенсорных щетинок (трихоботрий) на заднем конце, спереди заканчивается расширенной пластинкой. Некоторые виды краснотелок питаются кровью позвоночных и нападают на животных и человека, другие живут за счет членистоногих, причем личинки многих видов паразитируют на насекомых, а нимфы и взрослые клещи питаются их яйцами и личинками. Так, *Eutrombidium trigonum* Herm. является врагом саранчовых, *Allotrombidium fuliginosum* Herm. в США уничтожает яйца стеблевого мотылька и наряду с *A. pulvinus* Ew. питается тлями, медяницами и другими мелкими насекомыми.

Пауки. В регулировании численности вредных фитофагов существенную роль играют пауки — активные хищники. Они относятся к типу членистоногих (Arthropoda), классу паукообразных (Arachnida), подклассу Aranei (Aranea). У пауков членистые конечности и жесткий наружный скелет. Их тело разделено на два отдела — головогрудь и брюшко. На головогрудях располагаются хелицеры, восемь глаз (у большинства пауков), четыре пары ног и пара педипальп (рис. 2.3).

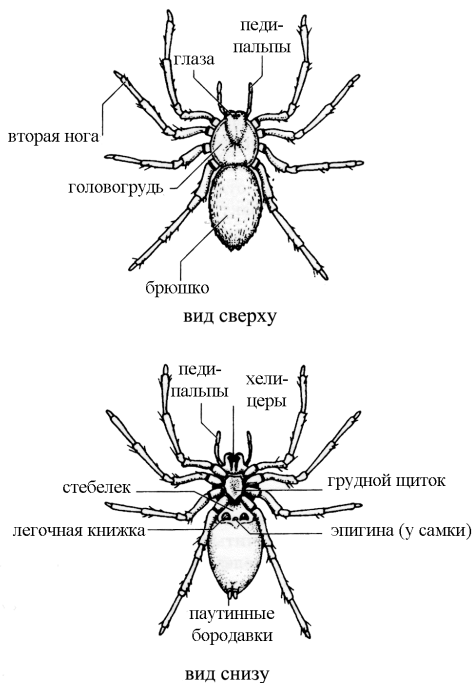


Рис. 2.3. Внешнее строение паука (по П. Хиллиарду, 1997)

Брюшко имеет мягкие покровы, на его конце расположено несколько пар паутинных бородавок. Использование паутины для постройки ловчих сетей, жилых трубок, гнезд, яйцевых коконов — характерная особенность поведения пауков, направленная на обеспечение основных жизненных функций особи и вида — ловлю добычи, заботу о потомстве, спаривание и расселение. Большинство видов пауков, обитающих в нашей стране, развиваются в одной генерации в год, т. е. успевают завершить весь цикл развития в течение лета. Самки после спаривания и оплодотворения помещают яйца в паутинистый кокон. При этом самки одних видов носят коконы с собой, прикрепляя их к паутинным бородавкам на конце брюшка или держа хелицерами, а другие — охраняют коконы, располагая их на постоянном месте. В процессе постэмбрионального развития пауки претерпевают от четырех до 13 линек. Первые стадии развития (пренимфа и нимфа) проходят внутри кокона. Пренимфа не способна к движению и не пи-

тается, так как ее тело покрыто эмбриональной кутикулой. Нимфы, хотя и подвижны, также не способны к самостоятельному питанию, поскольку у них редуцированы глаза, ядовитые и паутинные железы и ротовой аппарат. Пауки последующих стадий развития ведут самостоятельный образ жизни, активно питаются и отличаются от взрослых особей лишь тем, что у них недоразвиты половые органы.

Места обитания пауков в природных условиях очень разнообразны. Одни виды поселяются на открытых местах среди травянистой растительности, другие обитают в лесах, раскидывая ловчие сети на деревьях, кустарниках, живут в лесной подстилке. Многие виды обитают на поверхности или в полостях почвы, под камнями и другими укрытиями, некоторые — в хозяйственных постройках и жилищах человека.

Все пауки — хищники, в питании которых немалую долю составляют насекомые. Значение пауков наиболее изучено в лесных биоценозах, где они обычно составляют от 50 до 80% всей фауны крон деревьев и кустарников. Их добычей становятся такие вредители, как сосновая пяденица, монашенка, непарный шелкопряд, сосновая совка, сосновый бражник, сосновые пилильщики, пилильщикиткачи, орехотворки, тли, хермесы, двукрылые, долгоносики, хрущики и другие насекомые. В частности, есть данные об истреблении пауками до 25% популяции сосновой пяденицы в очаге массового размножения вредителя.

Тенетники (сем. Theridiidae). Представители этого семейства живут на неправильных широкоячеистых ловчих тенетах. Это относительно мелкие пауки (длиной 2–10 мм), на нижней стороне задних лапок которых имеется ряд изогнутых щетинок, служащих для забрасывания добычи клейкими нитями. Свое логовище они чаще всего сооружают в виде колпачка полушаровидной формы, обращенного отверстием вниз и замаскированного сверху останками насекомых и частичками растений.

Линифиды (сем. Linyphiidae). Пауки мелкие и средней величины, изготавливают своеобразные ловчие сети в виде балдахина. Эти пауки обычно обильно заселяют нижние части крон деревьев, кустарники и высокотравье. Их своеобразная сеть-ловушка состоит из двух элементов: плоского навеса и отходящих от него вверх и вниз паутинных нитей. Паук располагается под навесом, касаясь его ногами, а жертва, запутавшись в верхних нитях ловчих сетей, падает на навес, где ее схватывает подросший паук.

Кругопряды (сем. Araneidae). К этому семейству относятся одни из самых крупных пауков — крестовики (р. *Araneus*). Размеры их тела достигают 15–20 мм, ноги сравнительно длинные. Как и другие представители семейства, крестовики изготавливают колесовидные тенета. Это самые обычные и многочисленные пауки на кустарниках, высоких травянистых растениях, в кронах деревьев.

Воронковые (сем. Agelenidae). Представители этого семейства характеризуются телом, покрытым перистыми волосками и хелицерами с многочисленными зубцами по краю желобка. Широкие тенета эти пауки строят с трубковидным логовищем в виде воронки.

Нижние части кустарников на открытых лесных полянах часто опутаны плотными ловчими сетями с воронками агеленид. Много пауков живет в парках, где они своими тенетами густо оплетают верхнюю подрезанную часть крон декоративных кустарников. Паук всегда находится в нижней трубчатой части воронки и при попадании на тенета добычи быстро выскакивает из укрытия, схватывает жертву и снова скрывается в трубке. К этому семейству относится и типично синантропный вид — тегенария домовая или комнатный паук (*Tege-naria domestica* Clerck).

Представители рода *Agelene* очень прожорливы. В старых тенетах трубки почти всегда забиты многочисленными останками насекомых, как правило, вредных видов. Пауки этого рода — перспективные агенты для биологической защиты, особенно в очагах массового размножения вредных насекомых.

Пауки-волки (сем. Lycosidae). К этому семейству относятся бродячие хищники, живущие в норках на поверхности почвы. Например, представители рода *Trochosa* обычны в густом травостое на лугах и лесных полянах. В южной части лесной зоны на открытых площадках лесных луговин часто встречаются колонии наиболее крупного паука нашей фауны — тарантула русского (*Lycosa singo-rensis* Laxm.); длина тела самки тарантула достигает 40 мм. Тарантулы живут в глубоких вертикальных норках в почве; на насекомых (преимущественно жесткокрылых) охотятся ночью.

Пауки-бокоходы (сем. Thomisidae). Представители семейства живут на траве, на кустарниках, на стволах деревьев, иногда под камнями. У этих пауков две задние пары ног обычно гораздо короче и слабее передних. Кроме того, представители родов *Misumena* и *Thomisus* способны менять окраску, маскируясь под фон растений, на которых они охотятся. Многие из пауков обладают защитной, крип-

тической окраской, делающей их незаметными для врагов и потенциальных жертв в травостое и среди густого кустарника.

Наибольшее разнообразие пауков (более 100 различных видов) характерно для садов. По данным Д. А. Селиванова (1991), в садах Подмоскovie чаще всего встречаются представители **семейств** *Linyphiidae* (до 60,5%), *Theridiidae* (до 23,5%), *Dictynidae*, *Araneidae*, *Tetragnathidae*, *Tomisidae*, *Clubionidae*, *Salticidae*, которые составляют около 90% всей фауны пауков. Спектр жертв пауков формируется, прежде всего, за счет летающих насекомых — яблонной медяницы, тлей, двукрылых, перепончатокрылых, реже клопов, долгоносиков и других членистоногих. Значение их возрастает в весенний период (устойчивы к низким температурам), когда другие хищники немногочисленны или отсутствуют в кроне деревьев.

Изучается значение пауков для полевых культур. Посевы сельскохозяйственных культур характеризуются сравнительно бедной по видовому составу аранеофауной. Однако установлено, что на картофельных полях может обитать до 30 видов пауков и более из 12 семейств, на пшеничных полях — до 25 видов. Наибольшей численностью здесь отличаются пауки из **семейств** *Salticidae*, *Agelenidae*, *Lycosidae* и *Thomisidae*. Большую часть добычи пауков составляют вредители, такие как вредная черепашка, колорадский жук, луговой мотылек, различные виды тлей, молей, листоблошек, листоверток, растительноядных клещей, множество двукрылых (Харченко, 1997).

Установлена роль отдельных видов пауков в регуляции численности вредителей. Так, пауки тенетник овальный *Theridion ovatum* Cl. и *Th. linatum* Cl. (сем. *Theridiidae*) зарегистрированы как энтомофаги колорадского жука. *Araneus cornutus* Cl. (сем. *Araneidae*) отмечен на посевах пшеницы как многоядный хищник (поедает кузнечиков, мягкотелок, пьявиц, слоников, мух, пилильщиков). *Salticus zebraneus* Koch. (сем. *Salticidae*) питается имаго яблонной плодовой жорки. Однако чаще всего при организации комплекса мероприятий по защите растений значение пауков как хищников практически не учитывается, а возможности их использования остаются нереализованными.

2.3. Позвоночные животные — зоофаги

В природных условиях насекомыми и другими членистоногими питаются многие позвоночные животные подтипа *Vertebrata*: земноводные, пресмыкающиеся, птицы и некоторые млекопитающие.

Земноводные, или амфибии (кл. Amphibia). Самый малочисленный класс позвоночных животных. Температура тела зависит от температуры окружающей среды. Во взрослом состоянии дышат легкими, но тесно связаны с водоемами, куда откладывают свою икру. Личинки (головастики) дышат жабрами, питаются наилком или соскребом водорослей. Взрослые особи — активные хищники.

Бесхвостые амфибии (отр. Anura, или Scaudata). Для регуляции вредных видов насекомых имеют значение представители этого отряда — лягушки и жабы.

Настоящие, или обыкновенные лягушки (сем. Ranidae). Обыкновенные лягушки широко распространены: среди них есть обитающие как постоянно в водоемах, так и вдали от них. Из морфологических особенностей, характеризующих семейство, отмечается наличие зубов на верхней челюсти. Представителей данного семейства делят на 2 группы — зеленые и бурые лягушки. Из зеленых лягушек наиболее известны и широко распространены озерная (*Rana ridibunda* Pall.) и прудовая (*R. esculenta* L.), из бурых — травяная (*R. temporaria* L.) и остромордая (*R. terrestris* Andr.).

Бурые лягушки представлены наземными формами, связанными с водой лишь в период размножения и развития головастиков. По окончании размножения они, как правило, перебираются в леса, сады, огороды, где проводят все лето. Предпочитают влажные места. Активны ночью. Пищей служат различные беспозвоночные животные — насекомые, голые слизни, дождевые черви, пауки. В желудках бурых лягушек часто обнаруживают вредных видов насекомых — листоедов, долгоносиков, саранчовых, тлей, клопов, шелкунов, гусениц совок и пядениц.

Жабы. Составляют довольно большую группу, которая представлена на всех континентах земного шара.

Настоящие, или земляные жабы (сем. Bufonidae). В это семейство входят наиболее распространенные виды. В отличие от лягушек на верхней челюсти у жаб отсутствуют зубы. Жабы могут обитать в более сухих местах по сравнению с лягушками, однако в период размножения они также держатся вблизи водоемов, куда откладывают икру в виде студенистых нитей. Стадия головастика сравнительно короткая, молодые жабы быстро переходят к наземному образу жизни, питаясь любыми движущимися организмами, которые они только могут проглотить.

Представители семейства — зеленая (*Bufo viridis* Laur.) и серая, или обыкновенная (*B. bufo* L.), жабы, обитающие в теплых и умерен-

ных широтах. Жабы питаются преимущественно ночью. Основная пища (85–90%) — насекомые, из них 70% — вредные. Так, в желудке зеленой жабы находили жуков, медведок, совок и других насекомых. Интересен вид, обитающий в Америке, — жаба Ага (*B. marinus* L.). Ее акклиматизировали во многих странах, где выращивают сахарный тростник, для подавления фитофагов. Она уничтожает таких вредителей, как хрущи, жуки-носороги, гусеницы совок, слизней и других мелких животных, однако может употреблять в пищу и полезных насекомых.

Поскольку жабы и многие виды лягушек активны в сумерки и ночью, то преимущество их перед другими позвоночными животными состоит в том, что они истребляют вредных ночных вредителей, недоступных, например, птицам, а также насекомых с неприятным запахом и вкусом и с защитной окраской. Однако большинство видов земноводных не заселяют распаханые земли; их значение в уничтожении вредителей проявляется обычно в естественных угодьях (сенокосах, пастбищах, садах, лесополосах, лесах).

Пресмыкающиеся, или рептилии (кл. Reptilia). Из пресмыкающихся, обитающих в нашей стране, питаются насекомыми представители отряда чешуйчатых (*Squamata*).

Настоящие ящерицы (сем. Lacertidae). Эти типичные насекомоядные животные представляют наибольший интерес. По активности и прожорливости они близки к птицам. Широко распространены следующие виды ящериц: обыкновенная, или прыткая (*Lacerta agilis* L.), живородящая (*L. vivipara* Jacq.), желтопузик (*Ophisaurus apodus* Pall.). Прыткая ящерица предпочитает сухие и солнечные места, встречается в садах, на склонах холмов, по обочинам дорог и т. д. Живородящая ящерица придерживается влажных местообитаний, чаще встречается на зарастающих вырубках, торфяниках, опушках лесов. Основная пища — жуки, саранчовые, медведки, мухи, бабочки, пауки, часто уничтожают насекомых с защитной окраской, а также с неприятным запахом и вкусом. Желтопузик обитает в садах и на виноградниках горной части Крыма, где поедает слизней, прямокрылых, чернотелок, мелких грызунов.

Птицы (кл. Aves). Они занимают первое место среди позвоночных животных по количеству истребляемых насекомых и грызунов, что связано с большим видовым разнообразием и высокой мобильностью птиц, способных быстро слетаться в места массового размножения вредителей. Класс разделен на отряды, среди которых практиче-

ское значение имеют воробьиные, соколообразные, совы, дятлы, кукушки, чайки и др.

Из дневных хищников представляют интерес канюк, полевой, болотный и луговой луны (**сем. Ястребиных — Accipitridae**), пустельга (**сем. Соколиных — Falconidae**), основной пищей которых являются мышевидные грызуны.

Ночные хищники, истребляющие крупных насекомых и мышевидных грызунов, объединены в **отряд совообразных (Strigiformes)**. Особенную пользу приносят болотная и ушастая совы, сова-сипуха. Подсчитано, что одна ушастая сова может съесть за 1 сутки до 12 мышей или полевков (Хлебович, 1991).

Чайки (отр. Lariiformes). Несмотря на то что исконные места обитания чаек — берега водоемов, они также обитают и на полях. Крупная *серебристая чайка* истребляет вредных грызунов. Виды помельче — *сизая, обыкновенная и черноголовая чайки* — кроме мелких грызунов, поедают насекомых. На юге страны эти птицы ограничивают численность саранчи. Некоторые виды нуждаются в охране.

Воробьиные (отр. Passeriformes). Занимает среди птиц такое же положение, как насекомые среди членистоногих: это самый многочисленный отряд птиц, в состав которого входит 50 семейств. К ним относятся такие типично насекомоядные птицы, как трясогузки, синицы, мухоловки, ласточки, славковые, иволговые, которые потребляют насекомых и других членистоногих круглогодично. Например, синица большая питается гусеницами и бабочками чешуекрылых, жуками, мухами и другими насекомыми, съедая их за день столько, сколько весит сама. Зимой синицы расклеивают зимние гнезда боярышницы, питаются ягодами.

Скворцовые (сем. Sturnidae). Из этого семейства как важнейший природный фактор сдерживания размножения саранчи на юге нашей страны известен розовый скворец, который ежедневно съедает около 200 г этих вредных насекомых.

Вьюрковые (сем. Tringiliidae), овсянковые (сем. Emberizidae), ткачиковые (сем. Ploceidae). Преимущественно зерноядные птицы, но в период выкармливания птенцов также питаются насекомыми и кормят ими свое потомство. К их числу относятся зяблики и щеглы, домовый и полевой воробьи, садовая и обыкновенная овсянки, полевой и лесной жаворонки, коноплянка и др. Так, полевой жаворонек истребляет большое количество щелкунов, долгоносиков, листоедов, имаго и личинок клопов, гусениц бабочек и других вредных насекомых. Кроме насекомых, многие зерноядные птицы унич-

тожают семена сорняков, принося тем самым большую пользу человеку.

Наибольшую пользу птицы приносят в естественных многолетних биоценозах (лесах, садах). Так, в лесах важное практическое значение имеют некоторые виды пернатых — кукушки, иволга и сойка, истребляющие гусениц, покрытых волосками (коконопрядов, волнянок), которыми не питаются другие птицы.

Млекопитающие (кл. Mammalia). Покрытые шерстью теплокровные животные, вскармливающие детенышей молоком. С практической точки зрения важную роль как истребители вредных насекомых играют представители отрядов рукокрылых и насекомоядных.

Рукокрылые, или летучие мыши (отр. Chiroptera). Зверьки мелких размеров. Передние конечности видоизменены в настоящие, но своеобразные крылья. Широко распространены по всем странам земного шара. Ведут ночной образ жизни и руководствуются на лету отраженными ультразвуками. Рукокрылые приносят большую пользу как хищники сумеречных и ночных летающих насекомых. На территории нашей страны водятся различные виды летучих мышей (ночники, нетопыри, ушаны, подковоносы, кожаные), многие из которых находятся под охраной закона.

Насекомоядные (отр. Insectivora). Небольшие зверьки с относительно примитивными признаками. Зубы слабо дифференцированы. Внешний вид насекомоядных разнообразен, но для всех характерен вытянутый подвижный хоботок на конце морды. К ним относятся семейства ежей, кротов, землероек.

Землеройки (сем. Soricidae). Ведут очень подвижный образ жизни, обитают преимущественно в сырых и влажных местах. Основную пищу для них составляют насекомые, черви, слизи. Добывают корм в верхнем слое почвы, подстилке и на поверхности грунта, потребляя за сутки большое количество пищи, масса которой превышает массу их тела в 1,5–4 раза. Наиболее распространены бурозубки, на юге страны водятся землеройки — белозубки.

В лесных биоценозах численность землероек достигает 1300 особей на 1 га, где они существенно регулируют численность насекомых, обитающих в лесной подстилке.

Ежи (сем. Erinaceidae) и кротовые (сем. Talpidae). Представители этих семейств также могут уничтожать вредных насекомых, однако в их рацион попадают и полезные виды животных, что затрудняет оценку их роли как агентов биологического контроля.

3. ЭНТОМОАКАРИФАГИ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ

3.1. Энтомофаги и акарифаги, регулирующие численность фитофагов в закрытом грунте

В условиях закрытого грунта выращивают широкий ассортимент сельскохозяйственных и декоративных видов растений. Кроме традиционных овощных культур (огурец, томат, сладкий перец), возделывают ранний картофель и капусту, баклажаны, зеленные культуры, землянику, бахчевые, а также многие виды цветов и декоративных растений. Оптимальные условия для выращивания растений в теплицах являются благоприятными и для размножения вредителей. Комплекс фитофагов, повреждающих овощные и декоративные культуры, включает в основном многоядные виды, однако есть и специализированные вредители.

К особо вредоносным фитофагам в условиях теплиц относят паутиных клещей, тепличную и табачную белокрылок, табачного и других видов трипсов, различных видов тлей — бахчевую, персиковую, картофельных и др. Важное хозяйственное значение в отдельных случаях имеют некоторые двукрылые (пасленовый минер, почвенные комарики), а также чешуекрылые (совки, моли), которые попадают в теплицу из притепличного пространства.

Биологическая защита растений является обязательным элементом технологий производства растениеводческой продукции в теплицах. Одна из основных тенденций в развитии биологического метода, начиная с начала XXI в. — расширение спектра энтомоакарифагов: в настоящее время на мировом рынке представлены культуры около 90 видов, в 1990 г. их было не более 50, в 1985 г. — 20 (Красавина, 2010). Для многих видов разработаны регламенты их наработки и применения на различных культурах. В современных условиях способы применения и нормы расхода энтомофагов и акарифагов в значительной степени зависят не только от видового состава и численности вредителей, но и от технологий выращивания культур (гидропоника, интерплантинг, широкий ассортимент сортов и гибридов и др.).

3.1.1. Акарифаги паутинового клеща

Фитосейулюс — *Phytoseiulus persimilis* Ath.-H. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Это специализированный хищник, питающийся паутиными клещами. По происхождению фитосейу-

люс — тропический вид, поэтому в цикле его развития отсутствует диапауза. В нашу страну клещ был завезен в 1963 г. из Нидерландов профессором Г. А. Бегляровым. В настоящее время этого акарифага широко используют в закрытом грунте.

Оптимальными условиями для развития акарифага является температура 25–26°C, относительная влажность воздуха не ниже 70%. Цикл развития хищника включает фазы яйца, личинки, нимфы 1-го и 2-го возрастов и взрослого клеща.

Яйцо овальное (0,21×0,18 мм), с розоватым оттенком, почти в 2 раза крупнее яйца паутинного клеща. Личинка длиной 0,17–0,2 мм шестиногая, желтовато-оранжевой окраски. Нимфы 1-го, 2-го возрастов и взрослые клещи с четырьмя парами ног. Взрослая самка фитосейулюса длиной до 0,55 мм, грушевидной формы, с тонкими эластичными покровами тела. Окраска варьирует от розовой до оранжево-красной. Самец несколько меньше самки.

Отличительная особенность фитосейулюса — высокая прожорливость. При оптимальных условиях в течение суток одна самка может уничтожить до 24 подвижных особей паутинного клеща или 30 яиц. Взрослые особи хищника питаются преимущественно имаго или нимфами паутинного клеща. Личинки и нимфы акарифага уничтожают яйца и личинок вредителя. Уничтожив вредителя на одних листьях, взрослые особи фитосейулюса мигрируют на другие листья растений, зараженные паутинным клещом.

Плодовитость самок акарифага за весь период жизни (18–24 дня) составляет в среднем 50–80 яиц, максимум 100–110. При оптимальных условиях развитие одного поколения хищника (от фазы яйца до имаго) завершается за 5–6 суток, что в 1,5–2 раза быстрее, чем у вредителя.

Фитосейулюс — узкоспециализированный вид, поэтому не может длительно сохраняться на растениях, свободных от паутинных клещей, и погибает при их отсутствии через 3–4 дня. Это обстоятельство требует постоянно поддерживать популяцию фитосейулюса для выпуска во вновь возникающие очаги вредителя.

Применение фитосейулюса. В закрытом грунте фитосейулюса применяют различными способами: локальный и массированный выпуск, метод *pest in first*. Норма выпуска фитосейулюса в большой степени зависит от плотности заселения растений паутинным клещом, от вида растения и гигротермических условий. В среднем годовая норма колонизации фитосейулюса в теплицах на огурце составляет 0,5–1,0 млн особей на 1 га.

Для профилактики фитосейулуса выпускают из расчета 5–10 особей на м², выпуски повторяют каждые 2 недели. При появлении паутинного клеща в теплицах хищника выпускают в количестве 10–60 особей на одно заселенное вредителем растение. В запущенных очагах при выпуске необходимо соблюдать соотношение хищник:жертва — 1:20–1:50 в зависимости от защищаемой культуры.

Фитосейулуса применяют путем раскладки листьев сои или другой культуры, на которой был накоплен хищник, на культуры, заселенные вредителем, или рассыпая на растения субстрат, содержащий хищных клещей (акарифаг в упаковке может сохраняться на разных носителях: опилки, отруби, вермикулит).

Помимо фитосейулуса паутинных клещей могут уничтожать и другие виды хищных клещей — амблисейусы (*Amblyseius* = *Neoseiulus cucumeris* Oud., *A. californicus* McGregor, *A. mckenziei* Sch. et Pr., *A. swirskii* Ath.-Heng. и др.).

Неосейулус калифорнийский — *Neoseiulus* = *Amblyseius californicus* McGregor (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Вид используется в качестве акарифага паутинных клещей и энтомофага личинок трипсов 1-го возраста.

Тело клеща довольно удлинненное, прозрачное. Самки длиной 0,36 мм и шириной 0,17 мм. Самцы мельче.

Этого клеща применяют в жаркий период для защиты от паутинного клеща, когда активность фитосейулуса снижена. Возможны выпуски неосейулуса также в период отсутствия вредителя, когда есть опасность его раннего появления, а выпуски фитосейулуса нецелесообразны (Ахатов, 2016).

3.1.2. Энтомофаги белокрылок

Для контроля численности тепличной и табачной белокрылок используют несколько видов паразитов, а также хищных многоядных клопов (раздел 3.1.6).

Энкарзия — *Encarsia formosa* Gahan. (сем. Aphelinidae, отр. Hymenoptera). Широко применяемый эндопаразит личинок белокрылки.

Длина тела самки 0,6 мм, ширина 0,3 мм. Самцы встречаются в популяции паразита очень редко, они несколько крупнее самок и отличаются от них темно-коричневым цветом брюшка (у самок оно желтое).

Размножается энкарзия партеногенетически. Самка откладывает по одному яйцу в личинку хозяина, из каждой зараженной нимфы бе-

локрылки вылетает один паразит. В оптимальных условиях (температура 30°C, влажность 70%) при высокой плотности популяции белокрылки одна самка энкарзии может отложить до 115 яиц. Все стадии энтомофага, за исключением имаго, развиваются внутри тела хозяина. Паразитированная нимфа белокрылки обычно приобретает черный цвет на 7–10-й день после заражения.

***Encarsia partenopea* Masi.** Широко распространенный вид в Палеарктике. Менее специфична по сравнению с *E. formosa* — в теплицах заражает оба вида белокрылок. Экологически пластична, переносит колебания температур от 12 до 40°C, при влажности — 40–90%. В Центральной России перезимовывает вне теплиц. Размножение двуполое (в популяции всегда присутствуют самцы). Перспективный для применения в теплицах вид: при выпусках в соотношении паразит:вредитель — 1:10 эффективность на огурце составляет 72%, на томатах — 84% (Ахатов, Ижевский, 2004).

Применение энкарзии. Существует несколько методик применения энкарзии в закрытом грунте. Специфика их зависит от защищаемой культуры, технологии ее выращивания и других условий.

При обнаружении тепличной белокрылки в рассадной теплице первый выпуск энкарзии необходимо проводить здесь же за 5–7 дней до посадки растений на постоянное место. Куколок энкарзии раскладывают на растения (или развешивают пакетированный биоматериал) с интервалом 2–3 м из расчета 3–5 особей на 1 м².

При обнаружении вредителя в производственных теплицах после высадки рассады в очаги выпускают паразита в соотношении энтомофаг:вредитель — 1:10 (по личинкам 2-го возраста); или 1:5–1:10–25 (по имаго) в зависимости от культуры и плотности популяции фитофага. Например, из-за опушенности листьев огурца количество выпускаемого паразита на единицу площади должно быть больше, чем на других культурах. Повторные выпуски энкарзии рекомендуют проводить по тем же нормам с 2-недельным интервалом: при этом на огурцах в случае необходимости — вплоть до конца вегетации, на томатах — обычно 4-кратно.

Эретмоцерус — *Eretmocerus mundus* Mercet (сем. Aphelinidae, отр. Hymenoptera). Естественный ареал распространения вида — Южная Европа, Северная Африка и Ближний Восток. Эретмоцерус паразитирует в нескольких видах белокрылок.

Тело самки длиной 0,75 мм, лимонно-желтого цвета, глаза зеленые, глазки красные. Усики 5-члениковые. Самец темно-желтого цве-

та, немного меньше самки. Усики отличаются большим размером булав, а также практически незаметными первыми члениками жгутика.

Цикл индивидуального развития энтомофага включает следующие стадии: яйцо, три личиночных возраста, куколку и взрослую особь. Через две недели после заражения личинка вредителя немного раздувается, становится блестящей, приобретая золотисто-желтый цвет. После формирования в хозяине взрослой особи паразита, она прогрызает круглое отверстие в мумии и выходит наружу. Весь жизненный цикл длится около 14 дней.

Эретмоцерус эремикус — *Eretmocerus eremicus* Rose and Zolnerowich (сем. Aphelinidae, отр. Hymenoptera). Тело самки золотисто-желтого цвета длиной 0,6 мм. Глаза зеленые, усики небольшие. Самцы более крупные (длиной около 0,8 мм), желто-коричневого цвета. Самка откладывает яйца под нимфу белокрылки. Спустя три дня полупрозрачные яйца приобретают коричневый цвет, затем вышедшая из них личинка проникает в нимфу белокрылки. Через две недели мумифицированные особи вредителя становятся желтого цвета (Ахатов, 2016).

В тепличных комбинатах применяют эретмоцерусов импортного производства. В теплицах развешивают карточки с наклеенными мумиями нимф белокрылки со сформировавшимися в них куколками паразита. Профилактические выпуски энтомофага проводят с нормой 15 тыс. особей на 1 га. При обнаружении небольших очагов вредителя эретмоцеруса колонизируют с недельными интервалами не менее трех раз в количестве 30 тыс. особей на гектар (Ахатов, Ижевский, 2004).

Для повышения эффективности биоконтроля белокрылок зарубежные компании-производители энтомоакарифагов предлагают также смеси эретмоцеруса и энкарзии (обычно 1:1).

Эффективными хищниками тепличной и табачной белокрылок являются **многоядные клопы** — макролофус, незидиокорис, дицифус (раздел 3.1.6).

3.1.3. Энтомофаги трипсов

Видовой состав хищных фитосейидных клещей, применяемых в закрытом грунте, достаточно широк. Виды рода *Amblyseius* (*Neoseiulus*) — преимущественно многоядные хищники, питающиеся почти всеми сосущими вредителями в теплицах, однако большинство из них отдает предпочтение трипсам.

Амблисейус маккензи — *Amblyseius mackenziei* Sch. et. Pr. = *Neoseiulus barkeri* Hughes (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Один из первых видов амблисейусов, применявшийся для регуляции численности трипсов в теплицах. Питается яйцами и личинками различных видов трипсов, в том числе табачного и западного цветочного, поедает также паутинных и акаровых (мучных) клещей.

Цикл развития включает фазы яйца, личинки, нимфы 1-го возраста (протонимфа), нимфы 2-го возраста (дейтонимфа) и имаго.

Самки откладывают матово-белые, овальные яйца (длиной 0,14–0,19 мм) по 2–3 шт., прикрепляя их к волоскам с нижней стороны листьев растений. При оптимальных условиях эмбриональное развитие длится около двух дней. Затем из яиц выходит шестиногая полупрозрачная личинка длиной 0,17–0,19 мм, которая не питается и через 1 сут превращается в полупрозрачную, беловатого цвета протонимфу. Нимфы, как и взрослые клещи, имеют четыре пары ног и ведут активный хищнический образ жизни. Протонимфа питается яйцами и личинками 1-го возраста трипсов. Закончив питание, протонимфа приобретает розовую, а затем оранжево-красную окраску. После линьки она превращается в дейтонимфу, которая активно питается личинками трипса. Цвет тела взрослых клещей обычно красноватого оттенка. Длина самцов 0,27–0,29 мм, самок — 0,39–0,40 мм.

Продолжительность жизни имаго составляет 25–30 дней. Амблисейус отличается высокой прожорливостью, уничтожает до 5–8 личинок трипса за одни сут, что превышает плодовитость вредителя.

Оптимальными условиями для развития амблисейуса являются высокие температуры (25–30°C) и влажность воздуха — 80–95%. По данным Ф. А. Сучалкина (1987), развитие хищника от яйца до имаго при температуре 25°C продолжается около 6 сут, а выживаемость составляет 90,9%.

Неосейулус дынный — *Neoseiulus cucumeris* Oud. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Вид питается личинками трипсов 1-го возраста, уничтожает также паутинных клещей. В теплицы попадает с импортным и отечественным биоматериалом. Местный подвид осенью диапаузирует, импортный — не имеет диапаузы.

Амблисейус Свирского — *Amblyseius swirskii* Ath.-Henr. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). В природных условиях обитает в citrusовых насаждениях вдоль прибрежной равнины Израиля, является естественным врагом citrusового ржавого клеща. В 70-х гг. XX в. был интродуцирован в Аджарию на citrusовые культуры в качестве акарифага citrusового клеща. Впоследствии было установле-

но, что амблисейус Свирского является многоядным видом: питается яйцами и личинками 1-го возраста трипсов, яйцами и личинками белокрылок, паутиными клещами, что и послужило его активному использованию в теплицах против комплекса сосущих вредителей.

Взрослые самки грушевидной формы, длиной 0,35 мм, шириной 0,21 мм, самцы меньше самок. Цвет клещей может значительно варьировать от темно-красного до бледно-желтого в зависимости от вида жертвы. Самки откладывают полупрозрачные перламутровые овальной формы яйца на вершине волосков растений. Личинки беловатые, прозрачные с тремя парами ног. Прото- и дейтонимфы темнее личинок, имеют четыре пары ног.

Амблисейус монтдорензис — *Amblyseius montdorensis* = *Tran-seius montdorensis* (Schicha) (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Хищный клещ попадает в теплицы с биоматериалом, поставляемым зарубежными компаниями.

Самка овальной формы, желтоватого или белого цвета, длиной 0,6–0,7 мм, самец меньше. В процессе питания цвет тела меняется в зависимости от вида и окраски жертвы.

Жизненный цикл неосейулюса дынного, амблисейусов Свирского и монтдорензис сходен с циклом развития амблисейуса маккензи. Этих клещей зарубежные компании, производящие биологические средства защиты растений, реализуют на отрубях или на смеси вермикулита и отрубей в виде пакетированного материала или в пластиковых емкостях (Ахатов, 2016).

Применение амблисейусов. Технология применения амблисейусов отработана на примере *A. mackenziei*. Клещ наиболее эффективен для применения на огурце и сладком перце, так как условия их возделывания приближаются к требованиям хищника. Оптимальное соотношение хищник:жертва при выпусках 1:1–1:2. При плотности пять взрослых особей трипса на один лист хищника выпускают в количестве 150–200 шт. на одно растение. При более высокой плотности вредителя соотношение (по самкам) хищник:жертва может составлять 1:5. При понижении температуры в теплице необходимы повторные выпуски энтомофага.

Способы выпуска амблисейусов зависят от технологии возделывания защищаемой культуры и упаковки биоматериала. Кроме непосредственного выпуска энтомофага на листья растений практикуют выпуски хищника в бумажных пакетах, в виде ленты, располагающейся по верхнему ярусу растений и др. Например, в агрофирме «Белая дача» (Московская область) при обнаружении очага трипса в нем

развешивают бумажные пакетики с проделанным выходом хищника на каждое растение, а дальше по теплице — на каждое второе растение. Так, на огурце с февраля по май проводят 6–8 выпусков с расходом 1000–1500 особей хищника на 1 м², что обеспечивает полный и постоянный контроль численности трипсов (Гуменная, 2002). При выращивании растений по гидропонной технологии хищника применяют в рассыпном виде, помещая субстрат, содержащий клещей, на кубик минеральной ваты у основания стебля. Установлено, что клещи могут подниматься по стеблю и шпалере на растения, распределяясь по листьям в поисках жертвы (Анисимов, Доброхотов, 2010).

Клопы рода *Orius* (сем. Anthocoridae, отр. Hemiptera). Представители рода — мелкие (длиной около 2–2,5 мм), овальные, черной или темно-бурой окраски клопы. Тело уплощенное, что позволяет клопу проникать в бутоны между лепестками. Ориусы быстро бегают по растению, хорошо летают. Клопы питаются пылью, растительным соком, трипсами, тлей, белокрылкой, клещами и яйцами чешуекрылых вредителей. Самцы и самки внешне очень схожи, в связи с чем определение видов затруднено.

Продолжительность развития, выживаемость и плодовитость ориусов зависят от условий окружающей среды и характера корма. Живут они обычно 3–4 нед. Самки откладывают 1–3 яйца в день, всего за время жизни — до 130 яиц. При избытке корма клопы уничтожают больше жертв, чем могут непосредственно съесть (Ахатов, Ижевский, 2004). Несмотря на полифагию, в защищенном грунте ориусов используют для регуляции численности трипсов.

***O. laevigatus* Fieb.** В естественных условиях вид обитает в бассейне Средиземного моря. В теплицах используется для биозащиты перца, баклажана и огурца от трипсов.

Длина тела самки 2,0–2,4 мм, самца — 1,4–2 мм, основная окраска черно-бурая, блестящая. Самка откладывает яйца размером 0,4–0,13 мм в растительную ткань. Яйцо почти полностью встроено в ткань растения, на поверхности видна лишь верхняя часть. Вначале яйцо бесцветное, в дальнейшем оно становится молочно-белого цвета. Только что отродившаяся нимфа длиной не более 0,5 мм, прозрачная, желтоватой окраски, с красными глазами. С возрастом нимфы темнеют, особенно на кончике брюшка. У нимф 4–5 возраста появляются зачатки крыльев.

***O. majusculus* Reuter.** Самка длиной 2,7–3,0 мм, самцы мельче. Ноги желто-коричневые. На вершине брюшка с центральной стороны

располагаются 5 пар длинных щетинок. Молодые нимфы желтые с коричневым пятном, нимфы старших возрастов темно-коричневого цвета.

***O. insidiosus* Say.** Самка длиной около 3 мм, надкрылья желто-коричневые, грудь и голова черные, глаза красные.

Ориус черный — *Orius niger* Wolff. Имаго коричнево-черного цвета с серыми пятнами, длиной 2,0–2,3 мм. Переднеспинка трапециевидная, на ее задних и передних краях расположены торчащие большие черные щетинки. Нимфы более темные, чем у других видов, применяющихся в теплицах.

Ориусов набирают в биолaborаториях, субстратом при транспортировке для клопов служит вермикулит или гречневая шелуха (упаковка в пластиковых бутылках) (Ахатов, 2016).

Применение ориусов. Количество выпускаемых особей зависит в основном от защищаемой культуры и плотности популяции трипса. Обычная норма профилактических выпусков — 1–2 клопа на растение или на 1 м²; при высокой численности фитофага норму выпуска увеличивают до 5–10 особей на 1 м² (Ахатов, Ижевский, 2004).

3.1.4. Энтомофаги пасленового минера

Опиус — *Opius pallipes* Forst. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Распространен в Палеарктике повсеместно. Внутренний одиночный специализированный паразит минирующих мух, в том числе пасленового минера.

Длина тела самки 2–3 мм. Усики 25–30-члениковые. Ноги светлоокрашенные. Яйцеклад изогнут книзу или прямой.

Опиус предпочитает заражать личинок 2-го возраста. Самка паразита обследует лист растения и, обнаружив мину, двигается по ее извилинам, совершая частые уколы яйцекладом. Обнаружив личинку вредителя, паразит откладывает в нее яйцо. Развитие яйца, личинки и куколки опиуса происходит в пупарии минера.

Для развития энтомофага благоприятны температура воздуха 25–30°C, влажность воздуха 60%, длина светового дня 16 ч. В этих условиях развитие генерации заканчивается за 10–14 дней, плодовитость самок достигает 70–80 яиц. Соотношение полов 1:1. В природных условиях паразит зимует в фазе куколки в пупарии минера.

Применение опиуса. Разводят энтомофага на томатах и других растениях, заселенных пасленовым минером. Для биологической защиты используют имаго опиуса. При появлении мин с личинками 2–3-го возраста энтомофага выпускают из расчета одна пара на одно

растение. Колонизацию проводят 2–3 раза. Биологическая эффективность паразита оптимальна при соотношении паразит:хозяин — 1:30.

Дакнуза — *Dacnusa sibirica* Tel. (сем. Braconidae, подсем. Alysiinae, отр. Hymenoptera). В России распространена в европейской части, на Кавказе, Среднем Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке. Внутренний паразит пасленового минера и других минирующих мух. Тело имаго длиной 2–3 мм, темной окраски. Ноги желтые, усики 22–24-члениковые.

Самка предпочитает откладывать яйца внутрь тела личинок 1–2-го возрастов. С помощью обоняния она обнаруживает хозяина, прокалывает яйцекладом мину и откладывает в личинку минера яйцо. Личинка фитофага продолжает нормальное развитие и, закончив питание, окукливается. Внутри пупария начинает развиваться личинка паразита, где после завершения развития, она и окукливается.

Преимагинальный период при оптимальных температурах 22–24°C длится около 16 сут. Взрослые особи живут около 1 нед. Соотношение полов в популяции близко 1:1. За сутки одна самка откладывает до 12 яиц, общая плодовитость достигает 93 яиц.

Применение дакнузы. Норма выпуска дакнузы зависит от заселенности листьев личинками минера, эффективность паразита увеличивается при более высокой плотности личинок вредителя.

При высокой численности минера рекомендуется выпускать паразита в теплицу в соотношении одна самка на 10–15 личинок вредителя или 2–30 особей на 10 м², что соответствует расходу 2–3 тыс. особей на 1 га. При появлении в теплицах имаго минера рекомендуется проводить еженедельные выпуски паразита (не менее трех раз). При низкой плотности фитофага и для получения гарантированного высокого эффекта паразита выпускают в повышенной норме — 20 тыс. особей на 1 га. Практикуются также профилактические выпуски дакнузы — 0,1 особи на 1 м² (Ушеков, 2003).

Диглифус — *Diglyphus isaea* Walker. (сем. Eulophidae, отр. Hymenoptera). Эктопаразит минирующих мух и некоторых видов чешуекрылых. Мелкое насекомое (длина тела самки 1,2–2,8 мм, самца — 0,8–1,3 мм), черное, блестящее, с узкими крыльями.

После спаривания самки диглифуса, передвигаясь по извилинам листа, ритмично пронзают яйцекладом его эпидермис. Обнаружив личинку минера (преимущественно старших возрастов), самка наносит жертве несколько укусов. Личинка при этом прекращает питание, парализуется (консервируется на довольно продолжительный период — 8–10 дней, приобретая сначала матовый, а затем коричневый

цвет тела). После поражения жертвы самка диглифуса откладывает яйца в мину группами (по 2–5). Яйцо цилиндрическое, прозрачное, размером 0,1×0,3 мм. Отродившиеся из яиц личинки диглифуса продвигаются к жертве и приступают к питанию.

Завершив питание, личинки окукливаются прямо в мине. В природе диглифус зимует на стадии предкуколки в состоянии диапаузы, не выходя из мины. Куколки светло-зеленые, с красными глазами. Имаго выходят из куколок на поверхность листа.

Оптимальные условия развития диглифуса — 25°C и влажность воздуха 40–60% при 16-часовом световом периоде. Разводят диглифуса на пасленовом минере на растениях томатов и бобов. При 5°C и высокой влажности имаго диглифуса сохраняется до 6 мес.

Применение диглифуса. Колонизацию диглифуса проводят в фазе имаго. Норма выпуска — одна самка на 10–15 личинок минера или 2–30 особей паразита на 10 м² (2–30 тыс. особей на 1 га). Высокий эффект достигается при трехкратной колонизации с интервалом 5–7 дней.

При совместном применении возможны различные сочетания видов. Так, фирма Korperт поставляет паразитов листовых минеров по одному виду либо в смеси. В 100 мл нейтрального субстрата, например, может содержаться: 225 имаго опиуса и 25 имаго диглифуса; 225 взрослых особей дакнузы и 25 особей диглифуса.

При определении сроков колонизации следует учитывать, что дакнуза предпочитает откладывать яйца в личинок младших возрастов, а диглифус — старших. При поражении свыше 50% пупариев минера или при соотношении имаго минеров и паразитов 1:1 выпуски прекращают. В дальнейшем паразиты самостоятельно размножаются и регулируют численность вредителя (Ущеков, 2003).

3.1.5. Энтомофаги тлей

В закрытом грунте зарегистрировано более 30 видов тлей. Большинство из них — полифаги. Видовой состав тлей в конкретных теплицах в значительной мере определяется видом возделываемой культуры. Из естественных врагов тлей в качестве пригодных для применения в защищенном грунте отобраны эффективные хищники и паразиты: галлица-афидимиза, златоглазки, афидиусы, лизифлебус, различные виды божьих коровок, микрокус, макролофус и другие клопы.

Галлица-афидимиза — *Aphidoletes aphidimiza* Rond. (сем. Cecidomyiidae, отр. Diptera). Взрослые особи хищной галлицы внешне напоминают небольших комариков с длинными стройными

ногами. Тело длиной 2,5–3 мм, темно-серого цвета. Крылья с упрощенным жилкованием. Самцы и самки хищной галлицы легко различимы: у самцов усики примерно равны длине тела, своеобразно закручены назад — у самок усики в два раза короче и только немного изогнуты (рис. 3.1).

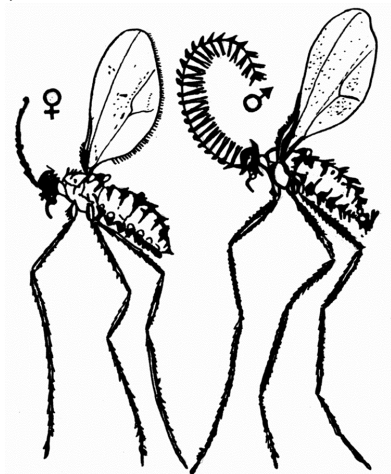


Рис. 3.1. Галлица-афидимиза: самка и самец (слева направо)

Галлицы отличаются высокой степенью избирательности при откладке яиц. С помощью обоняния самки отыскивают колонии тлей, в которые откладывают группами яйца длиной около 0,3 мм желтого или оранжевого цвета. Число отложенных яиц зависит от размера колонии. Хорошо выраженная количественная реакция хищника на плотность популяции жертвы позволяет отнести галлицу-афидимизу к наиболее эффективным афидофагам.

Плодовитость галлицы зависит от температуры и влажности среды, а также от наличия медвяной росы — источника питания имаго. Большую часть яиц самки откладывают в первые 2–4 дня жизни. Общая плодовитость может достигать 150 яиц (в среднем — 30–70). Соотношение полов обычно 1:1. Длительность жизни имаго — 7–10 дней.

Личинки галлицы червеобразные, веретеновидные, безногие, желтой, светло-коричневой или оранжевой окраски, с головной капсулой, окрашенной более интенсивно, чем тело. Личинки афидимизы имеют три возраста. Это олигофаги, могут питаться более чем 60 видами тлей.

Личинки окукливаются в овальных шелковистых коконах коричневого цвета в верхнем слое почвы (глубиной до 1 см). В природных условиях зимует взрослая диапаузирующая личинка в коконе в поверхностном слое почвы и под растительными остатками.

Оптимальные условия развития — умеренные температуры — 24–25°C днем и 16–18°C ночью, относительная влажность воздуха — 80–90%. При таких условиях развитие одной генерации завершается в течение 17–20 дней.

В период высоких дневных температур имаго галлиц концентрируются в затемненных прохладных местах, активность их возрастает в вечерние и ночные часы при понижении температуры.

Применение галлицы. Колонизация афидофага в теплицу осуществляется на стадиях кокона, имаго или личинки 2-го возраста. Нормы выпуска зависят от численности вредителя, от защищаемой культуры и других факторов. Рекомендуется придерживаться следующих соотношений хищник:жертва: при выпуске имаго — 1:2; при раскладке коконов — из расчета 1–2 шт. на 3 тли (на 1 га — 100–500 тыс. коконов) за период вегетации; при колонизации личинок — 1:2–1:5.

Разработан способ предварительного накопления афидимизы непосредственно в производственных теплицах. Вскоре после высадки рассады на постоянное место в теплицах размещают ящики с бобовыми или злаковыми растениями, затем всходы заселяют тлей. Используют виковую, черемухово-злаковую или злаковую тлей, которые не вредят выращиваемым культурам. Через 5–10 дней, когда тля размножится, ящики заселяют галлицами, раскладывая 10–15 коконов на один ящик. Ящики расставляют по теплицам из расчета один на 100 м² площади. Растения в ящиках сохраняются до 70 дней. За это время на них 1–2 раза восстанавливают колонии тлей, уничтожаемых галлицами. За сезон в ящики дважды высевают кормовые культуры. Галлица, быстро размножаясь, формирует разновозрастную популяцию, адаптированную к условиям конкретной теплицы. При появлении на выращиваемых растениях очагов тлей галлицы заселяют колонии вредителя и уничтожают их. Если хищника оказывается недостаточно, необходимо дополнительно внести коконы, размноженные в лаборатории (Ижевский и др., 1999).

Златоглазки (сем. Chrysopidae, отр. Neuroptera). В защищенном грунте против тлей используются следующие виды златоглазок: *Chrysopa carnea*, *Ch. septempunctata*, *Ch. perla*, *Ch. formosa* и др.

Златоглазка обыкновенная — *Chrysopa carnea* Steph. Широко распространена в открытом грунте. В разных географических зонах

она развивается в 1–5 поколениях. Иногда имаго залетает в теплицы из притепличного пространства.

Взрослые особи длиной 12–20 мм, зеленого цвета с коричнево-красной полоской на щеках и желтоватой полоской на дорсальной стороне. Голова маленькая с длинными щетинковидными антеннами, золотистыми блестящими глазами и характерным перламутровым отблеском довольно широких сетчатых крыльев, сложенных в покое кровлеобразно. Размах крыльев — 23–30 мм. Ноги бледно-зеленые с коричневыми лапками.

У златоглазки обыкновенной хищничают только личинки. Взрослые насекомые питаются нектаром и пыльцой, водой и сладкими выделениями тлей. Зимуют во взрослом состоянии в различных постройках. Зимующие особи осенью накапливают жировые резервы, меняют ярко-зеленую окраску тела на коричневую с красными пятнами. В местах зимовки насекомые собираются группами от 2 до 60 особей. Зимуют неполовозрелые самки последнего поколения и предшествующего, которые в данном году уже откладывали яйца.

В конце апреля — начале мая при температурах 12–13°C златоглазки появляются на цветущей растительности. Для созревания яиц самкам необходимо белково-углеводное питание. Яйца созревают на 4–6-й день после начала питания.

У других видов златоглазок хищничают личинки и имаго; зимует предкуколка в коконе в почве или среди опавших листьев и других растительных остатков. Златоглазки активны в сумерках и летят на свет. Яйца златоглазок зеленого цвета, на длинных стебельках. Самки помещают их на растениях в местах, защищенных от прямого солнечного света, а также на почве и других субстратах. Плодовитость самок в среднем составляет 370 яиц, максимальная — более 700.

Отродившиеся личинки через 1–2 ч приступают к поиску добычи. Личинки камподеовидные, темно-серого цвета, имеют хорошо развитые грудные ноги и серповидно-изогнутые челюсти. Личинка 1-го возраста развивается 3–4 дня, 2-го — 5–7 дней и 3-го — лишь три дня. Размер личинки по мере роста увеличивается от 1 мм до 6–8 мм. Развитие куколки длится 8–17 дней, одного поколения — в среднем 52 дня. Более успешно личинки развиваются при смешанном питании тлями и клещами.

Пищевые потребности личинок зависят от возраста: личинка 1-го возраста съедает за 1 ч 25–30 особей жертвы, прожорливость личинок 2-го и 3-го возрастов увеличивается, соответственно, в 2–4 и 6–10 раз.

За период развития личинка в среднем уничтожает 390–1020 тлей или 1600–2800 клещей.

Окукливается личинка в белом с кремовым оттенком рыхлом коконе. Куколка — открытого типа, располагается внутри скрученных листьев или с нижней их стороны либо под корой деревьев.

Применение златоглазки в теплицах. Высокая прожорливость и плодовитость, короткие сроки развития, широкая экологическая пластичность златоглазки обыкновенной послужили основанием для использования ее в теплицах для защиты от тлей, а также других сосущих вредителей, способом сезонной колонизации. Применяют златоглазку на стадии яйца или личинки 2-го возраста. Яйца энтомофага рассеивают на листья среднего яруса растений в соотношении хищник:жертва — 1:1. При этом способе выживает лишь 40% отродившихся из яиц личинок.

Норма выпуска личинок варьирует в зависимости от вида растений и численности тлей и составляет в среднем 100–150 личинок на 1 м². При расчете на плотность тли придерживаются соотношения хищник:жертва 1:5–1:10. Интервалы между выпусками — 7 дней.

Златоглазка семиточечная — *Chrysopa septempunctata* Wesm. Массовое разведение этого вида сложнее и дороже, чем златоглазки обыкновенной. Однако данный вид имеет следующие преимущества: большая эффективность при меньших нормах выпуска, хорошая удерживаемость личинок на растениях (в частности, огурца) и их равномерное распределение по всем ярусам листьев. Личинки не покидают растения до полного уничтожения тлей. Оптимальные условия развития: температура около 30°C и влажность воздуха 50–70%.

Для защиты от бахчевой и других видов тлей личинок златоглазки 7-точечной выпускают в соотношении хищник:жертва 1:50. Выпуски имаго проводят при численности тлей 200–1000 особей на одно растение в соотношении 1:20–1:100, или в среднем 20 особей на одно заселенное вредителем растение.

Златоглазка жемчужная — *Chrysopa perla* L. Многоядный вид с низкой миграционной способностью личинок. В теплицах колонизируют на стадиях личинок или яиц. Личинок 2-го возраста на огурце выпускают в соотношении хищник:жертва 1:5; яйца (3–4-дневные) вносят в теплицы в соотношении 1:1. На листовой салатной капусте против персиковой тли афидофаг эффективен при соотношении хищник:жертва — 1:25 (по личинкам).

Златоглазка красивая — *Chrysopa formosa* Br. Перспективный вид, возможность применения которого изучается. Развитие афидо-

фага проходит в диапазоне температур 14–40°C (оптимум — 20–30°C). Для подавления тлей либо выпускают личинок в соотношении 1:10, либо раскладывают яйца — 1:1.

Златоглазка китайская — *Chrysopa sinica* T. Интродуцирована из тропических районов Китая. Влаголюбивый вид, хорошо переносящий повышенные температуры. Личинки не покидают растения даже при 40°C. Эти свойства позволяют эффективно применять хищника в более низком, чем у других видов златоглазок, соотношении хищник:жертва — 1:20.

Микромус угольчатый — *Micromus angulatus* Steph. (сем. **Hemerobiidae**, отр. **Neuroptera**). В природных условиях обитает в Приморском крае. Взрослые особи светло-коричневой окраски, крылья в размахе до 20 мм, в покое складываются кровлеобразно. Самки откладывают яйца без стебелька. Потенциальная плодовитость — до 2000 яиц на одну самку. Личинки при отрождении светло-желтые, затем темнеют.

Хищничают как личинки, так и имаго. Личинка за период развития уничтожает 80–100 тлей. Имаго кроме животной пищи питаются пылью и нектаром растений. Микромус способен развиваться в широком диапазоне температур 15–35°C (оптимум — 18–25°C) и относительной влажности воздуха 70–90%.

К преимуществам микромуса относятся способность самостоятельно развиваться в теплицах, практически полное отсутствие каннибализма (по сравнению со златоглазками). Личинки хищника могут активно мигрировать в радиусе 10–15 м.

Применение микромуса. Для биоконтроля тлей используют выпуск личинок 1-го и 2-го возрастов и рассев яиц. Соотношение с жертвой при выпуске личинок 1-го возраста — 1:5, личинок 2-го возраста — 1:10–1:20, яиц — 1:3. Рекомендуют несколько повторных выпусков с интервалом 5–7 дней.

Божьи коровки (сем. **Coccinellidae**, отр. **Coleoptera**). Среди огромного количества хищных коровок, уничтожающих тлей и растительноядных клещей, в условиях защищенного грунта применяется несколько видов. Наиболее эффективны в теплицах инородные виды: циклонед, леис и другие, однако возможно использование и некоторых аборигенных видов.

Циклонед — *Cycloneda limbifer* Casey. Тропический бездиапаузный вид, интродуцированный в нашу страну с Кубы.

Имаго длиной 3–4 мм, ярко-красного или вишневого цвета с черной переднеспинкой. Плодовитость самок — 900 яиц. Средняя про-

должительность жизни имаго — 56 дней. Оптимальные условия развития: температура 24–28°C, влажность воздуха 70–80% и 18-часовой световой день.

Хищничают жуки и личинки. В теплицах циклонеду применяют для подавления бахчевой, персиковой, бобовой тлей. Личинок 2–3-го возрастов выпускают на растения в соотношении хищник:жертва — 1:5–1:25 в зависимости от культуры и численности вредителя. Если защищаемая культура — огурец, то выпуск необходимо повторить. На перце и баклажанах достаточен однократный выпуск циклонеды при соотношении хищник:жертва — 1:5.

Леис димидиата — *Leis dimidiata* Fabr. Крупный вид коровок, интродуцированный в Россию из Юго-Восточной Азии. Оптимальная температура для развития — 20–25°C. Плодовитость — до 2000 яиц на 1 самку. Леис рекомендуется применять против персиковой тли путем выпуска личинок 1–2-го возрастов: на перце в соотношении 1:40, на цветочных культурах — 1:200.

Из местных видов против тлей в теплицах можно использовать 7-точечную и изменчивую коровок, пропилю 14-точечную, адалию и гармонию (см. раздел 3.2.1).

Пропиля 14-точечная — *Propylaea quatuordecimpunctata* L. Вид широко распространен в лесной, лесостепной и степной зонах. Наряду с тлями может уничтожать и трипсов. Взрослые жуки способны длительное время размножаться в теплицах. Оптимальные условия развития: температура 24–25°C, относительная влажность воздуха — 70–85%.

В защищенном грунте против бахчевой и оранжерейной тлей выпускают личинок 1–2-го возрастов в соотношении хищник:жертва — 1:10. Лучший результат достигается при 2–3-кратных выпусках с недельными интервалами.

Адалия двуточечная — *Adalia bipunctata* L. Энтомофаг используется в защищенном грунте для подавления бахчевой, персиковой, бобовой, картофельной и других видов тлей, изредка способен залетать в теплицы из природы. Личинок адалии поставляют в теплицы на гречишной шелухе в мешочках (продукт компании Koppert BV).

Паразиты тлей. На различных видах тлей паразитируют представители сем. Braconidae, подсем. Aphidiinae, отр. Hymenoptera.

Афидиины — мелкие насекомые (длиной не более 5 мм). Взрослые особи питаются падью, личинки — внутренние одиночные паразиты тлей. Тело заселенной тли вздувается, приобретает сферическую форму, меняет окраску и мумифицируется, оставаясь в большинстве случаев прикрепленным к листу коконом паразита.

Преимагинальный период, проходящий в теле хозяина, включает яйцо, личинок четырех возрастов, предкуколку и куколку. Вылет имаго происходит через круглое летное отверстие в мумии хозяина.

В биологической защите тепличных растений от тлей используют представителей родов: *Aphidius*, *Lysiphlebus*, *Praon*.

Афидиус матрикария — *Aphidius matricariae* Hal. Паразитирует более чем на 40 видах тлей. Наиболее предпочитаемый вид — персиковая тля.

Тело имаго афидиуса длиной около 2 мм, с короткой грудью и удлинённым стебельчатым брюшком, крылья дымчатые, голова и грудь темно-коричневые. Хорошо летает, самка способна обнаружить тлю на расстоянии до 80 см. Плодовитость — до 300 яиц. Паразит наиболее активен в утренние и послеполуденные часы. Афидиус откладывает яйца в тело тлей, предпочитая личинок 2–4-го возрастов.

Оптимальные условия развития паразита: температура 25°C, относительная влажность воздуха 70–80%.

Афидиус колемани — *Aphidius colemani* Vier. В природе вид распространен на Кавказе, в Средней Азии, в Средиземноморье, Японии, Индии. Один из самых популярных видов афидиин, которого производят практически во всех специализированных биолaborаториях. В теплицах применяется для контроля численности бахчевой, персиковой и обыкновенной картофельной тлей.

Самка длиной 1,8–2,1 мм. Тело стройное, с черной грудью, коричневым брюшком и желто-коричневыми ногами. Усики самок 15–16-члениковые, у самцов количество члеников больше. Мумифицированная афидиусом колемани тля приобретает золотисто-коричневый цвет.

Афидиус эрви — *Aphidius ervi* Hal. Эффективный паразит различных видов тлей, в том числе в защищенном грунте. Самка длиной до 4 мм, самец немного меньше. Тело черно-коричневое, ноги желто-коричневые. Усики самки 17–19-члениковые, коричневые; у самца количество члеников больше.

Применение афидиусов. Часто в теплицах заражение тлей происходит самостоятельно при проникновении паразита из природных условий, но процент паразитированных тлей при этом невысокий. При использовании *A. matricariae* целесообразны профилактические выпуски афидофага: на молодые растения в 50–60 точках теплицы размещают по 20–40 мумий паразита. При выпусках паразита в обнаруженные очаги вредителя необходимо придерживаться соотношения паразит:хозяин — 1:10–1:15. Рекомендуется 3–5-кратный выпуск афи-

диуса. Годовая норма колонизации на томатах, перцах и баклажанах против персиковой тли — не выше 100 тыс. особей на 1 га.

A. colemani колонизируют с недельными интервалами по 5000 особей на 1 га не менее трех раз подряд. При высокой плотности заселения растений тлями рекомендуется при той же норме сократить интервалы между выпусками до трех дней и выпуски проводить в течение шести недель (Ахатов, Ижевский, 2004).

Род *Lysiphlebus*. На территории России и сопредельных стран обитает несколько видов этого рода, некоторых из них используют для контроля численности тлей в теплицах.

Лизифлебус бобовидный — *Lysiphlebus fabarum* Marsh. Широко распространенный палеарктический вид. Паразит многих видов тлей. Предпочитает заражать свободноживущих тлей в плотных колониях. В закрытом грунте используют против обыкновенной картофельной и бахчевой тлей.

Имаго длиной 1,2–2 мм. Тело, усики и ноги черного или коричневого цвета. Усики длинные. Самки обладают хорошей поисковой способностью. Максимальная плодовитость — 150 яиц.

Оптимальные температуры для развития лизифлебуса 22–24°C, относительная влажность воздуха — 65–70% и 16-часовой световой день. Развитие генерации длится 8–9 дней. При развитии без диапаузы паразиты дают за год до 20 поколений.

***Lysiphlebus testaceipes* Cresson.** Эффективный биологический агент для контроля различных видов тлей. Интродуцирован из Америки.

Самка длиной 1,5–2 мм. Голова и усики (11–13-члениковые) черные или черно-коричневые. Грудь черная, гладкая, блестящая. Крылья прозрачные. Брюшко черное или черно-коричневое. При оптимальных условиях температуры 22–25°C продолжительность преимагинального развития составляет 11–12 дней. Имаго живут 3–4 дня.

L. testaceipes обычно заражает бахчевую тлю на стадии личинки 2–3-го возрастов, реже — нимфы и взрослой особи.

Применение лизифлебусов. В теплицы неоднократно колонизируют мумии *L. fabarum* в соотношении паразит:хозяин — 1:5–1:20 с интервалом 5–7 дней. Рекомендуемая норма выпуска *L. testaceipes* против бахчевой тли — 50 тыс. особей на 1 га. Для повышения эффективности паразитов целесообразно использовать их в сочетании разных видов.

Праон — *Praon volucre* Hal. (раздел 3.2.1). Вид залетает в теплицы из притепличного пространства и довольно эффективно сдерживает размножение картофельных тлей на томате и огурце. В по-

следние годы праона стали размножать и выпускать в теплицы в смеси с другими паразитами тлей (Ахатов, 2016).

3.1.6. Многоядные энтомофаги в теплицах

Для биологической защиты растений в мире используют 6 видов слепняков из родов *Macrolophus* и *Dicyphus* (сем. *Miridae*, отр. *Hemiptera*). В России на овощных культурах применяют в основном *Macrolophus pygmaeus* = *Macrolophus nubilis* (Пазюк, 2010).

Макролофус — *Macrolophus pygmaeus* Rambur = *Macrolophus nubilis* H.S. Уничтожает все виды сосущих вредителей в закрытом грунте (белокрылка, тли, трипсы, паутинный клещ). Рекомендован для подавления белокрылки и тлей.

Тело взрослого клопа длиной 2,7–4,5 мм, продолговатое, опущенное, светло-зеленого цвета. Самки с хорошо заметным яйцекладом, расположенным вдоль брюшка. Они откладывают яйца в жилки и черешки на нижней стороне листовой пластинки. Яйцо немного изогнутой кубышковидной формы, окраска от желтовато-зеленой до серовато-желтой. Плодовитость — 70–80 яиц. Личинки имеют пять или шесть возрастов. В природе макролофус зимует на стадии личинки 3-го возраста под розетками листьев. Продолжительность жизни имаго в среднем 30 дней. Развитие одной генерации длится 37–43 дня.

Клоп способен развиваться в широких диапазонах температур — 13–40°C и относительной влажности воздуха 65–95% (оптимум соответственно — 25–27°C и 75–85%).

Хищничают имаго и личинки. Клопы активно отыскивают свою добычу, прокалывают хоботком и высасывают содержимое, оставляя от жертв только пустые оболочки. Наиболее активны в питании личинки 4–5-го возрастов. За сутки одна особь может уничтожить до 30–40 тлей. Однако при отсутствии животной пищи клопы переходят на растительную (питаются соком растений).

Применение макролофуса. Макролофуса можно применять двумя способами: во-первых, выпускать в порядке профилактики до появления вредителей из расчета пять взрослых особей на 1 м² и 10–15 личинок на одно растение; во-вторых, при появлении вредителей — против тлей норма выпуска должна соответствовать соотношению хищник:жертва — 1:5, против белокрылки — 1:10. На растениях огурца против белокрылки и тлей хищника выпускают из расчета 400–500 тыс. особей на 1 га. Для поддержания в теплице хищника, когда его выпускают в качестве профилактики или когда плотность основных его жертв сократилась, прибегают к искусственной его подкорм-

ке. Для этого на растения в небольших количествах рассыпают яйца зерновой моли или мельничной огневки (Ахатов, Ижевский, 2004).

При одновременном развитии на тепличных растениях белокрылки, тлей и паутинного клеща макролофуса целесообразно использовать в сочетании с фитосейулюсом, а при появлении табачного трипса — дополнять выпусками амблисейуса маккензи. Не рекомендуется применять макролофуса с энкарзией.

Незидиокорис — *Nesidiocoris tenuis* Reut. Вид апробирован в биоконтроле сосущих вредителей в странах Средиземноморья, Индии и на Кубе.

Взрослые клопы длиной 5–6 мм, ярко-зеленого цвета. На крыльях и переднегруди небольшие черные пятна. Усики темно-серые или коричневатые. У взрослых особей жилки затемненные. Самки откладывают яйца в жилки листьев, они незаметны невооруженным глазом. Личинки — светло-зеленые, нимфы длиной от 1 до 4 мм, по мере взросления становятся желто-зелеными, глаза — красные.

Клопы обычно находятся на нижней стороне листьев или в точках роста растений. Потревоженные, они быстро убегают и прячутся в складках листьев.

Прожорливость самок незидиокориса достигает 210 личинок белокрылки за одни сутки. Биологическая эффективность *N. tenuis* в подавлении белокрылки на культуре томата и огурца составляет 90–97% (Пазюк, 2010).

3.2. Основные энтомофаги и акарифаги вредителей в открытом грунте

3.2.1. Энтомофаги вредителей зерновых культур

Зерновые культуры наиболее распространены в структуре посевных площадей России. Основные вредители зерновых культур — серая зерновая совка, клоп-вредная черепашка, хлебные пилильщики, хлебная жужелица, злаковые мухи (шведская и яровая), злаковые тли, пшеничный трипс и другие.

Энтомофаги серой зерновой совки. У серой зерновой совки выявлено около 40 видов энтомофагов. Наиболее распространены лиссонота, диадегма, нетелия, изомера.

Лиссонота (менискус) — *Lissonota nitida* Grav. = *Meniscus agnatus* (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Специализированный паразит зерновой совки. Длина тела взрослого насекомого составляет

9–13 мм. Голова и грудь черные с желтыми пятнами, брюшко черного или бурого цвета, ноги почти полностью красные (рис. 3.2а).

Зимует в фазе личинки 2-го возраста в гусенице совки последнего возраста. Весной личинка паразита, как и хозяин, начинает интенсивно питаться. Развитие личинки заканчивается в конце мая — начале июня. В 4-м возрасте она покидает хозяина, оставляя от него лишь наружные покровы. Окукливается в почве в коконе овальной формы с тонкой пергаментной оболочкой темно-желтого или коричневого цвета.

Вылет имаго лиссоноты происходит в 3-й декаде июня одновременно с вылетом совки в фазу массового колошения злаков. Дополнительное питание самок на цветках молочая, гулявника и других растений повышает плодовитость с 80 до 250 яиц и на 1–2 мес. удлиняет период откладки яиц и продолжительность жизни. Самки откладывают яйца в тело гусениц 1–4-го возрастов, предпочитая 2-го, находящихся в колосе. Лиссонота способна отыскивать гусениц при низкой их численности. В гусеницу самка откладывает обычно 1 яйцо, иногда — 4–5, однако выживает только одна личинка паразита.

На пшенице менискус заселяет гусениц с конца июля до середины августа. Заселенность гусениц паразитом 20–80%.

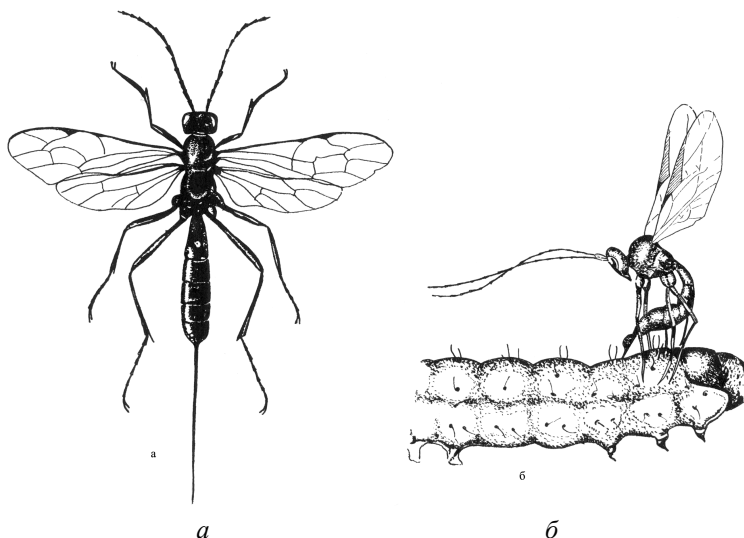


Рис. 3.2. Паразиты совок (по И. Шевыреву, 1912):
а — самка лиссоноты, б — самка нетелии откладывает
яйцо на гусеницу.

Диадегма — *Diadegma crassicornis* Grav. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Длина тела взрослого наездника 8–9 мм, 2–4-й тергиты брюшка и ноги красные, тазики черные.

Зимует куколка в войлочном коконе овальной формы светло-серого цвета в почве или на стерне. В первой половине лета развивается на других чешуекрылых, во второй — на гусеницах зерновой совки. В последнем случае развивается в двух поколениях: 1-е — на гусеницах 1–4-го возрастов; 2-е — на гусеницах 4–6-го возрастов. Заселяет 4–10% гусениц.

Нетелия (панискус) — *Netelia fuscicornis* Holmgr. = *Paniscus gracilipes* Thoms. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Эктопаразит серой зерновой и многих других видов совок (может развиваться на озимой, восклицательной, хлопковой, совке-гамме и некоторых видах пядениц). Тело наездника целиком красно-желтое, длиной 10–17 мм.

Зимуют личинки в плотном черном коконе в почве. Вылет имаго происходит в начале июня. Самки заражают открытоживущих гусениц, откладывая яйца обычно сбоку на грудные сегменты и прочно прикрепляя его с помощью стебелька к телу хозяина (рис. 3.2б). Личинка отрождается сразу же после откладки яйца. Первое поколение паразита развивается за счет подгрызающих совок и пядениц. Самки 2-го поколения заселяют гусениц 5–8-го возрастов зерновой совки. Гусеницы с личинками паразитов уходят в почву, делают колыбельку, где происходит развитие нетелии.

Изомера — *Isomera cinerascens* Rd. (сем. Tachinidae, отр. Diptera). Широкий олигофаг. Тело мухи длиной 11–12 мм, брюшко черное с широкими перевязями светло-серого налета в передней половине 3–5-го тергитов. Самки откладывают черные блестящие яйца в форме гречишного зерна на растения злаков. Яйца с плотным хорионом сохраняют жизнеспособность до 1,5–2 мес. после откладки. Гусеницы заглатывают яйца во время питания. Зимуют молодые личинки, развитие которых продолжается весной в теле гусениц, а затем и в теле куколок зерновой совки. Здесь же они окукливаются, образуя пупарий. Изомеры вылетают во второй половине лета и нуждаются в дополнительном питании нектаром цветков. Летнее поколение мухи развивается на люцерновой, отличной, огородной совках. Зараженность изомерой куколок серой зерновой совки составляет 31–75%.

Паразитов гусениц серой зерновой совки не выпускают специально, однако при определенных условиях их активизация может приводить к подавлению численности вредителя.

Энтомофаги клопов-черепашек. Отмечено около 150 видов членистоногих, которые могут питаться клопами-черепашками на разных фазах их развития.

Из многоядных хищников наибольшее значение имеют жукелицы родов *Bembidion*, *Harpalus*, *Amara*, *Pterostichus*, которые питаются клопами во всех фазах развития. Личинок младших возрастов уничтожают муравьи. Яйцами и личинками питаются личинки златоглазок, клопы-охотники, жуки-малашки, пауки, нематоды из семейства мермитид. До 18–25% численность клопов снижается в местах зимовок за счет крупных жукелиц, жуков-стафилинид, муравьев и других хищников. Большое количество клопов поедают птицы, особенно перелетные.

Численность популяции клопов значительно снижается также благодаря паразитам, заражающим яйца и имаго. В качестве паразитов яиц черепашек отмечены 13 видов теленомин.

Теленомины (сем. Scelionidae, отр. Hymenoptera). Распространены по всему ареалу вредной черепашки. Наиболее сильно заражают яйца клопов **триссолюкус большой** (*Trissolcus grandis* Thoms.) и **теленомус зеленый** (*Telenomus chloropus* Thoms.) (рис. 3.3).

Кроме основного хозяина (вредной черепашки) теленомины паразитируют на яйцах 40 видов клопов-щитников и других семейств. Дополнительными хозяевами служат ягодный, полосатый, остроголовый, остроплечий и другие клопы-щитники.

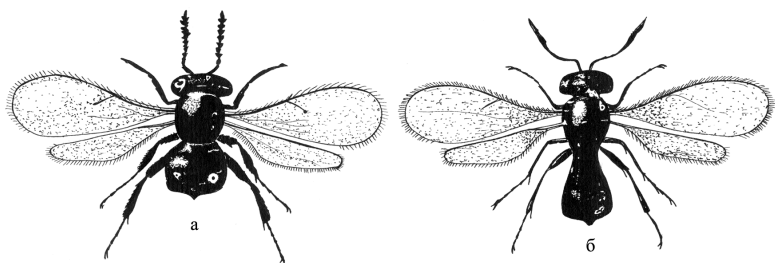


Рис. 3.3. Паразиты яиц вредной черепашки
(по В. А. Гряпицыну и др., 1982):
a — триссолюкус, *б* — теленомус.

Зимуют взрослые оплодотворенные самки теленомин под отстающей корой деревьев с северной стороны, на сухих опушенных листьях в развилках кустарников, на полях в пожнивных остатках кукурузы, подсолнечника и других культур. Вылет и заселение полей происходит раньше откладки яиц черепашкой. Самки проходят до-

полнительное питание на цветущей растительности и живут до 1,5 мес. Откладывают яйца по одному на каждое яйцо клопов, в первую очередь на яйца с наименее развитым зародышем. Плодовитость у триссолкуса большого в среднем 60 яиц, максимальное количество яиц, откладываемых самкой, — 125–150. Продолжительность развития 14,5–31 день. За одну генерацию черепашки теленомины дают три поколения. Отрицательное влияние на плодовитость оказывают отклонения температур от оптимума. При разнице в температуре с оптимумом в 2–3°C снижается плодовитость самок более чем в 2 раза. Во второй половине лета теленомины живут за счет яиц дополнительных хозяев на полях кукурузы, проса, подсолнечника и других культур.

Заражение яиц вредной черепашки теленоминами колеблется от 10–30 до 90–95% при благоприятных условиях.

В Краснодарском крае выявлена закономерность неравномерного пространственного распределения видов теленомин на посевах озимой пшеницы в зависимости от густоты стеблестоя. При оптимальной густоте стеблестоя (450–550 колосьев на 1 м²) создаются оптимальные условия для размножения гигрофильного вида *T. chloropus*, а на изреженных посевах (280–330 колосьев на 1 м²) доминирующее положение занимают более теплолюбивые яйцепаразиты рода *Trissolcus* — *Tr. grandis* Thoms., *Tr. simoni* Mayr. (Ширинян, 2013).

Во ВНИИБЗР разработан оригинальный технологический регламент на массовое воспроизводство паразитов-яйцеедов вредной черепашки в природных экосистемах с помощью специальных кайромонно-кормовых площадок, обеспечивающих оптимальные условия для привлечения и размножения теленомусов, что обеспечивает заражение ими 60–75% яиц вредителя (Надыкта и др., 2013).

МУХИ ФАЗИИ (сем. Tachinidae, отр. Diptera). Паразиты взрослых клопов. Наиболее многочисленны и постоянно встречаются фазии золотистая и серая.

Золотистая фазия — *Clytiomyia helluo* F. Широко распространена. Муха длиной 5 мм. Крылья неширокие, без темных перевязей. Брюшко и грудь в золотом налете.

Зимуют личинки 2-го возраста в теле диапаузирующих клопов. Окукливаются весной в почве через неделю после заселения клопами полей. Самки начинают откладку яиц вскоре после вылета. Потенциальная плодовитость — 120–140 яиц. Более успешному созреванию яиц у самок способствует их питание нектаром цветков молочая, кориандра, гречихи, аниса, капустовых и некоторых зонтичных. Период от-

кладки яиц длится с начала — середины мая до начала — середины июня. Яйца прикрепляются на глаза или на вентральную сторону груди и брюшка клопов. Яйца хорошо заметны. Отрождающаяся личинка внедряется в полость тела хозяина и питается гемолимфой и жировым телом, в результате чего происходит разрушение генеративной системы и кастрация хозяина. Личинки 1-го поколения фазии покидают тело хозяина для окукливания в почве незадолго до появления личинок черепашки 4–5-го возрастов. Взрослые мухи следующего поколения вылетают во второй половине июня, перед началом окрыления черепашки. Первое поколение развивается 30–40 дней.

Золотистая фазия предпочитает заражать взрослых молодых клопов, но может откладывать яйца на личинок старших возрастов. Зараженность клопов золотистой фазией на посевах озимой пшеницы, граничащих с нектароносами, может достигать 48–79%, на удаленных от них полях — 22–38%. Эффективность летнего поколения фазии резко сокращается при ранней уборке хлеба.

Серая фазия — *Alophora subcoleopterata* L. Заражает исключительно взрослых клопов. Самка откладывает яйца в крыловые мышцы клопов. На полях развивается в одном поколении. Зимуют в почве пупарии. Взрослые мухи вылетают в апреле и заражают черепашку до ее перелета на поля (1-е поколение паразита). Предпочитает заражать физиологически полноценных особей. Яйца не оказывают угнетающее воздействие на клопов, что позволяет им перелетать на расстояние 70 км от мест зимовки. На полях развитие фазии от личинки до окукливания длится 34–58 дней. На посевах пшеницы мухи серой фазии заражают уже закончивших питание клопов нового поколения. Зараженность вредной черепашки энтомофагом осенью в местах зимовки может достигать 40–50%.

Природные популяции энтомофагов вредной черепашки эффективно сдерживают численность фитофага, в связи с этим для них разработаны критерии эффективности (см. раздел 2.1.1).

Энтомофаги подгрызающих совков. Из подгрызающих совков наибольшее значение имеет озимая. Паразитирующие на подгрызающих совках виды — полифаги и широкие олигофаги. К ним относятся паразиты яиц, гусениц и куколок.

Трихограмма (*Trichogramma evanescens* Westw., *T. pintoi* Vog., сем. Trichogrammatidae, отр. Hymenoptera) (рис. 3.4).

Виды трихограмм ведут приземный образ жизни и перемещаются по почве и растениям, делая короткие перелеты; заселяют низкорослые растения; на кукурузе концентрируются преимущественно

в нижней части растения; заражают вредителей полевых и овощных культур.

Самки откладывают яйца в яйца хозяина. В яйцах совок развивается по 2–4 личинки паразита. При перезаражении яиц хозяина они сморщиваются и засыхают либо из них отрождаются недоразвитые особи. Вследствие интенсивного питания в конце 3-го возраста личинка приобретает пузыревидную форму. Перед переходом паразита в предкулку зараженное яйцо чернеет. Окукливается трихограмма внутри яйца хозяина. Самцы вылетают раньше самок. У всех видов трихограмм в потомстве преобладают самки. Для трихограмм характерным является *аррентотокический партеногенез* (партеногенез, при котором неоплодотворенное яйцо развивается в самца, а оплодотворенное в самку). За время существования одного поколения хозяина паразит развивает не менее двух поколений. Зимует трихограмма в состоянии диапаузы в яйцах совок (гаммы, ипсилон, сумеречной), репной белянки на полях озимой пшеницы, капусты и др. Морозы ниже -20°C и частые оттепели вызывают гибель части зимующего запаса паразита.

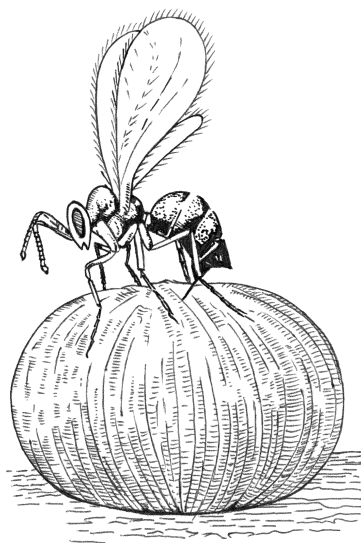


Рис. 3.4. Трихограмма на яйце хозяина (по Н. Ф. Мейеру, 1940)

Как и все полифаги, трихограммы недостаточно приспособлены к хозяевам (нет сопряженности в развитии). Случаи подавления природными популяциями трихограммы озимой совки очень редки, в среднем яйца вредителя в полевых условиях заселяются на 1–10%, реже — на 30%. Поэтому трихограмму разводят искусственно и применяют массированные выпуски энтомофага в период откладки яиц вредителями.

Применение трихограммы. Трихограмма — наиболее значимый энтомофаг, применяемый в открытом грунте для биологической защиты во всем мире. Проведено районирование зон эффективного применения трихограммы на основе климатической характеристики и экологической оценки внутривидовых форм паразита. Условно выделены зоны постоянной эффективности, неустойчивой эффективности и ограниченного применения. *Зона постоянной эффективности* охватывает в России центрально-черноземные области (кроме севера Воронежской) и Северный Кавказ. В этой зоне гидротермический коэффициент (ГТК) за период откладки яиц совками варьирует в пределах 0,9–1,2, из 10 лет 8–9 благоприятны для применения и эффективность местных форм трихограммы варьирует от 60 до 90%.

В зоне постоянной эффективности выпуск трихограммы на озимые культуры проводят в два срока: в начале откладки яиц вредителем из расчета 30 тыс. самок на 1 га и во время массовой откладки яиц. При плотности яиц вредителя свыше 25–30 на 1 м² норму выпуска увеличивают с учетом соотношения паразита и хозяина 1:10.

Зона неустойчивой эффективности охватывает районы, где не хватает тепла (ГТК 1,3–1,5), отмечается либо избыток влаги, либо недостаток осадков. Это юг Нечерноземной зоны, Среднее Поволжье. Здесь только 6–7 лет из 10 бывают благоприятными для применения яйцееда.

Зона ограниченного применения характеризуется неблагоприятными климатическими условиями (юг Поволжья, север Нечерноземья, Сибирь).

В зонах неустойчивой эффективности и ограниченного применения используют способ массированных выпусков энтомофага: 5–6 раз с интервалом 4–5 дней. Первый выпуск осуществляют в начале откладки яиц вредителями из расчета 30 тыс. самок на 1 га, на паровых полях под озимые культуры — не менее 10 тыс. самок на 1 га; при последующих — норму выпуска устанавливают с учетом плотности яиц вредителя. Так, при заселенности посевов вредителем до

10 яиц на 1 м² необходимо соблюдать соотношение паразит:хозяин — 1:3–5, до 20 и более яиц на 1 м² — 1:10.

Для расселения используют паразитированные трихограммой яйца зерновой моли (за 0,5–1 сутки до отрождения имаго). Выпуск трихограммы проводят в утренние или вечерние часы. В первые годы использования энтомофага расселение проводили вручную, раскладывая его через определенные отрезки пути. В настоящее время разработаны различные средства механизации для применения трихограммы:

- расселение с помощью штангового опрыскивателя (опрыскивание водной суспензией яиц зерновой моли, зараженных трихограммой);

- расселение в сухом виде с помощью дозаторов сыпучих материалов, которые крепятся на трактор;

- расселение капсул (бумажных или желатиновых) с яйцеедом с помощью малой авиации или дельтапланов и др.

Трихограмму расселяют в хозяйствах очаговым или сплошным способом. При очаговом расселении трихограмму вносят в 200–800 точках на 1 га. Однако более распространено сплошное расселение, поскольку трихограмма не способна перелетать на большие расстояния.

Для эффективного расселения и сохранения энтомофага предложены капсулы из бумаги, желатины, алюминиевой фольги и др., в которые помещают яйца ситотроги, зараженные трихограммой. В капсулах трихограмма защищена как от хищников, так и от неблагоприятных погодных условий. Из капсул она выходит постепенно, по мере отрождения. Обычно отрождение завершается за 3–4 суток, после чего выпуски повторяют.

Трихограмма — один из первых биоагентов, нашедший широкое применение в открытом грунте против комплекса чешуекрылых на зерновых, зернобобовых, технических, овощных и других культурах на протяжении длительного времени. Ее разведению и применению уделялось повышенное внимание. Для производства трихограммы в нашей стране была создана сеть механизированных биофабрик и биолaborаторий. Однако в конце XX в. объемы наработки и применения этого энтомофага резко сократились, что обусловлено в первую очередь прекращением государственного финансирования этих предприятий и финансовыми трудностями самих хозяйств, оказавшихся не в состоянии закупать биоагент, а также ряда других причин. Снижение масштабов применения трихограммы неизбежно ведет к увеличению численности и вредоносности таких массовых вредителей, как озимая и другие подгрызающие совки, комплекс листогры-

зущих совок, кукурузного и лугового мотыльков, листоверток в садах (Воронин, Сорокина, 2002). Воссоздание индустриальной базы по массовому разведению трихограммы (и других энтомофагов) с учетом новых научных разработок в этой области необходимо для усиления роли биологической защиты растений.

Определенную роль в регуляции численности вредителей зерновых культур играют энтомофаги, для которых критерии эффективности не рассчитаны.

Банхус серповидный — *Banchus falcatorius* F. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Паразитирует на озимой, воскликательной и капустной совках. Распространен на севере ареала озимой совки. Имаго вылетает одновременно с озимой совкой и концентрируется на посевах клевера, семенниках моркови, лука, укропа, других зонтичных, питаясь нектаром. Самки откладывают яйца в гусениц 1–3-го возрастов, иногда до 15 яиц в каждую, но выживает лишь одна личинка. Личинки паразита завершают развитие в гусеницах последнего возраста. Взрослая личинка покидает хозяина, образует в почве плотный кокон, в нем и зимует. Максимальная заселенность гусениц озимой совки достигает 37%.

Ктенихневмон — *Ctenichneumon panceri* Wesm. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Распространен повсеместно, кроме Сибири и Приморья. Паразитирует на озимой, хлопковой совках и карадрине. Зимуют личинки младших возрастов в гусеницах совок в почве. В Средней Азии массовый вылет паразита отмечается в середине апреля, в это время самки заражают взрослых гусениц совки на полях люцерны. Самки откладывают яйца в гусениц подгрызающих совок 4-го, реже 5–6-го возрастов. Развитие личинки заканчивается в куколке совки. До окукливания хозяина личинка паразита слабо питается и медленно развивается. Процессы питания и развития усиливаются в куколке хозяина, в которой он и окукливается. Развитие летнего поколения проходит на полях хлопчатника. Заселенность куколок совок паразитом достигает 24–31%.

Апантелес Теленги — *Apanteles telengai* Tob. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Внутренний групповой паразит озимой и других подгрызающих совок. Чаше встречается в Узбекистане. Зимуют личинки 1–2-го возрастов в гусеницах старших возрастов озимой совки в почве, обычно на полях люцерны. Имаго вылетают в мае, откладывают яйца в гусениц младших и средних возрастов озимой совки на полях хлопчатника. Плодовитость самок достигает 500 яиц. В одной гусенице развивается в среднем 40–55 личинок паразита. Закончив

питание, личинки выходят из находящейся в почве гусеницы. Каждая плетет белый шелковистый кокон, там и окукливается. Развитие апантелеса в зависимости от температуры длится 17–32 дня.

С хлопчатника апантелес переселяется на овощебахчевые культуры, а затем на люцерну, заселяя гусениц 2-го поколения. За сезон развивается 6–7 генераций.

Микроплитис — *Microplitis spectabilis* Hal. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Групповой паразит озимой совки на хлопчатнике. В Узбекистане занимает второе место по эффективности после апантелеса Теленги. Имеет сходный с предыдущим видом годичный цикл развития, характеризующийся последовательной сменой стадий в течение сезона. Плодовитость самки до 400 яиц, за сезон развивается 5–6 поколений.

Имаго микроплитиса встречаются на протяжении почти всего вегетационного периода и в различных экологических стадиях. Эти паразиты заселяют предпочитаемые озимой совкой поля с молодыми растениями. Им, как и хозяину, присуща последовательная смена стадий в течение сезона.

Пелетнерия — *Peletieria nigricornis* Mg. (сем. Tachinidae, отр. Diptera). Распространена в северных частях ареала озимой совки. Зимуют личинки 2-го возраста в теле взрослых гусениц вредителя. Весной заканчивают развитие и окукливаются в пупарии внутри наружных покровов погибшей гусеницы. Имаго вылетают в первой половине июля. В течение 10–15 дней дополнительно питаются на зонтичных культурах, семенниках лука. Самки живородящие, размещают личинок на лебеде, вьюнке и других растениях или на почве вблизи мест скопления гусениц озимой совки. Личинки проникают в полость тела и задним концом прикрепляются к покровам гусеницы. Заселяют около 10% гусениц совок.

Энтомофаги злаковых мух. Из естественных врагов гессенской мухи известны более 40 видов, шведских мух — 19.

Платигастер — *Platygaster hiemalis* Forb. (сем. Platygasteridae, отр. Hymenoptera). Паразит яиц и личинок гессенской мухи. Развивается за сезон в трех поколениях. Зимуют взрослые личинки в пупариях вредителя. Имаго вылетают во второй половине массовой откладки яиц гессенской мухой. При питании нектаром цветков продолжительность жизни самок увеличивается в среднем с 4,2 до 6 дней. Самки заселяют яйца и отрождающихся личинок мухи. За один прием самка паразита откладывает 1–8 яиц. Потенциальная плодовитость — до 3 тыс. яиц. Развитие паразита происходит в ли-

чинке и далее в пупарии хозяина. В одной пупарии паразитирует 3–11 личинок энтомофага.

Платигастер постоянно присутствует на посевах злаков. Заселенность гессенской мухи личинками паразита достигает 20–40% (Алехин, Юдина, 1998).

Трихацис — *Trichacis tristis* Nees. (сем. *Platygastridae*, отр. *Hymenoptera*). Паразит яиц и личинок гессенской мухи. Биология изучена недостаточно. Предположительно зимуют взрослые самки, заселяющие яйца и отродившихся личинок весеннего и летнего поколений вредителя. Личинки паразита могут впадать в летнюю диапаузу. В одной личинке хозяина развивается одна личинка паразита. За сезон развивается одно поколение. Заселенность гессенской мухи в отдельные годы достигает 15–20%.

Трихомалус — *Trichomalus cristatus* Foerst. (сем. *Pteromalidae*, отр. *Hymenoptera*). Наиболее эффективный паразит шведских мух. Зимуют личинки в теле личинок вредителя. Самки вылетают весной с частью сформировавшихся яиц и после спаривания начинают их откладку. Для нормального развития яиц самкам необходимо дополнительное питание, которое они проходят на цветках осота, бодяка, люцерны и сорняков из семейства капустовых и зонтичных. В одну личинку самка может отложить до 20 яиц, но заканчивает развитие одна личинка. За сезон развивается 2–3 поколения паразита. По данным Л. Н. Чукановой (1975), в Новосибирской и Томской областях трихомалус заселяет до 51,3% особей шведских мух.

Роптромерис — *Rhoptromeris heptoma* Htg. (сем. *Eucoliidae*, отр. *Hymenoptera*). Паразит личинок шведских мух. Зимуют личинки в теле взрослых личинок вредителя. Окукливаются в пупариях хозяина, из которых через 2–3 дня вылетают взрослые паразиты. Потенциальная плодовитость самок при наличии углеводного питания — 63–69 яиц, продолжительность жизни — до 73 дней. Самки откладывают яйца в личинок шведских мух 1–2-го возрастов. В первый период после отрождения личинки паразита питаются гемолимфой хозяина, после окукливания мух переходят на питание куколкой. К моменту окукливания почти полностью уничтожают тело хозяина. В природных условиях развитие одной генерации паразита продолжается 35–66 дней. Заселяет до 4,9% личинок шведских мух.

В условиях Западной Сибири роптромерис развивается в трех поколениях. В первой половине сезона более многочислен на посевах яровых злаков, в конце лета мигрирует на посевы озимых злаков и многолетних злаковых трав и здесь же зимует (Чуканова, 1974).

Энтомофаги хлебных пилильщиков. Известно несколько видов пяти семейств перепончатокрылых паразитов хлебных пилильщиков. Хорошо изучен паразит коллирия.

Коллирия — *Colliria coxator* Vill. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Специализированный паразит яиц и личинок хлебного пилильщика, развивается с ним синхронно. Предположительно зимуют личинки 4-го возраста в личинках вредителя, закончивших питание и перешедших в нижнюю часть стебля злаков. Весной личинка коллирии окукливается внутри кокона хозяина. Взрослые паразиты после вылета питаются на цветках зонтичных растений. Самка откладывает яйца внутрь яиц пилильщиков. Лет коллирии длится с начала мая до середины июня. За сезон развивается одно поколение. В зависимости от сорта пшеницы заселенность паразитом личинок пилильщиков достигает 49–71%, максимально — 95%.

Энтомофаги пьявиц. Энтомофаги пьявиц изучены слабо. Так, на красногрудой пьявице выявлен паразит яиц — хальцид *Anaphes lamae* Bakk., а на синей пьявице — два вида наездников из семейства птеромалид (*Habrocytus* sp. и *Eupteromalus* sp.); из куколок иногда выводится ихневмонид *Lemophagus curtus* Townes.

***Anaphes lamae* Bakk.** (сем. Mymaridae, отр. Hymenoptera). Самки яйцееда предпочитают размещать яйца в свежее отложенные яйца хозяина. Развитие энтомофага при температуре 21°C длится около девяти дней, при 13°C — 20–30 дней. Перед выходом имаго яйцо становится черным, взрослые особи выходят через отверстия, прорываемые у полюсов яйца хозяина, обычно в утренние часы. В одном яйце пьявицы развиваются 1–4 особи паразита.

В разные годы хальцидом заражаются от 19 до 42% яиц пьявицы. Они наиболее эффективны на расстоянии до 70 м от краев поля.

Птеромалиды (*Habrocytus* sp. и *Eupteromalus* sp.). Одиночные паразиты, откладывают яйца на тело окукливающихся личинок пьявицы, находящихся в коконе, заканчивают развитие в куколке хозяина. Имаго очень подвижны, обладают большой поисковой способностью, плодовиты. Зараженность куколок синей пьявицы — 38–78%.

Энтомофаги злаковых тлей. На посевах злаковых культур наибольшее значение из немигрирующих тлей имеют большая и обыкновенная злаковые, из мигрирующих — черемухово-злаковая тля.

Злаковых тлей уничтожают паразитические перепончатокрылые семейства Braconidae, но наиболее эффективно снижают их числен-

ность хищные насекомые: кокцинеллиды, златоглазки, сирфиды и галлицы.

На злаковых тлях паразитируют *Aphidius avenae* Hal., *A. ervi* Hal., *Praon volucre* Hal., *Ephedrus plagiator* Ness и др. Все они — широкие олигофаги, паразитируют на многих видах тлей. Поливольтинны, являются одиночными эндопаразитами. Заражают личинок и взрослых тлей. Откладывают в них обычно одно яйцо. При перезаражении тлей выживает лишь одна личинка паразита, развиваются в тле от яйца до имаго. В конце развития личинки паразита зараженные тли мумифицируются: увеличиваются в размерах, приобретают почти шаровидную форму и более темную окраску. Это позволяет легко их отличить от здоровых тлей.

Виды рода *Praon*, в частности *P. volucre*, окукливаются вне хозяина. Личинки 3-го возраста делают отверстие с нижней стороны погибшей тли и под ней изготавливают кокон в виде подушечки. Вышедшее из куколки взрослое насекомое переходит обратно в мумию тли, прогрызает в ней отверстие и выходит наружу. Все развитие праона длится 12–27 дней. Благоприятная для него температура 20–23°C и влажность 55–60%.

Взрослые паразиты в природе питаются сладкими выделениями тлей. Плодовитость самок колеблется от 63 до 175 яиц, в среднем 106. Взрослые особи праона заселяют посевы злаковых культур в начале образования на растениях колоний тлей и присутствуют на них до уборки урожая. Количество паразитированных тлей достигает в отдельные годы 50–70%, в таком случае защитные мероприятия не проводят.

В Западной Сибири на зерновых культурах на тлях паразитируют 11 видов наездников. Доминирующими видами являются *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani, *Praon volucre* и *Aphelinus transversus* Thomson (Бокина, 2011).

Кокцинеллиды (сем. Coccinellidae, отр. Coleoptera). К наиболее распространенным афидофагам на злаковых культурах относятся 7-точечная, 5-точечная, 13-точечная, 2-точечная, изменчивая коровки, пропилея 14-точечная и некоторые другие виды.

Коровка 7-точечная — *Coccinella septempunctata* L. отличается красными надкрыльями с семью черными пятнами. Длина тела жука 5,5–8 мм, форма короткоовальная, полушаровидная. Голова, передне-спинка, грудь, брюшко, ноги черные. Личинки камподеовидные, подвижные, окрашены в темный цвет с красным рисунком.

Коровка 5-точечная — *Coccinella quinquepunctata* L. Длина тела имаго 3–5 мм. Надкрылья красные с пятью черными пятнами. Заднее пятно лежит у бокового края далеко от шва.

Коровка 13-точечная — *Hyppodamia tredecimpunctata* L. Длина тела 4,5–7 мм. Надкрылья жука красные с 13 черными точками, которые частично могут исчезать. Переднеспинка с крупным четырехугольным пятном посередине и двумя черными точками по бокам.

Коровка 2-точечная — *Adalia bipunctata* L. Взрослое насекомое средних размеров (3,5–5,5 мм), тело продолговато-овальное, умеренно выпуклое. Окраска переднеспинки и особенно надкрылий крайне изменчива. У светлых форм переднеспинка белая с пятью бурыми или черными пятнами, а надкрылья красные или рыжие, без точек, иногда с белым расплывчатым пятном или с черной точкой. У темных форм преобладает черный цвет, красный сохраняется в виде четырехугольного плечевого пятна и двух округлых пятен, расположенных посередине каждого надкрылья близ шва и у вершины. Переднеспинка у черных форм черная или с узкой белой полосой по бокам и впереди.

Коровка изменчивая — *Adonia variegata* Gz. Жук средних размеров (3–5,5 мм), тело удлинено-овальное. Окраска переднеспинки желтая или красновато-желтая, с типичным коронообразным рисунком черного цвета. Надкрылья удлинённые, плоские, обычно красные с семью черными точками, из которых одна общая, прищитковая, остальные расположены по три в задней половине каждого надкрылья.

Пропиля 14-точечная — *Propylaea quatuordecimpunctata* L. Длина тела 3,5–4,5 мм. Надкрылья жука желтые с 14 прямоугольными черными пятнами, которые часто сливаются в якоревобразный рисунок.

Божьи коровки хищничают в фазе личинки и имаго и обладают большой прожорливостью. На севере кокцинеллиды развиваются в одном поколении (кроме изменчивой коровки), на юге — в 2–3 поколениях.

Зимуют жуки на опушках леса или в лесных полезащитных полосах, в дуплах, под корой и в других укрытиях. После зимовки проходят дополнительное питание в колониях тлей на деревьях в лесу и садах. Здесь они питаются также листоблошками и другими насекомыми, нектаром и пылью растений. Созревание яиц у кокцинеллид происходит порционно и лишь при питании животной пищей (при потреблении не менее 200–300 особей тлей).

Жуки 7-точечной коровки начинают заселять поля злаковых культур до появления на них тлей, но к откладке яиц приступают с образованием колоний тлей. За 1 сутки жук может уничтожить от 80 до 200 тлей. Плодовитость божьих коровок варьирует от 160 до 500 яиц у перезимовавших самок и от 40 до 95 яиц у самок летнего поколения. Яйца божьих коровок ярко желтого цвета. Самки откладывают их группами вне колоний тлей на протяжении 1–1,5 мес. Отродившиеся личинки активно отыскивают свою жертву. За период своего развития личинка съедает 400–600 тлей. Окукливаются личинки на растениях, прикрепляясь на поверхности листьев вниз головой.

Златоглазки (сем. Chrysopidae, отр. Neuroptera). К наиболее эффективным хищникам злаковых тлей относятся **златоглазка обыкновенная — *Chrysopa carnea*, 7-точечная — *Ch. septempunctata*, красивая — *Ch. formosa*, прозрачная, или жемчужная, — *Ch. perla*** (см. раздел 3.1.5) и некоторые другие. Они питаются также паутиными клещами, червецами, трипсами, яйцами и молодыми гусеницами, открыто живущими на растениях.

По широте распространения и обилию на полевых культурах ведущее положение занимает златоглазка обыкновенная. На посевы злаковых культур златоглазка начинает мигрировать во время образования на растениях колоний тлей, в фазу цветения. К началу молочной спелости численность афидофагов заметно увеличивается. В результате их деятельности спад численности тли происходит в более сжатые сроки.

Сирфиды, или журчалки (сем. Syrphidae, отр. Diptera). Относятся к постоянным хищникам злаковых тлей. Большинство видов сирфид полициклично: развивают 2–4 поколения в год. Зимуют в фазе куколки в почве или на растительных остатках, листьях и стеблях растений. Появляются весной в апреле — июне в зависимости от региона. Мухи вылетают неполовозрелыми. Для их созревания необходимо питание нектаром и пылью розанных, капустовых, сложноцветных, зонтичных и других растений. Самки летних поколений приступают к откладке яиц на 3-й день после начала питания. Яйца мелкие, длиной 0,1–0,2 мм, овальные, молочно-белого цвета. Самки откладывают яйца на молодые листья растений в колонии тлей, приклеивая их к субстрату вертикально узким концом вверх. За один прием самка может отложить 3–5 яиц, размещая их разрозненно по одному.

Развитие яйца длится 2–3 дня. Личинки имеют три возраста, развиваются около 20 дней, окукливаются в местах питания. За один

день взрослая личинка уничтожает 60–200 тлей, а за весь период развития — 1000–2000 тлей. При питании личинка отрывает ротовыми органами тлю от субстрата, высасывает ее содержимое и отбрасывает оставшуюся от жертвы шкурку в сторону. Сирфиды откладывают яйца в колонии тлей со сравнительно высокой их численностью, что обеспечивает более полноценное питание и развитие малоподвижных и прожорливых личинок.

На злаковых культурах сирфиды представлены в основном видами *Sphaerophoria scripta*, *Syrphus corollae*, *S. ribesii*, *S. balteatus*, *Scaeva pyrastrii*.

Сирф перевязанный — *Syrphus ribesii* L. Длина тела имаго 10–12 мм. Характеризуется голыми глазами, относительно широким овальным или яйцевидным брюшком, желтыми отметинами на 3–4-м тергитах брюшка в виде непрерывных поперечных перевязей. Среднеспинка матовая. Усики желтые.

Сирф полулунный — *Syrphus corollae* F. Длина тела 8–10 мм. Отличается тем, что желтые перевязи 3–4-го тергитов брюшка гантелевидные, переходят через боковой край брюшка. Переднеспинка блестящая.

Сирф окаймленный — *Syrphus* = *Episyrphus balteatus* Deg. Длина тела имаго 9–12 мм. Брюшко чаще узкое. На 2-м тергите брюшка черный чашевидный рисунок, на 3–5-м чередуются поперечные полосы желтого и черного цвета.

Сирф лобастый — *Scaeva pyrastrii* L. Муха средней величины (длина 10–15 мм). Глаза в густых волосках. На 2-м тергите брюшка пятна широкие, на 3–4-м полулунные, узкие, расположены косо по отношению к переднему краю тергита.

Сферофория украшенная — *Sphaerophoria scripta* L. Муха длиной 9–12 мм, брюшко длиннее крыльев, узкое. Желтые перевязи 2–3-го тергитов брюшка цельные.

Среди афидофагов наибольшее значение для подавления численности тлей имеют кокцинеллиды: например, в Сибири на яровых культурах на их долю приходится 64,5–90,9% от общего количества собранных в течение вегетации хищников. В этом регионе критерий эффективности хищник:жертва на озимой ржи составляет на озимой ржи — 1:30, на пшенице и овсе — 1:40 (Бокина, 2009).

В Воронежской области наиболее эффективное соотношение хищник:тли на посевах зерновых культур составляет 1:20 (Лахидов, 1999). В Приморском крае рост численности вредителя останавлива-

ется благодаря деятельности природных энтомофагов при соотношении кокциnellид и тлей 1:50–60 (Яркулов, 2002).

Многоядные энтомофаги отряда Hemiptera. На посевах зерновых и других сельскохозяйственных культур обитают хищные клопы из нескольких семейств. Самые многочисленные из них — клопы-охотники и хищники-крошки.

Набиды, или клопы-охотники (сем. Nabidae, отр. Hemiptera). На посевах зерновых культур наиболее массовыми являются представители рода *Nabis* Latr.: *Nabis ferus* L., *N. punctatus* A. Costa, *N. brevis* Scholtz. (Бокина, 2011). Преобладающий вид среди них — охотник серый, на долю которого приходится до 95–98% от общего числа набид (Бондаренко, 1984).

Личинки и имаго набид — полифаги. Значительную часть рациона их питания составляют злаковые тли. Кроме тлей они уничтожают растительноядных клопов, трипсов, цикадок, листоблошек, мух, яйца и личинок некоторых жуков, чешуекрылых, пилильщиков и др. На зерновых культурах самки откладывают яйца в стебли растений, эмбриональное развитие длится 10–20 дней, развитие личинок — 30–35 дней. Личинки проходят 5 возрастов, после чего превращаются в имаго. За год развивается 1–2 поколения, на юге возможно три.

Охотник серый — *Nabis ferus* L. Зимуют взрослые клопы на многолетних травах, озимых зерновых, на опушках леса, в лесополосах. Весной клопы мигрируют на поля. После спаривания самки откладывают яйца в стебли растений рядами по 25 шт. в группе. Развитие яиц при оптимальных условиях (относительная влажность воздуха — 60–70%, среднесуточная температура 16–18°C) длится 10–15 дней, личинок — 30–40. Основная пища хищников — личинки клопов-слепняков, тли и трипсы. Так, прожорливость одной взрослой особи клопа составляет в среднем 11 тлей в сутки (Шамуратова, 2002).

Хищники-крошки, или Антокориды (сем. Anthocoridae, отр. Hemiptera). Наибольшее значение в регуляции численности вредителей сельскохозяйственных культур имеют представители рода *Orius* Wolff. Наиболее многочислен в травостое зерновых культур *Orius niger* Wolff. По данным И. Г. Бокиной (2011), личинки ориуса появляются в первой декаде июля, максимальное их количество приходится на третью декаду июля — первую декаду августа.

Взрослые клопы и личинки ориусов — хищные полифаги. На зерновых культурах ориусы питаются тлями, яйцами и личинками растительноядных клопов, яйцами вредной черепашки и различных видов совок, пшеничным трипсом и др. Для клопов необходимо пита-

ние пыльцой растений, без которой у самок не происходит яйцекладка. За сезон клопы дают 1,2–3, в южных районах — до 5 поколений.

3.2.2. Энтомофаги вредителей бобовых культур

Энтомофаги вредителей однолетних зернобобовых культур.

В агроценозе горохового поля выявлено более 40 видов хищников и паразитов, которые периодически снижают вредоносность фитофагов на 30–50%. В годы, когда суммарная численность хищников и паразитов достигает порога эффективности 1:10–1:20 (энтомофаги:фитофаги), энтомофаги приобретают хозяйственное значение в сохранении урожая (Посылаева и др., 1995).

К основным афидофагам, влияющим на численность гороховой тли, относят различные виды кокцинеллид (коровок: 2-, 5-, 7-, 13-точечную, 14-точечную пропилю; личинок мух-сирфид (сирфов перевязанного, полулунного, окаймленного, сферофории); личинок и имаго златоглазок (семиточечной, обыкновенной). Яйца ситон уничтожают жужелицы рода *Bembidion*, жуки-стафилиниды, златоглазки, кокцинеллиды. На яйцах плодовой паразитирует трихограмма.

Энтомофаги гороховой зерновки. В европейской части страны известен эффективный паразит яиц гороховой зерновки — ускана.

Ускана — *Uscana senex* Grese (сем. Trichogrammatidae, отр. Hymenoptera). Относится к олигофагам. Паразитирует также на яйцах эспарцетовой, чинной, чечевичной, акациевой и других зерновок. Зимует в фазе взрослой личинки внутри яиц зерновок, в основном гороховой. Развитие проходит там же. При развитии в яйцах других зерновок паразит зимует в стадиях их обитания. В течение года ускана дает четыре генерации.

Самки откладывают яйца за 10 дней до зацветания гороха. В это время на соцветиях эспарцета уже имеются яйца эспарцетовой зерновки. В них и происходит развитие 1-го поколения.

Если вылет усканы совпадает с цветением гороха ранних сроков сева и откладкой на него яиц гороховой зерновки, паразит может заражать до 65–70% яиц вредителя. Обычно весной на горохе ранних сроков сева ускана заражает до 30% яиц зерновки. В летний период развитие паразита длится 14–16 дней. На полях гороха ранних сроков посева ускана успевает дать два поколения. Откладка яиц 3-го поколения совпадает по срокам с уборкой гороха. Поэтому развитие 3-го и 4-го поколения усканы происходит в яйцах других видов зерновок, развивающихся на эспарцете 2-го укоса, на поздних посевах гороха, чины, чечевицы, а также на дикорастущих бобовых.

На горохе поздних сроков посева заражение яиц в августе достигает 70–85%. Однако осенью происходит значительная гибель паразита, поскольку многие зараженные яйца во время уборки урожая опадают с бобов на землю и их запахивают на большую глубину. Поэтому численность весенней популяции паразита бывает низкой. При отсутствии многолетних бобовых трав имаго усканы появляется раньше цветения гороха и может погибнуть. В связи с этим рекомендуется высевать горох в поздние сроки, чтобы размножившуюся на нем осенью ускану можно было собирать и после хранения зимой выпускать в поле в начале откладки яиц зерновкой на горохе (сезонная колонизация). Рекомендуется также оставлять нескошенные полосы на полях эспарцета 2-го года для сохранения там зимующих личинок энтомофага.

На личинках *гороховой зерновки* паразитируют два вида перепончатокрылых насекомых: **динармус** — *Dinarmus (Bruchobius) laticeps* Ash. (сем. Pteromalidae) и **зупелмус** — *Eupelmus microzonus* Foerst. (сем. Euphemidae). Однако эти паразиты обычно заражают не более 2–3% личинок хозяина.

Энтомофаги вредителей многолетних бобовых трав. В агроценозах многолетних бобовых (люцерны, клевера, эспарцета) формируется сложный по своей структуре комплекс вредителей, который может в значительной мере снижать урожай зеленой массы и семян многолетних трав. Так, люцерне ежегодно вредят фитономус, толстоножка, ситоны, тихиусы, клопы-слепняки, трипсы и другие виды. С возрастом травостоя численность основных фитофагов увеличивается в 5–100 раз. Однако вредоносность многоядных и специализированных вредителей может регулироваться энтомофагами.

Регулирующее действие на численность вредителей могут оказывать кокцинеллиды, хищные клопы, златоглазки. Количество этих полезных насекомых на люцерне с мая по август колеблется от 10 до 200 особей на 10 взмахов сачком. Наибольшее количество кокцинеллид встречается на богарных участках, где их в 4–5 раз больше, чем на поливных. На орошаемых участках больше жуужелиц, златоглазков, наездников, мух-сирфид.

Жуужелицы (сем. Carabidae, отр. Coleoptera). Большое видовое разнообразие жуужелиц отмечено на полях многолетних бобовых (более 50 видов). Особенно много их обитает на люцерне 3-го года жизни (в 1,8 раз больше, чем на люцерне 2-го года). Среди них ведущее место принадлежит представителям родов *Bembidion* и *Amara*, которые питаются яйцами клубеньковых долгоносиков. Установлено, что

одна жужелица амара съедает за одни сут 200 яиц, а бембидиона — до 100 яиц долгоносиков. В связи с этим в период всходов люцерны при соотношении клубеньковых долгоносиков и жужелиц (**родов *Bembidion* и *Amara***) — 1:1 или 1:2 численность вредителя существенно сдерживается и обработки инсектицидами в таких случаях нецелесообразны (Девяткин, 1996).

Распространены жужелицы широко. Подвижные жуки, обычно темной окраски. Ноги бегательные. Зимуют жуки и личинки. Взрослые жуки многих видов живут на почве или в ее верхних слоях, ведут преимущественно ночной образ жизни. Днем прячутся в укрытия. Жуки, как правило, живут до двух лет. Яйца откладывают поодиночке или группами в почву на глубину 3–15 см. Эмбриональное развитие продолжается в среднем семь дней. Личинка имеет три возраста. Куколка развивается 10–14 дней. Развивают одно поколение в год или одно в два года.

Жужелицы-бегунчики (род *Bembidion*). Мелкие жуки (длина 2,3–8 мм), обычно металлически окрашенные; надкрылья часто со светлым рисунком, иногда сплошь светлые. Голова треугольной округлой формы, черная или темно-бурая. Переднеспинка округлой или четырехугольной формы. У блестящих бегунчиков вторая пара крыльев недоразвита, и они не способны летать. Один из характерных диагностических признаков вида — количество бороздок на надкрыльях.

Яйца мелкие (длиной до 1 мм), округло-овальные, молочно-белые. Вышедшие из яиц камподеовидные личинки длиной около 1 мм, молочно-белые. На посевах бобовых часто встречаются **блестящий бегунчик — *Bembidion lampros* Hbst., бегунчик 4-пятнистый — *B. quadrimaculatum* L. и бегунчик-капля — *B. guttula* F.**

Жужелицы рода *Amara*. Виды этого рода представлены мелкими или среднего размера жуками. Тело овальной формы, переднеспинка плотно прилегает к надкрыльям, ее ширина примерно равна ширине надкрыльев.

Помимо мелких видов жужелиц на полях бобовых культур (и многих других полевых культур) обитают представители родов *Pterostichus*, *Calosoma*, *Calatus*, *Carabus*, *Poecilus*, *Ophonus* и др.

Бегуны — род *Pterostichus*. Имаго средней или крупной величины. Поверхность надкрыльев обычно ребристая. Передние голени сильные, к вершине заметно расширены. Усики опушены с 4-го членика. Представители: **птеростих медный — *Pterostichus cupreus* L., птеростих пестрый — *P. versicolor* Sturm.** и др. Уничтожают клу-

беньковых долгоносиков (во всех фазах), а также гороховую тлю, гусениц и куколок совок.

Карабусы — род *Carabus*. Крупные виды жужелиц. Передне-спинка широкая, с заостренными углами. Надкрылья удлинённые, яйцевидной формы. Крылья обычно редуцированы. Наиболее часто на полях встречаются **жужелица полевая** — *C. campestris* F.-W., **красноногая** — *C. cancellatus* Ill., **зернистая** — *C. granulatus* L.

Красотелы — род *Calosoma*. Жуки крупные (длиной более 12 мм). Надкрылья с резкими плечевыми углами и прямолинейными боковыми краями, крылья обычно развиты. Передне-спинка сужается к надкрыльям. Представители: **красотелы золототочечный** — *C. auro-punctatum* Hbst., **степной** — *C. denticolle* Gebl.

Энтомофаги фитонюмуса. На личинках фитонюмуса паразитирует бати-плектес. На предкуколке и куколке фитонюмуса обнаружены дибрахюидес, пимпла *Pimpla* sp. и др. Многоядный паразит пимпла способен заражать до 45% куколок фитонюмуса.

Личинок фитонюмуса могут уничтожать хищные жуки жужелиц родов *Poecilus* и *Ophonus*, характеризующиеся многоядностью.

Бати-плектес — *Bathyplectes* (= *Conidia*) *curculionis* Thoms. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Самый многочисленный и наиболее эффективный паразит фитонюмуса. В Узбекистане и России (на Кубани) энтомофаг способен заражать до 90% (обычно 35–58%) личинок фитонюмуса. Зимует его личинка в коконе. Весной имаго бати-плектеса появляются одновременно с жуками фитонюмуса. Паразит может заражать личинку фитонюмуса, начиная с 3-го возраста. Личинка хозяина, заражённая бати-плектесом, способна плести кокон. Однако внутри него образует кокон личинка паразита, которая, закончив питание, выходит из личинки фитонюмуса.

Дибрахюидес — *Dibrachoides dynastes* Forst. (сем. Pteromalidae, отр. Hymenoptera). Групповой эктопаразит. Охотнее заражает предкуколок фитонюмуса. В течение сезона паразит даёт несколько поколений. Самка вначале парализует хозяина, а затем откладывает на вентральную сторону его груди 3–5 яиц. Плодовитость самки 100 яиц, продолжительность жизни 2–4 недели. Личинки после отрождения питаются в местах прикрепления яиц, из которых они вывелись. Закончив развитие, личинки окукливаются в коконе хозяина. Взрослые паразиты, вышедшие из куколок, покидают кокон хозяина через 3–20 ч, перегрызая его шелковые нити. Первыми выходят самцы. Самки начинают откладку яиц через 2–3 дня после выхода из кокона. Перед этим они питаются гемолимфой хозяина.

Способы повышения активности энтомофагов. Для описанных видов не разработаны критерии эффективности, однако следует учитывать численность энтомофагов на полях и повышать их активность. Для усиления действия паразитических насекомых в посевах люцерны целесообразно проводить полосовой подсев нектароносных растений (укроп, фацелия, гречиха), которые активно привлекают паразитов тлей, чешуекрылых и других полезных насекомых.

Скашивание многолетних трав чередующимися полосами также способствует сохранению естественных врагов вредителей — паразитов тлей, хищных жужелиц и других энтомофагов.

Для повышения активности жужелиц и увеличения их численности следует рыхлить почву весной и после уборки урожая опашивать посевы (в августе), вносить органические удобрения, а также оставлять нескошенными полосы трав (шириной 5–8 м).

3.2.3. Энтомофаги вредителей картофеля и технических культур

Энтомофаги колорадского жука на картофеле. Практическое значение в снижении численности вредителя имеют несколько американских видов полезных насекомых (подизус, периллюс, мухитахины, эдовум, жужелица-лебия), а также некоторые местные виды энтомофагов, переключающиеся на питание данным фитофагом (жужелицы, божьи коровки, златоглазки, клопы, пауки).

Подизус — *Podisus maculiventris* Say. (сем. Pentatomidae, отряд Hemiptera). Клоп средней величины с характерным для этого вида рисунком на дорсальной стороне тела. Распространен в Канаде, США, Мексике.

Подизус — полифаг, питается многими видами насекомых, однако, предпочитает личиночные стадии с мягкими покровами. Зимуют личинки и имаго клопа под корой растений, в трещинах и пнях. После выхода из диапаузы клопы питаются, затем спариваются и приступают к откладке яиц. Самки откладывают яйца на верхнюю сторону листьев группами по 15–20 шт. Средняя плодовитость — 200–300 яиц на одну самку.

Отродившиеся личинки первое время держатся небольшими группами, не питаются животной пищей (сосут сок растений или воду). Личинкам 2–3-го возрастов свойственно групповое питание. Хищник часто лишь накалывает свою жертву, не высосав ее полностью, бросает и нападает на следующую. Эта особенность значительно повышает эффективность энтомофага. Имаго, как и личинки, питаются яйцами, личинками и жуками вредителя, предпочитая ли-

чинок. Подизус обладает высокой прожорливостью. Пара взрослых особей уничтожает за 1 сут более 30 личинок 2-го возраста колорадского жука.

В нашей стране наиболее благоприятные условия для акклиматизации энтомофага — Центрально-Черноземная зона, а также в предгорные районы Северного Кавказа и отдельные районы Закавказья (вид влаголюбивый). Однако до настоящего времени подизусу не удавалось перезимовать в природных условиях России. Поэтому единственный способ использования энтомофага для защиты пасленовых культур — его искусственное размножение и массовый выпуск.

Применение подизуса. В настоящее время разработаны приемы массового разведения и колонизации подизуса для контроля численности колорадского жука. Применение подизуса на картофеле при развитии двух поколений листоеда осуществляется следующим образом. Выпуск личинок энтомофага 3–4-го возрастов проводят в начале массовой откладки яиц колорадским жуком. Первый выпуск — в фазу бутонизации картофеля против 1-й генерации, второй — в фазу цветения — созревания — против 2-й генерации вредителя. В период выпусков рекомендуется придерживаться соотношения хищник:жертва 1:17–1:18 (Гусев, 1991).

В условиях северокавказского региона (Исмаилов и др., 2002) использование подизуса при эффективном соотношении хищник — жертва 1:15–1:20 позволяет снизить численность колорадского жука на 88–100%. При этом хищник высоко эффективен против 2-го поколения вредителя на летних посадках при очень жаркой погоде, когда эффективность микробных препаратов снижается.

Периллюс — *Perillus bioculatus* F. (сем. Pentatomidae, отр. Hemiptera). Распространен в Северной Америке. Хищный клоп, является узким олигофагом. Полноценным кормом для него служат колорадский жук и близкие к нему виды североамериканских листоедов.

На родине периллюса в естественных условиях зимуют диапаузирующие имаго под растительными остатками, под корой деревьев и в других укромных местах. Выход клопов из мест зимовки происходит рано весной, обычно за 10–15 дней до появления перезимовавших особей колорадского жука. В это время хищник питается другими видами жуков-листоедов. С 1966 г. периллюс и подизус несколько раз завозились в Россию с целью акклиматизации. Однако только после 2008 г. ученые ВНИИБЗР зафиксировали акклиматизацию периллюса

и его распространение в агроэкосистемах Юга России. Кормовой базой клопа служит амброзиевый листоед (Агасьева и др., 2016).

Основные особенности периллюса — высокая прожорливость и хорошие поисковые способности. Самки обычно откладывают яйца на верхнюю сторону листьев растений двумя плотными рядами. Эмбриональное развитие длится 4–5 дней. Личинки 1-го возраста не питаются животной пищей, ограничиваясь водой или соком растений. Со 2-го возраста личинки становятся плотоядными, предпочитая высасывать яйца и личинок младших возрастов вредителя. За период своего развития (3–4 нед.) личинка периллюса уничтожает до 400 яиц вредителя. Взрослые клопы тоже активно уничтожают яйца, а также личинок и даже жуков (рис. 3.5). С наступлением холодов и уменьшением светового периода клопы уходят на зимовку.

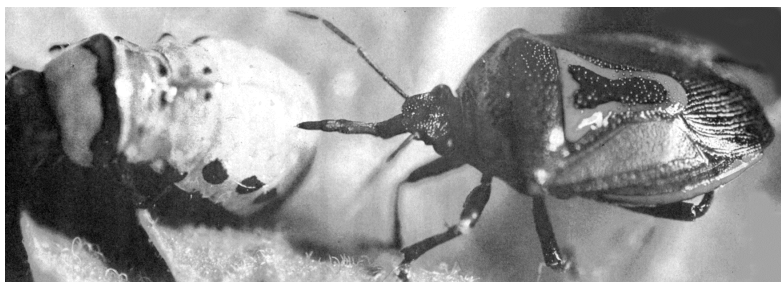


Рис. 3.5. Периллюс нападает на личинку колорадского жука (фото В. Г. Линского)

Применение периллюса. Возможности периллюса как энтомофага реализуются при колонизации личинок 2–3-го возрастов в начальный период откладки яиц колорадского жука первого поколения. При этом необходимо соблюдать соотношение хищник:жертва от 1:7 до 1:17. В пересчете на 1 га норма выпуска составляет 25–60 тыс. личинок в зависимости от плотности вредителя. Желательно выпускать энтомофага при низкой численности фитофага (0,2–2 особи на растение), в этом случае эффективность хищника достигает 80–90%, и при повторном выпуске урожай картофеля сохраняется. При более высокой численности вредителя нормы выпуска энтомофага необходимо увеличивать.

Эдовум — *Edovum puttleri* Grissell (сем. Eulophidae, отр. Hymenoptera). Этот яйцеед выведен Б. Паттлером в Колумбии из яиц *Leptinotarsa undecimlineata* Stal. и получил название яйцееда Паттлера.

Самки паразита, начиная с 3-дневного возраста, заражают обычно 7–8 яиц колорадского жука в день, а в течение жизни — более 130 яиц. Продолжительность жизни самок — 30–40 дней, самцов — 10. При 25°C, относительной влажности воздуха 60–70% и 12-часовом фотопериоде яйца эдовума развиваются за 24–26 ч, личинки 1, 2 и 3-го возрастов — соответственно за 27, 24–25 и 67 ч.

Имаго яйцеда нуждаются в дополнительном питании. Заражение эдовумом свежееотложенных яиц колорадского жука происходит при широком диапазоне температур — от 15 до 30°C. Более старые яйца самка прокалывает яйцекладом, но не заражает, а питается выступающей жидкостью. Это повышает ценность вида как оофага. Общая гибель вредителя от паразита может достигать 80–98%.

Местные виды энтомофагов колорадского жука. ЖУЖЕЛИЦЫ (сем. Carabidae, отр. Coleoptera). Являясь полифагами, жужелицы питаются, прежде всего, видами, наиболее многочисленными в данном агроценозе. Поэтому на полях пасленовых культур они в первую очередь уничтожают супердоминантного вредителя — колорадского жука. Наиболее массовые и активные его энтомофаги — карабус прикарпатский, пецилюс медный, птеростих обыкновенный, жужелицы волосистая и красноногая, головач обыкновенный.

Карабус прикарпатский — *Carabus hampei* Kust. Крупные жуки (длиной 25–35 мм), с очень изменчивой окраской переднеспинки и надкрылий — от черной и темно-синей до медно-зеленой и медно-красной. Распространен в Закарпатье. Мезофил. Зимуют имаго и личинки 3-го возраста, весной окукливаются, а во второй половине лета молодые жуки приступают к яйцекладке.

Карабус прикарпатский ведет сумеречный и ночной образ жизни. Это хищник с широкими пищевыми связями (его жертвы — гусеницы совок, личинки щелкунов, долгоносики, ложногусеницы пилильщиков и др.). Активно уничтожает колорадского жука на всех стадиях развития, предпочитая личинок старших возрастов и имаго. Ценность вида повышается благодаря тому, что он присутствует на полях в течение вегетационного периода, особенно многочислен во второй половине лета.

Пецилюс медный — *Poecilus cupreum* L. Широко распространен в европейской части страны, кроме севера, на Кавказе, в Западной Сибири, Казахстане, Средней Азии.

Жуки средней величины (длиной 11–13 мм). Верх медно-красный, бронзовый, зеленый или черный с зеленым блеском, реже синий. У некоторых особей бедра, реже ноги — красные. Мезофил. Зимуют имаго. Максимальная активность и численность вида отме-

чаются весной и в первой половине лета, в течение суток наибольшая активность наблюдается в дневные часы.

Уничтожает в основном яйцекладки и личинок младших возрастов колорадского жука, в меньшей степени — личинок старших возрастов и жуков.

Птеростих обыкновенный — *Pterostichus melanarius* Ill. Вид распространен в европейской части страны и Западной Сибири.

Имаго среднего размера (длиной 12–17,5 мм), черные, блестящие с глубокими бороздками на надкрыльях. Мезофил. Птеростих приспособился к обитанию на обрабатываемых землях. Зимуют имаго и личинки 3-го возраста. В апреле — июне (в зависимости от зоны) личинки окукливаются, молодые имаго появляются в мае — июне, а в конце лета и осенью откладывают яйца. Развитие от яйца до имаго длится 160–302 суток. Максимальная активность и численность вида на полях картофеля наблюдаются во второй половине лета. Жуки ведут ночной образ жизни. Хищник предпочитает питаться яйцекладками и личинками вредителя.

Головач обыкновенный — *Broscus cephalotes* L. Вид распространен в европейской части России.

Жуки средней или выше средней величины (длиной 17–25 мм), черные, умеренно блестящие, голени и лапки буроватые. Надкрылья матовые, с нежными рядами точек и плоскими промежутками. Ксерофил. Предпочитает песчаные почвы. Зимуют имаго и личинки, весной происходит окукливание. Вид активен ночью. Уничтожает колорадского жука на всех стадиях его развития.

Кроме доминирующих и широко распространенных жужелиц, перечисленных ранее, колорадского жука в лесостепной зоне может уничтожать **красотел золототочечный** — *Calosoma auropunctatum* Hbst., в северных районах — **птеростих черный** — *Pterostichus niger* Schall., **бомбардир обыкновенный** — *Brachinus crepitans* L., **харпалус золотистый** — *Harpalus affinis* Schrnk. и **обыкновенный** — *H. distinguendus* Duft. и др.

В нашей стране в качестве энтомофагов колорадского жука отмечены и представители других отрядов насекомых, а также некоторые виды пауков. Так, яйца вредителя уничтожают личинки златоглазок. Особенно прожорливы личинки последнего возраста, способные за 1 сут уничтожить в среднем до 25 яиц, а за весь период своего развития личинка златоглазки обыкновенной может истребить от 200 до 300 яиц листоеда. В России есть опыт массированного выпуска **златоглазки обыкновенной** (личинок старшего возраста, 120–150 тыс.

особей на 1 га) на ранних сортах картофеля. Наибольший эффект достигается в годы с умеренными температурами в начале лета. В качестве оофагов также эффективны **личинки и жуки божьих коровок** (7-точечной, изменчивой и др.).

Большую роль в снижении численности вредителя играют **местные виды полужесткокрылых** (отр. Hemiptera). Представляют интерес и постоянно встречаются на пасленовых культурах **клопы-охотники** (сем. Nabidae): **набис схожий** — *Nabis pseudoferus* Rem., **набис хищный, или охотник серый**, — *N. ferus* L.; **клопы-антокориды** (сем. Anthocoridae): **ориус черный** — *Orius niger* Wolff. Перспективны для применения против колорадского жука многоядные виды: **арма хищная (ольховая)** — *Arma custos* F., **зикрона синяя** — *Zicrona caerulea* L. (сем. Pentatomidae), высасывающие яйца и личинки фитофага.

Энтомофаги вредителей сахарной свеклы. Сахарную свеклу повреждают многоядные чешуекрылые — озимая совка, луговой мотылек, совка-гамма и др., а также специализированные виды вредителей — свекловичная минирующая муха, обыкновенный и восточный свекловичные долгоносики, свекловичная корневая тля. Последние имеют приспособленных к ним энтомофагов, оказывающих влияние на их численность.

Энтомофаги свекловичных долгоносиков. Численность свекловичных долгоносиков снижают паразиты и хищники. Так, в брюшке у жуков паразитируют личинки мухи тахины (*Graphogaster maculatus* Bel.); вредителей уничтожают грачи, жаворонки и другие птицы. Однако наиболее эффективными энтомофагами долгоносиков остаются яйцееды-теленомины (сем. Scelionidae) и ценокрепис (сем. Pteromalidae). Из них наиболее активен ценокрепис.

Ценокрепис — *Caenocrepis bothynoderes* Grom. (сем. Pteromalidae, отр. Hymenoptera). Паразит яиц долгоносиков. Имаго — мелкие (длиной 1–1,25 мм) перепончатокрылые насекомые. Переднеспинка с боков почти прямоугольная, не достигает надкрыловых пластинок, продольные борозды намечены только спереди, воротничок переднеспинки с острым краем. Брюшко с ясным стебельком. Усики 13-члениковые, с 2–3 колечками.

Зимует взрослая личинка в яйцах свекловичных долгоносиков в поверхностном слое почвы на глубине 2–3 см на прошлогодних свеклянищах. Весной взрослые насекомые вылетают на 10–15 дней позднее начала откладки яиц долгоносиками. Они переселяются на новые плантации и там заражают яйца фитофага, отложенные в почву.

В одном яйце развивается одна личинка паразита. При оптимальной температуре (25–28°C) развитие одного поколения паразита длится около двух недель.

Зараженность ценокреписом яиц восточного долгоносика при благоприятных условиях достигает 75–90%. Установлено, что деятельность ценокреписа более успешно проявляется на свекловичных плантациях при безотвальной вспашке полей (Тряпицын и др., 1982).

Энтомофаги свекловичной минирующей мухи. Яйцами свекловичной мухи питаются представители различных отрядов насекомых — личинки златоглазок, хищные трипсы, клопы сем. Anthocoridae и Nabidae. Из паразитов яиц мухи можно отметить *Trichogramma* sp., выделенную в условиях Ленинградской области, где зараженность яиц этим энтомофагом достигала 60%. В куколках мухи развивается эктопаразитическая личинка **алеохары двуполосой** (*Aleochara bilineata* Gyll.), а также *Phygadeuon fumator* Grav. (сем. Ichneumonidae). Эти два вида паразитов — общие для капустных и свекловичных мух.

В личинках свекловичной мухи паразитирует три вида перепончатокрылых насекомых из сем. Braconidae, рода *Opius*.

Опиус блестящий — *O. nitidulator* Nees. Наиболее распространен и многочислен. Имаго — мелкие, длиной 3–4,5 мм, насекомые, голова спереди красновато-коричневая, среднеспинка черная с характерным красным рисунком. Усики 30–34-члениковые (рис. 3.6).

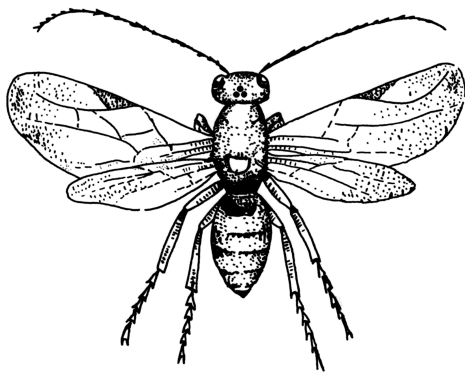


Рис. 3.6. Опиус блестящий
(по М. Н. Березкиной, М. И. Матвеевой, 1968)

Зимует взрослая личинка в пупарии мухи в почве. Взрослые наземники вылетают в начале июня, что часто совпадает с выходом личинок мух 1-го поколения. Вылетевшие самки питаются нектаром цветущей растительности. Самки откладывают яйца в тело личинок мух, находящихся в минах листьев свеклы, предпочитая заражать личинок 2-го, реже 3-го возраста. Плодовитость 176 яиц.

Развитие паразита начинается в развивающейся личинке мухи и заканчивается в личинке хозяина последнего возраста после образования ею пупария. В ней энтомофаг развивается до имаго.

На развитие одного поколения паразита необходимо около 40 дней. Число поколений паразита зависит от зоны и количества генераций хозяина. Так, в Ленинградской области в течение лета развивается два поколения энтомофага, и заселенность личинок и пупариев свекловичной мухи колеблется от 6,3 до 14,3% (Макаренко, 1969). В Ростовской области опиус дает не менее трех поколений, заселяя 50% личинок и пупариев в 1-м поколении и 85% во 2-м (Тряпицын, 1983).

У опиуса неодинаковые с хозяином требования к температуре. Паразит более теплолюбив (оптимальная температура для развития — 20–29°C), чем свекловичная муха, которая предпочитает более низкие температуры. В связи с этим для опиуса более благоприятны теплые годы, когда его развитие в течение сезона проходит синхронно с хозяином. Взрослые насекомые паразита в такие годы вылетают, когда в природе идет развитие заражаемых им личинок мухи 2-го возраста. В прохладные дождливые годы его развитие удлинится в большей мере, чем хозяина, и самки паразита вылетают тогда, когда развитие личинок мух уже закончилось. В такие годы опиус обычно регистрируется в единичных экземплярах.

Критерии эффективности. При заселении личинок и пупариев свекловичных мух опиусом на 70% и выше химическую защиту следует отменять (Миноранский, 1971).

Энтомофаги свекловичной корневой тли. На свекловичной корневой тле хищничают мухи рода *Thaumatomyia* (сем. Chloropidae, отр. Diptera). На полях свеклы наиболее распространены тауматомия голая и тауматомия рыжая.

Тауматомия голая — *Thaumatomyia glabra* Meig. Специализированный хищник корневой свекловичной тли. Тело длиной 3–3,5 мм, обычно желтое, с красновато-коричневыми, иногда сливающимися полосами на среднеспинке, с трапециеобразной головой, имеющий характерный теменной треугольник. Среднеспинка и щиток голые.

Тауматомия рыжая — *Th. rufa* Mcq. Длина тела 2,5–3,5 мм. Взрослые насекомые отличаются от предыдущего вида тем, что их среднеспинка и щиток равномерно покрыты короткими волосками.

По биологии эти два вида сходны и часто встречаются вместе. Зимуют взрослые личинки мух в pupариях в почве на глубине 1–15 см и более. Весной вылетевшие мухи питаются на цветущей растительности нектаром и откладывают яйца на посевы зерновых, люцерну, вику, сорняки. Продолжительность эмбрионального развития у хищника составляет 3–5 дней. Личинки 1-го поколения питаются тлями, развивающимися на корнях пшеницы, ячменя, а также сорняков из семейства маревых и сложноцветных. Затем самки перелетают на свекловичные поля и откладывают яйца в колонии вредителя. Поскольку оба вида тауматомии — мезофилы, то основная масса мух, вероятно, мигрирует в период смыкания листьев в междурядьях растений, где в это время создаются наиболее благоприятные условия для их развития. Для откладки яиц самки мух проникают по трещинам почвы в колонии тлей на глубину 2–6 см. Плодовитость *Th. glabra* — 56–79 яиц.

Личинки живут в почве в колониях тлей и способны проникать в нее на глубину 30–40 см. Одна личинка хищника за период развития уничтожает до 100 тлей. После окончания питания личинки поднимаются в верхний слой почвы, где и окукливаются. Развитие одного поколения энтомофага длится 40–50 дней. В регионах с теплым климатом мухи обычно развиваются в трех поколениях (Бондаренко, 1984).

Из многоядных хищников вредителем питаются личинки сирфид — *Syrphus vittiger* Ztt., *S. corollae*, имаго и личинки гемеробиуса — *Hemerobius* sp. В верхних слоях почвы тлю истребляют кокцинеллиды — коровка 7-точечная и пропиля 14-точечная. Божьи коровки особенно активны в период уборки корнеплодов.

3.2.4. Энтомофаги вредителей овощных культур

Основной овощной культурой открытого грунта во всех регионах России является капуста. Она повреждается насекомыми разных отрядов, в снижении численности которых значительную роль играют энтомофаги.

Из специализированных вредителей наиболее часто и на протяжении практически всей вегетации капусту повреждают чешуекрылые листогрызущие вредители: капустная моль, капустная и репная белянки и капустная совка. Среди эффективных энтомофагов этой

группы вредителей основное значение имеют паразиты из отрядов перепончатокрылых и двукрылых.

Энтомофаги капустной совки. На капустной совке зарегистрировано около 30 видов паразитов. Яйца капустной совки заражает трихограмма.

Trichogramma pintoï Vog. et Pint. и *T. evanescens* Westw. — преимущественные паразиты капустной совки. Развитие данных паразитов происходит в яйцах хозяина, приобретающих более темную окраску при их заселении. Поисковые и летные способности обоих видов низкие, они ведут приземный образ жизни и перемещаются по почве и растениям, делая короткие перелеты.

Трихограмма обеспечивает эффективную защиту капусты от капустной совки в европейской части страны при использовании масшированных выпусков. Первый выпуск паразита проводят в период начала откладки яиц совкой из расчета 30 тыс. самок на 1 га, повторный выпуск — в начале массовой откладки, при этом норма выпуска зависит от плотности кладок яиц вредителя. Так, при плотности фитофага на посадках капусты до 10 яиц на 1 м² необходимо соблюдать соотношение паразит:хозяин 1:1, при 10–50 — 1:5, свыше 50 — 1:10. Эффективность трихограммы в борьбе с капустной совкой достигает 74% (Стрелкова, 1999).

В Сибири трихограмма в естественных условиях редко заселяет яйца капустной совки и не играет существенной роли в регуляции численности этого вредителя.

Из паразитов гусениц капустной совки можно выделить несколько видов — муха эрнестия, наездники экзетастес и габробракон.

Эрнестия — *Ernestia consobrina* Mg. (сем. Tachinidae, отр. Diptera). Эффективный энтомофаг, развивается синхронно с капустной совкой. Длина мухи 8,5–13 мм, тело и ноги черные. Брюшко с широкими перевязями светлого цвета на 3–5-м тергитах.

Зимует пупарий в почве на глубине от 3–4 (на плотных почвах) до 7–11 см (на вспаханных землях). Самки вылетают неполовозрелые в конце июня — начале июля. Период дополнительного питания длится 20–25 дней, предпочтительно на зонтичных растениях.

Более успешно развиваются личинки при внедрении в гусениц 3-го возраста. При проникновении в гусениц старших возрастов проделанное личинкой отверстие быстро зарастает, лишившись кислорода, эрнестия погибает. Заселенных гусениц можно узнать по наличию темных пятен — мест внедрения личинок тахины. Личинка 3-го возраста образует пупарий вне хозяина в почве.

При наличии около капусты нектароносов зараженность гусениц капустной совки эрнестией может достигать 80–90%, на отдаленных от нектароносов полях — не более 30% (Тряпицын и др., 1982).

Экзетастес — *Exetastes* (сем. *Ichneumonidae*, отр. *Hymenoptera*). Род включает четыре вида, являющихся энтомофагами капустной совки.

Распространены широко. В зоне, где капустная совка развивается в одном поколении, паразит также моноцикличен. Зимуют взрослые личинки в коконах в почве на глубине 2–3 см. Взрослые наездники вылетают в конце июня — начале июля неполовозрелыми. Они питаются на цветущих зонтичных растениях и семенниках лука. Период откладки яиц длится 30–40 дней, обычно с начала июля до середины августа. Самки откладывают яйца преимущественно по одному в гусениц 3-го возраста. Плодовитость около 200 яиц. Личинка 1-го возраста хвостатая. Хвост служит для вскрытия оболочки яйца и поглощения питательных веществ из гемолимфы хозяина. Личинка старшего возраста червеобразная. Зараженные гусеницы совки становятся вялыми, малоподвижными, тело укороченное, вздутое с беловатой окраской. Для окукливания такие гусеницы опускаются с растений на почву, где после выхода личинок паразита гибнут. Куколка экзетастеса свободная, окукливается в настоящем черном или темно-буром коконе в почве около остатков гусеницы. Длина кокона 15–17 мм. Зараженность гусениц паразитом может достигать 10–20%, иногда и выше.

Критерии эффективности. Истребительные мероприятия отменяются при зараженности гусениц капустной совки энтомофагами на 50–70% при плотности вредителя до пяти гусениц на растение.

Габробракон притупленный — *Habrobracon hebetor* Say (сем. *Braconidae*, отр. *Hymenoptera*). Групповой эктопаразит гусениц более 60 видов вредных чешуекрылых. Среди них наиболее экономически значимые вредители — хлопковая и капустная совки.

Наездник небольшой величины (длиной 1,5–3 мм). Окраска варьирует от коричнево-желтой до черной. Зимуют оплодотворенные самки в растительных остатках, под комочками почвы. Яйцо удлинненно-овальное, заостренное с одного и притупленное с другого конца, беловато-желтоватой окраски. Самки откладывают яйца преимущественно на гусениц старших возрастов, по 2–44 яйца на одну гусеницу. Личинки с хорошо выраженной сегментацией и головой с крупными, серповидными челюстями; окраска варьирует в зависимости от хозяина. Окукливается в белых шелковистых коконах около остатков погибших гусениц.

Применение габробракона. Для регуляции численности chewing-фитофагов на капусте производят *массовые выпуски* габробракона. Выпущенный паразит быстро расселяется на растения и приспосабливается к природным условиям. Имаго питается нектаром цветков и гемолимфой жертвы.

По данным В. Я. Исмаилова и др. (2000), в лабораторных условиях в течение 3 сут паразит парализует до 90% гусениц капустной совки и белянки, а при выпусках на поле — около 50–60%. Этих вредителей, в отличие от хлопковой совки, габробракон только парализует, не оставляя своего потомства. Поэтому тактика его применения на капусте заключается в приурочивании выпуска энтомофага к каждому поколению конкретного вредителя, причем в нормах, превышающих применяемые на других культурах (3,5–10 тыс. особей на 1 га).

Энтомофаги капустной и репной белянок. На капустной и репной белянках почти повсеместно паразитируют на гусеницах апантелес, а на куколках — птеромалюс.

Апантелес беляночный — *Apanteles glomeratus* L. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Внутренний групповой паразит гусениц, предпочитательно белянок. Апантелес заражает гусениц 1–4-го возрастов, но предпочитает гусениц 2-го возраста, яйца откладывает внутрь гусениц группами по 20–60 шт. Плодовитость — до 2000 яиц. Отложенные яйца свободно плавают в гемолимфе гусеницы, где развиваются в течение 3–4 сут. Отрождающиеся личинки питаются гемолимфой, жировыми тканями, не повреждая наиболее важные органы. Личинки заканчивают развитие в гусеницах последнего возраста. Они имеют три возраста, из которых 2-й — самый продолжительный в своем развитии. Линька в 3-й возраст происходит перед самым выходом личинки из хозяина. Окукливаются они в шелковистых коконах желтого цвета группами около остатков хозяина, при перезаражении в группах может быть до 150 особей. Срок развития куколки 10 дней.

Апантелес, как и хозяева, полициклический. Зимует взрослая личинка в собственном коконе на заборах, стволах деревьев и стенах строений. Весной апантелес вылетает в конце мая — начале июня, обычно на 2–3 нед. раньше начала отрождения гусениц капустной белянки, с большим количеством (700–800 шт.) зрелых яиц в яичниках.

Гусениц, отродившихся из первых отложенных яиц, паразиты заражают на 40–50% и нередко до 80–90%. Затем зараженность снижается и максимально увеличивается в сентябре в период развития

2-го поколения гусениц капустной белянки. Зараженность репной белянки апантелесом не превышает 20%.

Критерий эффективности. При 60–80%-ной заселенности гусениц капустной белянки апантелесом и плотности 4–5 гусениц на 1 растение химическая обработка не целесообразна.

Совместное действие апантелеса и габробракона приводит к гибели 83% комплекса вредителей капусты, т. е. достигается уровень химической защиты, при этом затраты сокращаются вдвое (Исмаилов и др., 2002).

Кроме *A. glomeratus* на белянках и капустной моли паразитируют еще несколько видов апантелесов. Все они окукливаются в светлых одиночных или собранных в рыхлую группу коконах.

Птеромалюс куколочный — *Pteromalus puparum* L. (сем. Pteromalidae, отр. Hymenoptera). Групповой паразит куколок белянок, в которых проходит его развитие от яйца до имаго. Развитие паразита при температуре 23–24°C длится 19–20 сут, а при 17–19°C — 33–36 сут. Самки вылетают половозрелыми. Плодовитость их в среднем около 450 яиц. Птеромалюс питается нектаром цветков и гемолимфой хозяев, которая выступает из ранки, нанесенной яйцекладом.

Птеромалюс — широкий олигофаг, заражает куколок многих видов бабочек. Развитие его в течение сезона проходит несинхронно с развитием капустной белянки. В европейской части страны птеромалюс обычно дает три полных, а в теплые годы частично и четыре поколения, которые развиваются на разных хозяевах. После зимовки паразит вылетает в середине июня, задолго до окукливания капустной белянки. Первое поколение паразита и частично 3-е развиваются на куколках крапивницы. Взрослые особи 1-го поколения вылетают в середине июля, когда уже в большом количестве появляются куколки капустной и репной белянок. В них развиваются 2-е и последующие поколения птеромалюса. Зимуют потомства двух последних поколений паразита — диапаузирующие взрослые личинки — в куколках разных видов бабочек в местах их зимовки. Зараженность куколок капустной белянки птеромалюсом в разные годы варьирует от 5 до 40%.

Энтомофаги капустной моли. Наиболее известный паразит гусениц капустной моли — диадегма.

Диадегма — *Diadegma fenestralis* Holmgr. (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Внутренний паразит гусениц капустной моли. Сезонное развитие энтомофага приспособлено к развитию капустной моли. Диадегма начинает заселять поля капусты сразу после

появления на них капустной моли. Она способна заражать гусениц всех возрастов, но предпочитает гусениц 2–3-го возрастов, перешедших к открытому образу жизни. В гусеницу самка обычно откладывает одно яйцо. При перезаражении ранее вылупившаяся личинка уничтожает своих соперниц.

Личинка паразита заканчивает развитие в гусенице последнего возраста после того, как капустная моль сделала рыхлый паутинистый кокон. Личинка в конце своего развития вызывает полный лизис внутренних органов и мышечной ткани хозяина. Сдавливая наружный кутикулярный слой гусеницы к концу своего тела, личинка паразита внутри кокона хозяина образует свой плотный войлочный кокон, в котором он окукливается и развивается до взрослого насекомого. Развитие от яйца до имаго длится 15–20 дней. Зимует взрослая личинка внутри кокона хозяина в местах его зимовки — на сухих растениях, послеуборочных остатках. Потенциальная плодовитость паразита может достигать 540 яиц.

Паразит дает три полных, а в теплые годы — четыре поколения. Взрослые особи каждого поколения вылетают на 10–15 дней позднее бабочек моли, когда на полях уже появилось множество гусениц 2-го возраста. Зараженность гусениц капустной моли диадегмой в конце 2-го поколения обычно достигает 50–56%, а в конце лета увеличивается до 75–85%.

Критерии эффективности. Истребительные мероприятия отменяются при зараженности капустной моли энтомофагами на 60–70% при плотности гусениц до семи особей на растение.

Энтомофаги капустной тли. Комплекс энтомофагов, уничтожающих капустную тлю, многочислен и включает сирфид, кокцинеллид, златоглазок, афидиид и др.

Диаретиелла репная — *Diaeretiella rapae* Mc Int. (сем. Aphididae, отр. Hymenoptera). Эффективный эндопаразит тли.

Самка откладывает яйца в тело тли. В насекомом-хозяине развивается только одна личинка. Тля, зараженная паразитом, малоподвижна, принимает шаровидную форму и мумифицируется. Взрослый паразит выходит наружу через круглое отверстие, которое прогрызает на верхней стороне мумии.

По данным В. А. Тряпицына и др. (1982), в Московской области в полевых условиях среди колоний капустной тли на одном растении встречалось от одной до 250 мумифицированных особей. В мелких колониях тля нередко была заражена этим паразитом на 90–100%. На семенниках капусты диаретиелла заражала капустную тлю лишь на 2–3%.

Критерии эффективности. Если зараженность популяции вредителя диаретиеллой во 2-й декаде июля достигает 40% (при заселении не более 10% растений), то до конца сезона нет необходимости использовать инсектициды против капустной тли (Асякин и др., 1994).

Сирфиды (сем. Syrphidae, отр. Diptera). На полях белокочанной капусты и семенниках численность тли эффективно подавляют **сферофория украшенная, сирфы перевязанный, окаймленный, полулунный, лобастый**. Лёт и питание сирфид на цветущей растительности начинается вне поля в 6–7 ч утра, после обсыхания росы. Наиболее активны они с 9 до 12 и с 15 до 18 ч. В жаркое время дня они прячутся в траве и под листьями капусты. Хищный образ жизни ведут личинки, которые поедают тлю. Самки откладывают яйца среди колоний тли. Каждая личинка уничтожает до 2500 тлей. Достигнув последнего возраста, личинка окукливается на том же растении. Куколка похожа на запятовидную каплю.

Критерии эффективности. По данным Л. Н. Спиченко и др. (1985), в условиях Западной Сибири при заселенности растений тлей на 30%, в среднем не превышающей 2 балла, и наличии 20 личинок сирфид на одном растении хищники полностью уничтожают вредителя, поэтому химическую обработку против тлей не планируют.

Галлицы (сем. Cecidomyiidae, отр. Diptera). На капусте хищничают три вида галлиц. Наибольшее значение имеет ***Aphidoletes aphidimyza* Rond.** (см. раздел 3.1.5). Личинки галлиц являются активными хищниками тлей. В природных условиях за вегетационный период развивается 4–5 поколений хищника. В благоприятные годы галлица полностью уничтожает тлю на капусте.

Если на одно растение, заселенное тлей, приходится 40–50 личинок галлиц, то химическую борьбу с тлями проводить нецелесообразно.

Кокцинеллиды (сем. Coccinellidae, отр. Coleoptera). Представлены широко распространенными видами — **7-, 2- и 14-точечной коровками**. Они эффективно уничтожают тлю на кочанной капусте и семенниках.

Златоглазки (сем. Chrisopidae, отр. Neuroptera). Из златоглазок на капусте тлю уничтожают личинки **златоглазок обыкновенной, жемчужной** и др. Златоглазки появляются на полях капусты вскоре после заселения их тлей. Максимум их численность достигает в конце июля — августе, когда на одном растении может быть в среднем одна личинка златоглазки.

Энтомофаги капустных мух. Численность капустных мух снижают преимущественно два вида энтомофагов: алеохара и триб-лиографа.

Алеохара двуполосая — *Aleochara bilineata* Gyll. (сем. Staphylinidae, отр. Coleoptera) (рис. 3.7).

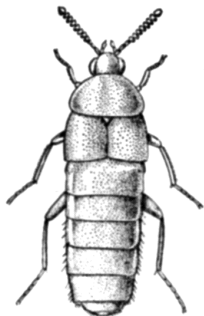


Рис. 3.7. Алеохара (по А. Сметана, 1958)

Хищничает в фазе взрослого жука, а личинка является эктопаразитом. Имаго выступает как широкий олигофаг, но ее распространение приурочено к зоне высокой вредоносности капустных мух.

Самки алеохары отрождаются неполовозрелыми. Созревание яиц у них происходит при питании яйцами и молодыми личинками капустных, свекловичной, ростковой мух. Жук за свою жизнь уничтожает до 2400 особей жертвы. Созревание яиц у самок происходит порционно, по мере откладки зрелых. На протяжении жизни, длящейся нередко около 3 мес, самки откладывают 500–900 яиц. Они размещают их в почве одиночно вблизи корневой системы растений, поврежденных личинками мух.

Развитие личинок проходит по типу гиперметаморфоза. Отродившаяся из яйца камподоевидная личинка может прожить без питания до 2 нед. Она активно отыскивает пупарии мух, выбирая среди них те, в которых уже сформировались куколки хозяина. После проникновения в пупарий личинка располагается на куколке мухи, через 4–8 дней она линяет и превращается в безногую малоподвижную личинку. Интенсивно питаясь содержимым хозяина, она через неделю переходит в 3-й возраст. Алеохара развивается до взрослого насекомого в пупариях мух. Развитие от яйца до имаго при 10°C длится 143–275 дней, при 25°C — 22–27. В разных географических зонах

алеохара дает от 1–2 до четырех поколений. Сезонный цикл алеохары, как и у триблиографы, определяется циклом развития хозяина. Зимует личинка 1-го возраста в пупарии мухи. Жуки появляются в середине июня, во время окукливания 1-го поколения весенней мухи, когда вредитель уже успевает нанести вред капусте. Зараженность пупариев капустных мух личинками алеохары в разные годы составляет от 6 до 85%.

Эффективны и взрослые жуки. Они долго живут и уничтожают большое количество яиц и личинок летней и 2-го поколения весенней мухи.

Струдники ВИЗР разработали методы массового разведения и применения алеохары в полевых условиях.

Критерий эффективности. Истребительные мероприятия отменяют при соотношении энтомофаг:жертва 1:6–1:30. В Восточно-Сибирском регионе критерием эффективности является плотность энтомофага четыре особи на 1 м².

Триблиографа — *Trybliographa rapae* Westw. (сем. Cynipidae, отр. Hymenoptera) (рис. 3.8).

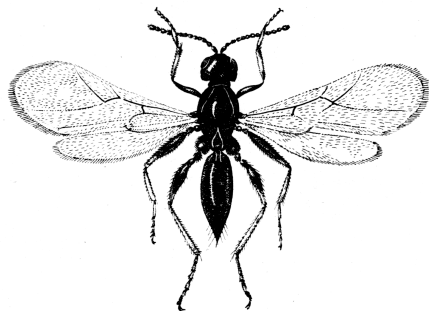


Рис. 3.8. Триблиографа (по Г. Н. Макаренко, 1972)

Специализированный паразит капустных мух. Развивается синхронно с хозяевами. Самка заражает личинок мух, находящихся внутри подземной части стебля или в почве на корнях растения. Отдает предпочтение личинкам 2-го возраста. В личинку мухи самка паразита откладывает одно яйцо. Для личинок триблиографы характерна смена типа паразитизма в онтогенезе (Макаренко, 1969). С 1-го по 3-й возраст она развивается внутри хозяина как эндопаразит. Перед переходом закоконировавшейся личинки мухи в куколку личинка триблиографы в 3-м возрасте покидает хозяина и уже как эктопара-

зит, располагаясь на теле куколки, завершает свое развитие. Здесь же внутри пупария мухи паразит окукливается.

Взрослые насекомые — хорошие летуны. Самки вылетают с большим количеством зрелых яиц и начинают их откладывать через 1–2 дня после окрыления. Потенциальная плодовитость перезимовавших самок составляет в среднем 145 яиц; она несколько выше, чем у самок летнего поколения (105 яиц), развивающегося в более теплый период сезона. Самки триблиографы способны обнаружить личинок мух при низкой их численности. Однако большое количество самок погибает в стеблях растений со значительным количеством зрелых яиц в яичниках. В результате фактическая плодовитость их не превышает 30 яиц. Дополнительное питание не повышает плодовитость самок, но продолжительность их жизни увеличивается с 10 до 28 дней.

Число поколений у триблиографы зависит от годовичного цикла хозяина. На весенней капустной мухе триблиографа развивается обычно в двух поколениях, а на летней — в одном. Зимует личинка 4-го возраста в пупариях мух в состоянии диапаузы.

При развитии как на весенней, так и летней капустных мухах триблиографа вылетает на 20–25 дней позднее, чем хозяева. Ее вылет совпадает с массовым развитием в природе личинок мух 2-го возраста. Развитие летнего поколения триблиографы длится около 50 дней. Ее вылет из летней мухи совпадает с вылетом паразита из пупариев весенней мухи летнего поколения. В результате в августе на полях капусты численность имаго паразита существенно возрастает. Применение химических обработок в этот период может вызвать значительную гибель паразита.

Триблиографа способна переходить с одного вида мух на другой, тогда соответственно хозяину меняется и сезонный цикл ее развития. Паразит, как и капустные мухи, предпочитает молодые растения капусты. В первой половине сезона он заселяет ранне- и средне-спелые сорта кочанной капусты и цветную капусту ранних сроков высадки, в летний период триблиографа развивается на средне- и позднеспелых сортах капусты.

Зараженность пупариев весенней капустной мухи достигает 28–47%, а летней — 19–37%. Вместе с алеохарой может заражать до 70% особей вредителя.

Энтомофаги крестоцветных клопов. Среди крестоцветных клопов наибольшее значение как вредитель капусты имеет капустный клоп. Взрослых клопов заражает муха пестрая фазия, а на яйцах паразитирует специализированный паразит триссолюкус.

Пестрая фазия — *Phasia* = *Ectophasia crassipennis* F. (сем. **Tachinidae**, отр. **Diptera**). Паразитирует на капустном клопе в течение сезона. Осенью личинки фазии 2-го возраста остаются зимовать в клопах. Зараженность ею капустного клопа обычно невысокая.

Триссолюкус — *Trissolcus viktorovi* Kozlov (сем. **Scelionidae**, отр. **Hymenoptera**). Постоянный и многочисленный паразит капустного клопа. Успешно развивается также в яйцах ягодного и полосатого клопов, но не заражает яйца вредной черепашки и крайне слабо — горчичного и рапсового клопов. Дает до восьми поколений. Развитие паразита весной и осенью при среднесуточных температурах 14–17°C длится 36–43 дня. Летом при температурах 24–25°C цикл развития сокращается до 14–15 дней. Средняя плодовитость самок в весенне-осенний период составляет 36–45 яиц, а летом — 67 при максимуме 138 яиц. В потомстве триссолюкуса 80–85% самок. Зимуют оплодотворенные половозрелые самки на полях капусты или на расположенных вблизи стаций, в сухих скрученных листьях различных растений и в трещинах коры деревьев на высоте 20–40 см от поверхности почвы. Триссолюкус легко переносит охлаждение до –10°C. Выживаемость снижается при температурах ниже –20°C. Однако при частом чередовании отрицательных температур с оттепелями выживает лишь 30% особей.

Из мест зимовки энтомофаг выходит при среднесуточной температуре 10°C, а заражение яиц хозяина происходит в интервале температур от 14 до 20°C. Весной паразит заселяет семенники капусты и другие рано вегетирующие культурные и дикие капустовые. За одно поколение клопа триссолюкус дает два поколения и заражает не более 15% яиц. Следующие его поколения, как и капустного клопа (в южных регионах), развиваются на полях кочанной капусты. Здесь он дает на двух поколениях хозяина до шести поколений, насаивающихся одно на другое. Это способствует накоплению численности триссолюкуса на капустных полях. Так, если во второй половине июня первые кладки яиц клопа были заражены на 25%, во время массовой откладки яиц — на 45%, то яйца клопа 3-го поколения паразит уничтожает на 80–90%.

Из **многоядных хищников** на полях капусты большое значение имеют жужелицы. Жертвами крупных жуков — *Carabus regalis* F.-W., *Broscus cephalotes* L. являются гусеницы капустной совки, капустной моли, репной белянки. Представители рода *Pterostichus* (*P. cupreus* L., *P. melanarius* Ill.) и *Harpalus rufipes* Deg. питаются личинками шелко-нов, пупариями и личинками капустных мух, мелкими слизнями, гусеницами белянок, капустной тлей. Мелкие жужелицы рода *Bembidion* поедают яйца и мелких личинок капустных мух (Бабенко, 2002).

3.2.5. Энтомоакарифаги вредителей плодово-ягодных культур

Энтомофаги вредителей яблони. Среди многочисленного комплекса вредителей яблони основная масса представлена чешуекрылыми (яблонная плодожорка, моли, листовертки, шелкопряды и др.) и сосущими вредителями (тли, медяницы, кокциды, щитовки, клещи).

Среди листоверток наиболее опасный вредитель яблони — *яблонная плодожорка* — специализированный вредитель плодов яблони, наносящий огромные убытки садоводству в большинстве районов умеренного пояса северного и южного полушария.

Яйцееды. Яйца яблонной плодожорки заселяют два вида яйцеедов.

Желтая плодожорочная трихограмма — *Trichogramma cacoeciae pallida* Meyer и **бессамцовая трихограмма** — *T. embryophagum* Htg. Их жизненный цикл сходен с циклом развития обыкновенной трихограммы, а отличается в основном предпочитаемостью хозяев и стадий обитания. Так, обыкновенная трихограмма предпочитает заражать яйца совок и поселяется преимущественно на полевых культурах. Желтая плодожорочная и бессамцовая трихограммы кроме плодожорки заражают яйца почковой, смородинной и изменчивой листоверток.

Эти трихограммы приспособлены к жизни в садах. Они переселяются с дерева на дерево на расстояние свыше 10–20 м и равномерно заселяют всю их крону. Желтая плодожорочная трихограмма зимует в яйцах плодожорки, кистехвоста и других бабочек. Она предпочитает сады с повышенной влажностью — загущенные насаждения и участки, расположенные в низинах. В отличие от нее бессамцовая трихограмма засухоустойчива.

Для всех трихограмм характерно несовпадение с хозяином по срокам развития. Чаще всего перезимовавшие трихограммы появляются в садах намного раньше (вплоть до месяца) до начала яйцекладки листоверток. В результате этого большое количество трихограммы погибает, не оставив потомства. За сезон желтая плодожорочная трихограмма способна в зависимости от климатических условий дать до 10 поколений. Непрерывное размножение трихограммы в течение лета может происходить лишь в том случае, когда в промежутке между поколениями плодожорки в садах имеются яйца листоверток; тогда зараженность яиц плодожорки паразитом превышает 70%.

Для выявления и оценки действия природной популяции трихограммы в садах эффективен метод экспонирования яиц зерновой моли на карточках белого или желтого цвета (3×3,5 см). Регулярное вы-

вешивание карточек в течение сезона позволяет осуществлять мониторинг энтомофага и поддерживать его численность на достаточно высоком уровне. Так, в Воронежской области установлено, что максимальное заражение яиц паразитом приходится на середину июля, к концу сезона (сентябрь) трихограмма накапливается в садах в значительном количестве: до 66,4–83,4% зараженных яйцекладок листоверток (Харченко, Рябчинская, 1994).

Применение трихограммы. Эффективность трихограммы усиливается за счет *массовых выпусков* паразита, разведенного в лабораторных условиях, во время яйцекладки каждого поколения плодоярки. В зависимости от численности вредителя и климатических условий против каждого поколения плодоярки выпускают 80–200 тыс. особей яйцееда на 1 га.

Оэнциртус — *Ooencyrtus kuwanae* How. (сем. Encyrtidae, отр. Hymenoptera). Паразит яиц *златогузки* и *непарного шелкопряда*. За сезон паразит дает до четырех поколений. Зимуют оплодотворенные самки в лесной подстилке. Одна самка может отложить до 200 яиц. При этом каждое яйцо она прикрепляет с помощью длинного стебелька к стенке яйца бабочки изнутри. Паразит способен развиваться в яйце, находящемся на любой стадии развития зародыша. Развитие одного поколения завершается за 3 нед.

***Telenomus laeviusculus* Ratz. (сем. Scelionidae, подсем. Telenominae) и *Ooencyrtus tardus* Ratz (сем. Encyrtidae).** Эти два вида имеют наибольшее практическое значение более чем из 10 видов яйцеедов, паразитирующих в яйцах *кольчатого шелкопряда*. Оба паразита развиваются почти синхронно с хозяином и охотно заселяют его стадии обитания. Подобно хозяину они имеют годичный цикл развития. Яйцееды до 10 мес. находятся в состоянии диапаузы в фазе предкуколки внутри яйца вредителя. Они начинают вылетать за 10–15 дней до начала яйцекладки у непарного шелкопряда. В этот период взрослые яйцееды питаются нектаром зонтичных и розоцветных растений. Самки достигают половой зрелости к началу откладки яиц хозяином. В среднем самки теленомуса откладывают 60–70 яиц и заражают в кладках до 80–90% яиц вредителя (Бондаренко, 1978).

Паразиты гусениц и куколок чешуекрылых вредителей. Стадии личинок и куколок чешуекрылых наиболее уязвимы для паразитоидов из отряда Hymenoptera.

Агениаспис — *Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (сем. Encyrtidae, отр. Hymenoptera). Мелкое насекомое (длиной около 1 мм) (рис. 3.9а). Широко распространенный яйцеличиночный паразит, который отклады-

вает свои яйца в яйца горностаевой моли, а заканчивает развитие в гусенице хозяина. Яйца паразита развиваются полиэмбрионически; формирование в них эмбрионов происходит лишь в том случае, если яйцо попадает в развивающийся зародыш хозяина. Из одного яйца паразита развивается большое количество зародышей. В одной гусенице хозяина может находиться до 225 паразитов.

Фаза яйца у паразита наиболее продолжительна, она длится более 320 дней. Личинки в своем развитии проходят три возраста и заканчивают развитие, когда гусеницы моли достигают последнего возраста. Личинки паразита уничтожают все органы гусеницы, оставляя нетронутыми лишь ее наружные покровы. Они окукливаются в особых кокончиках внутри хозяина, из-за чего поверхность мумифицированной гусеницы становится бугристой (рис. 3.9б). Развитие личинки и куколки агениасписа продолжается около 2 мес. Вылет взрослого насекомого обычно совпадает с началом яйцекладки моли.

Получены положительные результаты при переселении агениасписа из разных природно-климатических зон в дикie плодовые сады Киргизии, где до этого паразит отсутствовал. На четвертый год после выпуска агениаспис практически подавил развитие моли на 5000 га.

Из многоядных бабочек в годы массового размножения существенный вред яблоне наносит **боярышница**. Гусениц младших и средних возрастов боярышницы, а также непарного шелкопряда поражают паразиты родов *Apanteles* и *Meteorus*.



а



б

Рис. 3.9. Агениаспис (по Л. С. Куликовой, 1973):

а — взрослое насекомое, б — коконы в гусенице.

Апантелес — *Apanteles spurius* Wesm. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Живет за счет гусениц боярышницы. На ней проходят развитие два первых поколения паразита. В середине лета апантелес

размножается на других видах бабочек, а в конце лета вновь переходит на боярышницу, в гусеницах которой и зимует.

Метеорус — *Meteorus versicolor* Wesm. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Имеет широкий круг хозяев. Отрождающиеся из гусениц среднего возраста личинки паразита окукливаются в небольших светло-коричневых коконах. В течение сезона развивается несколько поколений паразита. Зимует личинка в гусеницах боярышницы и в зимующих гусеницах других видов бабочек.

Эласмус — *Elasmus albipennis* Thomson (сем. Elasmidae, отр. Hymenoptera). Групповой эктопаразит гусениц и прони́мф мелких чешуекрылых, в частности плодожорок и листоверток. Перспективный энтомофаг для защиты плодовых культур. Практический интерес представляет его способность паразитировать гусениц яблонной, сливовой и восточной плодожорок. Так, выпуски самок эласмуса в количестве 100–120 тыс. особей на 1 га, проведенные в хозяйствах Ставропольского края, позволили снизить численность плодожорок на 79–86% (Исмаилов и др., 2002).

Разработаны методы разведения этого энтомофага в лабораторных условиях и предложены способы его применения (Коваленков, 2013).

Энтомофаги медяницы, кокцид и тлей. Среди сосущих насекомых, ведущих неподвижный образ жизни, наибольший вред приносят червецы и щитовки (кокциды), тли и медяницы.

Паразитами ложнощитовок и мучнистых червецов являются главным образом **хальциды** из семейств Encyrtidae, Eunotinae и Aphelinidae (отр. Hymenoptera). Зараженных энциртидами и афелинидами личинок 2-го возраста ложнощитовок легко узнать по темному, немного вздутому телу. Изменяется цвет тела и у взрослых ложнощитовок, зараженных паразитами.

Мучнистые червецы при поражении энциртидами постепенно теряют подвижность и мумифицируются. Мелкие червецы и личинки крупных видов червецов, в которых развивается один паразит, принимают бочонкообразную форму. Мумии взрослых мучнистых червецов, содержащих по несколько особей паразита, разделены на ячейки (в каждой из которых находится по одной личинке или куколке энциртид) и выглядят бугорчатыми.

Внутренними паразитами **тлей** являются представители семейств Encyrtidae и Aphelinidae (роды *Aphelinus*, *Mesidiopsis*, *Mesidia*). Зараженные паразитами тли постепенно теряют подвижность и мумифицируются. Тело сильно вздувается, становится шарообразным, меняет окраску и затвердевает.

Афелинус — *Aphelinus mali* Hald. (сем. Aphelinidae, отр. Hymenoptera). Узкоспециализированный паразит опасного вредителя яблони — *кровяной тли*. Интродуцирован из Северной Америки и к настоящему времени расселен по всему ареалу вредителя (южные районы страны).

Зимуют взрослые личинки в мумиях тлей. Имаго вылетают в апреле — мае, самки сразу приступают к откладке яиц. Плодовитость в среднем составляет 15–56 яиц при максимуме 85 яиц (Болдырева, 1971). В тело тли самка откладывает по одному яйцу (иногда больше), но развивается только одна личинка. Продолжительность развития около 30 дней. Размножение происходит по типу арренотокнии. Через несколько дней после заражения тля перестает питаться, тело ее вздувается и чернеет, теряет хлопьевидный пушок, насекомое погибает. После гибели тли сквозь нижнюю стенку тела, прилегающую к дереву, просачивается жидкость, которая после затвердевания прочно прикрепляет мумию тли к субстрату. Взрослое насекомое вылетает через отверстие, сделанное в задней части мумии.

Оптимальные условия для жизни афелинуса — температура 17–30°C, относительная влажность воздуха — 70–80%. За сезон развивается 7–9 поколений.

Применение афелинуса. Для сохранения и расселения афелинуса в новые очаги осенью проводят его заготовку: нарезают побеги длиной 15–25 см, заселенные тлями и паразитом. В течение зимы побеги хранят в сухом проветриваемом помещении. После установления теплой погоды побеги развешивают в саду. Для подавления развития кровяной тли на 1 га сада требуется около 1000 особей паразита (Смолякова и др., 1995).

Кроме паразитических перепончатокрылых различными видами тлей питаются многочисленные хищники: **златоглазки**, **жуки-кокциnellиды**, личинки **галлиц**, **серебрянок** и **сирфид**. Например, в яблоне-вых садах обычна **златоглазка 7-точечная**. Взрослых насекомых отмечают в июне — сентябре. Период развития златоглазки от яйца до имаго завершается за 38–43 дня. Имаго и личинки питаются тлями, заселяющими яблони, смородину и жимолость. Так, одна личинка за период развития уничтожает свыше 430 особей яблонной тли, около 400 особей смородинной или свыше 200 особей жимолостной тли (Бабенко, 1982). Установлено, что численность яблонной тли также значительно снижает **обыкновенная златоглазка** (Мершалова, 1971).

Божьи коровки широко распространены на плодово-ягодных культурах по всей территории страны. В садах Западной Сибири, например, зеленой яблонной тлей питается не менее 10 видов кокци-неллид.

К числу наиболее значимых энтомофагов относятся коровка 2-точечная и кальвия 14-точечная.

Коровка 2-точечная (см. раздел 3.2.1). В садах адалия питается девятью видами тлей на яблони, аронии, малине, смородине, кры-жовнике, облепихе, вишне, жимолости. Жук поедает за 1 сут 10–149 тлей, личинки старшего возраста — 22–85 тлей разных видов.

Кальвия 14-точечная — *Calvia quatuordecimguttata* L. Жуки размером 4,5–6 мм. Надкрылья светло-бурые, с 14 круглыми белыми пятнами.

В средней и северной полосе европейской части страны и на Дальнем Востоке кальвия питается тлями и листоблошками, разви-вающимися на плодовых культурах и лесных породах (Савойская, 1991).

Критерии эффективности. В южной зоне садоводства России на плодовых культурах при соотношении божьих коровок и тлей не более 1:250, златоглазок и тлей 1:300 химические препараты не при-меняют (Смолякова и др., 1995).

Хищники плодовых клещей. Яблоне и другим плодовым де-ревьям серьезный вред причиняют плодовые клещи, в частности обыкновенный и красный плодовой паутинные клещи. Размножение клещей успешно сдерживается многими видами хищников — клеща-ми-фитосейидами, хищными клопами (сем. Nabidae, Anthocoridae, Miridae), божьими коровками, трипсами и златоглазками.

Фитосейиды (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Наиболее эффективные хищники растительоядных плодовых клещей (подроб-ное описание в разделе 2.2.2). Хищные клещи зимуют в фазе оплодо-творенной самки под корой веточек деревьев, в трещинах и складках коры. Весной они активизируются уже при температуре 2–3°C, начи-нают питаться плодовыми клещами в местах зимовки и уничтожают их вплоть до глубокой осени.

В многолетних агроценозах (садах, лесах) складываются благо-приятные условия для жизни и размножения фитосейид. Так, на яб-лоне отмечено 38 видов, на груше — 29, сливе — 21, смородине — 9, землянике — 17. В основном в садах встречаются следующие виды клещей: *Anthoseius caudiglans* Schust., *Metaseiulus occidentalis* Nesb., *Amblyseius fallacis* Garm. и др. (Лившиц, Секерская, 1990). Деятель-

ность фитосейид успешно проявляется при низкой численности тетраниховых клещей.

Клоп антокорис — *Anthocoris nemorum* L. (сем. Anthocoridae, отр. Hemiptera). Эффективно уничтожает плодовых клещей при их массовом размножении. Полифаг. Личинки и взрослые клопы питаются яйцами и взрослыми клещами. За 1 сут самка съедает до 160 яиц клещей. Особенно важна роль антокориса в истреблении диапаузирующих яиц красного плодового клеща в осенний период, которыми не могут питаться фитосейиды.

Этот клоп уничтожает также гусениц плодовой и других листовёрток, моли, тлей и медяниц. Однако отмечено, что антокорис питается и полезными видами — личинками стеторуса, стафилинид, пылюнокрылов, фитосейидами.

Зимуют оплодотворенные самки клопа в сухих листьях и травянистой растительности в садах. Откладка яиц в весеннее время начинается при повышении температуры до 8–13°C. Самка размещает яйца в паренхиму листа яблони, обычно с верхней стороны. Период яйцекладки продолжается около 2 мес. За 1 сут самка откладывает в среднем два яйца, а за весь период существования — 100–200 яиц. При оптимальной температуре (20–24°C) преимагинальное развитие клопа продолжается около 40 дней. За сезон развиваются 2–3 поколения.

Стеторус точечный — *Stethorus punctillum* Ws. (сем. Coccinellidae, отр. Coleoptera). Широко распространенный специализированный хищник паутиных клещей. Это небольшой (длиной 1–1,5 мм), сильновыпуклый со спинной стороны жук, с грубо пунктированными, покрытыми светлыми волосками надкрыльями, которые в задней части торчат прямо назад. Передний край переднегруди выпуклый, кровлеобразный. Тело черное, ротовые части и ноги желтые.

Через несколько дней после оплодотворения самка приступает к откладке яиц, размещая их по одному среди клещей-фитофагов. При 21°C развитие одного поколения продолжается 20–23 дня. Плодовитость варьирует от 200 до 1290 яиц.

Личинка 1-го возраста медлительна и питается преимущественно яйцами жертвы; личинки старших возрастов весьма активны и прожорливы, питаются всеми стадиями развития паутиных клещей, нередко поедают и своих младших собратьев. В отсутствие животной пищи жуки могут питаться камедью, медвяной росой, нектаром.

Жуки живут до двух лет. Зимуют во взрослом состоянии. В течение года дают 2–3 поколения, в регионах с теплым климатом — до

пяти. Стеторус обитает в разных стадиях — на виноградниках, в плодовых садах, на citrusовых и других культурах. Отмечено, что эффективность стеторуса во многом зависит от интенсивности обработок сада и характера применяемых пестицидов. Там, где химические пестициды не применяют, численность стеторуса в 2,5–3 раза выше (Баранов, 1995).

Энтомофаги вредителей смородины и крыжовника. Смородина и крыжовник имеют общий круг вредителей, в первую очередь это тли, щитовки, огневки, пяденицы, пилильщики.

Среди энтомофагов тлей и щитовок, обитающих на крыжовнике, большую роль играют **божьи коровки** и **златоглазки**.

Хилокорус почковидный — *Chilocorus renipustulatus* Scr. (сем. Coccinellidae, отр. Coleoptera). Наиболее значимый из божьих коровок регулятор численности щитовок на смородине. Тело и голова жука черные, на каждом надкрылье имеется большое красное пятно. Длина тела 4–5 мм.

Перезимовавшие жуки достигают наибольшей численности в колониях ивовой щитовки. Самки откладывают яйца под щиток самок щитовок или рядом с ним, в трещины коры и другие укромные места. Плодовитость самок хилокоруса достигает 120–130 яиц. В течение года могут давать 2–3 поколения.

Жуки хилокоруса питаются яйцами, личинками, взрослыми самками и нимфами самцов щитовки. Личинка хищника нападает преимущественно на личинок и неполовозрелых самок вредителя, прогрызает в средней части щитка отверстие с рваными краями и съедает жертву. Одна личинка хилокоруса способна за период развития уничтожить до 360 личинок и неполовозрелых самок щитовки. В свою очередь, один жук съедает за 1 сут яйца под 15–20 щитками.

Коровка 5-точечная. Жуки наиболее многочисленны на смородине и облепихе, хотя встречаются также на яблоне, малине, жимолости и аронии, где они уничтожают девять видов тлей.

Коровка 7-точечная. Обладает наиболее широким спектром питания по сравнению с другими кокцинеллидами; она уничтожает 38 видов тлей, в том числе 12 видов с плодово-ягодных растений. За 1 сут один жук поедает 105–247 тлей, а личинка 4-го возраста — от 60 до 159 тлей. За весь период развития личинка и жук уничтожают в общей сложности до 5000 тлей. В случае отсутствия тлей коровка способна нападать на других мелких насекомых (личинок листогрызущих пилильщиков, гусениц пядениц).

Златоглазка жемчужная. Чаше других златоглазок встречается на смородине, а также на облепихе, жимолости, крыжовнике, малине. Взрослых насекомых отмечают на растениях с мая по сентябрь. Личинки появляются в середине июня. Весь период развития златоглазки от яйца до имаго продолжается 33–38 сут. Одна личинка за период развития уничтожает до 250 смородинной или до 160 жимолостной тлей. Взрослые насекомые, питаясь такими же видами тлей, в течение жизни поедают соответственно 2010 и 700 особей вредителя. За 1 сут одна взрослая златоглазка высасывает от пяти до 45 тлей разных видов.

При отсутствии тлей златоглазки способны питаться личинками младших возрастов бледноногого крыжовникового пилильщика, малинного листового пилильщика, смородинной подушечницы.

На вредителях смородины и крыжовника паразитирует большое число энтомофагов из отряда перепончатокрылых (Hymenoptera). К их числу относятся афелиниды (сем. Aphelinidae), хозяевами которых служат равнокрылые хоботные, двукрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые. Подавляющее число афелинид связано с кокцидами, алейродидами и тлями.

***Apytis sugonjaevi* Jasn. (сем. Aphelinidae, отр. Hymenoptera).** Паразит ивовой щитовки, часто встречающийся на смородине. Оранжевого цвета личинки паразита живут одиночно под щитками самок вредителя, питаясь через прокол покровов тела хозяина. Окукливание происходит по месту питания личинки. Эффективность паразита невысокая, количество зараженных самок не превышает 3–5%.

Опасный вредитель смородины — *почковый клещ*, который развивается внутри почек красной, черной и белой смородины и вызывает к концу лета их разрастание (вздутие). Наиболее часто внутри почек, зараженных клещом, встречается наездник тетрастихус.

***Tetrastichus eriophyidis* (сем. Eulophidae, отр. Hymenoptera).** В некоторые годы до 30% почек бывает заселено этим паразитом. В каждой почке встречается по 1–2 личинки паразита. Взрослые особи вылетают из почек в конце мая — начале июня. Их вылет совпадает с окончанием массовой миграции клещей. Самки наездника откладывают яйца (по 1–2) внутрь молодых почек, зараженных клещами. Личинки наездника остаются зимовать внутри почек и окукливаются там весной следующего года, во второй половине мая.

Значительно реже почкового клеща уничтожают хищные клещи, а также личинки хищного трипса.

Анистис ягодный — *Anystis baccarum* L. (сем. Anystidae, отр. Acariformes). Хищный клещ, перспективный для использования в са-

ду, довольно крупный (1×1,5 мм), красной окраски, широкоовальной формы, с радиально расходящимися ногами. Покровы слабо склеротизированы, в линейных складках. Имеет две пары глаз.

Размножение партеногенетическое. Жизненный цикл включает семь фаз: яйцо, предличинка (неподвижна), личинка, прото-, дейто- и тритонимфа и взрослая особь (самка) (рис. 3.10). Зимует в фазе яйца.

Взрослая особь — длинноногий, подвижный, напоминающий мелкого паучка хищник. Широкий зоофаг. Очень агрессивен и прожорлив. Питается мелкими насекомыми и клещами, предпочитая подвижные стадии. Среднесуточная прожорливость зависит от размера жертв и составляет 35 особей паутиных клещей, 6–8 тлей, 18 ложнощитовок.

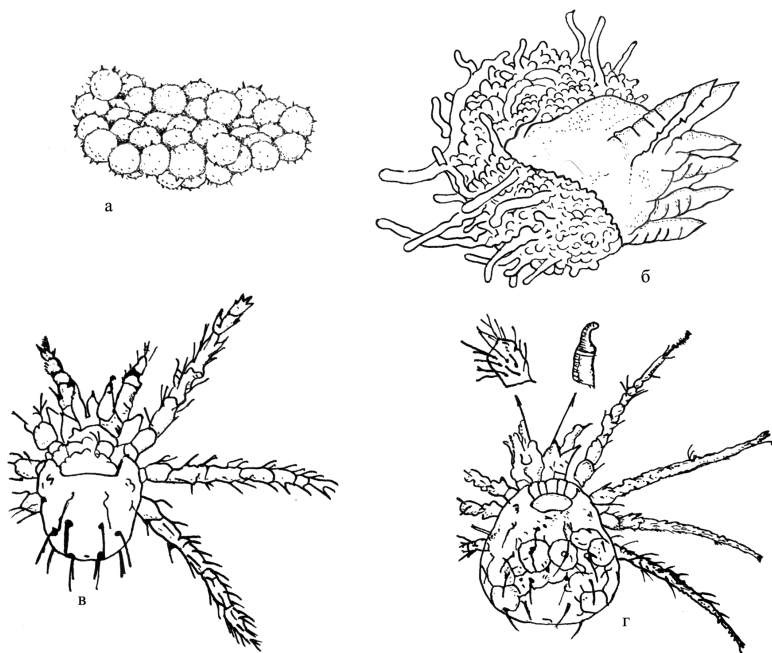


Рис. 3.10. Анистис ягодный (по А. Б. Ланге):
а — кладка яиц, б — предличинка, в — личинка,
г — взрослый клещ (самка).

Анистис — типичный обитатель леса. Наибольшая численность наблюдается в незагущенных средневозрастных и молодых насаждениях, преимущественно лещины, дуба, ивы, сосны. В садах встречается редко. Однако предпринимались попытки использования анистиса против паутинных клещей на черной смородине. При подсадке хищника в соотношении с жертвой 1:30–1:50 растения освобождались от вредителя на 5–6-й день (Лившиц, Секерская, 1990).

Существенную роль в регуляции численности вредителей смородины и крыжовника играют **многоядные напочвенные хищники** из отряда жесткокрылых — жужелицы (сем. Carabidae) и стафилиниды (сем. Staphylinidae).

Жужелицы (род *Carabus*). Нападают на личинок пилильщиков, гусениц пядениц и жимолостного бражника в период ухода в почву на кокониrowание и окукливание. Показано, что в течение суток один жук уничтожает 5–8 личинок 2–3-го возрастов крыжовникового бледноногого пилильщика, 5–6 гусениц крыжовниковой огневки или три гусеницы 3–4-го возрастов бражника.

Жужелица медная — *P. cupreus* L. Один из самых распространенных многоядных энтомофагов в насаждениях ягодников. Жук средних размеров (длиной 11–14 мм), с бронзовой или медно-красной окраской покровов и головы, покрытой густыми точками. Отмечено питание медной жужелицы личинками последнего возраста различных пилильщиков. Кроме того, жуки поедают гусениц пядениц, совок и бражников различных возрастов, личинок двукрылых (буточной, листовой, побеговой галлиц, малинной побеговой мухи).

Стафилиниды. По сравнению с жужелицами обладают меньшими размерами, и спектр их добычи в насаждениях ягодных культур обычно ограничивается мелкими насекомыми с мягкими покровами тела. Так, часто встречающиеся в подстилке ягодников ***Philonthus decorus* Grav.** и ***P. rotundicollis* Men.** (длина их тела 8–14 мм), питаются преимущественно личинками двукрылых и гусеницами мелких чешуекрылых, а обитающие в массе мелкие хищники ***Tachinus rufipes* Deg.** (5–6 мм) уничтожают преимущественно яйца двукрылых или мелких напочвенных клещей.

Энтомофаги вредителей малины и земляники. Важное место в ряду садовых культур принадлежит малине и землянике, которые обладают высокими вкусовыми и диетическими достоинствами.

У малины и земляники немало общих вредителей. К основным относятся малинно-земляничный долгоносик, малинный жук, листовертка, тли, клещи, моль почковая, хрущик садовый.

Основными регуляторами численности сосущих вредителей малины являются рассмотренные ранее **жуки-кокциеллиды**, **злато-глазки**, **перепончатокрылые**, **двукрылые**, а также **хищные клещи**.

Среди представителей отряда двукрылых важное значение в садах имеют **сирфиды** (сем. Syrphidae). Наиболее часто встречающийся и эффективный энтомофаг на ягодных культурах — **сирф перевязанный**.

Клещи-фитофаги существенно снижают урожай ягодных культур, особенно вредоносны они на садовой землянике. Эффективными акарифагами вредителей на ягодных культурах являются **клещи-фитосейиды**.

Amblyseius reductus Wainst. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Хищный клещ, приурочен к обитанию в основном на травянистых и кустарниковых, иногда древесных растениях. Особенно многочислен и широко распространен на лесной клубнике, костянике и ежевике.

Тело клеща удлинено-овальное, беловато-желтоватого цвета. Длина дорсального щитка самки — 0,34, ширина — 0,18 мм. Самец мельче, его длина — около 0,27 мм.

Зимуют оплодотворенные самки в подстилке, в середине куста земляники или клубники и других укромных местах. Весной при температуре 8–10°C самки выходят, откладывают яйца на нижнюю сторону листьев растений. Вскоре из яиц отрождаются подвижные шестиногие личинки, они не питаются и после линьки превращаются в восьминогих протонимф, которые питаются растительными клещами и их яйцами. После 2-й линьки появляются подвижные и прожорливые дейтонимфы. После активного питания они переходят в состояние предлиночного покоя, затем линяют на имаго.

Наиболее благоприятные условия развития амблисейуса — температура 24–30°C, относительная влажность воздуха — выше 70%, световой период — 14–16 ч. При таких условиях одно поколение клеща развивается 7–8 сут. Продолжительность жизни самки до 38 дней. При сокращении светового дня самки уходят в диапаузу.

На растениях садовой земляники акарифаг находит свою жертву — обыкновенного паутинного клеща — на полностью сформировавшихся листьях, а внутри зачаточных листьев активно уничтожает земляничного клеща. За сутки одна самка уничтожает в среднем 5–7 особей паутинного клеща или 11 особей земляничного клеща.

В природных условиях, при отсутствии на землянике клещей-жертв, хищник от голода, как правило, не погибает, а находит себе корм на других растениях или в подстилке.

***Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* Oud. (сем. Phytoseiidae, отряд Parasitiformes).** Широкий олигофаг, хищник. Обитает на разнообразных древесных, кустарниковых и травянистых растениях, встречается в подстилке и в гнездах грызунов.

Взрослые особи небольших размеров (длина тела самок — 0,65, самцов — 0,43 мм), желтовато-коричневого цвета, весьма подвижные. Самки откладывают овальной формы яйца белого цвета на волоски листьев, вдоль жилок с нижней стороны. Личинки шестиногие, максимальная длина 0,34 мм. После 1-й линьки клещи превращаются в протонимфу и приступают к питанию. Длина дейтонимф составляют 0,49–0,53 мм.

Применение хищных фитосейид. Разработаны методики массового размножения и выпуска акарифагов на плантации земляники. Для контроля численности земляничного прозрачного клеща норма выпуска *Amblyseius reductus* должна обеспечивать исходное соотношение к численности жертвы не менее 1:50, для обыкновенного клеща — 1:25.

По данным Ю. И. Мешкова (1995), оптимальное время колонизации *Neoseiulus cucumeris* — период цветения земляники. Ранневесенняя норма выпуска определяется плотностью популяции перезимовавшего вредителя и не превышает 10 самок хищника на растение. При более поздней колонизации (конец цветения — начало плодоношения) норма выпуска составляет 20–40 самок на одно растение. Эффективность весеннего выпуска акарифага достигала 95,7%.

При выращивании земляники в условиях теплиц эффективным приемом является совместное использование биопрепаратов и акарифагов. Так, двукратная обработка бактериальным препаратом БТБ-202 с одновременным выпуском после опрыскивания *A. cucumeris* обеспечила успешное подавление численности земляничного прозрачного клеща, при отсутствии отрицательного действия биопрепарата на амблисейуса (Доброхотов, 2010).

Многообразие хищных и паразитических насекомых, а также клещей и пауков в природных условиях позволяет в той или иной степени контролировать численность многих вредных фитофагов сельскохозяйственных культур. Активное использование энтомофагов и акарифагов методами интродукции, сезонной колонизации, массированными выпусками и т. д. — одно из основных и эффективных направлений биологической защиты растений от вредителей.

4. ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ НАСЕКОМЫХ КАК АГЕНТЫ СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ХОЗЯИНА

Энтомопатогенные микроорганизмы различных систематических групп участвуют в естественных процессах регуляции численности фитофагов, а также служат основой для создания биопрепаратов против вредителей растений. Микробиологические методы регуляции численности насекомых в основном базируются на фундаментальных работах по патологии насекомых.

4.1. Основные понятия патологии насекомых

Предмет изучения патологии насекомых — болезни, вызываемые микроорганизмами, простейшими и нематодами. Патология насекомых тесно связана с микробиологией, вирусологией, протозоологией, энтомологией, биохимией, молекулярной биологией.

Патология как наука о болезнях живых организмов возникла из насущных потребностей человека. Объектами изучения инфекционной патологии, как правило, служат микроорганизмы. Жертвами микробного паразитизма становятся все виды живой материи: растения, животные, сами микроорганизмы. Прежде чем познакомиться с частными проблемами, отметим общие принципы изучения науки о болезнях насекомых.

Во взаимоотношениях микроорганизмов с их хозяевами различают понятия «инфекционность», «патогенность» и «вирулентность». Под *инфекционностью* понимается способность микроорганизма существовать в определенном хозяине и переходить от одного насекомого к другому. *Патогенность* — способность такого организма причинить своему хозяину ущерб, т. е. вызвать болезнь. Она зависит от вирулентности агента и восприимчивости инфицируемого организма. *Вирулентность* — качественная мера патогенности, характеризующая специализацию патогена. Существует внутривидовая дифференциация патогенов по признаку вирулентности, так как патогенный вид может быть неоднороден по способности заражать различных хозяев.

Чтобы выявить какие-либо признаки болезни, надо знать параметры нормального состояния насекомого. Распознавание болезни не составляет труда, когда изменения в организме приводят его к гибели. Если этого не происходит, то для изучения болезненного состоя-

ния привлекают микроскопические и биохимические методы исследования. Для обнаружения больных насекомых сравнивают друг с другом особей одной популяции и отделяют тех, которые отличаются по определенным функциональным проявлениям. *Болезнью* считают такие изменения нормальных функций организма, которые могут привести к гибели той или иной особи. Внешне эти изменения обычно проявляются в отклонениях по размерам, форме, окраске тела.

У насекомых, как и у других живых организмов, различают инфекционные и неинфекционные болезни. *Инфекционные болезни* насекомых вызывают такие организмы, как бактерии, вирусы, риккетсии, микроспоридии, грибы, нематоды. Инфекционное начало этих организмов активно распространяется от одной особи к другой. Интенсивность распространения зависит от численности популяции и частоты контактов особей с источником инфекции. *Неинфекционные болезни*, поражающие насекомых, вызываются физическими или химическими факторами или являются следствием нападения энтомофагов. Главным отличительным признаком неинфекционных болезней служит отсутствие передачи болезни от одной особи к другой.

Больная особь отличается от здоровой рядом внешних признаков. Внешние видимые изменения помогают без особых усилий отличать зараженных особей от здоровых. Такие изменения могут быть сходными при разных болезнях. Наиболее очевидные признаки заражения проявляются в изменении движений насекомых, окраски их тела, размеров и формы, поглощения пищи.

Изменения в движении. Этот признак проявляется более четко по мере развития болезни. При всех заболеваниях, в течение которых постепенно разрушаются все новые участки тканей, движения постепенно ослабевают, зараженные особи перестают двигаться и остаются на месте до своей гибели. Прекращение движения больных насекомых перед гибелью наблюдается, например, при вириозах и бактериозах. При заражении белым мускардиозом особи прекращают движение за неделю до гибели. При инфицировании энтомофторовыми грибами движения прекращаются за 24 ч до прорастания гнильницы изнутри тела. Гусеницы златогузки прекращают питание на 5-й день после заражения микроспоридиями, а живут еще 3 нед., не двигаясь и не питаясь.

Сосредоточение зараженных особей на определенных частях растения. Этот признак проявляется лишь при некоторых заболеваниях. Например, гусеницам шелкопряда-монашенки или кольчатого шелкопряда свойственны суточные миграции. На ночь они заползают

наверх деревьев, а утром спускаются. Если же они заболели полиэдрозом, то спуститься вниз уже не могут, особи повисают на верхушках деревьев. Поэтому сначала это вирусное заболевание называли верхушечной болезнью. Личинки майского хруща, зараженные риккетсией, выбираются на поверхность почвы, а у насекомых, живущих большими колониями, зараженные особи изолируются от общей массы.

Изменение окраски тела. У живых насекомых это явление можно наблюдать лишь у тех видов, у которых это позволяет хитиновый покров, лучше всего прозрачный. Появление черных пятен на теле живых насекомых вызывают или ранения, или грибные заболевания. При ранениях, наносимых сосущими клещами, или проколах, сделанных паразитическими насекомыми, образуются круглые черные пятна, часто со светлым кружком в центре. Такие пятна не увеличиваются в размерах, они появляются потому, что гемолимфа в месте прокола окисляется и чернеет. При заражении грибами-аскомицетами черные пятна неправильной формы образуются в местах прорастания спор внутрь тела, по мере прорастания эти пятна увеличиваются в размерах. При проникновении энтомопатогенной нематоды из кишечника в тело хозяина в определенных местах кишечника появляется почернение.

Белая окраска насекомых свидетельствует об их заражении такими болезнями, при которых в тканях непосредственно под кожными покровами концентрируются белковые образования (например, вызываемыми бакуловирусами). Если болезнетворные микроорганизмы заполняют гемолимфу, то все тело становится молочно-белым. Например, болезнь японского жука, вызванная бактерией *Paenibacillus* (= *Bacillus*) *popilliae* Dut., называется молочной.

Грибные болезни чаще всего придают зараженным особям розоватую окраску. Пораженное тело при этом немного затвердевает и приобретает творожистую консистенцию. Некоторые энтомопатогенные грибы имеют окрашенные споры, а насекомые, обросшие спорами грибов, приобретают соответствующую окраску. Различают белый, розовый и зеленый мускардиозы насекомых. Французское слово «мускардина» означает засахаренный фрукт. Аналогичным образом выглядят насекомые, обросшие спорами грибов. Белый мускардиоз обусловлен грибами рода *Beauveria*, розовая мускардина — *Isaria* (*Paecilomyces*), зеленая мускардина — *Metarhizium*. Гриб *Tarichium megaspermum* Cohn. образует под кутикулой хозяина слой покоящихся спор сначала коричневого, затем черного цвета.

Изменения в размерах тела и скорости роста насекомых. Эти признаки можно наблюдать при заражении гусениц микроспоридиями рода *Nosema*. Микроспоридии поражают жировое тело, уничтожая энергетические резервы организма, отсутствие которых проявляется к концу личиночной стадии. У зараженных насекомых надолго задерживаются линьки, а если гусеница окукливается, то нормальный хитин образуется лишь на голове, спинке и конце брюшка.

В ряде случаев под влиянием инфекции происходит укорачивание и мумификация тела зараженных насекомых, что объясняется повреждениями пищеварительного тракта и недостаточным питанием.

Изменения в питании насекомых. В первую очередь такая реакция насекомых, как угнетение функции питания наблюдается при инфекциях, связанных с поражением кишечного тракта, — это бактериозы, полиэдрозы кишечного типа, риккетсиозы, микроспоридиозы. В связи с тем, что при этих заболеваниях эпителиальные клетки кишечника полностью или частично распадаются, происходит прекращение питания или снижение его до минимума. В начальный период наблюдается расстройство кишечника, рвота. Экскременты больных гусениц часто присыхают к заднему концу тела, при некоторых заболеваниях на поверхности экскрементов образуется белый известково-видный слой (цитоплазматический полиэдроз). Однако в некоторых случаях питание насекомых при инфицировании активизируется, например, при заражении короедов нематодами, которые поглощают из гемолимфы питательные вещества, насекомым приходится возмещать их потерю.

Для описания изменений в тканях и органах зараженного организма насекомых используют следующие термины патологического процесса.

Экссудация — выделение загустевшей массы, накапливающейся в пораженных тканях. У насекомых экссудация проявляется при токсикозах кишечника.

Инфильтрация — уплотнение ткани, сопровождающее воспалительный процесс, у насекомых наблюдается в исключительных случаях.

Гипертрофия — увеличение органа или его части без существенного изменения тканевого состава. При этом число клеток не изменяется, но увеличиваются их размеры. Если же увеличивается число клеток, то это — *гиперплазия*.

Атрофия — нарушение нормального развития органа или его части, приводящее к уменьшению его размеров. Чаще всего у насекомых наблюдается атрофия жирового тела. Это происходит при заполнении органа различными стадиями паразитирующего организма, в результате орган не выполняет свои функции.

Некроз — местное отмирание ткани. Характерной особенностью некроза у насекомых является распад кишечного эпителия на разобщенные шаровидные клетки (дизинтеграция эпителия). Аналогичный процесс у позвоночных называется гангреной. Некрозы, связанные с лизисом тканей, наблюдаются при вирусных и грибных заболеваниях насекомых.

Травма — повреждение, разрушение ткани, связанное с грубым вмешательством извне. В этих случаях на поверхности травмированной части тела образуется сгусток (коагулят) гемолимфы.

Септицемия — состояние организма, наблюдаемое при сильном заражении, когда гемолимфа уже не может подавлять размножение микроорганизмов, непрерывно проникающих в нее. Септицемии возникают в тех случаях, когда клетки первичных мест размножения разрываются и микроорганизмы в массе переходят в полость тела хозяина.

Инкубационный (латентный) период — время от проникновения инфекции в организм до проявления видимых признаков болезни. Развитие большинства микроорганизмов, которые вызывают заболевания насекомых, зависит от метаболизма хозяина, т. е. от интенсивности обмена веществ в его тканях. Если обмен замедляется, что происходит при зимовке или подготовке к линьке, то замедляется и развитие болезни, следовательно, увеличивается инкубационный период. При хронических инфекциях болезнь протекает медленно, так как в больном организме происходит частичное восстановление пораженных тканей. Крайним проявлением хронического заболевания можно назвать латентную инфекцию. Такая инфекция не проявляется в течение очень долгого периода, иногда на протяжении жизни нескольких поколений. Латентные инфекции могут активироваться какими-либо внешними воздействиями. Известны случаи, когда насекомые на сотнях гектаров погибали в огромных количествах почти одновременно в результате активации латентной инфекции.

Исследование изменений в тканях насекомых при заражении осуществляют путем их препарирования и последующего микроскопирования.

На гистологических препаратах можно видеть, что к моменту гибели насекомых от болезни одни ткани их организма были уже мертвыми, тогда как другие оставались полностью функциональными. Разложение тканей у насекомых, как правило, начинается с кишечника. Именно из его среднего отдела микроорганизмы проникают в другие органы тела. В нормальном состоянии эпителиальные клетки регенерируют, обновляя стенки кишечника. В начале средней кишки имеется перитрофическая мембрана, образующая фильтр для пищи и препятствующая проникновению микробов. Заражение кишечного эпителия затрудняет его регенерацию и приводит к разрушению перитрофической мембраны. Метаболиты бактерий накапливаются в определенной части кишечника, что приводит к разрушению эпителия. Через образовавшиеся отверстия микроорганизмы проникают в полость тела, вызывая септицемию и последующую гибель. При токсикозах кишечника наблюдается экссудация.

Ткани жирового тела поражаются при заболеваниях, вызываемых вирусами, грибами, микроспоридиями и риккетсиями. При заражении бакуловирусами образование полиэдров и гранул приводит к уничтожению ядер клеток и разрыву клеток жирового тела. Риккетсии заполняют цитоплазму клеток жирового тела, происходит распад оболочек клеток. При заражении простейшими в жировом теле разрушаются белки и липиды, и оно превращается в сеть одинаковых клеток. Это явление предложено называть плазматизацией. Энтомопатогенные грибы разрушают жировое тело благодаря своим протеолитическим и липолитическим ферментам.

При повреждении мускульных тканей, нервной системы происходят процессы гипертрофии ядер и клеток, гиперплазии, атрофии, некроза.

Микроспоридии и нематоды чаще всего вызывают заражение мальпигиевых сосудов, в результате чего происходит нарушение секреторной деятельности этих органов. Аналогичным образом заражение слюнных желез затрудняет секрецию слюны.

В большинстве случаев в итоге общей инфекции происходит заражение яичников, хотя массового скопления возбудителя в их клетках не наблюдается. Однако даже слабого заражения яиц достаточно для передачи инфекции потомству. Клетки гемолимфы также заражаются теми же возбудителями, что и остальные ткани насекомых.

4.2. Классификация возбудителей болезней насекомых

4.2.1. Характеристика основных групп возбудителей бактериальных болезней насекомых

Энтомопатогенные бактерии, представляющие интерес для биологической защиты растений, относятся к двум классам: *Gammaproteobacteria* и *Bacilli*.

Класс *Gammaproteobacteria*, порядок *Pseudomonadales*.

Семейство *Pseudomonadaceae*. Семейство объединяет палочковидные, грамтрицательные, не образующие спор бактерии с полярно расположенными жгутиками. Они характеризуются способностью использовать разнообразные источники питания. Большинство из них развивается на органических субстратах, отдельные виды — на минеральных средах. При искусственном разведении насекомых из погибших гусениц иногда выделяется бактериальная масса с флуоресцирующим желтоватым или зеленым пигментом.

Род *Pseudomonas*. Бактерии этого рода часто обнаруживают в насекомых. Считается, что сами они не могут проникнуть в здоровый организм, но переносятся нематодами или на фоне ослабления насекомых другими инфекциями, а также стрессорами.

Так, бактерия *P. fluorescens* Mig., известна как антагонист почвенных фитопатогенов, но иногда ее обнаруживают у насекомых. Впервые этот возбудитель был выделен в 1925 г. в окрестностях Воронежа из гусениц озимой совки. Вспомогательным фактором развития септицемии у гусениц совки была грибная болезнь. Впоследствии *P. fluorescens* часто регистрировали в кишечнике насекомых.

В 1975 г. В. А. Старков выделил из хлопковой совки бактерию *P. carnea*, которая стала основой препарата Карнецина, предназначенного для защиты хлопчатника от этого опасного вредителя. Комплексное инсектицидно-фунгицидное действие *P. aureofaciens* было использовано при создании украинского препарата Гаупсин, который эффективен для защиты как от яблонной плодожорки, так и от парши.

Класс *Gammaproteobacteria*, порядок *Enterobacteriales*.

Семейство *Enterobacteriaceae*. Кишечные бактерии или энтеробактерии. Включает 12 родов.

Род *Serratia*. Бактерию этого рода *Serratia marcescens* Bizio. легко распознать по ее ярко-красной окраске (правда, встречаются штаммы, не образующие пигмента, поэтому их ошибочно относили к другим группам). Вызываемую этим патогеном болезнь насекомых

называют красным бактериозом, или янтарной болезнью. *S. marcescens* образует короткие палочки или кокки. Неоднократно сообщалось о гибели насекомых в природе от болезней, вызываемых этой бактерией (например, эпизоотия колорадского жука в США, гибель личинок майского хруща во Франции). Насекомые, разводимые в лабораторных условиях, часто поражаются болезнями, вызываемыми этой бактерией.

Бактерии рода *Serratia* используют как основу препарата для защиты от почвообитающих вредителей на пастбищах Австралии и Новой Зеландии.

Класс Bacilli, порядок Bacilliales.

Семейство Paenibacillaceae. Ранее сем. Bacillaceae. В семейство входит род *Paenibacillus* (ранее *Bacillus*).

Род *Paenibacillus*. *P. popilliae* вызывает молочную болезнь типа *A* у японского жука. Бактерия выделена в 1939 г. в США из больных личинок японского жука. Под микроскопом спорангий *P. popilliae* напоминает след от ботинка, где помимо споры находятся параспоральные (белковые) включения (в области «каблука»), которые не отделяются от спор, но их можно растворить в щелочи. Бактерия не растет на питательных средах, поэтому ее размножают только заражением личинок путем инъекции. В природе источником заражения является почва, которую личинки поглощают вместе с пищей. Погибшие зараженные личинки почти полностью разлагаются в течение 2–3 дней в почве, образуя очаги инфекции.

P. lentimorbus — возбудитель молочной болезни японского жука типа *B*. Основное различие между возбудителями молочной болезни типов *A* и *B* — отсутствие параспоральных включений у *P. lentimorbus*. Механизм действия тот же, что и у *P. popilliae*, т. е. вегетативные клетки проникают в полость тела, где они быстро размножаются, разрушают определенные ткани и вскоре заполняют значительную часть полости (септицемия). Эта стадия заражения жука носит название молочной болезни. Однако позднее молочная окраска личинок переходит в коричневую.

Многие исследователи считают, что *P. lentimorbus* следует классифицировать как разновидность *P. popilliae*. В качестве критериев для разделения видов используют такие характеристики, как специфичность действия, размер и морфология спор, структура параспорального тела, гибридизация нуклеиновых кислот, серологию и др. (Klein, 1998), что явилось причиной отнесения этих бактерий к роду *Paenibacillus*, а не *Bacillus*, как это было ранее.

Семейство Bacillaceae. К семейству бацилл или спорообразующих бактерий принадлежат бактерии, образующие термоустойчивые споры. Наибольшее значение для биологической защиты имеют представители рода *Bacillus*.

Род *Bacillus*. Представителей этого рода распознают по палочкообразной форме. Это аэробные или факультативно-анаэробные грамположительные бактерии. В конце вегетативного роста образуют споры. По форме споры и раздуванию спорангия бациллы разделены на три группы. *Первая группа* включает бактерии, продуцирующие овальную эндоспору, которая не вызывает набухания спорангия (например, *Bacillus thuringiensis* Berl.); *вторая* — образующие овальную эндоспору, вызывающую раздувание спорангия (например, *Bacillus laterosporus* (Kaubach) Shida et al.); *третья* — формирующие круглую (шарообразную) споры, вызывающую раздувание спорангия (например, *Bacillus sphaericus* Meyer et Neide). Лучше всего изучены следующие энтомопатогенные бактерии рода *Bacillus*: *B. thuringiensis*, *B. sphaericus*, *B. laterosporus*.

B. thuringiensis Berliner (*Bt*) — наиболее распространенный вид энтомопатогенных бактерий. На основе разных подвидов создана серия биопрепаратов для защиты растений.

В отличие от других видов рода *Bacillus* эта бактерия образует кристаллы (рис. 4.1). Это единственный признак, отличающий ее от *B. cereus*. Впервые она была выделена Луи Пастером из гусениц тутового шелкопряда в конце XIX в. (по другим данным первенство выделения этой бактерии принадлежит японскому ученому Ш. Ишивата), но идентифицирована германским ученым Э. Берлинером из Тюрингии в 1911 г. Встречается повсеместно в почве, на поверхности листьев, в телах насекомых.

Предложено различать *Bt* по серовариантам, биовариантам, фаговариантам, патовариантам, т. е. по антигенным и биохимическим свойствам, чувствительности к фагам и патогенности для насекомых соответственно. В настоящее время для идентификации *Bt* используют молекулярно-биологические методы, такие как полимеразная цепная реакция (ПЦР).

Для биозащиты важно разделение на патоварианты, из которых наибольшее значение имеют три: *A*, *B* и *C*. Патовариант *A* включает подвиды *Bt*, патогенные для чешуекрылых насекомых, *B* — для двукрылых, *C* — для жесткокрылых.



Рис. 4.1. Спора и кристалл *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* (по М. В. Штерншис, 2010)

Данный вид энтомопатогенной бактерии продуцирует различные метаболиты, активно участвующие в инфекционном процессе. К метаболитам *Bt* относят ферменты, антибиотики и токсины (α , β , γ , δ), среди которых наиболее значим белковый δ -эндотоксин.

Белковые кристаллы эндотоксина образуются одновременно со спорами по одному, реже по два в каждой бактериальной клетке. У разных подвигов бактерий кристаллы отличаются по форме и размерам. Так, у бактерий подвида *kurstaki* кристаллы бипирамидальной формы, *israelensis* — округлые, а *tenebrionis* — квадратные. Кристаллический эндотоксин слабоустойчив к действию температуры, нерастворим в воде и органических растворителях, однако легко растворяется до протоксина в слабощелочной среде.

Среди экзотоксинов, выделяемых из бактериальной клетки в окружающую среду, внимание привлекает β -экзотоксин, который представляет собой термостабильное водорастворимое вещество. Он токсичен для личинок восприимчивых насекомых: чешуекрылых, прямокрылых, некоторых жуков, двукрылых, клещей, а также оказывает тератогенное действие на взрослых насекомых.

4.2.2. Характеристика основных групп возбудителей вирозов и риккетсиозов насекомых

Согласно вирусной таксономии (International Committee Virus Taxonomy (ICTV)) вирусы, поражающие насекомых, отнесены к 13 семействам (группам) (табл. 4.1).

Основное значение для биологической регуляции фитофагов имеет семейство Baculoviridae, представители которого служат основой создания вирусных энтомопатогенных препаратов. Бакуловирусы являются наиболее полно изученной группой. Они обладают уникальными свойствами, благодаря которым привлекают внимание исследователей. Так, бакуловирусы способны вызывать массовые эпизоотии насекомых, в течение длительного времени сохраняться во внешней среде, а также в организме насекомых в скрытом состоянии (в виде латентной инфекции). В отличие от вирусов растений их можно увидеть под световым микроскопом. Это объясняется тем, что собственно вирусные частицы (вирионы) заключены в массивную белковую оболочку, иначе называемую белковым матриксом или телом включения. Для разграничения видов бакуловирусов и поиска критериев усовершенствования их классификации, прибегают к молекулярному анализу, выделяя среди возбудителей вирозов новые группы (Zanotto et al., 1993; Cory and Myers, 2003).

Таблица 4.1

Специфичность энтомопатогенных вирусов по отношению к насекомым

Семейство (группа) вирусов	Отряды поражаемых насекомых	Стадия развития насекомого, обычно поражаемая вирусом
Бакуловирусы (Baculoviridae) — вирусы ядерных полиэдрозов и гранулезов	Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Neuroptera, Siphonaptera, Thysanura, Trichoptera	Личинка, реже куколка или имаго
Реовирусы (Reoviridae) — вирусы цитоплазматического полиэдроза	Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera	Личинка, куколка, имаго
Энтомопоксвирусы (Entomopoxviridae) — вирусы оспы насекомых	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка

Семейство (группа) вирусов	Отряды поражаемых насекомых	Стадия развития насекомого, обычно поражаемая вирусом
Иридовирусы (Iridoviridae) — радужные вирусы	Diptera, Lepidoptera	Личинка
Асковирусы (Ascoviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
Байнавирусы (Bimaviridae)	Diptera (Drosophila)	Имаго
Калицивирусы (Caliciviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
Нодавирусы (Nodaviridae)	Coleoptera, Diptera, Lepidoptera	Личинка, имаго
Парвовирусы (Parvoviridae)	Diptera, Blattoidea, Lepidoptera, Odonata, Orthoptera	Личинка, куколка, имаго
Пикорнавирусы (Picornaviridae)	Diptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка, имаго
Полиднавирусы (Polydnviridae)	Hymenoptera (паразитиды)	Имаго
Рабдовирусы (Rhabdoviridae)	Diptera	Имаго
Тетравирусы (Tetraviridae)	Lepidoptera	Личинка

Семейство Baculoviridae включено в обширную группу вирусов, не отнесенных к определенным порядкам. Внутри семейства выделяют 4 рода: *Alphabaculovirus*, *Betabaculovirus*, *Gammabaculovirus*, *Deltabaculovirus*, инфицирующие преимущественно три отряда насекомых — чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых (Jehle et al., 2006) (табл. 4.2).

Таблица 4.2

Специфичность бакуловирусов по отношению к насекомым

Род семейства Baculoviridae	Вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП) или гранулеза (ВГ)/отряд насекомых
Альфабакуловирус (<i>Alphabaculovirus</i>)	ВЯП/Lepidoptera
Бетабакуловирус (<i>Betabaculovirus</i>)	ВГ/Lepidoptera
Гаммабакуловирус (<i>Gammabaculovirus</i>)	ВЯП/Hymenoptera
Дельтабакуловирус (<i>Deltabaculovirus</i>)	ВЯП/Diptera

Род *Alphabaculovirus* включает вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП), поражающие насекомых отряда Lepidoptera с ДНК-содержащим палочковидным вирионом. Вирионы палочковидной формы, окружены двумя мембранами. Сердцевину вирусной частицы составляет ДНК, свернутая в спираль. Размеры вирионов 250–400×40–70 нм. Каждый вирион может содержать как один нуклеокапсид — *одиночный ядерный полиэдроз*, так и несколько — *множественный ядерный полиэдроз*. В группе, или в пучке, могут содержаться 2–6 вирионов, заключенных в общую мембрану. Например, у ВЯП розанной листовертки вирионы расположены одиночно, а у ВЯП непарного шелкопряда — пучками. Поперечные срезы пучков могут иметь форму треугольников, многогранников, трапеций. Размер полиэдров варьирует от 1 до 10 мкм, чаще всего 2–3 мкм. Множественный ядерный полиэдроз был обнаружен у чешуекрылых насекомых, в то время как одиночный ядерный полиэдроз помимо чешуекрылых, найден в перепончатокрылых и двукрылых насекомых (Cory, Myers, 2003).

Ядерные полиэдры имеют форму кристаллов, но встречается и несовершенная форма вирусных включений, что может быть нарушением процесса кристаллизации белковых молекул в вирионе. Часто на электронно-микроскопической фотографии поверхности полиэдра видны вмятины от вириона (рис. 4.2).

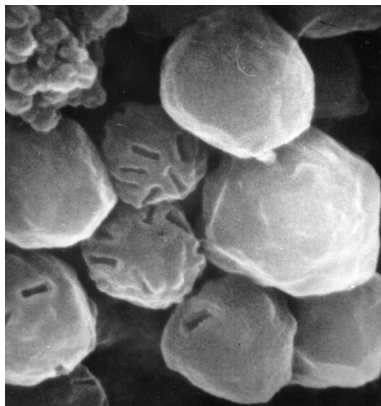


Рис. 4.2. Вирус ядерного полиэдроза: полиэдры капустной совки ×10 000 (по М. В. Штерншис, 2010)

Ядерный полиэдроз общего типа. Вирусы рода *Alphabaculovirus* являются возбудителями ядерных полиэдрозов общего типа.

Это наиболее распространенное заболевание насекомых, в частности фитофагов. Инкубационный период болезни при экспериментальном заражении длится от 5 до 10 дней. Скорость развития инфекционного процесса зависит не только от вирулентности вируса, но и от его дозы, физиологического состояния и возраста гусениц, температуры окружающей среды (насекомые — пойкилотермные животные). Заражение осуществляется перорально при питании насекомых растениями, на которые попали вирусы.

Внешние признаки заболевания насекомых ядерным полиэдрозом особенно четко видны у гусениц без волосков на покрове. При типичном ядерном полиэдрозе тело насекомых в острый период инфекции приобретает молочно-белый цвет. Это связано с тем, что клетки жирового тела и гиподермы заполняются полиэдрами, имеющими белую окраску. Изменяются поведенческие реакции насекомых. Гусеницы становятся вялыми, прекращают питание. Часто они перемещаются на верхушки растений (поэтому ядерный полиэдроз называли верхушечной болезнью), повисают на них, прикрепившись либо ложной ногой, либо концом тела, и погибают.

Наиболее чувствительны к ВЯП личинки 1-го и 2-го возрастов. На последующих стадиях развития возрастает иммунитет и восприимчивость к вирусу падает. Как правило, больные гусеницы погибают. При заражении гусениц старшего возраста насекомые проходят процесс метаморфоза до фазы взрослого насекомого. При этом наблюдаются аномалии развития — тератогенные эффекты: появляются формы, совмещающие признаки личинки и куколки; взрослые насекомые имеют деформированные крылья, асимметричную грудь и брюшко. Такие насекомые быстро гибнут или не дают потомства.

Род *Betabaculovirus* включает вирусы — возбудители гранулеза (ВГ), отличающиеся от ВЯП тем, что одиночный вирион помещен в белковую капсулу (гранулу) (рис. 4.3).

Редко встречаются гранулы, где два вириона расположены друг за другом. Размер гранул 250–800 мкм. При экспериментальном заражении насекомых вирусами гранулеза инкубационный период болезни длится от 5–7 до 45–50 суток. Развитие вирусов наблюдается в клетках жирового тела, гиподермы и трахей. Иногда поражаются гемоциты, слюнные железы, гонады (например, у озимой совки). Впервые вирус гранулеза выделен из капустной белянки в 1926 г. во Франции.

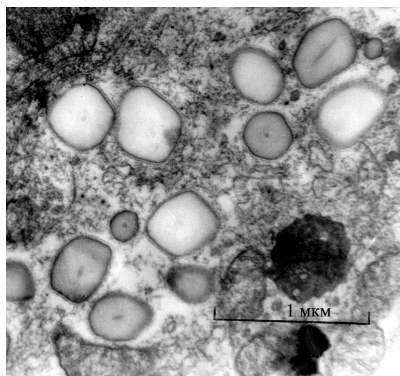


**Рис. 4.3. Вирус гранулеза (фото Е. В. Колтунова, 1979):
ультратонкий срез жирового тела яблонной плодовой жоржки,
зараженной вирусом гранулеза $\times 34\,000$**

Ядерный полиэдроз кишечного типа. Такие полиэдры встречаются у нескольких видов хвойных пилильщиков и настоящих пилильщиков. Вирусы — возбудители ядерных полиэдрозов кишечного типа относятся к роду *Gammabaculovirus* семейства *Baculoviridae*. Вирионы расположены в белковом матриксе поодиночке. Обычно геометрия полиэдров размыта. Отличаются от ядерных полиэдрозов общего типа тем, что размножение вируса идет только в среднем кишечнике насекомых.

Инкубационный период болезни длится от 3 до 15 сут. На скорость развития инфекционного процесса большое влияние оказывают доза вируса, возраст личинки и температура окружающей среды (не ниже $13\text{--}15^{\circ}\text{C}$). Для всех видов пилильщиков характерно прекращение питания, кишечник быстро разрушается и полностью утрачивает свои функции. У больных личинок старшего возраста пораженные вирусом клетки эпителия средней кишки отторгаются и попадают в просвет кишечника, а оттуда в полость тела. На различных участках тела куколок и имаго эти клетки инкапсулируются гемоцитами и приобретают вид опухолей. Их называют псевдоопухолями.

В популяциях насекомых ВЯП кишечного типа вызывают остро протекающие эпизоотии. Периодически они возникают в хвойных лесах у рыжего соснового пилильщика. Вирус выделен и изучен новосибирскими учеными В. В. Гулием и Г. В. Ларионовым. На его основе создан препарат Вирин-Диприон.

Риккетсии. Эта группа микроорганизмов, относящихся, как и вирусы, к облигатным патогенам. Кроме того, у них есть общие с бактериями признаки. Риккетсии имеют клеточную структуру, содержат оба типа нуклеиновых кислот (ДНК и РНК — в соотношении 1:3,5) и заключены в типичную клеточную оболочку, в состав которой, как и у бактерий, входит мурамовая кислота. Кроме того, им свойствен активный метаболизм (включая дыхание), и поэтому они чувствительны к антиметаболическим ингибиторам, в том числе к специфическим антибиотикам. Однако размножить риккетсии на искусственных питательных средах (т. е. вне живой клетки) практически не удается.

Риккетсии получили свое название в честь американского исследователя Х. Т. Риккетса, впервые обнаружившего их в клетках кишечника сыпнотифозных вшей.

Риккетсии обычного типа — это очень мелкие шаровидные (диаметром 0,2 мк) или палочковидные микроорганизмы, одиночные или соединенные в цепочки. В пораженных риккетсиями клетках тела насекомых встречаются также мелкие белковые кристаллы, функция которых еще не выяснена.

Патогенные риккетсии отличаются строго паразитическим образом жизни и четко выраженным органоидным тропизмом. Одни из них размножаются только в цитоплазме, другие — в ядрах клеток, для третьих характерен внеклеточный паразитизм.

Порядок Rickettsiales подразделяется на три семейства, для защиты растений представляет интерес сем. Rickettsiaceae. В него входят виды, для которых основным или промежуточным хозяином являются насекомые. Энтомопатогенные риккетсии в основном относятся к роду *Rickettsiella*. Виды этого рода поражают и разрушают главным образом жировое тело насекомых и вызывают смертельные заболевания своих хозяев.

Одна из наиболее изученных риккетсий — *Rickettsiella melonlonthae* Krieger, вызывающая синюху личинок майского хруща (давно известна как «лоршская» болезнь), наблюдалась еще в 1936 г. в Германии, в окрестностях Лорша. В некоторых лесных районах личинки хруща, как правило, осенью выходят из почвы на ее поверхность, где обычно и погибают. Характерный признак заболевания у личинок — опаловое (до синеватого) обесцвечивание, обусловленное скоплением масс свободных риккетсий в гемолимфе. Они освобождаются из зараженных клеток, где происходило их размножение. Установлено, что в первую очередь риккетсии поражают жировое тело насекомого,

причем размножаются они только в цитоплазме клеток. Однако есть данные, свидетельствующие о том, что некоторые риккетсии, паразитирующие в клещах, могут размножаться и в клеточных ядрах. Вслед за поражением жирового тела риккетсии могут проникать почти во все ткани, за исключением кишечного эпителия, на всех стадиях развития восприимчивого хозяина.

Кроме названного заболевания встречаются также риккетсиоз японского опалового хруща (возбудитель — *R. popilliae* Dut.), риккетсиоз сверчка (*R. grylli* Vago) и др.

Использование риккетсий в микробиологической защите от вредителей очень проблематично, так как многие виды *Rickettsiella* патогенны и для позвоночных. Хорошо известно, что специализация риккетсий в отношении хозяев выражена слабо и что круг их хозяев не ограничивается членистоногими. У многих риккетсий наблюдается чередование хозяев — позвоночных и членистоногих. *R. melolonthae* и *R. grylli* также способны заражать млекопитающих, например мышей, иногда со смертельным исходом (10%-ная смертность от пневмонии).

Таким образом, применение риккетсий для биологического подавления насекомых небезопасно для позвоночных животных и человека, что ограничивает их использование в защите растений.

4.2.3. Характеристика основных групп возбудителей грибных болезней насекомых

Энтомопатогенные грибы широко распространены в наземных экосистемах и вызывают энзоотии и эпизоотии в популяциях насекомых и клещей. В мире насчитывается более 2000 видов энтомопаразитических грибов, многие из которых активно изучаются и используются для регуляции численности вредных членистоногих. Их несомненное преимущество перед другими агентами биологического контроля состоит в том, что грибные патогены обладают контактным действием, это позволяет использовать их против сосущих и почвенных вредителей, в том числе в закрытом грунте, где условия для развития грибов наиболее благоприятны.

Грибные болезни (микозы) легче заметить и распознать, чем болезни, вызванные другими группами возбудителей, так как мицелий гриба обычно пронизывает все тело насекомого. Часто им покрыта поверхность тела и даже участки субстрата около погибшего хозяина. Некоторые виды грибов (например, энтомофторовые) после гибели хозяина плотно прикрепляют его к субстрату, от которого его трудно

отделить. Тело насекомого, пораженного микозом, не разлагается, а мумифицируется, обычно сохраняя исходную форму, целиком заполняется мицелием или покоящимися спорами гриба. У некоторых энтомопатогенных грибов споры окрашены, и пораженные насекомые приобретают соответствующую окраску (розовую, белую, зеленую), зависящую от вида гриба.

Энтомопатогенные грибы могут быть узкоспециализированными, паразитирующими только на одном хозяине и даже только на определенной стадии его развития. С другой стороны, многие виды грибов — широко специализированные паразиты, поражающие насекомых разных отрядов.

Хотя энтомопатогенные грибы традиционно считались исключительно патогенами членистоногих, последние исследования показывают, что они играют дополнительную роль в биоценозах. Известно, что многие из них колонизируют ризосферу растений или являются эндوفитами разных частей растений (корней, стеблей и листьев), при этом они могут выступать антагонистами возбудителей болезней растений и стимуляторами их роста (Vega et al., 2009; Behie et al., 2012; Jaber et al., 2014).

Грибы являются одним из наиболее сложных объектов для систематики и идентификации. Многим из них свойственна внутривидовая изменчивость в широком диапазоне. Пересмотр систематики грибов в первую очередь связан с развитием молекулярно-генетических методов. Однако и эти методы, применяемые отдельно от других, не всегда приводят к однозначным выводам. Поэтому на основании анализа ценности различных таксономических маркеров (генетических, морфологических, физиологических, экологических и других) учеными предложен комплексный (полифазный) подход к систематике грибов. Базовый принцип такого объединенного подхода в таксономии грибов — *определение границ таксона на основе фенотипических и генетических признаков в соответствии с данными филогении* (Ганнибал, 2015).

Благодаря достижениям современной молекулярной филогении удастся исследовать эволюционные отношения между видами грибов с разной степенью родства, сопоставлять анаморфы и телеоморфы. Кроме того, молекулярно-генетические методы позволяют дифференцировать и идентифицировать грибы в образцах из окружающей среды, дают возможность определения потенциальных ассоциаций (среда обитания, хозяин). Эти методы меняют способы изучения гри-

бов в биоценозах и трансформируют пути их использования как агентов биологического контроля (Lacey et al., 2015).

Практическое значение для защиты растений имеют представители энтомопатогенных грибов из отделов энтомофторо- и аскомицетов (Entomophthoromycota, Ascomycota) царства Fungi.

Отдел Entomophthoromycota. Грибы этого отдела относятся к низшим формам, характеризуются одноклеточным ценотическим мицелием (многоядерный, не разделенный перегородками), образуют зооспоры и конидии (Humber, 2012). Виды, являющиеся специализированными патогенами членистоногих и представляющие интерес для защиты растений, относятся к семействам Entomophthoraceae, Ancylistaceae и Neozygiteaceae.

Энтомофторовые грибы в начале развития имеют ценотический мицелий, в котором позднее образуются перегородки, и он быстро распадается на гифальные тела. Размножение осуществляется бесполом путем — конидиями, которые образуются на концах палочковидных конидиеносцев и, отделяясь, распространяются вокруг. Энтомофторовые грибы чрезвычайно широко распространены в природе, поражают представителей 12 отрядов класса Insecta, кроме того, могут поражать клещей, многоножек, пауков.

Главный признак, характеризующий энтомофторовые грибы — наличие у них быстро отделяющихся (отстреливаемых) конидий, способствующих распространению патогена и заражению им новых хозяев. Такие конидии способны образовывать вторичные конидии, конидии 3-го и более высоких порядков до тех пор, пока не произойдет встреча с хозяином. Помимо конидий при неблагоприятных условиях образуются толстостенные покоящиеся споры, обычно с двойной оболочкой (хламидоспоры).

Среди членистоногих — хозяев энтомофторовых грибов — имеются опасные вредители сельскохозяйственных культур. Например, *Entomophaga* (= *Entomophthora*) *grylli* (Fres.) Batko поражает саранчовых. Кобылки под действием гриба становятся вялыми, забираются на верхушки растений, обхватывают их ногами и погибают, оставаясь там длительное время. Уже через 1 ч после гибели хозяина на его поверхности появляются конидиеносцы, прорастающие через межсегментную перепонку. Конидии отстреливаются к вечеру и ночью. Здоровые особи саранчи вечером скапливаются на растениях вокруг погибших сородичей и подвергаются заражению конидиями, возникают эпизоотии. *E. grylli* поражает многие виды прямокрылых,

в том числе итальянского пруса, сибирскую и темнокрылую кобылок, мароккскую саранчу и др.

Entomophaga (= *Empusa*, = *Entomophthora*) *aulicae* (Reichardt) Humber поражает гусениц сосновой и других совков, златогузки и прочих вредителей леса. *Sorosporaella uvella* (Krass.) Giard вызывает заболевание под названием «красный мускардиноз» у личинок лугового мотылька, озимой совки, свекловичного долгоносика. Характерная особенность заболевания — отсутствие мицелия на поверхности тела насекомых. Тело ссыхается и имеет вид тонкого мешочка, наполненного порошком кирпично-красного цвета (покоящиеся споры).

Neozygites (= *Entomophthora*) *adjarica* (Tsints., Vart.) Remaud., Keller вызывает эпизоотии паутинного клеща (отмечены в Грузии). *Zoophthora* (= *Empusa*) *radicans* (Bref.) Batko вызывает болезни насекомых из различных отрядов. Хозяевами его могут быть, например, яблонная медяница, жуки-щелкуны, а также клещи и пауки.

Многие виды энтомофторовых грибов — *Conidiobolus obscurus* (= *Entomophthora obscura*) (Hall, Dunn) Rem. et Kell. (рис. 4.4), *Zoophthora* (= *Entomophthora*) *aphidis* (Hoffm.) Batko, *Conidiobolus thromboides* Drechsler вызывают энтомофторозы тлей.

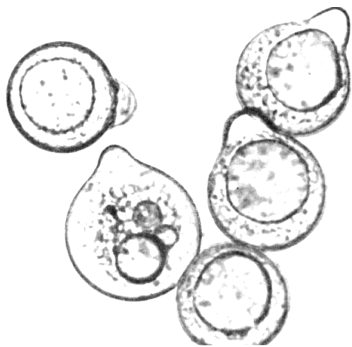


Рис. 4.4. *Conidiobolus obscurus* (= *E. thaxteriana*) Rem. et Kell: конидии (фото М. Ц. Ракшанной, 1984)

Эти виды энтомофторовых грибов служат основой биопрепаратов для подавления численности тлей, белокрылок и паутинных клещей.

Отдел Ascomycota. Гипокрейновые грибы (пор. Нуроскреales) имеют тонкий, хорошо развитый, многоклеточный, септированный мицелий. Основным органом полового размножения являются сумки с гаплоидными аскоспорами (в результате деления мейозом диплоидного ядра). Они формируются из аскогенных гиф в плодовых

телах — перитециях, которые образуются на специальном сплетении гиф — строме. Бесполое размножение осуществляется конидиями (рис. 4.5). Мейоз у этой группы отсутствует и плоидность неизвестна, рекомбинации происходят в парасексуальном цикле.

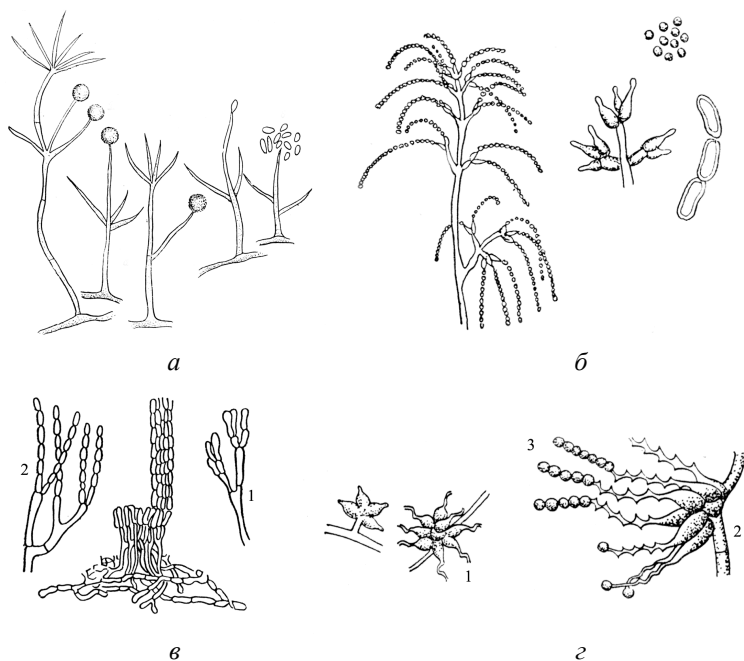


Рис. 4.5. Анаморфные грибы
(порядок Hymenochaetales, отдел Ascomycota):

a — *Lecanicillium lecanii*; *б* — *Isaria fumosorosea*; *в* — *Metarhizium anisopliae*, *г* — *Beauveria bassiana*; 1 — конидиеносцы; 2 — конидиеносцы с конидиями; 3 — конидии; 4 — головки; 5 — гифальные тела (*M. anisopliae* по Я. Рошипалу, 1930, остальные рисунки по Э. З. Коваль, 1974)

Аскомицеты занимают ведущее место по числу представителей энтомопаразитических грибов. Эволюция этих организмов привела к существованию групп с разными типами размножения: телеоморфных грибов, в жизненном цикле которых всегда присутствует половая стадия, и анаморфных, у которых данная стадия образуется крайне редко и локально, либо полностью утрачена. Последних ранее отно-

сили к формальному отделу Deuteromycota (= Anamorphic fungi). Использование молекулярно-генетических методов приводит к таксономическому объединению анаморфных и телеоморфных видов и родов (Sung et al., 2007). Однако эти две группы грибов демонстрируют принципиальные различия в их экологии. В частности, для анаморфных форм (*Beauveria*, *Metarhizium*, *Isaria*) характерны все признаки деспециализации: широкий спектр насекомых-хозяев, космополитическое распространение, эвритопность, факультативно-сапротрофное питание, возможность развития в ризосфере или внутренних тканях растений (Ownley et al., 2010; Behie et al., 2012). Напротив, телеоморфные грибы (*Cordyceps*, *Ophiocordyceps* и др.), как правило, имеют ограниченный спектр хозяев, локальное распространение, характеризуются более сложными, длительными жизненными циклами и облигатным паразитизмом (Крюков и др., 2011).

Следует отметить, что среди утративших половую стадию аскомицетов находится основное число видов, используемых в качестве агентов биоконтроля. В целях сохранения преемственности микологам приходится использовать двойную номенклатуру — самостоятельные латинские названия для телеоморф и анаморф. Тем не менее, для характеристики систематического положения анаморфных грибов используют основные таксономические единицы аскомицетов (Отдел; Класс; Подкласс; Порядок; Семейство).

Активные энтомопатогены насекомых-фитофагов из числа сумчатых грибов относятся к Царству — Fungi; отделу — Ascomycota; порядку — Hymenochaetales; классу — Sordariomycetes; [сем.: Cordycipitaceae (основные телеоморфы — *Cordyceps* и *Torrubiella*, анаморфы — *Beauveria*, *Lecanicillium* и *Isaria*); Ophiocordycipitaceae (основные телеоморфы — *Ophiocordyceps*, *Elaphocordyceps*, анаморфы — *Hirsutella*); Clavicipitaceae (основные телеоморфы — *Hypocrella*, *Metacordyceps*, анаморфы — *Aschersonia*, *Metarhizium*)] (Sung et al., 2007).

Семейство Cordycipitaceae.

Род *Cordyceps*. Телеоморфным представителем этого семейства является космополитный вид *Cordyceps militaris* (L.) Fr., формирующий на гусеницах и куколках чешуекрылых яркие желто-оранжевые стромы. Гриб достаточно легко выделяется в культуру на питательных средах, но, как правило, дает конидиальное спороношение. Кроме *C. militaris* к этому роду относится сходный вид *C. bifusispora* Erikss. В 2007–2008 гг. в Новосибирской области (окрестности г. Болотное) зафиксирована тотальная гибель зимующего запаса куколок чешуекрылых летне-осеннего комплекса филлофагов лиственных де-

ревьев, обусловленная этими грибами (Kryukov et al., 2011). Хозяевами *C. militaris* были не менее 30 видов высших разноусых чешуекрылых (Macroheterocera) из 7 семейств, а также булавоусые пилильщики (Hymenoptera, Cimbicidae). Второй вид *C. bifusispora* поражал только куколок совковидок (Thyatiridae) р. *Tetheella*, *Ochropacha* и *Tethea*.

Среди анаморфных представителей данного семейства широко-специализированные виды, являющиеся факультативными паразитами насекомых. Они легко культивируются на питательных средах.

Род *Beauveria*. Представители этого рода поражают широкий круг хозяев, вызывая болезнь под названием «белый мускардиноз». Погибшие насекомые уменьшаются в размерах и покрываются белым мучнистым или ватообразным мицелием. Известны виды-двойники — *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. и *B. pseudobassiana* Rehner, Humber et al. Они являются самыми распространенными возбудителями микозов насекомых из разных отрядов (личинок, куколок и имаго чешуекрылых, жесткокрылых, клопов, цикадок, двукрылых и мн. др.). Достаточно часто встречается вид *B. brongniartii* (Sacc.) Petch., тяготеющий к жесткокрылым. Проведена ревизия данного рода (Rehner et al., 2011), вскрывшая на основе молекулярно-генетических методов ряд видов двойников, имеющих тонкие экологические и/или морфологические различия, касающиеся экологических предпочтений, круга хозяев и других особенностей биологии. Несмотря на это обстоятельство, почти половина объема мирового производства грибных инсектицидов приходится именно на грибы рода *Beauveria* (Faria, Wraight, 2007).

Род *Lecanicillium* (= *Verticillium*; = *Cephalosporium*). Представитель этого рода — *Lecanicillium lecanii* (Zimm) Zare et W. Gams. Вид широко распространен во влажных субтропиках, ограничивает размножение ряда вредных насекомых. Поражает преимущественно червцов и щитовок, вредящих цитрусовым и другим древесным культурам. Отличительный признак заболевания — белый нежный грибной налет, окаймляющий твердые восковидные щитки ложнощитовок на коре деревьев. *Lecanicillium muscarium* (Petch) Zare et W. Gams. поражает преимущественно белокрылок и трипсов. Данный вид является продуцентом биопрепарата Вертициллин (Леднев и др., 2003). Следует отметить, что ранее *L. lecanii* и *L. muscarium* рассматривались как *Verticillium lecanii* (Zimm) Viegas.

Род *Isaria* (= *Paecilomyces*). Грибы этого рода часто поражают вредителей лесных культур. *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. (= *P. farinosus*) вызывает высокую смертность преимущественно гусениц и

куколок различных чешуекрылых, в том числе массовых, таких как сибирский шелкопряд. К нему чувствительна также яблонная плодовая жорка. *Isaria fumosorosea* Wize (= *P. fumosoroseus*) поражает многих насекомых, в том числе жука заболонника малого, колорадского жука, черносмородинового пилильщика, крыжовниковую огневку и других насекомых. Болезнь называется «розовый мускардиоз», так как споры этих грибов часто имеют розовую окраску.

Семейство Ophiocordycipitaceae

Род *Ophiocordyceps*. Среди представителей этого рода преобладают виды с ограниченной или узкой специализацией, в культуру выделяются с трудом. Среди телеоморфных представителей этого семейства встречаются паразиты пауков, ос, мух, муравьев, клопов, бражников, совок, пилильщиков, щитовок, саранчевых и т. д. *Ophiocordyceps* (= *Cordyceps*) *sinensis* (Berk.) Sung et al. — кордицепс китайский является эндемиком, встречается в горах Тибета на высоте около 4 км, поражает личинок (*Titarodes* spp.). Известность этот гриб приобрел не в качестве энтомопатогена, а как средство традиционной тибетской медицины. Некоторые виды, например, *Ophiocordyceps superficialis* (Peck) Sung et al. поражают жесткокрылых. *Ophiocordyceps clavata* (Kobayasi, Shimizu) Sung et al. паразитирует на червцах, а *Ophiocordyceps nutans* Pat., Sung et al. — на клопах.

Семейство Clavicipitaceae

Род *Metarhizium*. Грибы этого рода широко распространены и поражают сотни видов насекомых из различных отрядов. Специализация может быть как широкой, так и ограниченной, но все виды рода хорошо выделяются в культуру. Заболевание «зеленый мускардиоз», вызываемое метаризиезом, внешне отличается темно-зеленым грибным налетом на поверхности погибших насекомых. Оно отмечено, в частности у таких экономически значимых видов, как хлебный жук, свекловичный долгоносик, щелкуны, колорадский жук, разные виды саранчовых, а также кровососущие клещи. В результате ревизий данного рода на основе молекулярно-генетических методов (Bischoff et al., 2009; Kepler et al., 2014) вид *M. anisopliae* (Metsch.) Sor. распался на ряд представителей, среди которых наибольшее значение имеют генералисты — *M. robertsii* Bisch., Rehner, Humber, *M. brunneum* Petch. и *M. anisopliae* (Metsch.) Sor., составляющие основу многих биопрепаратов, а также *M. acridum* (Driver, Milner) Bisch., Rehner Humber. На основе последнего созданы биопрепараты Green Muscle и Green Guard для регуляции численности саранчовых. Для девяти видов рода выполнено полногеномное секвенирование, проведены филогенетиче-

ские реконструкции, установлены закономерности коэволюции представителей рода *Metarhizium* и их хозяев (Wang et al., 2014, 2016).

Род *Aschersonia*. Грибы этого рода являются пикнидиальной стадией сумчатых грибов рода *Hypocrella*, поражают щитовок и белокрылок. Естественное распространение видов этого рода — тропические и субтропические страны. Известно около 15 видов ашерсонии, различающихся по цвету стромы, форме пикнид и другим признакам, в том числе *A. goldiana* Sacc. et Ellis. — желтая ашерсония, *A. aleyrodis* Webber. — красная ашерсония. Последняя паразитирует на цитрусовой белокрылке (*Dialeurodes citri* Ashm).

Хищные грибы. Среди анаморфных аскомицетов выделяется группа хищных грибов. Это нематофаговые грибы — представители порядка Orbiliales, семейства Orbiliaceae, родов *Arthrobotrys*, *Dactylella* и *Monacrosporium*, а также *Dactylaria* (порядок Helotiales). Они обладают уникальной возможностью захватывать и уничтожать нематод, пользуясь специальными приспособлениями (ловчими образованиями). Хищные грибы, особенно грибы рода *Arthrobotrys*, широко распространены в природе и встречаются в почвах различных климатических зон: от тропиков до полярных широт. Это обусловлено их гибкостью и приспособляемостью к разным источникам питания. Принципиальная возможность использования хищных грибов как нематодицидов была впервые показана в бывшем Советском Союзе в середине XX в. Ф. Ф. Сопруновым (1958) и Н. А. Мехтиевой (1979), а затем и в других странах (Gray, 1987). В Сибири изучение нематофаговых грибов проводилось с начала 70-х гг. прошлого века (Теплякова, 1977).

Род *Arthrobotrys*. У грибов этого рода хорошо развитые конидиеносцы, с одним верхушечным расширением или с несколькими расширениями — узлами, расположенными по длине конидиеносца и снабженными многочисленными бородавками, или стеригмами, к которым прикреплены конидии, собранные в головку. Конидии двуклеточные, грушевидные, иногда почти цилиндрические, с более широкой дистальной и суживающейся проксимальной клетками (Гулий и др., 1981). Важнейшая особенность хищных грибов — наличие ловушек в виде петель, колец или ловчей сети. Онтогенетическими формами жизненного цикла хищных грибов служат мицелий, конидии, ловушки и хламидоспоры. Мицелий и хламидоспоры обеспечивают выживание и распространение вида, включая осуществление акта хищничества. Хламидоспоры — толстостенные округлые образования диаметром 30–40 мкм. Они формируются на ответвлениях мицелия одиночно или цепочками. В присутствии жертвы хламидоспо-

ры прорастают, образуя мицелий с ловушками, приспособленными для захвата и питания нематодами, коловратками и простейшими (рис. 4.6).

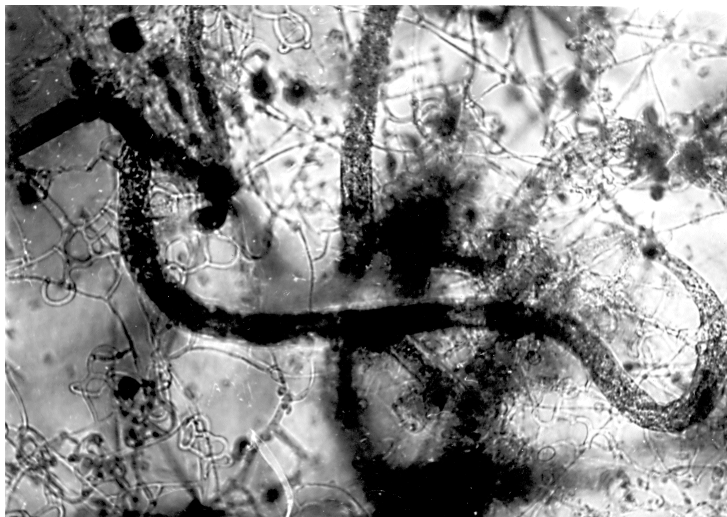


**Рис. 4.6. Ловчие кольца хищного гриба
Arthrotrys oligospora (фото Ф. Л. Гушина, 1986)**

4.2.4. Энтомопатогенные простейшие

В этом разделе рассмотрены организмы, относящиеся к подцарству Protozoa царства Protista, способные вызывать заболевания насекомых. Данное подцарство разделено на несколько типов (*полифилетических групп*) (различные классификации сильно отличаются друг от друга). Среди представителей четырех типов (групп): Sarcomastigophora (саркожгутиконосцы), Apicomplexa (грегарины, неогрегарины, кокцидии), Microsporidia (микроспоридии), Ciliophora (инфузории) — обнаружены симбионты насекомых (Соколова, Исси, 2001).

Типы взаимоотношений в системах симбионт — хозяин многообразны и включают: комменсализм, мутуализм и паразитизм (см. главу 1). Для биологической защиты растений представляют интерес энтомопатогенные простейшие, которые вызывают заболевания или патологические изменения насекомых.

Простейшие могут заражать практически любые органы и ткани имаго и личинок насекомых, однако проявляется определенная при-

уроченность представителей из разных таксономических групп к тканям и органам хозяина.

Саркожгутиконосцы (тип *Sarcomastigophora*). Известно лишь несколько болезней насекомых, вызываемых представителями отряда Amoebida (подкласс корненожки Rhizopoda, класс саркодовые Sarcodina).

Примером такого заболевания может служить амебная болезнь кобылки рода *Melanoplus*. Она была открыта еще в 1936 г., редко встречается в природе и заражает небольшой процент особей в популяции этого насекомого. Паразиты встречаются в мальпигиевых сосудах и клетках средней кишки. Мальпигиевые сосуды набухают, становятся стекловидными и бывают заполнены цистами. При легком заражении у больных личинок практически отсутствуют симптомы. При сильном заражении они становятся вялыми, теряют аппетит, переходят в коматозное состояние. Передача инфекции происходит путем заглатывания цист, ранее выброшенных с экскрементами зараженной кобылки.

Инфузории (тип *Ciliophora*). Известно несколько видов инфузорий, вызывающих болезни у насекомых семейств Culicidae, Chironomidae, Simuliidae отряда Diptera. Это эндопаразиты личинок, относящиеся к двум родам: *Tetrachymena* и *Lambornella* (класс ресничные инфузории Ciliata надотряд Oligohymenophora, отряд Hymenostomata, сем. Tetrachymenidae). Некоторые представители этого семейства заражают несколько видов комаров. Инфузории обитают почти во всей полости тела хозяина, но особенно многочисленны в голове. Особенность этих инфекций — разрушение глаз насекомого, хотя это происходит не у всех хозяев. Заражение обычно приводит к гибели личинки, которая не способна окуклиться и завершить развитие. Паразитические инфузории обнаружены также у поденок, клопов, тараканов.

Апикомплексы, или споровики (тип *Apicomplexa*). Все представители этой группы, по крайней мере на одной из фаз своего жизненного цикла, — внутриклеточные паразиты, которые при сильном заражении вызывают заметные повреждения тканей, приводящие к гибели насекомых. Все простейшие этого типа имеют стадию покоя, называемую ооцистой, которая устойчива к воздействию внешних факторов. Это помогает выживанию паразита вне организма насекомого и способствует распространению болезни.

Виды, патогенные для насекомых, выявлены в отрядах эугрегаринов (*Eugregarinida*) и неогрегаринов (*Neogregarinida*) подкласса грегарины (*Gregarinasina*) класса Conoidasida. Простейшие, относящиеся к

отряду эугрегариин, только на ранних стадиях развиваются внутри клеток насекомого-хозяина, тогда как их взрослые формы живут в полости кишечника насекомых и других членистоногих. Поэтому их болезнетворность не очень опасна. Однако некоторые виды грегариин вызывают гибель хозяев: они повреждают эпителий кишечника, что позволяет энтомопатогенным бактериям проникать в полость тела. Представители эугрегариин — типичные паразиты насекомых, как правило, вредителей растений или запасов пищевых продуктов. Среди них — гусеницы мельничной огневки, мучные хрущаки, хлебная жужелица и другие.

Паразиты, относящиеся к отряду неогрегариин, наиболее опасны для насекомых. Они размножаются путем оплодотворения и деления, имеющего характер шизогонии. Данный способ размножения основан на многократном делении ядра, что приводит к появлению многочисленного потомства. Это способствует сильному заражению хозяев и вызывает заметное повреждение его тканей. Неогрегарины значительно более вирулентны по сравнению с эугрегариинами; заражение ими часто приводит насекомое к летальному исходу. Большинство выделенных из насекомых неогрегариин было обнаружено у жуков, клопов и двукрылых. Неогрегарины поражают разные органы и ткани, главным образом жировое тело. Заражение нового хозяина происходит в результате заглатывания спор, высвобожденных из разложившихся мертвых насекомых.

Отряд *Adeleida* (подкласс кокцидий *Coccidia*, класс *Coccidiasina*) включает в основном паразитов позвоночных, но более 10 видов паразитирует в насекомых. Самый распространенный род *Adelina*, представители которого вызывают кокцидиозы мучного хрущака, платяной моли, пчелиной и других огневков. Действие кокцидий на хозяина может быть или слабым, или довольно заметным, что зависит от интенсивности заражения. Впрочем, даже при сильном заражении насекомое обычно способно продолжать свое развитие и метаморфоз и долго поддерживать большинство своих функций. Кокцидии могут находиться почти в каждой части тела, но особенно страдает жировое тело.

Микроспоридии (тип *Microsporidia*). Филогенетические исследования, выполненные на молекулярном уровне, позволили включить тип микроспоридии в состав надтипа *Opisthosporidia* с другими внутриклеточными паразитами — *Cryptomycota* и *Aphelidea* (Karpov et al., 2014). Вместе эти таксоны формируют сестринскую группировку по отношению к грибам.

Микроспоридии — внутриклеточные облигатные паразиты, сильно повреждающие разные ткани своих хозяев. Эволюция микроспоридий шла по пути компактизации клетки и генома, специализации механизма проникновения в клетку хозяина, минимизации собственного метаболического аппарата и возложения основных функций на клетку хозяина. В результате этими паразитами утрачены многие метаболические пути, редуцированы и видоизменены клеточные органеллы; с другой стороны, у них возникли приспособления, направленные на регуляцию метаболических процессов и перестройку структурно-функционального аппарата клетки хозяина (Тимофеев и др., 2016; Senderskiy et al., 2014).

Поскольку некоторые виды микроспоридий паразитируют в очень важных сельскохозяйственных насекомых, таких, как медоносная пчела (например, *Nosema ceranae* Fries et al. — возбудитель синдрома разрушения колоний пчел) и тутовый шелкопряд (патоген тутового шелкопряда — *Nosema bombycis* Naeg.), микроспоридии уже давно являются предметом интенсивных исследований. Кроме того, паразиты этой группы привлекают внимание исследователей, как возбудители болезней человека, домашних животных, промысловых видов рыб и насекомых, имеющих важное хозяйственное значение в качестве сельскохозяйственных вредителей или переносчиков опасных заболеваний человека и животных.

Данная группа паразитов довольно хорошо изучена. Описано более 300 видов микроспоридий, и их количество растет год от года. Тем не менее, считается, что пока обнаружено не более 5% видов, реально существующих в природе. Круг животных, на которых они паразитируют, необычайно широк. Они найдены в телах простейших — инфузорий, в клетках самых различных позвоночных и беспозвоночных животных.

Ранее считалось, что для всех видов микроспоридий характерна узкая гостальная специфичность, микроспоридий позвоночных и беспозвоночных хозяев относили к разным таксонам ранга семейства и выше. Более поздние работы показали, что один и тот же вид микроспоридии может заражать рыб и ракообразных или человека и прямокрылых насекомых. Это обстоятельство необходимо учитывать как при оценке перспектив использования этих паразитов в регуляции численности вредных членистоногих, так и возможных последствий эпизоотий микроспориidioзов в природе. Микроспоридии беспозвоночных и позвоночных хозяев не должны рассматриваться раздельно в медицинской, ветеринарной и сельскохозяйственной практике (Токарев и др., 2016).

Микроспоридии поражают более 200 видов насекомых из 14 отрядов. Среди них есть хозяйственно важные вредители: стеблевой мотылек, капустная белянка, яблонная плодожорка, мельничная огневка, картофельная моль, хлопковая совка, непарный шелкопряд, златогузка и многие другие. В лабораторных и полевых условиях микроспоридии *Thelohania hyphantriae* W. применяли против американской белой бабочки, *Nosema lymantriae* W. — против непарного шелкопряда, *Pleistophora schubergi* Zwolf. — против яблонной плодожорки и непарного шелкопряда и т. д.

Особенность микроспоридий, давшая основание для выделения их в самостоятельный тип, — строение их споры и способ проникновения паразита в клетку хозяина.

Споры микроспоридий имеют сложное внутреннее строение, что обусловлено необходимостью миновать кишечный тракт хозяина для прохождения начальных стадий развития и избежать переваривания вместе с пищей. Спора состоит из трех основных компонентов: зародыша (спороплазма, планонт), аппарата экструзии и оболочки (рис. 4.7). Зародыш, представляющий собой ядро, окруженное узкой зоной цитоплазмы, не имеет какой-либо определенной формы (амебоподобный). Размеры его не превышают 1 мк. Аппарат экструзии — это уникальный комплекс органелл, предназначенный для выброса зародыша из споры. Обязательный элемент в нем — *полярная трубка* (стрекательная нить). Сами споры, покрытые хитиновой оболочкой, устойчивы к пищеварительным ферментам насекомых, но под их воздействием в споре создается высокое давление, благодаря которому в считанные секунды выстреливается стрекательная нить. Энергия ее такова, что трубка пробивает перитрофическую мембрану и эпителий кишечника и вводит спороплазму паразита в полость тела (в клетку) хозяина.

Жизненные циклы этих паразитов чрезвычайно разнообразны. Описаны циклы с половым процессом и без него; с наличием 1, 2 или 3 типов спорогонии, завершающихся образованием спор разного строения и предназначения; с развитием в одном хозяине или со сменой хозяев. Продолжительность прохождения цикла у разных видов варьирует от нескольких суток до 2–3 лет. Схема типичного для микроспоридий цикла развития включает инвазионную стадию — *спороплазму*, попадающую в клетку хозяина через канал полярной трубки; пролиферативные стадии — *меронты* первой и второй мерогонии, интенсивно размножающиеся в цитоплазме клетки бинарным или множественным делением; стадии спорогонии — *споронт* и *споробласт*, характеризующиеся перестройкой просто устроенной клетки в

спору, и, наконец, *спору*, представляющую собой живой шприц, инъ-
 ектирующий спороплазму в клетку хозяина (Исси, 2002).

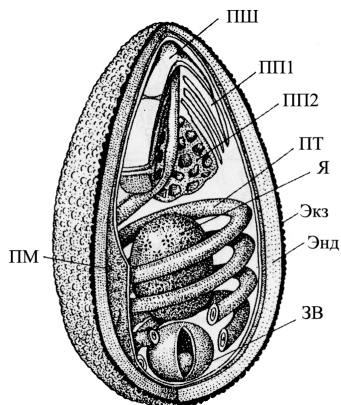


Рис. 4.7. Строение споры микроспоридии
 (по Ю. Я. Соколовой, И. В. Исси, 2001):

ЗВ — задняя вакуоль; *ПМ* — плазмалемма; *ПП1* — поляропласт (пла-
 стинчатый); *ПП2* — поляропласт камерный; *ПТ* — полярная трубка;
ПШ — полярная шапочка; *Энд* — эндоспора; *Экз* — экзоспора; *Я* —
 ядро споры.

К положительным свойствам микроспоридий относятся корот-
 кий жизненный цикл и способность образовывать в насекомом гро-
 мадное количество спор. Так, от момента заражения до образования
 первых зрелых спор у большинства видов микроспоридий обычно
 проходит 3–9 дней. С момента созревания спор насекомое может
 стать источником инфекции для других, особенно при поражениях
 простейшими пищеварительных и выделительных органов.

Для микроспоридий характерна высокая энергия размножения.
 Размножаются они преимущественно множественным делением (ши-
 зогонией). Подсчет спор, образовавшихся в одном насекомом при до-
 зированном заражении, показывает, что разница между исходным и
 конечным числом спор обычно достигает 2–4 порядков. Это означает,
 что из каждой особи, попавшей в организм хозяина, образуется до де-
 сятков тысяч новых паразитов.

Заражение насекомых происходит при попадании спор микро-
 споридий в организм восприимчивого к паразиту насекомого. Наибо-
 лее распространенный способ — алиментарный (пероральный) — за-

глатывание спор паразита вместе с пищей. Источником заражения служат выделения больных насекомых, их личинные шкурки, трупы погибших. Заражение происходит также при каннибализме. Таким образом заболевание распространяется среди особей одного поколения.

Если споры микроспоридий длительно сохраняют жизнеспособность вне организма хозяина, происходит заражение ими насекомых последующих поколений. Передача микроспоридий через яйцо, от зараженных самок хозяина непосредственно потомству, — наиболее надежный способ передачи паразитических простейших от поколения к поколению. Это трансовариальная передача (внутри яйца).

Некоторые виды микроспоридий передаются от больной самки к ее потомству на поверхности яйца, куда споры попадают с выделениями придаточных половых желез, которыми насекомое приклеивает или покрывает кладку. Это трансовая передача инфекции (на поверхности яйца).

И, наконец, микроспоридии могут передаваться трансмиссивно, т. е. при участии живых переносчиков. Например, микроспоридия *Vairimorpha mesnili* (Paillot) Malone, McIvor, которая заражает своего хозяина — капустную белянку — при посредничестве бракониды (это происходит, когда энтомофаг прокалывает яйцекладом гусеницу). Эпизоотии микроспоридиоза в популяции этого насекомого нередко следуют за нарастанием численности паразитирующего на нем перепончатокрылого энтомофага.

Многим видам микроспоридий свойственна смена одного пути передачи инфекции другим в зависимости от плотности популяции хозяина и условий среды. Так, на примере микроспоридиоза капустной белянки было показано, что смена путей передачи — пероральной при высокой плотности на трансовариальную при низкой — это один из механизмов, обеспечивающих динамическое равновесие партнеров паразито-хозяинной системы (Соколова, Исси, 2001).

Чаще всего наблюдаемая форма любой микроспоридии — спорная стадия, которая наиболее устойчива. Ее основная функция — сохранение инвазионного начала вне организма хозяина и передача его новому хозяину. Споры микроспоридий мельче, чем у всех остальных представителей животного мира (длина 1,5–15 мк, ширина 1–5 мк). Споры бывают овальной, грушевидной, сферической, цилиндрической и другой формы, что зависит от вида.

Микроспоридии вызывают преимущественно долго длящиеся (хронические) заболевания, принимающие характер эпизоотий и

оканчивающиеся гибелью большинства зараженных насекомых, обычно в критические для их существования периоды. Однако ряд видов микроспоридий вызывает заболевания, приводящие к быстрому летальному исходу. Патологические процессы, характеризующие микроспоридиоз, начинаются с патологических изменений в клетках насекомых. Нарушается нормальный обмен веществ между ядром и цитоплазмой, что приводит к гипертрофии ядра, разрастанию клеток, образованию опухолей. Ядро оттесняется на периферию и дегенерирует, клетка отмирает. Постепенно этот процесс охватывает все ткани или органы, вследствие чего они перестают функционировать.

При дисфункции жизненно важных органов насекомые начинают погибать по следующим причинам: при заражении мальпигиевых сосудов — от отравления продуктами метаболизма; при поражении кишечного эпителия — от дистрофии или бактериальной септицемии. Гибель от микроспоридиоза происходит главным образом во время линек или метаморфоза — процессов, требующих вовлечения в обмен запасных питательных веществ, которые при микроспоридиозах почти не образуются.

У насекомых, переболевших микроспоридиозом, резко снижается жизнеспособность. Это проявляется прежде всего в репродуктивной способности самок. Заражение микроспоридиями существенно влияет на состояние половых желез хозяина. При микроспоридиозах уменьшается число особей, способных откладывать яйца, снижается число отложенных яиц и повышается процент неоплодотворенных.

4.2.5. Паразитические нематоды

Изучение энтомопатогенных нематод важно для их использования в качестве одного из средств биоконтроля численности вредителей.

Нематоды (класс Chromadorea, тип круглых червей или нематод Nematoda) связаны с многими видами насекомых и могут быть как факультативными, так и облигатными паразитами.

Из факультативных паразитов наиболее важны нематоды, сочетающие функции паразитов, энтомофагов и некрофагов. В эту группу входят представители семейств диплогастерид (Diplogasteridae) и штейнернематид (Steinernematidae) отряда рабдитид (Rhabditida), имеющие практическое значение (Grewal et al., 2005).

К облигатным паразитам относятся нематоды, развивающиеся в течение короткого периода или всего жизненного цикла в теле живого организма. К этой группе относятся некоторые представители се-

мейств аллантонематид (Allantonematidae) отряда Tylenchida и мермитид (Mermithidae) отряда Mermithida (Enoplea).

В цикле развития большинства нематод имеются три основные фазы: яйцо, личинка (четыре стадии роста) и взрослая особь. Обычно молодые личинки проводят короткий период жизненного цикла в виде свободноживущих организмов, часто в водной среде (воде или грязи). Нематоды могут попадать в тело насекомого-хозяина либо пассивным путем (через пищеварительный тракт), либо активным (через анальное отверстие, дыхальца). Они также могут находиться на наружных частях тела насекомого, располагаясь скоплениями в межсегментных складках, под крыльями или в изгибах половых сегментов.

Хозяевами нематод являются представители 16 отрядов насекомых. Причем 1/3 из них — это чешуекрылые, далее идут жуки, прямокрылые, двукрылые, клопы и другие. В общем можно сказать, что известно около 1000 видов насекомых-хозяев нематод, но, несомненно, что это лишь небольшая часть существующих в действительности.

Биологические отношения между нематодами и насекомыми варьируют от чисто случайной связи до облигатного паразитизма. В связи с этим нематод можно разделить на три основные группы:

— *комменсалы*. Живут в пищеварительном тракте, не вредя хозяевам;

— *полупаразиты*. Сочетают черты сапрофагов и паразитов. Эти виды являются переходными от свободноживущих нематод к паразитическим. Они способны жить в кишечнике насекомых, а также развиваться в трупах погибших насекомых, с чередованием свободноживущих и паразитических поколений;

— *облигатные паразиты*. Обитают в полости тела и органах насекомого, т. е. живут за счет тканей и жидкостей самого насекомого, приводя его к гибели.

Для биологической защиты растений имеют значение полупаразитические и облигатные формы нематод. Остановимся на симптомах заболеваний насекомых, вызываемых этими нематодами.

Симптомы и диагностические признаки, связанные с заражением нематодами, очень разнообразны, их трудно обобщить. При одних гельминтозах никаких внешних симптомов инфекции фактически не бывает, при других — изменения значительные и бросаются в глаза. Однако обычно приходится подтверждать диагноз, поставленный на основании внешних симптомов, данными микроскопических исследований содержимого тела насекомого. Иногда паразит бывает настолько велик, что хорошо виден и без микроскопа. Обычно заражен-

ные насекомые менее активно двигаются и питаются, чем здоровые. Зараженные личинки часто становятся вялыми, приобретают несвойственную окраску, а иногда покрываются крапинками. Так, при заражении *Steinernema* личинки насекомых приобретают характерную ржавую или бурую окраску, сначала она бывает пятнистой, но позднее, перед самой гибелью, становится более равномерной.

Мермитиды (сем. Mermitidae). Это тонкие нитевидные нематоды 10–30 мм в длину и диаметром 0,2–0,5 мм (рис. 4.8).

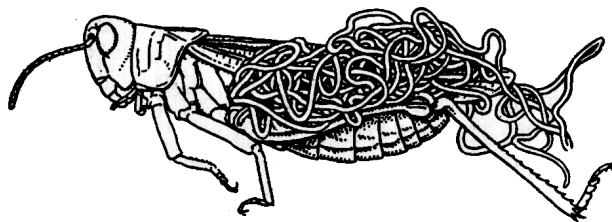


Рис. 4.8. Выход мермитид из шистоцерки
(по П. А. Положенцеву, 1963)

Известны случаи высокого уровня заселенности мермитидами различных видов насекомых. Например, в Японии паразиты заселяли 76,6% особей рисовой огневки. В нашей стране изучением нематод данного семейства занимался И. А. Рубцов. Он установил, что 80–90%-ное заселение популяции мошек мермитидами, приводило к исчезновению популяции на 2–3 года.

Аллантонематиды (сем. Allantonematidae). Потенциальное значение в качестве агента биоконтроля имеют некоторые виды из родов *Allantonema* и *Howardula*. В полости тела крестоцветной волнистой блошки живет *H. phyllotreta* F., причем степень заселения в отдельных случаях достигает 50%. Обнаружена также паразитирующая в полости тела шведской мухи нематода *H. oscinelae* G., заражение которой приводит к полной стерилизации самцов и самок.

Диплогастериды (сем. Diplogasteridae). Короткие веретеновидные нематоды с бокаловидной ротовой полостью. Большинство видов этого семейства свободно живут в почве или воде, где питаются бактериями и другими микроорганизмами. С насекомыми связаны виды рода *Pristionchus*. В симбиозе с бактериями они могут поражать майского хруща, стеблевого мотылька, колорадского жука.

Штейнернематиды (сем. Steinernematidae). Для представителей семейства характерны слаборазвитые губы и короткая ротовая

полость. Известно 23 вида, входящих в это семейство. Виды рода *Steinernema* (ранее род *Neoaplectana*) характеризуются сравнительно крупными размерами: взрослые самки достигают в длину 8 мм, самцы — 2,5. Наиболее изучен вид *Steinernema* (= *Neoaplectana*) *carpocapsae* Weis. (рис. 4.9).

После миграции из тела хозяина личинки *S. carpocapsae* прилепляются хвостом к частице почвы и, наклоняя в разные стороны переднюю часть тела, дожидаются насекомого в засаде. Если жертв мало, они расползаются в их поиске.

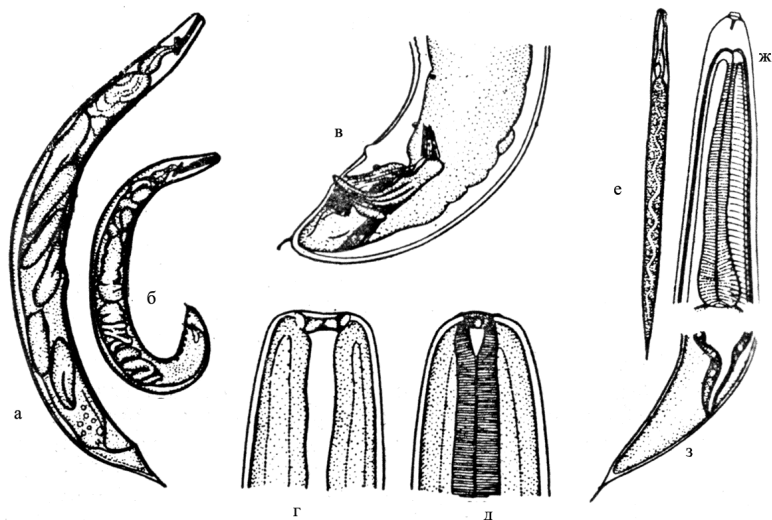


Рис. 4.9. *Steinernema carpocapsae* (по Я. Вейзеру, 1972):

а — самка; *б* — самец; *в* — конец тела самца; *г*, *д* — ротовые отверстия; *е* — рабдитоидная личинка; *ж* — головной конец личинки в чехле; *з* — конец тела личинки.

Существует тесная связь представителей рода штейнернема с некоторыми бактериями (мутуализм). Так, бактерии рода *Xenorhabdus* (*Achromobacter*) не могут попасть в тело насекомого без помощи нематод, а многие виды нематод, лишённые бактерий этого рода, в естественных условиях не развиваются. Инвазионные личинки нематоды 3-го возраста, находящиеся в почве, воде или на растении проникают в тело насекомого вместе с пищей или активным путем (через дыхальце или межсегментные покровы). Личинки нематод заключены в «чехол» (так называют сброшенную при линьке шкурку ли-

чинки предыдущего возраста). В кишечнике насекомого они освобождаются от шкурки, проникают в полость тела и выбрасывают в хозяина бактерии, которые быстро размножаются и вызывают гибель насекомого от септицемии.

4.3. Механизм действия энтомопатогенов, используемых для создания биопрепаратов

4.3.1. Механизм действия *Bt* на насекомых

Основной вклад в развитие инфекционного процесса при заражении *Bt* вносит белковый кристаллический δ -эндотоксин. Наличие параспорального кристаллического включения в вегетативной клетке *Bt* обнаружил еще в 1915 г. Берлинер, однако серьезные исследования его природы и механизма действия начались со второй половины XX в. При этом основополагающие знания были получены при изучении δ -эндотоксина, патогенного для насекомых отряда чешуекрылых.

Механизм действия δ -эндотоксина *Bt* детально изучен. Сначала растворение белкового кристалла происходит под действием щелочного pH кишечника. Высвобождающиеся полипептиды — протоксинны имеют молекулярную массу (м. м.) 130 кДа для патоварианта А и 67 кДа — для патовариантов В и С. Следующая более важная стадия — активация под действием сериновых протеаз. Протоксинны превращаются в истинные токсины (Cry), уменьшаясь в размерах примерно вдвое за счет отщепления N-терминальных аминокислотных остатков. Последовательно повышается инсектицидная активность получаемых токсинов. Показано, что интактный кристалл в 3,5 раза менее активен, чем протоксин, который в свою очередь в 6 раз менее активен, чем истинный токсин (Luthy, Wolfersberger, 2000).

Разнообразие продуцируемых *Bt* эндотоксинов обусловлено генетической пластичностью этой бактерии. Большинство генов δ -эндотоксинов *Bt* принадлежит плазмидам бактериальной клетки. После первого клонирования генов эндотоксина в клетках *Escherichia coli* получено большое количество данных по выделению разных генов токсинов *Bt*, что привело к необходимости их систематизации. Гены, кодирующие кристаллические инсектицидные белки, обозначили как cry (от английского crystall — кристалл), а сами токсины как Cry. Присвоенные генам и белкам буквы и цифры отражают степень сходства аминокислотной последовательности белка, например, Cry 1Ав или Cry 3Са. Помимо Cry-белков, у подвида *Bt* subsp. *israelensis* известны Cyt-белки, обладающие гемолитическим действием.

Предложены следующие определения Cry- и Cyt-белков. Cry-белок кристалла, который оказывает экспериментально доказуемое токсическое влияние на целевой организм, или любой белок, аминокислотная последовательность которого имеет очевидное сходство с известным Cry-белком. Cyt означает белок кристалла *Bt*, который проявляет гемолитическую активность, или любой белок, проявляющий очевидное сходство по аминокислотной последовательности с известным Cyt-белком.

Рентгеноструктурный анализ Cry-белков обнаружил наличие 3 составляющих их доменов (рис. 4.10). Домен I представляет пучок из 7 альфа-спиралей. Домен II состоит из антипараллельных бета-структур, которые заканчиваются выступающими петлями. Домен III представляет собой сэндвич из двух бета-структур.



Рис. 4.10. Ленточная диаграмма Cry 3A токсина с 3 доменами (I, II, III) и 3 петлями (по Smith, Ellar, 1994)

Значительный интерес представляет вопрос о природе рецепторов, с которыми связывается домен II. Обнаружено, что для нескольких видов насекомых рецептором к Сгу IAc служит аминопептидаза N (АПН) с м. м. 120 кДа, включающая N-ацетилглюкозамин как молекулу непосредственного связывания. Выявлены и другие рецепторы разных токсинов, имеющие м.м., отличную от 120 кДа, а именно рецепторы с м. м. 40, 170 и 210 кДа. Обнаружен также рецептор с м. м. 120 кДа, значительно отличающийся от АПН. Им оказался биотинсодержащий белок с биотином как молекулой связывания.

Связывание с рецептором предшествует внедрению токсина в клеточную мембрану. Структура домена I определяет функцию внедрения токсина в мембрану. Предложено две модели этого процесса.

Согласно *первой модели «перочинного ножа»* спирали альфа-5 и альфа-6 домена I раскрываются как нож и внедряются в мембрану с одновременной олигомеризацией нескольких молекул токсина для образования поры.

Согласно *второй модели «зонтика»* спирали альфа-4 и альфа-5 внедряются в мембрану как шпильки, тогда как остальные спирали располагаются по поверхности мембран, как спицы зонтика. Спиральная шпилька формирует пору в мембране.

Токсин, внедрившийся в мембрану эпителиальных клеток кишечника насекомых, становится неуязвимым для протеаз и создает поры или ионные каналы. Это ведет к притоку воды и ионов, набуханию и лизису клетки.

Таким образом, схему действия Сгу-токсинов можно представить следующим образом:

- связывание с рецептором клеточных мембран;
- внедрение токсина в мембрану клеток с образованием в ней пор или ионных каналов;
- осмотический дисбаланс и гибель клетки.

При этом функция домена I заключается в увеличении проницаемости клеточных мембран, а домена II — в связывании с рецепторами. Домен III проявляет многофункциональность: защищает токсин от чрезмерного протеолиза, связывается с рецепторами и участвует в образовании ионных каналов.

Внешне это проявляется в прекращении питания в течение 1 ч вследствие паралича кишечника, а затем гибели через 1–2 дня. Поврежденный эпителий перестает быть барьером для бактериальной инфекции (проникновения спор).

Механизм действия Сгу-токсинов на насекомых отличается от Сгу-токсинов. Первоначальное связывание идет с ненасыщенными фосфолипидами клеточных мембран. Сначала токсин связывается как мономер, затем образует агрегаты, формируя поры в мембране, что приводит к цитолизу.

Большинство штаммов *Bt* содержит комбинации разных Сгу-токсинов. Эти комбинации, как правило, проявляют синергический эффект. Синергизм может наблюдаться между кристаллами и спорами *Bt*. Хотя действие кристалла — ключевой момент в проявлении токсичности *Bt*, иногда необходимо присутствие и спор, и кристаллов.

Значительную роль в патогенезе играет продуцируемый *Bt* во внешнюю среду термостабильный β -экзотоксин. Он представляет собой небольшую молекулу олигосахарида, включающую аденозин, глюкозу, фосфорную и глюконовую кислоты с молекулярной массой 701 Да (Liu et al., 2014). Интоксикация β -экзотоксином приводит к качественному изменению гемоцитов, вызывает тератогенез насекомых. Экзотоксин может действовать не только через кишечник, но и через покровы насекомых, в комбинации со спорово-кристаллическим комплексом проявляет синергизм (Bravo et al., 2007). Кроме того, разными авторами показано, что личинки старших возрастов более восприимчивы к экзотоксину, чем младшие.

Возрос интерес к ещё одной группе экзотоксинов *Bt* — вегетативным инсектицидным белкам (Vip-белки), секретируемым во время вегетативного роста некоторых штаммов. Vip-белки проявляют активность в отношении широкого спектра чешуекрылых насекомых, показана их токсичность для фитофагов отряда Homoptera (Sattar et al., 2008). Они лизируют эпителиальные клетки среднего кишечника, при этом связывание Vip-белков с рецепторами ворсинок кишечника не ингибирует связывание Сгу-токсина с другими рецепторами мембран и наоборот.

4.3.2. Механизм действия вирусов на насекомых

Белок вирусов ядерного полиэдроза, заключающий в себе вирионы, в пищеварительном тракте разрушается под действием щелочной среды и протеазы кишечника. Вирионы высвобождаются и начинают воздействовать на мембраны клеток насекомых. На самых ранних этапах инфекционного процесса, примерно через 2 ч после поглощения полиэдров насекомыми, высвобожденные вирионы взаимодействуют с микроворсинками цилиндрических клеток эпителия

среднего отдела кишечника. Происходит адсорбция на мембране микроворсинок. Внешняя мембрана вириона после лектин-углеводного узнавания сливается с мембраной микроворсинок и вирионы с внутренней оболочкой (нуклеокапсид) проскальзывают внутрь микроворсинок, а затем проникают в клетки кишечника и других тканей и органов. Из нуклеокапсида высвобождается ДНК, которая затем использует генетический аппарат хозяина для воспроизводства вируса.

Репродукция альфабакуловирусов обычно происходит в ядрах клеток тканей экто- и мезодермального происхождения. Полиэдры образуются в ядрах клеток жирового тела, гиподермы, эпителия трахей, гемолимфы. Ранние изменения в тканях происходят на биохимическом уровне. Уже через 3 ч после заражения содержание ДНК в кишечнике гусениц превышает норму в 4 раза, а через 12 ч возвращается к исходному уровню. В жировом теле гусениц всплеск увеличения содержания ДНК приходится на 12 ч после заражения. При заражении ВЯП изменяется и количество продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях насекомых. Количество их в кишечнике возрастает примерно вдвое уже через 24 ч, в жировом теле гусениц — через 3 сут. Формирование новых полиэдров в ядрах клеток происходит через 2–3 сут. Этому предшествует проникновение через ядерные поры в ядро вирусной ДНК, ее репликация, образование вирионов. При этом вирионы располагаются как частокол из палочек, плотно прилежащих друг другу. Отдельно формируется полиэдренный белок. В целом этот хроматогенный и белковый материал создаёт так называемую *виrogenную строму*. При созревании вирионы обволакиваются полиэдренным белком, происходит окончательная сборка полиэдров. Естественно, что при этом нарушается функциональная деятельность ДНК клетки насекомого-хозяина.

Угнетение передачи информации с матрицы ДНК клетки в рибосомы нарушает синтез ферментов, необходимых для энергетических и биосинтетических процессов в клетке. Инфицированные клетки перестают делиться, ядра переполняются полиэдрами, клетки гибнут, полиэдры выходят из них.

При кишечном ядерном полиэдрозе (гаммабакуловирусы) в эпителиальных клетках среднего отдела кишечника происходят изменения, специфические для бакуловирусной инфекции. Через 24 ч после заражения личинок пилильщиков происходит нарушение структуры ядер клеток, формирование виrogenной стромы. Через 70 ч формируются полноценные полиэдры. Развитие вируса завершается разрывом ядерной оболочки и выходом созревших полиэдров в цитоплазму.

Следует отметить определенную общность в первых этапах механизма действия бакуловирусов и *Vt*. Энтомопатогенные вирусы и бактерии попадают в организм насекомого перорально с кормом и в том и в другом случае в щелочной среде ($\text{pH} > 9$), и под действием щелочной протеазы происходит растворение белкового матрикса бакуловирусов или дельта-эндотоксина в кишечнике. Общим этапом воздействия энтомопатогенных вирусов и бактерий на организм насекомого может быть усиление перекисного окисления липидов мембран. Известно, что в процессе гибели клеток, вызванной инфекционными заболеваниями, у позвоночных животных и растений усиливается перекисное окисление липидов (ПОЛ) мембран. Этот процесс протекает и в здоровом организме, но с малой интенсивностью. ПОЛ является цепной свободно-радикальной реакцией, которая развивается очень быстро. Запускает этот механизм так называемый «свободный радикал». Это — осколок молекулы, который чрезвычайно активен, сталкиваясь с другими интактными молекулами, он превращает их в осколки-радикалы. Происходит цепная реакция. Зарождению первичного свободного радикала способствуют ряд факторов, в том числе инфекция. Усиление процесса ПОЛ ведет к увеличению продуктов этого процесса, в частности диеновых конъюгатов и малонового диальдегида. Под действием энтомопатогенных вирусов и бактерий в кишечнике и жировом теле гусениц количество продуктов ПОЛ увеличивается в 1,5–2 раза. Помимо научного интереса эти данные имеют важное практическое значение для разработки препаративных форм биопрепаратов, содержащих компоненты, усугубляющие патологический процесс.

4.3.3. Механизм действия энтомопатогенных грибов на насекомых

Грибы способны проникать в организм членистоногих различными путями (через наружные покровы, поровые канальца в кутикуле, склериты, межсегментные участки, кишечник, а также через дыхальца или половое отверстие), что значительно расширяет спектр их действия (Вейзер, 1972; Борисов и др., 2001; Butt et al., 2013).

Основной путь заражения — проникновение через кожные покровы хозяина. Такой способ свойствен большинству энтомопатогенных грибов. Этот способ позволяет грибам в отличие от патогенов вирусной, бактериальной и другой природы заражать насекомых в непитающиеся фазы развития — яйца, куколки, имаго. Грибная инфекция может проникать в тело насекомых и через ротовое отверстие

(перорально). Таким путем в пищеварительный тракт попадают, например, споры грибов из отдела Ascomycota, проникая в кишечник с пищей, где далее развиваются. У насекомых это происходит на стадии личинки, иногда имаго.

Заражению насекомых грибами способствуют некоторые элементы их морфологического строения, а также образование у грибов специальных приспособлений. Как известно, подавляющее большинство грибов — паразитические организмы, живущие в растениях и животных за счет готовых органических веществ. Поэтому для проникновения, в частности, через хитиновый покров насекомых грибы образуют *аппрессории* — вздутия на концах ростковых гиф, служащие для прикрепления к кутикуле и проникновения в хозяина посредством мицелиального роста. Кроме аппрессорий грибы могут образовывать *ризоиды*, это обычно деформированные гифы, с помощью которых гриб закрепляется на субстрате, либо прикрепляет хозяина к субстрату после его гибели.

Иногда ризоиды имеют отростки, которые проникают в живую ткань хозяина и в результате осмоса обеспечивают патогена питательными веществами. Такие отростки называют *гаусториями*, они могут быть нитевидными, булавовидными или членистыми. Гаустории образуются и на других частях мицелия — всюду, где грибница соприкасается с поверхностью хозяина.

В некоторых частях мицелия грибные нити сплетаются в густую массу, мицелий уплотняется, образуются твердые части гриба — стромы или склероции. *Строма* — масса грибницы, служащая основой для образования половых органов гриба, что хорошо прослеживается на плодовых телах грибов рода *Cordyceps*. *Склероции* — обезвоженная и уплотненная форма мицелия, устойчивая к неблагоприятным условиям среды. В виде склероциев гриб сохраняется в жизнеспособном состоянии в течение неблагоприятного для него периода.

Другая форма гриба, служащая для переживания неблагоприятных условий, — *покоящиеся споры* (хламидоспоры). Это толстостенные образования, часто с двойной оболочкой, как, например, у энтомофторовых грибов (*S. uvella*). Представители гипокрейновых грибов в природе могут сохраняться в виде *псевдосклероциев* (например, грибы родов *Beauveria*, *Metarhizium*, *Hirsutella*), кроме того, они могут существовать некоторое время в сапрофитном состоянии.

Жизненный цикл большинства энтомопатогенных грибов состоит из трех основных стадий (Vega et al., 2009).

Биотрофная стадия. Включает в себя прикрепление (адгезию) конидий к внешним покровам насекомого (образование гидрофобных связей между кутикулярными липидами насекомого и клеточной оболочкой гриба). Важную роль в закреплении патогена на поверхности насекомого играют микроворсинки, щетинки, неровности и выступы кутикулы (Борисов и др., 2001). После закрепления спор гриба на насекомом происходит их развитие на поверхности покровов. На этом этапе большое значение имеет высокая относительная влажность, необходимая для прорастания споры и дальнейшего развития гриба. Спора прорастает ростковой трубкой, а в месте соприкосновения с кутикулой начинается образование аппрессория, способствующего проникновению патогена внутрь насекомого (Valero-Jiménez et al., 2014). Для проникновения через более глубокие слои кутикулы энтомопатогенные грибы синтезируют ряд ферментов (липазы, протеазы, хитиназы). Под действием ферментов в эпикуттикуле формируются полости, в которые проникает прорастающая из аппрессория трубка. После достижения прокутикулы проникающая трубка разрастается параллельно ламеллам, образуя проникающую плату, из которой ответвляются отростки.

По мере роста гриба в насекомом, как правило, на кутикуле появляются темные меланотические пятна, образующиеся в результате запуска в организме хозяина профенолоксидазного каскада. Пройдя кутикулярные слои и гиподерму, гриб попадает в *гемоцель* насекомого. Патогенные грибы сравнительно быстро (через 32–48 ч) колонизируют гемоцель одноклеточными фрагментами мицелия — *гифальными телами* или *бластоспорами*, похожими на дрожжевые клетки, разносящиеся с током гемолимфы по организму насекомого. В первую очередь гриб поражает жировое тело, затем кишечник, мальпигиевы сосуды, гиподерму, нервную систему, мышечную ткань, трахеи. Разрушение тканей и органов приводит к гибели насекомого.

Огромный вклад в развитие патогенозов, вызываемых энтомопатогенными грибами, вносят вырабатываемые ими токсины. Наиболее хорошо изучены и описаны токсины грибов родов *Beauveria* и *Metarhizium*. *B. bassiana* может продуцировать сложный комплекс токсинов, в частности бассианин, бассиакридин, бассианолид, боверолиды, тенеллин и ооспореин. Грибы рода *Metarhizium* продуцируют деструксины (Roberts, Leger, 2004). Деструксины А, В и Е обладают выраженным инсектицидным действием. У насекомых при инъекциях деструксинов возникает паралич или тремор. Кроме того, деструксины обладают иммуносупрессивным действием, связанным с подавле-

нием процессов клеточного иммунитета. Некоторые токсины грибов кроме инсектицидной активности обладают антигрибковым и антибиотическим действием.

Некротрофная стадия. Началом этой стадии является обратный рост гиф через кутикулу погибшего хозяина, что приводит к формированию следующего поколения конидий. При этом в одних случаях внутри тела хозяина происходит созревание покоящихся, устойчивых спор (обычно при неблагоприятных условиях), в других — гифы гриба после гибели хозяина прорастают наружу и на поверхности тела разрастаются в густой мицелий, из которого образуются спороносные гифы с конидиями или покоящимися спорами. Энтомопатогенные грибы проходят в организме хозяина только один цикл развития: от прорастания спор до образования новых.

Покоящаяся стадия. После завершения некротрофной стадии конидии попадают во внешнюю среду, где гриб способен сохраняться до следующего контакта с хозяином. Кроме того, согласно исследованиям ряда авторов эти грибы способны развиваться в ризосфере и внутренних тканях растений (Ownley et al., 2010; Behie et al., 2012, 2015).

4.3.4. Механизм взаимодействия хищных грибов с нематодами

Разными исследователями проведен детальный анализ захвата и последующего проникновения гриба в нематоду (Veenhuis et al., 1985; 1989; Теплякова, Рябчикова, 1991). Встречаясь с нематодами, хищные грибы образуют специальные морфологические структуры — ловушки, служащие для их захвата (липкие гифы, мицелиальную сеть или ловчие кольца).

Липкий слой на клетках ловчей структуры обеспечивает захват нематоды грибом. Проникновение в нематоду осуществляется в тех местах, где ловушки прикрепляются к кутикуле. Выделяемый ловушками «клей» обладает парализующим действием на нематоду. После проникновения через кутикулу нематод, происходит переваривание ее внутренних тканей и использование полученной питательной среды для роста грибного мицелия (Теплякова, Рябчикова, 1991; Tunlid et al., 1992). Новый вегетативный мицелий развивается из ловушек, которые удерживали нематоду. Часть питательных веществ нематоды сначала превращается грибом в липиды, а они в свою очередь деградируют и через дальнейший метаболизм поддерживают рост новых вегетативных гиф.

Основную роль в механизме хищничества грибов рода *Arthrobotrys* играют токсические соединения сесквитерпеновой природы, растворенные в клейком веществе, выделяемом на поверхность ловушек (Беккер, Раджабова, 1973). В экстрактах мицелия нескольких видов грибов этого рода обнаружено такое нематическое вещество как линолевая кислота. В глубинных культурах *A. conoides* Drechsler и *A. oligospora* Fres. число образуемых ими ловушек прямо зависело от концентрации линолевой кислоты (Stadle et al., 1993).

На молекулярном уровне у *A. oligospora* идентифицированы два фактора вирулентности: белок, способный связывать углеводы (лектин AOL) и благодаря этому участвующий в процессе узнавания нематоды, и протеаза, которая обеспечивает проникновение через кутикулу, разрушая ее компоненты (Mankau, 1981; Rosen et al., 1996). Показано, что лектин AOL принадлежит к семейству лектинов, сходных по первичной структуре и способности к связыванию. Оказалось, что эти лектины присутствуют как в паразитических, так и в сапрофитных грибах. Это означает, что AOL участвуют не только в захвате и инфицировании нематод, но и в других, более общих клеточных процессах. Более того, эти лектины связывают те участки сахаров, которые обычны в гликопротеинах животных, но не обнаружены в грибах. По мнению авторов, AOL представляет собой мультифункциональный белок, участвующий в ассимиляции и хранении питательных веществ, узнавании углеводов и образовании внутриклеточного матрикса.

Роль второго фактора вирулентности — протеазы — заключается в облегчении проникновения через кутикулу нематоды и переваривании внутренних тканей. Кутикула нематод состоит из белков, включающих коллаген, подверженных разрушению протеолитическими ферментами. На примере *A. oligospora* показано, что нематофаговый гриб продуцирует сериновую протеазу (PII), которая приводит к деградации белков кутикулы нематоды (Ahman et al., 1996).

4.4. Критерии эффективности энтомопатогенов

Деятельность природных популяций энтомопатогенных микроорганизмов можно рассматривать и учитывать как одно из направлений биологической защиты от вредителей (пассивный биометод). Определяющий момент в использовании природных популяций энтомопатогенов — уровень их эффективности, который находит свое выражение в проценте зараженных патогенами особей вредителя при учете порога его вредоносности. Уровень зараженности, при котором

не нужны никакие защитные мероприятия, называют *критерием эффективности биологического агента* (глава 1).

Экономический эффект от отмены химических обработок вследствие учета деятельности природных популяций энтомопатогенов значителен. На основании известных критериев эффективности энтомопатогенов и энтомофагов в нашей стране существует практика отмены химических обработок на больших площадях, что экономически выгодно и экологически целесообразно. Например, применение прогноза и учета эпизоотии вируса гранулеза серой зерновой совки в Северном Казахстане и Западной Сибири позволяло в конце XX в. ежегодно сокращать химические обработки против вредителя на площади 300 тыс. га.

Для вредителей зерновых и зернобобовых культур критерии эффективности разработаны учеными ВИЗР в отношении гранулеза серой зерновой совки и энтомофтороза гороховой тли.

Гранулез серой зерновой совки. Установлено, что вирусная болезнь — гранулез — один из основных факторов в подавлении вспышек массовых размножений серой зерновой совки. В пораженных клетках насекомых образуются гранулы. На ранних стадиях заболевания гранулезом больные гусеницы почти не отличаются от здоровых. Через 5–6 дней после заражения они менее активно двигаются и питаются. Большая часть больных гусениц прекращает питание за 2–3 дня до гибели. Внешние симптомы заболевания: тело вытягивается, вздувается и приобретает светлую окраску, особенно на брюшке. Серая зерновая совка заболевает гранулезом в фазе гусеницы, редко — куколки. Гусеницы гибнут от гранулеза в 3–4-м возрастах. Смертность гусениц старших возрастов осенью незначительна, так как развитие заболевания прекращается из-за низких температур. Больные гусеницы перезимовывают и весной следующего года погибают. Массовая гибель вредителя от этого заболевания происходит перед окукливанием гусениц (конец мая — начало июня), когда среднесуточная температура воздуха достигает 20°C. Для возникновения вирусной эпизоотии требуется высокая плотность популяции насекомых.

Методы учета степени зараженности гранулезом. Зараженность популяции серой зерновой совки гранулезом определяют осенью путем отбора живых гусениц во время обследования посевов, наблюдения за развитием болезни в условиях лаборатории и микроскопического анализа погибших особей. В конце сентября — начале октября после уборки урожая и обработки почвы обследуют поля,

чтобы установить численность и физиологическое состояние гусениц, уходящих на зимовку. Пробы берут в каждом районе в двух-трех хозяйствах, отличающихся по экологическим условиям. Собранных гусениц (не менее 100–200 шт. в пробе) переносят в лабораторию, взвешивают и размещают поодиночке в пробирках с почвой.

Наблюдения за развитием гранулеза проводят в течение 45 дней. Гусениц содержат при температуре 20–23°C. Почву в пробирках по мере подсыхания заменяют влажной. Смену корма (размоченное зерно пшеницы) и учет смертности гусениц проводят через день. При этом учитывают также число гусениц, погибших от паразитов. Каждую погибшую гусеницу помещают в отдельный пакет с порядковым номером и одновременно в специальную форму записывают номер погибшей гусеницы, место сбора и дату гибели. Всех погибших гусениц подвергают микроскопическому анализу. Пакеты с погибшими гусеницами до проведения анализа желательно хранить в прохладном месте.

Полученные осенью данные по пораженности популяций совки гранулезом могут быть уточнены в конце апреля — начале мая. Весеннее обследование посевов с целью выяснения смертности гусениц за зиму целесообразно проводить в конце мая, именно в это время наблюдается гибель от гранулеза. По результатам обследования определяют критерии эффективности. Так, пораженность до 25% гусениц зимующей популяции гранулезом свидетельствует о возможном увеличении численности зерновой совки в следующем году в случае совпадения сроков колошения пшеницы с массовым летом бабочек. На следующий год после максимума размножения совки в результате эпизоотии численность вредителя на посевах снижается до уровня, при котором не требуются химические обработки. Показатели пораженности гранулезом популяций зерновой совки позволяют прогнозировать изменения ее численности. При поражении от 25 до 50% выживаемость и плодовитость в 1,5–2 раза ниже, чем в предыдущем году. Совершенно нецелесообразно использование химических средств защиты при пораженности гранулезом более 80% популяции зимующих гусениц.

Энтомофтороз гороховой тли. Заболевание гороховой тли вызывают следующие виды энтомофторных грибов: *Pandora neoaphidis* (Rem. et Henn.) Humber, *Conidiobolus obscurus* (Hall, Dunn) Rem. et Kell., *Zoophtora aphidis* (Hoffm.) Batko и *Conidiobolus thromboides* Drechler. Больные особи питаются, активно передвигаются по растениям, а крылатые тли переселяются на соседние участки, распростра-

ная инфекцию. На более поздних стадиях развития гриба больные особи отличаются молочно-белой окраской, а при надавливании из них вытекает вязкая белая жидкость. Поведение тлей нарушается незадолго перед их гибелью. Они становятся вялыми, не совершают активных движений, реакции на внешние раздражения ослабевают. На брюшной стороне ризоиды прорывают наружные покровы и прикрепляют хозяина к растению. Некоторые виды грибов прикрепляют тлю к растению хоботком, после чего насекомое гибнет. Сразу после гибели у тли быстро буреют голова или задний конец тела. Тли мумифицируются, при высокой влажности они сильно увеличиваются в размерах, а при пониженной быстро подсыхают, прилипают к листьям. Если только что погибших тлей положить на предметное стекло и в чашку Петри со смоченной фильтровальной бумагой, то через 10–12 ч вокруг них образуется хорошо видимый ореол из конидий гриба. Если его нет, препарат нужно микроскопировать. Микроскопическая картина очень характерна: вся полость тела заполнена толстым мицелием или гифальными телами с мелкозернистой протоплазмой и множеством мелких или крупных включений, а иногда с покоящимися спорами.

Степень развития эпизоотии энтомофтороза гороховой тли во многом определяется особенностями природно-климатических, погодных и других условий. У энтомофторовых грибов четко выражена гигрофильность. Конидии этих грибов прорастают только при наличии капельной влаги. При 100%-ной относительной влажности конидии отбрасываются от зараженных грибом тлей в течение 2–3 сут, преимущественно на свету. В естественных условиях в сухую и жаркую погоду заражение тлей происходит только в утренние и вечерние часы (при наличии света и росы). Зараженность энтомофторозом резко возрастает в период моросящих дождей. При наличии более 50 дождливых дней всегда обнаруживается заболевание. В отсутствие дождей заболеванию благоприятствуют продолжительные росы и туманы, поддерживающие мелкокапельное увлажнение на растениях.

Чем выше численность тли, тем больше возможность контакта возбудителя с хозяином. При 25–30%-ной зараженности достигается предел, при котором воспроизводительная способность популяции тлей не может компенсировать ее смертность. Численность вредителя в течение нескольких дней либо остается на экономически безвредном уровне, либо резко снижается (в живых остаются единичные особи). После массовых эпизоотий, снижающих численность вредителя до незначительного уровня, затухает и болезнь. На основе дан-

ных учета численности тлей и зараженности их энтомофторовыми грибами можно предсказать средний вероятный ход размножения вредителя в следующем году.

Для подсчета тли в весенний период необходимо делать 100 взмахов сачком, а при проведении регулярных учетов численности гороховой тли за единицу учета принимают 10 одинарных взмахов через каждый шаг. После первых 10 пробных взмахов подсчитывается количество особей тли, попавшей в сачок. Если численность при этом не превышает 500 особей, то за единицу учета принимается 10 взмахов, с 500 до 1000 — достаточно пяти, а более 1000 — одного взмаха.

Для определения уровня зараженности популяций гороховой тли энтомофторозом используется лабораторный метод учета. Для этого живых тлей собирают сачком, подсчитывают их общее количество в сборе и помещают в стеклянные 0,5-литровые банки на растения. Банки накрывают бязью и содержат при температуре 20–22°C. Учет гибели гороховой тли от энтомофтороза необходимо проводить один раз в сутки в первые два дня. Во избежание перезаражения здоровых особей от больных при каждом учете необходимо удалять погибших насекомых. Для определения зараженности популяции энтомофторозом количество тлей, погибших от этой болезни за 2 сут, умножают на 100 и делят на общее число особей, помещенных в банки. Однако нужно помнить, что разовый учет не отражает истинной картины заболевания на участке. Поэтому необходимо проводить систематические учеты в течение всего сезона с интервалом 7–10 дней в сухую погоду, а при наличии обильных рос и дождей — через каждые три дня, начиная с фазы цветения.

Критерии эффективности следующие. В тех случаях, когда численность тлей в августе и сентябре в местах резерваций не превышает 10 особей на 10 взмахов сачком или составляет более 100 особей, но они заражены энтомофторозом на 30–40%, гороховая тля не будет иметь хозяйственного значения для посевов бобовых культур в первые месяцы их вегетации. Интенсивность последующего размножения тли летом будет зависеть от погодных условий: при влажной погоде, благодаря деятельности энтомофторовых грибов, ее численность останется на низком уровне; при сухой погоде в конце лета и начале осени ее численность может повыситься на поздних посевах однолетних, а также многолетних бобовых, что может отразиться на урожае гороха поздних сортов сева, а также численности тли в следующем году. Для гороховой тли с 1–2-годовой цикличностью раз-

вития энтомофтороза большое значение имеют сезонные прогнозы заболевания, позволяющие снизить объем химических обработок.

Для составления сезонных прогнозов развития энтомофтороза и отмены химических обработок следует учитывать то, что высокая численность вредителя наиболее опасна для урожая в фазе от начала бутонизации до полного формирования урожая. Продолжительность этой фазы составляет 15–20 дней, что зависит от местных или погодных условий. В этот период экономический порог вредоносности (ЭПВ) составляет 400–500 особей на 10 взмахов сачком, что приблизительно соответствует 50–60%-ной заселенности растений в слабой степени (от 1 до 20 тлей на одно растение) и 2–5%-ной — в средней (25–50). После формирования полного урожая численность тли может составлять 1000 и более особей на 10 взмахов сачком. На урожай такая численность не отразится вследствие концентрации тлей на оставшихся зеленых верхушках растений, что будет способствовать ускоренному и равномерному созреванию бобов. В этом случае защита гороха обеспечивается без применения истребительных мероприятий, даже если популяция не заражена энтомофторозом.

Если в уязвимую фазу развития растений численность тли выше пороговой, но популяция заражена энтомофторозом на 25–30% и погодные условия способствуют развитию заболевания, то необходимость истребительных мероприятий также отпадает, поскольку численность тлей резко снизится либо будет на экономически безопасном уровне.

Развитию эпизоотии благоприятствуют следующие среднедекадные показатели погодных условий: температура 17–24°C, оптимальная влажность 70–80% и более, число дождливых дней 5–8, число дней с относительной влажностью менее 30% — 0, значение гидротермического коэффициента 2–3 и более.

Высокая численность тли может нанести существенный вред урожаю, если эпизоотия разовьется после критической фазы. Но в следующем году она будет низкой, по крайней мере, в весенне-летний период, так как отодвигаются сроки ее массового появления. В годы, когда эффект от энтомофтороза невысок, целесообразность химических обработок возникает в том случае, если устанавливается сухая погода со средней температурой 18–24°C, горох находится в фазе бутонизации или начала цветения, численность тли составляет 400–500 особей на 10 взмахов сачком, энтомофтороз в популяции либо отсутствует, либо проявляется очень слабо, а встречаемость энтомофагов единична. Таким образом, в ареале гороховой тли во влаж-

ные годы можно выделить районы, где с учетом деятельности энтомофторовых грибов можно уменьшить объемы химических обработок, а на некоторых площадях не проводить их вообще или проводить локально.

Микроспоридиоз капустной белянки. В результате многолетних исследований, проводимых сотрудниками ВИЗР под руководством И. В. Исси, у капустной белянки обнаружено заражение четырьмя видами микроспоридии: *Nosema mesnili* Paillot, *N. brassicae* Paillot, *Vairimorpha* (= *Thelohania*) *mesnili* (Paillot) Malone, McIvor и *Pleistophora schubergi* Zwolf. Наиболее распространен первый вид. Обе ноземы имеют удлинненно-овальные споры размером 3,6–4,8×4,2–2 и 4–5×2 мкм соответственно, которые лежат на мазках поодиночке. Отличаются они друг от друга тем, что у *N. mesnili* один полюс заужен, а у *N. brassicae* они одинаково закруглены. *V. mesnili* образует овальные споры, лежащие на мазках по 8 шт. *N. mesnili* вызывает генерализованную инвазию насекомых на всех фазах развития, быстро распространяется в популяции алиментарным путем (с пищей), трансвариально и паразитами. Заражение этой микроспоридией оказывает глубокое воздействие на физиологические функции насекомых и вызывает их гибель на протяжении всего развития. Особенно уязвимы больные насекомые во время метаморфоза и зимовки. В это время наблюдается их массовая гибель. Эпизоотия микроспоридиоза, происходящая в период массового размножения капустной белянки, распространяется и на сопутствующие ей виды — репную, брюквенную и люцерновую белянки.

Эпизоотии микроспоридиоза капустной белянки происходят с той же частотой, что и массовое размножение вредителей, т. е. в среднем один раз в четыре года и всегда сопровождаются резким спадом численности. Погодные условия эпизоотийных лет четко отличаются от других температурой и числом солнечных часов в вегетационный сезон, а также температурой и высотой снежного покрова в зимний период.

Вегетационный сезон в годы с кульминацией эпизоотии отличается ранней весной, значительным числом солнечных дней в мае — июле и суммой эффективных температур до июля более 600°C. В этих условиях численность вредителя нарастает чрезвычайно быстро, первое поколение белянки успевает завершить развитие на 7–10 дней раньше обычного. Кроме того, в такие годы капустная белянка развивается не в двух, а в двух с половиной (иногда почти в полных трех) поколениях. При этом зараженность вредителя быстро

возрастает до 70–99%, сопровождаясь массовой гибелью и резким спадом численности. После эпизоотии белянка в течение 1–3 лет встречается на полях одиночно или в очень небольшом количестве.

Учет численности белянок на капусте следует вести путем подсчета всех насекомых на 100 растениях (20 проб по пять растений, расположенных в шахматном порядке). В зависимости от величины поля число учетов изменяется, составляя в среднем один учет на 1–3 га. Для определения зимующего запаса капустной белянки собирают гусениц 5-го возраста 2-го поколения и получают из них куколок. Насекомые, уходящие в этом поколении в диапаузу, будут составлять основной зимующий запас вредителя. Наиболее массовой гибель от болезней и паразитов бывает в начале и конце развития насекомых. Анализ причин гибели следует вести на всем протяжении их развития. Целесообразно собирать насекомых в поле (15–20 кладок яиц, 50–100 гусениц) и определять их зараженность в ближайшие 1–2 дня. Кладки помещают в чашки Петри и следят за выходом гусениц из яиц. В годы массовых эпизоотий погибает до 50% кладок. Мазки гусениц, куколок и бабочек микроскопируют для выявления спор. Зараженность популяции выражается процентом зараженных особей.

Наблюдения за состоянием насекомых во время эпизоотии при нарастании и спаде их численности позволили выявить признаки ослабленного физиологического состояния гусениц. В популяции, сильно зараженной микроспоридиями, насекомые откладывают яйца не плотными рядами, а на некотором расстоянии друг от друга и обычно не на нижней, а на верхней стороне листьев. Часто яйца вместо ярко-желтой окраски, свойственной откладываемым здоровыми особями, имеют необычную темно-оранжевую окраску, из таких яиц гусеницы либо не выходят, либо погибают в первых возрастах. Процент кладок на верхней стороне листа близок к проценту заражения популяции и может быть использован при ее характеристике. Из-за того, что микроспоридиоз нарушает нормальную фотопериодическую реакцию белянок, многие больные гусеницы, собранные в августе — сентябре, превращаются в активных куколок, из которых вскоре вылетают бабочки. Во время зимовки большинство больных куколок погибает. Исчезновение этих признаков свидетельствует о переходе популяции в фазу нарастания численности.

В качестве критериев, использующихся для прогнозирования численности белянки, берутся показатели следующих четырех групп факторов:

- погодные условия, определяющие фенологию белянки;
- численность популяции вредителя, определяющая порог вредоносности;
- заражение белянки микроспоридиями и другими организмами;
- физиологическое состояние вредителя.

Если условия характеризуются большим числом солнечных часов в первой половине вегетационного периода и суммой эффективных температур, достигающей 600–700°C до конца июня, то начало откладки яиц совпадает с высадкой рассады в грунт, лет бабочек первого поколения происходит в конце июня — первых числах июля. Если таких условий нет, начало откладки яиц совпадает с фазой розетки, развитие первого поколения завершается в середине — конце июля, и вредитель уже не наносит существенного вреда растениям, находящимся в фазе формирования кочана.

Показатели ЭПВ различаются в течение вегетационного сезона.

Начало проявления вреда при достижении растениями фазы розетки наблюдается с заселения растения 10 гусеницами капустной белянки. Для позднеспелых сортов в фазе рыхлого кочана заметной потери урожая не отмечено при заселении растений сорта Подарок 20–25 гусеницами, сорта Амагер 40–50, сорта Московская поздняя 60–70 гусеницами капустной белянки. В условиях засухи пороги вредоносности следует снизить вдвое.

Процент зараженных особей популяции определяется по любой фазе развития насекомых: по яйцам, гусеницам, куколкам, бабочкам. Если численность вредителя невысока, достаточно определять зараженность в начале или в конце развития каждого поколения. Прогноз в отношении поколения составляют на основании учета отрождения гусениц из яиц и смертности гусениц 1–2-го возрастов, а также по характеру откладки яиц.

Численность следующего поколения прогнозируется по состоянию гусениц старших возрастов и куколок данного поколения с учетом того, что в период активного развития от микроспоридиоза погибает около 50% куколок, а в период зимовки — до 90%. Показатели зараженности от начала до конца развития каждой фазы насекомых увеличиваются примерно вдвое, что следует учитывать при проведении анализа. Так, если в начале лета бабочки заражены на 15%, то в конце зараженность достигает 30%.

При заражении микроспоридиями более 50% особей и одновременном наличии признаков физиологического ослабления увеличения численности вредителя в этом и следующем поколениях не про-

изойдет. Нарастания численности белянки в следующем поколении следует ожидать при падении зараженности до 50% и ниже и одновременно исчезновении показателей физиологического ослабления.

В связи с тем, что критерии эффективности энтомопатогенов тесно связаны с понятиями эпизоотии, рассмотрим особенности эпизоотического процесса более подробно.

Главное отличие инфекционных болезней от неинфекционных — в возникновении и развитии эпизоотического процесса, т. е. массового заболевания животных (в общем виде) и насекомых в частности. *Эпизоотология* изучает развитие эпизоотического процесса, его закономерности.

Различают три типа развития болезни насекомых. Если мониторинг (слежение) и анализ отобранных в природе образцов показывает, что болезнь встречается в очень редких случаях (0,03–1%) и распространена без связи с местными условиями, то это *спорадическое* распространение и развитие болезни. Если же болезнь распространена относительно слабо (около 5%), но ее наличие в данной популяции постоянно и степень развития не изменяется, то это *энзоотический* процесс. Наконец, при быстром массовом распространении болезни в популяции — вспышке — говорят об *эпизоотологическом* процессе. Эпизоотия затухает, когда почти все особи популяции будут заражены и погибнут.

Эти три типа развития болезни различаются по степени распространения, степени развития болезни и степени смертности насекомых.

Степень распространения — это пространственно-временная характеристика. *Степень развития болезни* определяется процентом заболевших насекомых, т. е. отношением числа больных насекомых к общему их числу. Ее определяют для какой-либо стадии развития насекомого (личинка, куколка, имаго). Показатель смертности выражается отношением погибших особей к их общему числу (процент погибших насекомых).

Для изучения эпизоотического процесса нужно исследовать всю популяцию. Это делается путем анализа серии образцов. В данном случае под образцом понимают определенное количество особей, достаточное для получения достоверных сведений о развитии болезни. Считается, что если образец состоит из 20 особей, то точность показателя не превышает 5%. Наиболее точный показатель развития болезни получают, когда образец состоит из 100 особей. Насекомым присуща многочисленность популяции, и это позволяет отбирать об-

разцы без опасения нарушить ее состояние. Тем не менее, следует руководствоваться правилом, которое гласит: общая численность особей в образцах, отбираемых для исследования, не должна превышать 10% численности всей изучаемой популяции. В противном случае состояние популяции может быть нарушено и ее дальнейшее изучение не даст точных и достоверных результатов. Это произойдет потому, что развитие инфекционных болезней насекомых зависит от плотности популяции, от частоты контактов больных и здоровых особей и т. д. Поэтому изъятие большей части популяции (для образцов) изменит ее плотность и другие условия, что может привести к искаженным результатам исследования.

Чтобы оценить роль определенной болезни в развитии популяции, необходимо следить за развитием болезни в каждом возрасте и в каждой фазе развития данного вида, а в двух последних возрастах личинок следует определять развитие болезни дважды — после предпоследней линьки и перед окукливанием.

Развитие всякой эпизоотии зависит от трех основных факторов: возбудителя болезни, насекомого-хозяина и путей передачи инфекции.

Возбудитель болезни. Значение этого фактора проявляется в целом ряде свойств, которые уже упоминались. Это вирулентность, изменчивость и приспособляемость к данному хозяину. Большое значение имеет устойчивость покоящихся стадий возбудителя к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Например, свободные вирионы погибают в течение нескольких минут, а заключенные в полиэдры или гранулы могут сохраняться в течение нескольких лет. Споры грибов-аскомицетов могут сохраняться несколько месяцев, споры простейших — более года, а споры бактерий — более 10 лет. К факторам, влияющим на патогенные свойства возбудителя, относятся его устойчивость к ультрафиолетовым лучам, высокой температуре, влажности, длительности развития болезни и периода от заражения до образования покоящейся стадии. Специфичность болезни может играть двоякую роль. С одной стороны, чем обширнее круг видов — хозяев возбудителя, тем больше вероятность его переноса и сохранения в биотопе. С другой стороны, неспецифичность возбудителя приводит к большей распыленности инфекции, рассредоточению инфекционного начала, что снижает вероятность встречи с основным хозяином.

Хозяин. Устойчивость организма хозяина противостоит вирулентности паразита. Устойчивость может быть ослаблена физическими и химическими факторами. Обычно насекомое-хозяин концентри-

руется в отдельных местах, где складываются наиболее благоприятные для него жизненные условия. В первую очередь это наличие корма. В таких нишах отдельные особи насекомых выживают только тогда, когда в целом в биотопе происходит массовая гибель насекомых. Гибнут насекомые, которые из-за перенаселенности не смогли занять благоприятные ниши, где можно было укрыться от естественных врагов или неблагоприятной погоды. Но и в таких нишах возникают очаги болезней в связи с тем, что оптимальные условия привлекают сюда все новых и новых особей. Даже при наличии одной зараженной особи при увеличивающейся плотности популяции возникнет очаг болезни.

Помимо основных, первичных хозяев в биоценозе присутствуют также и случайные, вторичные хозяева, на которых также может паразитировать данный возбудитель болезни. Однако в популяциях таких случайных хозяев болезнь долго не удерживается, потому что погибшие особи случайных хозяев оказываются удаленными от яруса растительности, на которых обитает основной хозяин и источник инфекции удаляется от него. При сравнении вирулентности возбудителя на разных хозяевах оказывалось, что инфекции, вызывающие массовую гибель одного хозяина, вызывают хроническое заболевание у другого и совсем не заражают третьего. Это означает, что у каждого возбудителя болезни есть хозяин, у которого он вызывает болезнь с высокой смертностью. Такая болезнь могла бы быстро исчезнуть, если бы за короткое время погибали все восприимчивые особи, но в таком случае погибнет и сам возбудитель, оставшись без пищи. Болезнь будет развиваться медленнее и процент смертности будет ниже, если хозяин менее пригоден для развития возбудителя. Если же болезнь хозяина носит хронический характер, то он является постоянным носителем инфекции. Поскольку в биотопе могут быть представлены разные хозяева, то в зависимости от их соотношения образуются разные очаги инфекции — временные, постоянные, расширяющиеся по площади.

В ряде случаев при интродукции новых видов насекомых в определенные биоценозы происходит перенос местных инфекций на нового хозяина, который ранее никогда не соприкасался с подобной инфекцией. Примером служит такой вредитель, как американская белая бабочка, завезенная в Европу. Здесь она стала постепенно заражаться микроспоридиями (от кольчатого шелкопряда), вирусами (от боярышницы, яблонной плодовой моли), бактериальными и грибными инфекциями.

Пути передачи инфекции. Основным путем передачи инфекции — от больных насекомых — здоровым при непосредственном контакте или с зараженной пищей (перорально). Такой способ заражения установлен для всех типов болезней насекомых.

Существуют и другие, специфические, пути передачи инфекции: трансвариальный, с помощью паразитических насекомых, птиц, ветра.

Трансвариальный путь — это передача инфекции через яйцо, в основном он характерен для вирусов и микроспоридий. У некоторых групп насекомых инфекция часто переносится при уколе яйцекладом паразитических насекомых. Такие примеры известны для бактерий, риккетсий, вирусов, микроспоридий и грибов. Грибные болезни легко передаются при обычном соприкосновении насекомых, что невозможно для вирусов и бактерий. Паразитические нематоды сами активно мигрируют и внедряются в тело хозяина, часто перенося в насекомого симбиотических бактерий, которые губительны для насекомых.

Расширение очагов болезней в природе зависит от способа передачи инфекции от больных насекомых здоровым.

Распространение болезни из очагов происходит волнами, центром которых является центр первичного очага инфекции. Волна болезни возникает следующим образом. Особи, находящиеся в центре очага, погибают и заражают насекомых, находящихся вокруг очага. В процессе последующего заражения область соприкосновения больных насекомых со здоровыми неуклонно возрастает, т. е. зона болезни расширяется. Отдельные очаги болезни сливаются, образуя общий фронт.

В первичном центре очага некоторые уцелевшие особи дают начало здоровой популяции, свободной от инфекции. С течением времени в результате миграции насекомых возрастает вероятность контакта здоровых насекомых с зараженными, и вновь возникает волна инфекции, идущая от центра к периферии.

Кривая, изображающая волну эпизоотии, отражает изменение числа погибших (зараженных) насекомых во времени и состоит из двух частей: восходящей и нисходящей. Можно представить три типа кривых:

- с более длинной нисходящей частью;
- симметричную;
- с более длинной восходящей частью.

При распространении ветром грибных возбудителей болезней образуются очаги инфекции удлинённой формы, длинная ось кото-

рых совпадает с направлением преобладающих ветров. Ветер может переносить насекомых, сильно опушенных длинными волосками, создавая очаги заражения. Такое явление описано в Крыму при наблюдении за очагами ядерного полиэдроза непарного шелкопряда. Очаги полиэдроза совпадали с волнами массового размножения вредителя, идущими по направлению господствующих ветров. Очаги аналогичной формы образуются вдоль водных потоков, если инфекции распространяются с водой. Например, микроспоридии, паразитирующие на водных насекомых, снабжены специальными приспособлениями, позволяющими им всплывать и удерживаться на поверхности воды. Наличие подобных приспособлений позволяет возбудителям долгое время удерживаться на поверхности воды, что повышает вероятность их захвата фильтрационными органами насекомых-хозяев.

Некоторые возбудители болезней, например энтомофторовые грибы, приспособлены для периодического отдыха в виде покоящихся стадий. Другие, например неспорулирующие бактерии, риккетсии, требуют постоянного переноса от одного организма-хозяина к другому с использованием таких переносчиков, как жуки, муравьи, птицы, рыбы.

Область, прилегающую к пику кривой, называют периодом эпизоотии, находящуюся слева от него — фазой, предшествующей эпизоотии, справа — фазой, следующей за эпизоотией.

В период, предшествующий эпизоотии, можно наблюдать ряд явлений, характеризующих взаимоотношения между патогеном и хозяином. Передача инфекции происходит быстрее при высокой плотности популяции, кроме того, при пассажах через насекомых возрастает вирулентность патогена, поэтому процесс, по-видимому, проходит по симметричной кривой. В фазе, следующей за эпизоотией, всегда остается какое-то количество выживших особей. Очевидно, чем выше резистентность насекомых, тем более пологой будет часть кривой, следующая за пиком.

Естественно, что массовые эпизоотии данного типа связаны с вспышками массового размножения насекомых. В природе вспышки массового размножения насекомых имеют определенную последовательность и повторяются через определенные периоды времени. Наращение численности популяции вида начинается в том случае, если вследствие благоприятных погодных условий (отсутствие морозов, засухи и т. д.) не произошло ее сокращения. В этом случае наблюдается интенсивное размножение вида, обусловленное повышенной

плодовитостью самок, высокой выживаемостью личинок и повышенной жизнеспособностью всей популяции. Это приводит к быстрому расселению вида на больших площадях. Для таких видов, как непарный шелкопряд, рыжий сосновый пилильщик и др., рост массового размножения продолжается в течение нескольких лет (обычно пяти). В течение первых 2–3 лет поражение болезнями вообще не обнаруживается, поэтому размножившиеся гусеницы полностью объедают растения. На 3-й год болезни начинают появляться, но процент гибели популяции невысок. На 4-й и 5-й годы обычно достигается максимум и массового размножения, и массовой гибели насекомых. Последняя практически достигает 100%. Происходит затухание эпизодии, и в последующие 2–3 года развития насекомых в данной местности не отмечается.

Эпизоотия чаще всего возникает в популяциях насекомых, размножающихся на культурах многолетних биocenozов (в лесу, в садах). Для защиты растений она представляет интерес по трем причинам. Во-первых, ее изучение дает возможность прогнозировать время массового заболевания, что позволяет отменять какие-либо обработки против вредителей. Во-вторых, во время пика эпизоотии погибает до 100% вредных насекомых, и в последующие 1–2 года растения вообще не повреждаются вредителем. Наконец, в-третьих, можно легко выделить возбудителя заболевания и использовать его в дальнейшем как основу биологического препарата.

Таким образом, эпизоотический процесс развивается при сочетании *источника* возбудителя, механизма его *передачи* и наличия *восприимчивых насекомых*. При исключении любого из этих звеньев эпизоотический процесс затухает.

5. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ ПРОТИВ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ

Биопрепараты для регуляции численности фитофагов создают на основе микробных патогенов и паразитических нематод, являющихся элементами природных биоценозов.

5.1. Бактериальные инсектициды и родентициды

5.1.1. Бактериальные препараты против вредных насекомых и клещей

Наибольшее распространение получили препараты на основе энтомопатогенной бактерии *Bt*. По составу они делятся на три группы. К первой, наиболее многочисленной группе относятся препараты, содержащие в качестве действующего начала споры и кристаллы эндотоксина бактерий; ко второй — препараты, содержащие кроме спор и кристаллов термостабильный β -экзотоксин; к третьей — бактериальные препараты, содержащие только очищенные токсины, вырабатываемые бактерией *Bt*.

Дендробациллин. Препарат на основе спор и кристаллов *Bt* subsp. *dendrolimus* (патовариант А). В 1949 г. профессор Иркутского государственного университета Е. В. Талалаев во время эпизоотии сибирского шелкопряда в таежных лесах выделил из погибших гусениц возбудителя болезни — бациллу, получившую впоследствии наименование *Bacillus thuringiensis* subsp. *dendrolimus* (*sotto*). На одну спору бактерии приходится один бипирамидальный кристалл, некоторые штаммы продуцируют также β -экзотоксин. Первая партия препарата Дендробациллина в количестве 3 т была наработана в 1958 г. на Московском заводе бактериальных препаратов и успешно прошла испытания против сибирского шелкопряда. Позднее Дендробациллин начали использовать в сельском хозяйстве против чешуекрылых вредителей: капустной моли, капустной белянки, лугового мотылька и др.

Разработаны две препаративные формы: сухой и смачивающийся порошок с титром 100 и 60 млрд спор в 1 г соответственно.

Энтобактерин. Препарат на основе спор и кристаллов *Bt* subsp. *galleriae* (патовариант А). В 50-е гг. XX в. в ВИЗР во время эпизоотии гусениц большой пчелиной огневки выделен возбудитель болезни — *Bacillus thuringiensis* subsp. *galleriae*. В 1963 г. на Бердском заводе биопрепаратов Новосибирской области (ныне ПО «Сиббиофарм»)

был произведен первый промышленный выпуск Энтобактерина. Препарат предназначен для защиты овощных и плодово-ягодных культур от комплекса листогрызущих чешуекрылых насекомых. Впоследствии заводской выпуск Энтобактерина был прекращен из-за высокой фагочувствительности этой бактериальной культуры, однако периодически Энтобактерин в жидкой или пастообразной форме нарабатывается в условиях мелкотоннажных региональных производств.

Лепидоцид. Препарат на основе спор и кристаллов *Bt* subsp. *kurstaki* (патовариант А). В 80-е гг. XX в. во время эпизоотии мельничной огневки в лабораторных условиях Э. Р. Зурабовой выделен возбудитель болезни гусениц — *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki*, штамм Z-52. После 1970 г. большинство энтомопатогенных бактериальных препаратов в мире производится на основе данного подвида, впервые выделенного в 1962 г. В отличие от других подвидов патовара А *Bt* subsp. *kurstaki* продуцирует на одну спору 2–5 кристаллов эндотоксина. Поэтому инсектицидная активность Лепидоцида против чешуекрылых насекомых, как правило, выше, чем у Дендробациллина и Энтобактерина. На примере Лепидоцида была показана зависимость эффективности бактериальных инсектицидов от препаративной формы.

Первая препаративная форма, предложенная Э. Р. Зурабовой, называлась Лепидоцид концентрированный с титром 100 млрд спор в 1 г. В его состав помимо споро-кристаллического комплекса входили остатки питательной среды и наполнитель — каолин. Такая препаративная форма не обеспечивала реализации потенциальной активности исходного штамма, так как отсутствовали ингредиенты, защищающие действующее начало биопрепарата от неблагоприятных факторов внешней среды или усиливающие его инсектицидную активность. Наполнитель — каолин — препятствовал созданию стабильной рабочей суспензии, что приводило к забиванию опрыскивателей при использовании препарата. В связи с этим М. В. Штерншиц совместно с Э. Р. Зурабовой и представителями Бердского завода биопрепаратов проведены исследования по разработке новой препаративной формы Лепидоцида — стабилизированного порошка. В 1990 г. ими получен патент на бактериальный препарат **ЛЕСТ** (Лепидоцид, стабилизированный порошок). Новая препаративная форма отличалась тем, что каолин был полностью заменен на водорастворимый ингредиент, который одновременно усиливал инсектицидное действие эндотоксина *Bt*. Кроме того, в качестве протекторов от ультрафиолетового излучения и действия кислородных радикалов в нее введены антиоксиданты, а в качестве прилипателя и стабилизатора рабочей суспензии —

концентрат сульфитно-спиртовой барды (ССБ). Препарат ЛЕСТ с меньшим титром (70 млрд спор в 1 г) обладал более высокой биологической эффективностью, чем Лепидоцид концентрированный (100 млрд спор в 1 г). Срок хранения ЛЕСТ также был более продолжительным, чем Лепидоцида концентрированного. Позже препарат стали производить и в других препаративных формах.

Лепидоцид, П (БА — 3000 ЕА/мг). Рекомендован против комплекса чешуекрылых насекомых на различных сельскохозяйственных, цветочных, лекарственных и лесных культурах.

Лепидоцид, СК (БА — 2000 ЕА/мг). В Госкаталог 1999 г. была впервые включена новая жидкая препаративная форма Лепидоцида — суспензионный концентрат, разработанная сотрудниками Бердского завода биопрепаратов (ныне Сиббиофарм). Жидкая форма имеет свои достоинства, главное из которых — возможность опрыскивания рабочей суспензией с помощью более совершенных технических средств (УМО, аэрозольный генератор). Препарат предназначен для защиты капусты, яблони, винограда и других культур от чешуекрылых насекомых. Позже Сиббиофарм стал выпускать Лепидоцид, СК-М — масляный суспензионный концентрат для аэрозольного способа применения с помощью генераторов регулируемой дисперсности.

Лепидобактерицид, Ж. Основа препарата — споро-кристаллический комплекс *Bt subsp. kurstaki* с биологической активностью 2000 ЕА/мг. Рекомендован для применения на лиственных и хвойных породах против чешуекрылых вредителей.

Бактокулицид (Бактицид). Препарат на основе спорово-кристаллического комплекса *Bt subsp. israelensis* (патовариант В). Впервые бактерия выделена в 1976 г. израильскими учеными Л. Гольдбергом и И. Маргалитом из личинок кровососущих комаров. Первый отечественный препарат Бактокулицид на основе этого подвида был создан сотрудниками ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии и Киевского университета и первоначально предназначался для подавления численности кровососущих комаров и мошек. Впоследствии Бердский завод стал выпускать его под торговой маркой «Бактицид». Препарат выпускается в виде порошка, содержит 100 млрд спор в 1 г. Кристаллы эндотоксина неопределенно-округлой формы вызывают деструктивные изменения клеток кишечника личинок двукрылых. В последующем, была показана возможность его применения против рисового и шампиньонного комариков, а также против пасленового минера (Ущеков, 1994) и малинной побеговой галлицы (Shternshis et al., 2002).

Новодор, СК. Впервые бактерия *Bt* подвида *tenebrionis* (*morrisoni*), относящаяся к патоварианту С, была выделена немецким ученым А. Кригом (Krieg, 1982). На ее основе был разработан зарубежный препарат Новодор, предназначенный для подавления колорадского жука. Данный подвид *Bt* характеризуется пластинчатой формой кристаллов эндотоксина в виде квадратов, прямоугольников и ромбов. В 1986 г. появилось сообщение о выделении на американском континенте *Bt* subsp. *san-diego*, обладающего выраженной инсектицидной активностью против жесткокрылых насекомых. Однако последующая экспертиза установила идентичность подвидов *san-diego* и *tenebrionis*.

Децимид. Первый отечественный аналог препарата на основе *Bt* subsp. *tenebrionis* (*morrisoni*), разработанный во ВНИИ «Биохиммаш-проект» против колорадского жука.

Колорадо, СК. Титр не менее 20 млрд спор в 1 г. Препарат на основе спор и кристаллов оригинального штамма *Bt* subsp. *tenebrionis* № 16-8116. Штамм-продуцент выделен в ГосНИИ генетики из хрущаков, обитающих в муке. Форма кристаллов эндотоксина плоская, прямоугольная, β -экзотоксин не продуцируется. Препарат рекомендован против колорадского жука на картофеле и баклажанах. Гарантийный срок хранения 1 год при температуре $-20-20^{\circ}\text{C}$.

Битоксибациллин, П (БТБ) (БА — 1500 ЕА/мг). Препарат на основе *Bt* subsp. *thuringiensis* (патовариант А). Относится ко второй группе биопрепаратов — содержит помимо спор и эндотоксина водорастворимый β -экзотоксин. Разработан во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии. Первый отечественный препарат, содержащий β -экзотоксин. Рекомендован для применения на многих сельскохозяйственных культурах против чешуекрылых насекомых, колорадского жука и паутинного клеща.

Бикол, СП (БА — 2000 ЕА/мг, титр не менее 45 млрд спор в 1 г). Препарат на основе *Bt* subsp. *thuringiensis*, содержит спорово-кристаллический комплекс и β -экзотоксин. Разработан НПО «Экотокс» (г. Москва), отличается от БТБ улучшенной препаративной формой. Рекомендован для защиты капусты и яблони от чешуекрылых насекомых, картофеля и томатов от колорадского жука, огурцов закрытого грунта от паутинного клеща.

На основе *B. thuringiensis* subsp. *darmstadiensis* разработан препарат **Бацикол**. Действующим началом является спорово-кристаллический комплекс и β -экзотоксин (Гришечкина, Ермолова, 2015). Про-

демонстрирована активность препарата в отношении крестоцветных блошек, колорадского жука и ряда других насекомых-фитофагов.

Содержание β -экзотоксина расширяет сферу применения препаратов за счет иного механизма действия экзотоксина по сравнению с эндотоксином. Экзотоксин может действовать не только через кишечник, но и через покровы насекомых, а в комбинации со спорово-кристаллическим комплексом проявляет синергизм. Поэтому экзотоксинсодержащие препараты рекомендованы не только против гусениц, но также против колорадского жука и паутинного клеща.

Турингин и Астур. Представители третьей группы препаратов на основе токсинов без спор. Турингин — жидкий препарат, содержащий в растворенном виде экзотоксин, выделяемый *Bt subsp. thuringiensis*. Первоначально предназначался для лечения животных от паразитов, впоследствии — для защиты растений аналогично БТБ. Астур, СП и СК — создан на основе кристаллов эндотоксина аспорогенного штамма *Bt subsp. kurstaki*. Препарат был рекомендован против чешуекрылых насекомых на капусте, плодовых, ягодных и лекарственных культурах. К этой же группе препаратов можно отнести **Битиплекс**, зарегистрированный в начале XXI в. в России. Битиплекс содержит активированный эндотоксин *B. thuringiensis ssp. kurstaki* (пептиды). Разработан в Ульяновском государственном университете (Каменек, 1998).

Препараты на основе генно-инженерных (трансгенных, рекомбинантных) штаммов бактерий. Попытки создания таких препаратов предпринимаются в России и за рубежом. В качестве примера можно привести разработки ГНЦ прикладной микробиологии, где сконструирован рекомбинантный штамм путем переноса плазмиды из *Bt subsp. kurstaki*, детерминирующей синтез CryIАв, в клетки *Bt subsp. tenebrionis*. Этот штамм по сравнению с природными способен к синтезу токсинов, специфичных и для чешуекрылых, и для жесткокрылых насекомых. Ранее аналогичная разработка ГосНИИ генетики и селекции микроорганизмов была реализована в создании препарата **Куртен**.

Перенос генов *Bt* возможен в другие микроорганизмы для улучшения важных для использования в биоконтроле характеристик. Как уже отмечалось, в бактерию *Pseudomonas fluorescens* Mig. вводят ген *Bt* для увеличения персистентности кристаллов эндотоксина в окружающей среде.

5.1.2. Бактериальные препараты против грызунов

Среди естественных регуляторов численности мышевидных грызунов встречаются возбудители бактериальных болезней. Некоторые из возбудителей инфекционных заболеваний грызунов патогенны только для этих теплокровных и не действуют на полезную фауну. Так, еще в 1893 г. С. С. Мережковский выделил из больных сусликов бактерию, которая оказалась патогенной для мышей, полевок и серого хомячка. В 1897 г. Б. Л. Исаченко обнаружил сходную бактерию в трупах крыс. В 60-е гг. XX в. такие бактерии были выделены в Сибири из погибших водяных полевок (Полтев, Гриценко, 1961). Эти бактерии относятся к энтеробактериям, видам рода *Salmonella*.

Salmonella enteritidis subsp. *issatschenko* или subsp. *mereschkovski* представляют собой короткие (1–2 мкм) грамотрицательные палочки с закругленными краями, неспорообразующие.

Бактерии являются факультативными аэробами, с оптимальной температурой роста 37°C. По данным Н. В. Кандыбина (1989), из 33 видов грызунов 14 высоковосприимчивы к *S. enteritidis*. В их число входят домовая мышь, серая и водяная полевки.

Во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии разработаны две формы препарата Бактороденцид на основе *S. enteritidis*.

Бактороденцид аминокостный. Сухая аминокостная форма представляет бактерии, размноженные на костной муке с добавлением аминокислот. В 1 г содержится не менее 0,1 млрд жизнеспособных бактерий, располагающихся внутри и на поверхности каждой гранулы. Нормы расхода аминокостной формы Бактороденцида: на 1 га — 200–300 г; на 1 м³ стогов и скирд — 0,5–1,0 г; на 100 м² площади построек — 5–10 г для мышей и полевок, 20–50 г для крыс.

Для защиты от полевок, домовой и лесной мышей, черной и серой крыс раскладывают приманки, содержащие 20% препарата. Приманку готовят из доброкачественного зерна пшеницы.

Бактороденцид зерновой. Действующее начало то же, титр 1 млрд КОЕ в 1 г. Препарат готовят путем размножения бактерий в зерне. В результате каждое зерно представляет собой гранулу, содержащую внутри бактерии. Поэтому само зерно является и защитной средой для бактерий, и приманкой. Применяется без дополнительного приманочного продукта против мышей и полевок на полях, лугах, пастбищах, в лесополосах, стогах и скирдах. Нормы расхода: на 1 га — 1–2 кг; на 1 м³ стогов и скирд — 5–30 г; на 100 м² площади теплиц, парников, складов — 100 г. В полях, лугах и садах разрешена

однократная обработка Бактороденцидом, на остальных объектах — двукратная. Для летального эффекта грызуны достаточно съесть 1–2 зерна. Одна из более поздних препаративных форм (приманка) — **Бактороденцид, ПР** на основе *Salmonella enteritidis* var. *issatschenko* (штам 29/1) разработана ООО «Биоформатек». Титр — 1–3 млрд КОЕ в 1 г.

Бактороденцид можно использовать в любое время года (до температуры –25°C). Чаще всего препарат раскладывают в норы грызунов по их тропам. На территории теплиц и парников норы грызунов выявляют ранней весной, особое внимание обращают на срубы парниковых рам и места хранения соломенных матов, где грызуны могут скапливаться зимой.

Родентопатогенные бактерии вызывают эпизоотию среди высоко восприимчивых видов грызунов. Инфекция может передаваться от больных особей здоровым несколькими путями, наиболее распространенный из которых — каннибализм. Погибшие грызуны являются резервуаром массы бактерий Исаченко, поэтому, поедая их, здоровые особи заражаются. Так происходит горизонтальная передача инфекции. Для создания острой эпизоотии необходимо наличие высоковирулентного возбудителя, высокая плотность хозяина и сохранение жизнеспособности бактерий в среде.

После поедания препарата бактерии попадают в желудок, кишечник, затем проникают в кровь, вызывая септицемию. Патологическая картина аналогична наблюдаемой при других брюшно-тифозных инфекциях теплокровных. Сначала активность грызунов повышается, но на 3–5-е сутки они становятся вялыми, мало едят, шерсть взъерошена, глаза слезятся. Обычно болезнь длится до 1 нед. При производстве Бактороденцида особое внимание должно уделяться контролю качества препарата. Недооценка этого требования может привести к непредвиденным последствиям вплоть до замены родентопатогенных бактерий другими видами. Используемые штаммы бактерий должны строго соответствовать характеристикам, указанным в паспорте. Штамм следует получать из коллекции ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии. Коллекционные штаммы используют не более 3 мес.

Результаты исследований на культурах клеток и тканей животных и человека позволили заключить, что бактерии Исаченко не опасны для человека. Патогенность этих бактерий, несмотря на принадлежность к группе сальмонелл, строго селективна. Они не только не патогенны для человека и домашних животных, но и избирательно патогенны для грызунов. Такая избирательность позволяет использо-

вать их достаточно широко. Но для соблюдения высокой степени осторожности не рекомендуется применять их в детских и лечебных учреждениях, на предприятиях общественного питания, птицефабриках.

5.2. Грибные энтомопатогенные препараты

Биопрепараты на основе грибов обладают довольно широким спектром действия. Как правило, они действуют на вредителей контактно, поэтому могут поражать сосущих вредителей и вредных насекомых в непитающихся фазах. Грибные препараты используют против насекомых, клещей, а также фитопатогенных нематод.

Ассортимент энтомопатогенных грибных препаратов в нашей стране ограничен. В Госкаталог периодически включали Вертициллин и Боверин, а также Нематофагин, предназначенный для защиты от нематод. Производили опытные партии препаратов: Микоафидин, Энтомофторин, Пириформин, Метаризин, однако промышленное производство микоинсектицидов и акарицидов остается несущественным. За рубежом выпускается ряд энтомопатогенных препаратов, преимущественно на основе анаморфных аскомицетов р. *Beauveria* — Боверол, Боверосил, ББ плюс и др. (45% мирового производства) и *Metarhizium* — Мета-Син, Гранмет-П, Метазам и т. д. (42%) (Faria, Wraight, 2007).

Боверин, Ж. Жидкая препаративная форма, на основе бластоспор *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuil., штамм ТС 92. Титр не менее 2 млрд бластоспор в 1 мл. Используют против табачного трипса на огурцах и томатах защищенного грунта путем опрыскивания растений 1%-м рабочим раствором с интервалом 10–15 дней.

Боверин, СХП, Г. Сухой гранулированный порошок, титр 2 млрд спор *B. bassiana* в 1 г. Для опрыскивания растений используют 2,5%-ный рабочий раствор.

В теплицах Боверин эффективен также против тепличной белокрылки и некоторых видов тлей. В открытом грунте возможно использование препарата против колорадского жука. Боверин обладает контактным и кишечным действием. Оптимальные условия применения Боверина: температура около 20–25°C и относительная влажность воздуха более 85%. Препарат нетоксичен для теплокровных.

Вертициллин, Ж. Разработан на основе бластоспор гриба *Lecanicillium muscarium* (Zare et W. Gams). Титр не менее 2 млрд бластоспор в 1 мл.

Вертициллин, СХП, Г. Сухой порошок, гранулированный, с титром не менее 2 млрд спор в 1 г.

Вертициллин рекомендован для защиты от тепличной белокрылки на огурцах и томатах в защищенном грунте способом опрыскивания. В период вегетации растений проводят опрыскивание 0,1%-ным рабочим раствором препарата с интервалом 7–10 дней. Условия эффективного применения препарата — температура 24–28°C и относительная влажность воздуха выше 80% в первые двое суток после обработки. Опрыскивание проводят в вечерние часы с предварительным обильным поливом грунта и дорожек. Сухой порошок рекомендуется до применения замачивать на 12–24 ч для активации спор. Препарат безопасен для теплостойких.

L. lecanii (Zimm) Zare et W. Gams представляет также интерес в качестве биологического средства защиты от тлей и трипсов. В Великобритании против этих вредителей на основе бластоспор гриба производятся препараты **Верталек** и **Триптал**, а против белокрылок — **Микотал**.

Нематофагин БЛ, ВСХ, Г (воздушно-сухая масса, гранулы) — мицелий и споры гриба *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. Титр препарата — 2–3 млн спор в 1 г. Рекомендован для защиты от галловых нематод в условиях теплиц. Препарат вносят в почву до высадки растений томата, огурца, салата из расчета 100–150 г/м², либо в момент посадки по 5–10 г в каждую лунку, либо в бороздки под вегетирующие растения в дозе 20–30 г на 1 растение.

При выращивании шампиньонов против вредоносных нематод, микогельминтов Нематофагин вносят в почву в норме расхода 250–300 г/м² под мицелий гриба. Срок хранения препарата в сухом помещении при температуре не выше 15°C — 1 год.

Микоафидин. Препарат на основе покоящихся спор, мицелия и токсинов гриба *Conidiobolus obscurus* Rem. Et Kell, разработан в ВИЗР. Порошок желтого или бежевого цвета. Титр — 3×10^7 спор в 1 г. Препарат эпизоотического действия, для защиты от тлей. Срок хранения 1 год.

Пириформин. Биопрепарат на основе гриба *Conidiobolus thromboides* Drechler. Разработан в СибНИИЗХиме СО РАСХН в жидкой и сухой формах. Основное действующее начало — конидии и покоящиеся споры гриба. Препарат рекомендован против сосущих вредителей закрытого грунта — тепличной белокрылки и различных видов тлей.

Метаризин, Ж. Препарат на основе гриба *Metarhizium anisopliae* s.l. Зарегистрирован в России с титром 10^8 КОЕ/мл. Штамм-продуцент Р-72 по современной классификации отнесен к *M. robertsii*. Рекомендован на пастбищах, участках, заселенных саранчовыми, при опрыскивании в период развития личинок, а также на картофеле против проволочников внесением в почву при посадке.

5.3. Препараты на основе вирусов и других агентов биологического контроля насекомых

5.3.1. Вирусные энтомопатогенные препараты

Вирусные препараты (вирины) производят на основе бакуловирусов. Высокая специфичность этой группы энтомопатогенных вирусов обуславливает их действие преимущественно на одного вредителя, что обычно отражено в названии вирусного препарата.

Вирин-ЭНШ. Первый отечественный вирусный препарат, создан Е. В. Орловской на основе вируса ядерного полиэдроза непарного шелкопряда во ВНИИбакпрепарат совместно с ВИЗР. Разработан в жидкой препаративной форме, представляющей собой светло-коричневую концентрированную суспензию вирусных включений в 50%-ном глицерине цвета. Титр препарата не менее 4 млрд полиэдров на 1 мл. Срок хранения при температуре от 0 до 15°C — 1 год, при температуре выше 26°C — 2 нед. Рекомендован для обработки деревьев в садах и лесополосах в очагах размножения непарного шелкопряда при численности 0,5–2 кладки на дерево.

Вирин-ЭКС. Создан Е. В. Орловской (ВНИИбакпрепарат) на основе экспериментального штамма вируса ядерного полиэдроза против капустной совки. Выпускали препарат в жидкой форме и в виде сухого порошка. Титр препарата 1 млрд полиэдров в 1 мл (г). Срок хранения при температуре от 0 до 15°C — 1 год, при температуре выше 26°C — 2 нед. Рекомендован для опрыскивания посадок капусты и других овощных культур против гусениц 1–2-го возраста капустной совки.

Вирин-ГЯП. Разработан на основе вируса гранулеза яблонной плодовой гусеницы Белорусским НИИ защиты растений совместно с ВИЗР. Препарат в жидкой препаративной форме предназначен для защиты от гусениц яблонной плодовой гусеницы. Титр препарата не менее 3 млрд гранул в 1 мл. Рекомендован для опрыскивания яблонь 2–3 раза в период вегетации во время массового отрождения вредителя с интервалом 5–6 дней.

В Госкаталог 2016 г. вошли импортные коммерческие препараты на основе вируса гранулеза яблонной плодовой: ФермоВирин ЯП, СП (титр — $1-3 \times 10^{12}$ гранул/г) «Евроферм ГмбХ» (Германия); Мадекс Твин, СК (титр — 3×10^{13} гранул/л) «Андерматт Биоконтрол АГ» (Украина) и Карповирусин, СК (титр — 1×10^{13} гранул/л) «Ариста ЛайфСайенс» (Франция). Как и Вирин-ГЯП данные препараты рекомендованы для опрыскивания яблонь в период вегетации (во время массового отрождения вредителя).

Вирин-КШ. Препарат на основе вируса ядерного полиэдроза кольчатого шелкопряда. Разработан БелНИИЗР совместно с Латвийской СХА в жидкой форме. Титр препарата не менее 1 млрд полиэдров в 1 мл. Срок хранения при температуре 15°C — 1 год, при 5°C — 3–4 года. Рекомендован для опрыскивания плодовых культур и лесополос против гусениц кольчатого шелкопряда 1–3-го возрастов.

Вирин-ОС. Препарат на основе вируса гранулеза озимой совки. Разработан в виде сухого порошка НИИ микробиологии АН Узбекистана и ВНИИБМЗР. Титр не менее 3 млрд гранул в 1 г. Рекомендован для опрыскивания овощных и бахчевых культур, а также для хлопчатника против гусениц озимой совки 1–2-го возрастов.

Вирин-ХС. Разработан в ВИЗР на основе вируса ядерного полиэдроза хлопковой совки в виде сухого порошка. Титр не менее 7 млрд полиэдров в 1 мл. Рекомендован для опрыскивания хлопчатника против каждого поколения гусениц хлопковой совки 1–2-го возрастов (1–2 опрыскивания с интервалом 5–7 дней).

Вирус ядерного полиэдроза хлопковой совки является также основой препарата Хеликовекс, СК, «Андерматт Биоконтрол АГ» (титр $7,5 \times 10^{12}$ полиэдров/л), включенного в Госкаталог 2016 г. Препарат рекомендован для опрыскивания против гусениц хлопковой совки в период вегетации кукурузы, томата, перца и баклажана открытого грунта.

Вирин-ГСШ, Ж. Разработан в Институте систематики и экологии животных (ИСиЭЖ СО РАН) на основе вируса гранулеза сибирского шелкопряда. Титр сухого порошка не менее 50 млрд гранул в 1 г. Рекомендован для обработки лесных массивов против гусениц сибирского шелкопряда 1–3-го возрастов.

Вирин-ПШМ, Ж. Разработан в ИСиЭЖ СО РАН на основе вируса ядерного полиэдроза шелкопряда монашенки в жидком виде. Титр 1 млрд полиэдров в 1 мл. Рекомендован для авиационных обработок лесных массивов против гусениц шелкопряда-монашенки 1–2-го возрастов.

Вирин-Диприон, Ж. Создан на основе вируса ядерного полиедроза рыжего соснового пилильщика в ИСиЭЖ СО РАН в жидкой форме. Титр 1 млрд полиэдров в 1 мл. Рекомендован для авиационных обработок лесных массивов против личинок рыжего соснового пилильщика 1–2-го возрастов.

Вирин-ГЛМ. Разработан сотрудниками СО РАСХН на основе вируса гранулеза лугового мотылька. Были предложены 2 препаративные формы: жидкая с глицерином и сухая на основе цеолита. Препарат эффективен против гусениц лугового мотылька 1–3-го возрастов.

Вирин-АББ. Препарат создан на основе смеси вирусов полиедроза и гранулеза американской белой бабочки. Предназначен для защиты лесных и плодовых насаждений.

Несмотря на очевидные достоинства вирусных препаратов, они обладают и некоторыми недостатками, что ограничивает их применение, поэтому недостатки необходимо устранять. В частности, нужно сократить достаточно длительный инкубационный период, а также повысить эффективность и стабильность вирусных препаратов. Этого можно добиться путем использования активирующих добавок. Вирусные инсектициды с активирующими компонентами получили название *неовиринов* (Дужак и др., 1995).

5.3.2. Биопрепараты на основе микроспоридий

Несмотря на то, что микроспоридии часто встречаются в природе в качестве возбудителей заболеваний насекомых и других членистоногих, производство биопрепаратов на их основе практически не развито, поскольку оно очень трудоемко и дорогостояще. Это в основном объясняется тем, что микроспоридии могут развиваться только в живых организмах. Ранее были предприняты попытки производства инсектицидных препаратов **Микроспоридин-1** (*Nosema algerae* Vavra, Undeen) и **Микроспоридин-2** (*Nosema plodiae* Kellen, Lind.) на основе спор энтомопатогенных микроспоридий, получаемых при заражении гусениц лабораторных популяций зерновой моли и шелкопряда дубового (Аретинская и др., 1989; Гулий и др., 1989).

При производстве препаративных форм особенно важна разработка приемов стабилизации инвазионных свойств спор микроспоридий. В сухом патологическом материале и в водных суспензиях споры сохраняют жизнеспособность от 1–2 до 5–6 месяцев, что неприемлемо для препаратов. Были предложены приемы, позволяющие стабилизировать инвазионные свойства спор. Наиболее эффективным

оказался метод лиофилизации патологического материала в 50%-ном водном растворе сахарозы.

В ВИЗРе разработан препарат против совок (озимой, капустной, хлопковой), на основе микроспоридий *Vairimorpha antheraea* в жидкой препаративной форме, содержащей 10 млрд спор в 1 мл. В качестве носителя служит глицерин, разбавленный водой. Накопление проводили на гусеницах озимой и других видов совок лабораторной популяции путем заражения особей 3-го возраста. Препарат нетоксичен для теплокровных и имагинальных фаз полезных насекомых, нефитотоксичен. Срок хранения жидкой формы препарата при температуре 4°C — 1 год.

Препарат обладает кишечным действием, инкубационный период болезни длится 10–15 дней. Предложен для использования методом опрыскивания растений. По типу микробного инсектицида препарат лучше применять против гусениц младших возрастов (1–3-го). В случае интродукции для возникновения искусственной эпизоотии среди насекомых его следует использовать против личинок последней генерации, чтобы снизить зимующий запас и ослабить популяцию вредителя.

Перспективно использование микроспоридий для контроля численности саранчовых. Впервые микроспоридии были обнаружены у азиатской саранчи в лабораторных условиях в Англии. В настоящее время у саранчовых выявлено несколько видов микроспоридий, наиболее перспективный среди них — *Nosema locustae* Canning. Этот вид образует большое количество спор на единицу массы хозяина и имеет большой круг хозяев в семействе саранчовых. Симптомы при поражении саранчовых *N. locustae* — покраснение брюшка и потеря способности к полету. На первых этапах болезни поражается жировое тело, затем происходит общая инвазия без поражения нервной системы и перикарда.

Применение микроспоридий целесообразно в естественных биоценозах — местах выплода саранчовых. Здесь нет необходимости резкого снижения численности вредителя, а долговременный эффект, вызванный снижением жизнеспособности насекомых, может быть более актуален, чем быстрая гибель вредителей и восстановление их численности (Исси, 2002).

Опыт применения *N. locustae* накоплен в США. При внесении в биоценоз микроспоридий в дозе $2,5 \times 10^9$ спор с приманкой в виде отрубей (1,7 кг/га) против личинок 3-го возраста ранневесенних видов прямокрылых снижение численности через 4 нед. достигало 50–60%.

Для оставшихся в живых 40–50% особей было характерно сильное снижение плодовитости. Создан промышленный препарат на основе *N. locustae* — **Нолок**. При обработке пастбищ этим препаратом наблюдается долгосрочное воздействие микроспоридий на численность прямокрылых.

5.3.3. Препараты на основе энтомопатогенных нематод

Наиболее изучены энтомопатогенные нематоды рода *Steinernema* (= *Neoalectana*). В ВИЗР ведутся исследования по изучению особенностей биологии, разработке технологий производства, применения и создания биопрепаратов на основе энтомопатогенных нематод. Были созданы и зарегистрированы на территории РФ два биологических препарата на основе энтомопатогенных нематод **Немабакт** и **Энтонем-Ф**.

Немабакт, ВС на основе нематодно-бактериального комплекса *Steinernema carpocapsae* (Weiser), штамм *agriotes* и бактерии *Xenorhabdus* (= *Achromobacter*) *nematophilis* Thomas et Poinar. Препаративная форма — водная суспензия на пористом носителе (поролоновая губка). Титр — 5 млн нематод в 1 г поролоновой губки. Перед употреблением губку опускают в воду, несколько раз отжимают, в результате чего нематоды попадают в воду. Полученной суспензией обрабатывают почву или растения. Препарат рекомендован для защиты от долгоносиков на декоративных культурах, смородинной стеклянницы и капустной мухи.

Против капустных мух Немабакт применяют с поливной водой одновременно с высадкой рассады в грунт из расчета 125–250 тыс. нематод на одно растение. Против долгоносиков препарат вносят в почвенную смесь при ее приготовлении и проводят полив вегетирующих растений в дозе 10 тыс. нематод на одно растение. Для биоконтроля смородинной стеклянницы проводят обеззараживание черенков перед высадкой в грунт путем помещения зараженных черенков во влажный песок с нематодами (200–300 нематод/см³ песка) на 3 суток при температуре 25°C. Обработка черенков перед высадкой в грунт. Влажность песка 20% от полной влагоемкости.

Энтонем F, ВС. Препарат на основе *Steinernema feltiae* Filipjev. штамм SRP 18-91 — эффективен против сверчков, минирующих мух, стеклянницы, облепиховой мухи, колорадского жука. Титр — 5 млн нематод в 1 г.

Энтомопатогенных нематод можно использовать и против других вредителей. Так, против подгрызающих совок проводят опрыски-

вание почвы в местах скопления вредителя в дозе 10^5 нематод на 1 м^2 . Против щелкунов осуществляют опрыскивание жуков в приманках и создание длительных очагов инфекции (доза — 10^6 нематод на одну приманку массой 1 кг). Против яблонной плодовой жоржки (во влажную погоду) проводят обработку ловчих поясов водной суспензией препарата (расход — 10 млрд нематод на 1 га). Затем ловчими поясами плотно обвязывают стволы плодовых деревьев на высоте 1 м от почвы.

Наиболее важным фактором, определяющим эффективность препаратов на основе нематод, является влажность окружающей среды. В отсутствие влаги нематоды не способны передвигаться по субстрату в поисках хозяина и погибают в течение нескольких часов. Почва, в которую вносят инвазионных личинок, должна быть сильно увлажнена.

Для предотвращения быстрого пересыхания личинок при опрыскивании растений против открыто питающихся насекомых в качестве добавок к водным суспензиям нематод используют различные антидесиканты. Например, применение в качестве добавок к водным суспензиям нематод *S. carpocapsae* против личинок колорадского жука антидесикантов-наполнителей — метоцела (1%), норбака (0,1%) и налкотрола (0,06%) — задерживало высушивание суспензии и увеличивало продолжительность существования нематод на поверхности листьев.

На основе нематоды *S. carpocapsae* в Республике Беларусь разработан биологический препарат **Бизон**. Этот препарат был рекомендован для защиты смородины против смородинной стеклянницы. Бизон применялся путем окунания черенков смородины в раствор препарата.

Сотрудниками Грузинского НИИ защиты растений, для контроля численности гусениц зимней пяденицы и зеленой листовёртки к водной суспензии нематод добавляли глицерин (2%). В результате было отмечено повышение эффективности заражения вредителей до 80–86%.

В США производится коммерческий биопрепарат **Биотрол-ДД-136**, содержащий покоящиеся личинки нематоды *N. carpocapsae*. Основная потенциальная роль Биотрола ДД-136 — защита от почвенных или других насекомых, живущих во влажных условиях.

5.4. Особенности применения и пути повышения эффективности биопрепаратов для контроля численности фитофагов

Биологический препарат для защиты растений (*биопестицид*) — это биологическое средство контроля численности вредных организмов, активным ингредиентом которого служат агенты биологической

природы, в качестве которых используют микроорганизмы или их метаболиты. Так, основой биопрепаратов против вредителей являются возбудители болезней насекомых, клещей, нематод или грызунов.

Источником получения исходных штаммов микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности служит, как правило, природная среда: активное начало биопрепаратов выделяют из почвы, с поверхности растений, из больных и погибших насекомых. Природные штаммы селективируют для отбора наиболее активных. Кроме того, используя достижения генной инженерии и биотехнологии, создают рекомбинантные штаммы. Под термином «штамм» понимается генетически однородная культура микроорганизма.

При применении биопрепаратов следует обращать внимание на природу действующего начала. Действие препарата, в состав которого входит микробный метаболит (токсин, антибиотик), меньше зависит от экологических факторов внешней среды, чем препарата на основе спор или клеток микроорганизма. Эффективность грибных препаратов больше зависит от влажности, чем бактериальных или вирусных.

Бактериальные препараты не приводят к моментальной гибели насекомых, это происходит через 1–3 дня после их внесения. Однако личинки вскоре теряют подвижность и уже через несколько часов прекращают питание.

Патогенные свойства вирусных препаратов в зависимости от климатических условий проявляются в течение 5–10 дней (длительный инкубационный период). Рекомендуют применять препараты против гусениц младших (1–2-го) возрастов. Важный момент — сроки и кратность проведения обработок. При невысокой численности и оптимальной температуре (выше 21°C) достаточно провести однократную обработку растений. При высокой численности, растянутом периоде отрождения гусениц и температуре ниже 21°C (18–20°C) необходима двукратная обработка с интервалом 5–7 дней (понижение температуры удлиняет инкубационный период). Эпизоотологический эффект иногда проявляется в популяциях вредителей после однократного применения вирусных препаратов. Кроме того, наблюдается долговременное регулирование численности вредителя и в последующих поколениях. Вирусным препаратам свойственны эффекты последействия — снижение плодовитости самок, проявление тератогенеза в последующих фазах развития насекомых.

Различают два пути микробиологического контроля вредителей сельскохозяйственных культур: активный и пассивный.

Пассивный путь — это учет деятельности природных популяций энтомопатогенных микроорганизмов (подробно рассмотрен в главе 4).

Активный путь подавления численности популяции вредных видов — внесение биопрепаратов в агробиоценоз. Он может осуществляться двумя способами:

- однократное внесение препарата в биоценоз в расчете на быстрое размножение энтомопатогена (что соответствует второй стратегии биозащиты);
- не менее чем двукратное применение биопрепарата по типу инсектицида (что соответствует третьей стратегии биозащиты) (см. главу 1).

Рассмотрим эти два способа на примере препаратов, действующим началом которых являются энтомопатогенные микроорганизмы.

Первый способ относится к эпизоотийному направлению. На важную роль эпизоотийного направления указывали И. И. Мечников (1879) и Э. Штейнхауз (1952). После разработки отечественных биопрепаратов сторонниками создания искусственных эпизоотий стали Е. В. Талалаев, В. С. Кулагин, Н. В. Кандыбин, Е. В. Орловская, М. А. Голосова и др. Однако не всегда удается вызвать искусственную эпизоотию при однократном внесении энтомопатогена. С большей вероятностью это происходит в лесных биоценозах, а наибольшую отдачу можно ожидать от вирусных энтомопатогенов. Однако результаты многочисленных исследований школы профессора Е. В. Талалаева свидетельствуют о возможности создания искусственных эпизоотий при однократном внесении бактериальных препаратов в лесной биоценоз. Так, В. С. Кулагин (1987) отмечает, что вероятность защиты растений в результате возникшего эпизоотического процесса определяется количеством энтомопатогенных микроорганизмов в биоценозе, численностью вредных насекомых и экологическими условиями. Эпизоотийное направление в вирусологическом подавлении лесных фитофагов реализовано Е. В. Орловской. Методика заключается во внесении вирусного препарата в очаги массового размножения вредителя. Например, в Савальском лесничестве Воронежской области в 60-е гг. прошлого века в каждом очаге соснового шелкопряда на 15–20 деревьях размещали по 3000 яиц фитофага, обработанных суспензией вируса гранулеза сибирского шелкопряда, и отмечали массовую гибель куколок соснового шелкопряда от гранулеза в сочетании с бактериозами. Это привело к длительному подавлению численности вредителя. Н. Н. Воробьева (1976) приводит при-

меры как успешных, так и неудачных попыток создания искусственных вирусных эпизоотий в России и за рубежом. Так, неудачными оказались попытки инициации вирусных эпизоотий в очагах массового размножения шелкопряда-монашенки (Бахвалов, 1995). Массовая гибель наблюдалась лишь на тех участках, на которые был внесен энтомопатоген.

Примеры эпизоотийного направления в использовании грибных препаратов описаны А. А. Евлаховой (1974) и Э. Г. Ворониной (1990). Особенно ярко это продемонстрировано при внесении препарата энтомофторовых грибов в агроценоз горохового поля для регуляции численности гороховой тли. При реализации эпизоотийного направления количество внесенного энтомопатогена в расчете на вспышку заболевания может быть достаточно малым. Возможно даже внесение зараженных насекомых.

Более надежен при сохранении той же степени экологической безопасности второй способ регуляции численности насекомых — по типу биологического инсектицида. Он заключается в 2–3-кратной обработке препаратом с определенной инфекционной нагрузкой. В этом случае получают относительно быстрый эффект сдерживания численности объекта, не дожидаясь развития эпизоотии.

Важную роль играет технология применения биопрепарата. При равномерном нанесении препарата на поверхность листа, которым питается насекомое, эффективность действия выше. В этом плане перспективно использование аэрозольных генераторов с регулируемой дисперсностью (ГРД). Помимо равномерного распределения ГРД обеспечивают оперативность обработки и снижение норм расхода. Из препаративных форм для этих целей наиболее пригодна жидкая.

Для приготовления рабочей суспензии сухие биопрепараты заливают небольшим количеством холодной воды, тщательно перемешивают, затем доводят добавлением воды до нужной концентрации. Обработку проводят в сухую погоду, выдерживая без полива несколько часов. Если сразу после обработки пошел дождь, ее следует повторить. Целесообразно опрыскивать растения в вечерние часы, когда нет прямых солнечных лучей. В пасмурную погоду можно проводить обработки и днем. При температурах ниже 13–14°C эффективность биопрепаратов резко снижается. Оптимальная температура применения биопрепаратов 24–28°C. При этой температуре нормы расхода препаратов минимальные — из указанного в Госкаталоге интервала. Как правило, использование биопрепаратов наиболее эффек-

тивно при низком уровне заселения вредителем. Энтомопатогенные препараты следует применять против личинок младших возрастов, поскольку они более восприимчивы к инфекциям.

Рабочую суспензию биопрепарата лучше готовить непосредственно перед обработкой, поскольку она быстро теряет активность, особенно при высокой температуре окружающей среды и под воздействием прямых солнечных лучей. Следует обращать внимание на рецептуру препаративной формы в зависимости от экологических условий возделывания защищаемой культуры. Так, в условиях сильного ультрафиолетового облучения (УФО) обязательным компонентом препарата должны быть протекторы от УФО, при частых осадках — прилипатель и т. д.

Помимо веществ, стабилизирующих действующее начало во внешней среде, современные биоинсектициды содержат также ингредиенты, усиливающие патологический эффект. При использовании энтомопатогенов для защиты растений от вредных насекомых, следует добавлять инициаторы свободных радикалов. Простейшие из таких ингредиентов — соли двухвалентного железа (FeCl_2 или FeSO_4). При использовании вирусных препаратов совместно с FeSO_4 против капустной совки или непарного шелкопряда эффективность обработок увеличивалась в два раза благодаря тому, что в 1,5–2 раза сокращался латентный период заболевания и возрастало число погибших вредителей.

Ведутся работы по созданию комбинированных препаратов. Показана наибольшая перспективность разработки комбинированных препаратов на основе смесей энтомопатогенных микроорганизмов из разных систематических групп (Wraight et al., 2007; Kryukov et al., 2009), смесей патогенов с вторичными метаболитами растений, грибов и бактерий (Kryukov et al., 2014; Tomilova et al., 2016). Использование комбинированных биопрепаратов позволяет сократить длительность инкубационного периода, расширить спектр действия, снизить уровень дефолиации растений, т. е. обеспечить энтомоцидный эффект на уровне химических пестицидов. В Госкаталог 2016 г. включен комбинированный препарат **Биостоп**.

Биостоп, Ж. Филиал ФГБУ «Россельхозцентр» по Краснодарскому краю производит трехкомпонентный биологический инсектицид для контроля численности вредителей. В его основе живые клетки *Bacillus thuringiensis*, *Streptomyces* sp. и *Beauveria bassiana*. Бактерия *Bt*, попадая в кишечник насекомого, вырабатывает токсины, нарушающие пищеварительную систему. Споры энтомопатогенного

гриба *B. bassiana* посредством хитинолизирующего фермента прорастают через покровы в тело насекомого, а актиномицеты продуцируют антибиотики и нейротоксины. Действие трех компонентов приводит к гибели насекомого. Биостоп применяют на посевах кукурузы, подсолнечника, сахарной свеклы, сои, бахчевых и овощных культурах, картофеле, яблоне, винограде для защиты от лугового мотылька, хлопковой совки (гусеницы 1–3 возраста), паутинного клеща, тлей, колорадского жука, яблонной плодовой жорки, гроздевой листовертки и др.

6. ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

В биоценотическом аспекте биологическая защита растений от болезней заключается не только во внесении биопрепаратов в агроценоз, но и в сохранении естественных врагов фитопатогенов, что усиливает естественную регуляцию (подавление развития) возбудителей болезней растений. Множество микроорганизмов — антагонистов и гиперпаразитов возбудителей — обитают в почве, поэтому важно грамотно проводить агротехнические мероприятия, к которым относятся: система обработки почвы, севообороты, использование удобрений. Это способствует снижению числа химических обработок, как правило, неблагоприятно воздействующих на полезную микрофлору. Биологический контроль болезней растений направлен не на полное уничтожение популяции фитопатогена, а на существенное ограничение ее развития и снижение вредоносности. Рассмотрим основные группы агентов биологической защиты растений от болезней.

6.1. Характеристика основных грибных агентов биоконтроля болезней растений

Важную роль в подавлении развития болезней растений играют грибы-антагонисты. При этом по сравнению со всеми другими группами микроорганизмов грибы обладают самым широким спектром антагонистических свойств. Антагонизм выражается в микопаразитизме, антибиозе, конкуренции за питательный субстрат, инактивации ферментов фитопатогенов и др. Практическое значение в биологической защите растений имеют представители грибов из отдела *Ascomycota*.

Отдел *Ascomycota*, порядок *Hypocreales*

Род *Trichoderma*. В биологической защите растений используют разные виды триходермы. При использовании молекулярно-генетического анализа в последние годы была пересмотрена систематика рода *Trichoderma*, основанная на морфологических критериях. В силу высокой пластичности грибы рода *Trichoderma* широко распространены в почвах на различных континентах.

Грибы этого рода могут подавлять развитие фитопатогенов путем прямого паразитирования, но превалирует антагонизм. Виды триходермы являются антагонистами преимущественно почвенных фитопатогенов — грибов из родов *Fusarium*, *Pythium*, *Phoma*, *Phy-*

tophthora, *Alternaria*, *Botrytis* и других возбудителей болезней растений. Они продуцируют целый ряд антибиотиков (виридин, глиотоксин и др.).

***Trichoderma viride* (lignorum) (Fr.) Pers.** Грибница этого вида хорошо развита, сначала белого, затем зеленого цвета, с желтыми участками. Конидиеносцы разветвленные, септированные. Фиалыды 8–14×2,4–3 мкм, внизу расширенные. Споры овальные, мелкошиповатые, 3,5–4,5 мкм. Хламидоспоры до 14 мкм (рис. 6.1а).

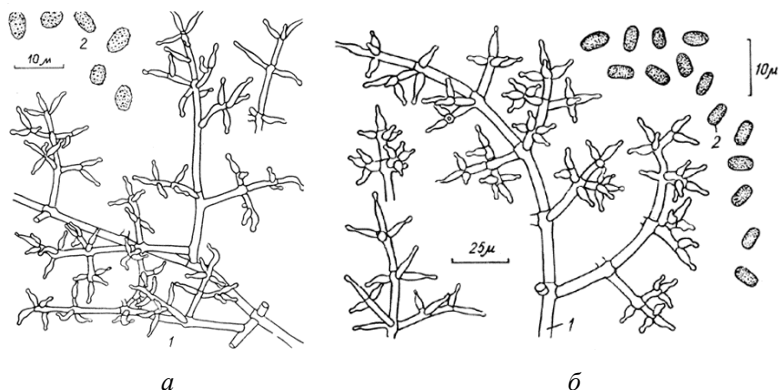


**Рис. 6.1. Конидиеносцы (1) и конидии (2) грибов рода *Trichoderma*:
а — *T. viride*, б — *T. koningii*.**

***Trichoderma harzianum* Rifai.** На сусло-агаре колонии быстрорастущие, зональные, опушенные хлопьевидным воздушным мицелием. Обратная сторона неокрашенная. Хламидоспоры шаровидные, бесцветные, интеркалярные, 6–12 мкм. Фиалыды ампуловидные, 5–7×3–3,5 мкм. Споры гладкие, зеленые, 2,8–3,2×2,8–5 мкм. На среде Чапека колонии зональные, светло-зеленые, затем буровато-зеленые.

***Trichoderma koningii* Oudemans et Koning.** Колонии гриба мощные, темно-зеленые. Хламидоспоры интеркалярные и терминальные, шаровидные или эллиптические, до 12 мкм. Конидиеносцы до 4 мкм в сечении, с зонами компактного и рассеянного ветвления. Фиалыды ампуловидные, 7,5–12×2,5–3,5 мкм. Споры эллиптические, 3–4,8×1,9–2,8 мкм, в массе желто-зеленые (рис. 6.1б).

***T. asperellum* Samuels, Lieckfelt et Nirenberg.** Распространенный вид, встречающийся в экосистемах всего мира, в том числе в разных регионах России. Размер конидий представителей вида *T. asperellum* варьирует от 4 до 5.5 мкм. Конидии зеленые, собранные в слизистые головки.

***Trichoderma (Gliocladium) virens* Miller et al.** Гриб обладает комплексным действием — является антагонистом возбудителей болезней растений, индуцирует устойчивость растений к фитопатогенам, а также улучшает питание растений, стимулирует их рост за счет продукции ауксинов.

Род *Trichothecium*. *Trichothecium roseum* (Pers.) Link. Часто встречается как сапротроф на растительных субстратах и на спороношениях многих грибов. Развитие грибов-фитопатогенов существенно ограничивается и на их мицелии образуется ярко-розовый порошащий налет конидиального спороношения гиперпаразита. Способность к паразитированию у *T. roseum* обусловлена выделением антигрибного антибиотика трихотецина. Антибиотик убивает гифы грибов, что позволяет гиперпаразиту питаться их содержимым.

Отдел Ascomycota, порядок Sordariales

Грибы рода *Chaetomium*. Грибы этого рода являются строгими сапрофитами, разлагающими целлюлозу. Установлено, что некоторые виды этих грибов обладают как фунгицидной, так и ростостимулирующей активностью в отношении многих растений, что обусловлено выделением антибиотиков и других метаболитов, улучшающих гумусный слой почвы и увеличивающих ее плодородие.

***Chaetomium globosum* Kunz, *Chaetomium olivaceum* Cooke et Ellis.** и др. Образуют крупные шарообразные или яйцевидные перитеции на рыхлом мицелиальном сером или буром сплетении гиф. Оболочка перитеция перепончатая, непрозрачная, на вершине выводное отверстие. Отличительным родовым признаком является наличие на перитециях пучков прямых или изогнутых, простых или разветвленных придатков, устройство которых характерно для каждого данного вида, например, у *Ch. globosum* перитеции с волнистыми неразветвленными волосками (рис. 6.2). Сумки булавовидные или цилиндрические. Споры одноклеточные, эллиптические или лимоновидные, зрелые — всегда темноокрашенные. *Ch. globosum* вырабатывает антибиотик кетоглобузин.

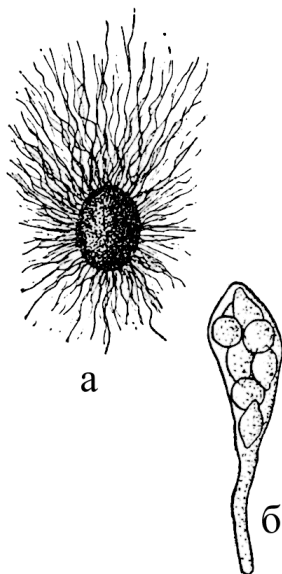


Рис. 6.2. *Chaetomium globosum* (по Л. И. Курсанову и др., 1954):

a — плодовое тело, *б* — сумка со спорами.

Отдел Ascomycota, порядок Pleosporales

В настоящее время известно около 40 видов специализированных гиперпаразитов фитопатогенных грибов. В практике защиты растений используются лишь несколько видов (не считая грибов рода *Trichoderma* с комплексным действием): *Ampelomyces quisqualis*, *Coniothyrium minitans* и др.

***Ampelomyces quisqualis* Ces.(= *Cicinnobolus cesatii*).** Пикнидиальный гриб, в естественных условиях паразитирует на мицелии, конидиях и клейстотециях мучнисто-росяных грибов — *Erysiphe* spp., *Sphaerotheca* spp., *Podosphaera* spp. Структуры хозяина заражаются путем прорастания конидий, образования ростковых трубок, которые разрушают клеточную оболочку и проникают в клетку. Пораженная клетка вздувается. Через 3–5 дней в ней закладываются пикниды гиперпаразита, которые постепенно темнеют, придавая мицелию мучнистой росы серый цвет (рис. 6.3). На поверхности мицелия также образуются пикниды, в которых формируются пикноспоры. Пикноспоры — одноклеточные, бесцветные, одноядерные. С каплями дождя,

ветром, насекомыми они разносятся и вызывают новые заражения. Для прорастания пикноспор необходима капельно-жидкая влага. Цикл развития гиперпаразита на хозяине завершается достаточно быстро — первые признаки заражения заметны уже через 3–4 дня, на 5–6-й день формируются новые пикниды.

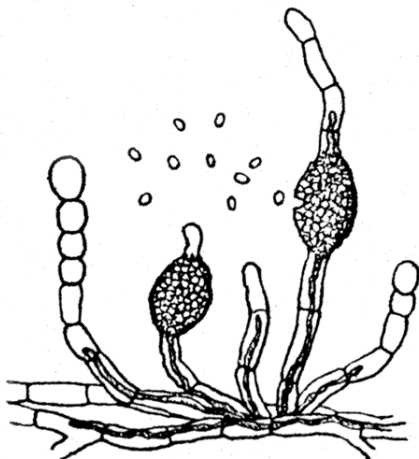


Рис. 6.3. Мицелий и пикниды *Ampelomyces quisqualis* в гифах гриба *Erysiphe* sp. (по В. А. Шмыгля, С. А. Петриченко, 1993)

***Coniothyrium minitans* Campb.** Относится к пикнидиальным грибам, но в отличие от *Ampelomyces* обычно встречается в почвенной среде, на растительных остатках, склероциях и микросклероциях различных грибов — *Sclerotinia*, *Claviceps*, *Botrytis*, *Sclerotium* и др. Этот гриб разрушает зимующие склероции, существенно снижая запас инфекции фитопатогенов в почве и на ее поверхности.

***Sphaerellopsis (Darluca) filum* (Biv.) B. Sutton.** Относится к сферопсидальным грибам и паразитирует на ржавчинных грибах. На пустулах ржавчины гиперпаразит формирует белый мицелий с мелкими темными пикнидами. Поражает фитопатогена в эцио-, телио- и уредостадии (преимущественно в последней). Некоторые штаммы продуцируют антибиотики — дарлюцины, обладающие антибактериальным и антигрибным действием. Для развития этого гриба благоприятна высокая относительная влажность воздуха.

6.2. Характеристика основных бактериальных агентов биоконтроля болезней растений

В основе использования бактериальных агентов регуляции численности возбудителей болезней растений лежит, главным образом, механизм антибиоза, регулирующий взаимоотношение полезных и вредных (с точки зрения производителя сельскохозяйственной продукции) микроорганизмов. При этом роль антибиоза наиболее велика в зоне ризопланы (зона ризосферы, окружающая корни и корневые волоски растений в пределах до 100 мкм) (Соколов, 1990). Источником получения штаммов бактерий-антагонистов служат супрессивные почвы, в которых фитопатогены либо угнетены, либо элиминированы. Бактериальные препараты против болезней растений в основном производятся на основе бактерий двух родов — *Bacillus* и *Pseudomonas*.

Класс Bacilli, порядок Bacillales, род *Bacillus*

Бактерии рода *Bacillus*. Из аэробных спорообразующих бактерий наибольшее значение как биологический агент подавления численности фитопатогенов имеет *Bacillus subtilis*. Кроме того, доказана возможность использования в защите растений от болезней ряда близкородственных бацилл: *B. amyloliquefaciens*, *B. licheniformes*, *B. mycoides* и др.

***Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn.** Бактерия известна под названием сенной палочки. Распространена в почве, воде, воздухе. Фрэнсис Крик, выдвинувший теорию панспермии, считал, что эта бактерия благодаря необычайно устойчивым спорам могла выполнять функцию «семян жизни». При расшифровке генома *B. subtilis* был обнаружен многочисленный набор транспортных белков, что свидетельствует о гибкости взаимодействия этой бактерии с окружающей средой.

Как правило, *B. subtilis* на питательной среде образует выпуклые колонии ризоидной формы. Хорошо растет на МПА, пептонно-кукурузном агаре и других средах. Размер клеток 0,7–0,8×2–3 мкм. В почве бациллы находятся в виде спор, или вегетативных клеток. При температурах почвы, близких к 0°C, большая часть бацилл образует споры. Чем выше pH (щелочные почвы), тем больше процент спор *B. subtilis*. Хорошо развиваются в ризосфере ячменя, кукурузы, риса. Эти бактерии обнаружены также в морской воде и в составе эпифитной микрофлоры.

Бактерии *B. subtilis* считаются наиболее продуктивными из рода *Bacillus* по синтезу антибиотиков. Некоторые из этих антибиотиков

подавляют рост фитопатогенных микроорганизмов. Сотрудниками ГНЦ прикладной микробиологии изучены антибиотики штамма ИПМ-215 *B. subtilis* (основы препарата Бактофит). Минимальная концентрация, подавляющая рост возбудителя вилта, составляла 10 мкг/мл. По данным спектроскопии ядерного магнитного резонанса это вещество относится к антибиотикам аминокликозидного ряда. Бактерии являются также продуцентами таких ферментов, как протеазы, амилазы, липазы, а также других биологически активных веществ (аминокислоты, бактериоцины, полипептиды).

Рядом авторов выделены разные штаммы культуры этой бактерии, подавляющие фитопатогенные микроорганизмы. Так, в ВИЗР выявлен штамм *B. subtilis* В-10 ВИЗР с высокой биологической активностью при ингибировании прорастания и развития мицелия фузариевых грибов как за счет синтеза биологически активных веществ, так и за счет других факторов конкуренции. Другой штамм *B. subtilis* М-22 ВИЗР эффективен для защиты томатов от возбудителей бактериозов (Павлюшин, 1998). Оба штамма стали основой отечественных биопрепаратов (глава 7).

У многих штаммов бактерий рода *Bacillus*, включая *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. licheniformes* обнаружена продукция циклических липопептидов, относящихся к биосурфактантам, в том числе итирина, сурфактина, фенгидина и др. (Gong et al., 2015; Sultana, Kim, 2016).

Класс Gammaproteobacteria, порядок Pseudomonadales, род *Pseudomonas*

Бактерии рода *Pseudomonas*. В одной из предыдущих глав псевдомонады были описаны как потенциальные возбудители болезней насекомых. Однако наиболее распространены сапротрофные псевдомонады, заселяющие ризосферу как естественные регуляторы фитопатогенных микроорганизмов. К ним относятся *Pseudomonas fluorescens* Migula, *P. aureofaciens* Kluyver, *P. putida* (Trevisan) Migula и другие виды.

Благодаря наличию в ризоплане растений *P. fluorescens* и других флуоресцирующих псевдомонад нейтральные или слабощелочные почвы обладают супрессивными свойствами. Бактерии хорошо усваивают различные органические субстраты, характеризуются быстрым ростом, продуцируют антибиотики, бактериоцины и сидерофоры, а также стимуляторы роста. Благодаря этим свойствам псевдомонады оказывают защитное действие от фитопатогенов, а также стимулируют рост растений.

Среди антибиотиков, продуцируемых псевдомонадами, обнаружены производные феназина (феназин-1-карбоновая кислота и др.), производные флороглюцина (пирролнитрин и др.), пиолютеорин, оомицин А и др. (Боронин, Кочетков, 2000). Гены или кластеры генов, ответственных за синтез антибиотиков у псевдомонад, клонированы, и благодаря этому их можно переносить в другие штаммы. Такие штаммы, как агенты биологической защиты должны успешно конкурировать с другими микроорганизмами ризосферы и выживать в течение длительного периода. Этому в значительной мере помогает способность к синтезу разнообразных антибиотиков.

Важную роль в ограничении численности фитопатогенных микроорганизмов играют синтезируемые псевдомонадами сидерофоры (пиовердин, пиохелин). Сидерофоры (желто-зеленые флуоресцирующие пигменты) — соединения, осуществляющие транспорт железа. Их отличительная способность — образование стабильных комплексов с трехвалентным железом, присутствующим в почве.

***Pseudomonas fluorescens* Mig.** Палочки размером 0,7–0,8×2,3–2,8 мкм. Колонии на МПА круглые, плоские, приподнятые или выпуклые, цельные, гладкие, светопроницаемые, редко встречаются шероховатые. Культуры продуцируют флуоресцирующий пигмент (голубой или слабо-коричневый). Встречаются атипичные штаммы. Этот вид псевдомонад, особенно биовар V, распространен в ризоплане пшеницы, кукурузы, подсолнечника, люцерны и других растений. Разными авторами показана возможность подавления антибиотиками, продуцируемыми этой бактерией, таких фитопатогенных организмов, как *Septoria tritici* (Levy et al., 1992), *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* (Джалилов и др., 1994), *Agrobacterium tumefaciens* (Khmel et al, 1998).

***Pseudomonas aureofaciens* Kluver.** Аэробная, грамотрицательная палочковидная бактерия. Продуцирует индолил-3-уксусную кислоту и антибиотики феназинового ряда, что определяет ростостимулирующие и антимикробные свойства бактерии. Штамм *Pseudomonas aureofaciens* BS 1393 (основа препарата псевдобактерин-2) синтезирует антибиотики феназин-1-карбоновую кислоту, 2-оксифеназин-1-карбоновую кислоту, 2-оксифеназин.

Другие бактерии

Выявлена антагонистическая активность ряда других бактерий по отношению к возбудителям болезней растений, что отражено в трудах отечественных и зарубежных ученых. Например, было показано, что бактерия *Serratia marcescens* Bizio, известная ранее как воз-

будитель болезней насекомых, обладает антагонистическими свойствами по отношению к фитопатогенам. Кроме того, установлена антигрибная активность бактерий — симбионтов энтомопатогенных нематод. Так, некоторые изоляты *Xenorhabdus nematophilis* Thomas et Poinar (из *Steinernema carpocapsae*) и *Xenorhabdus bovienii* Akhurst et Boemare (из *S. feltiae*) полностью ингибировали фитопатогены *Botrytis cinerea*, *Pythium coloratum*, *P. ultimum* и др. (Chen, Dunphy, 1994). Антагонистические свойства выявлены у бактерий родов *Streptomyces* и *Burkholderia*.

6.3. Вирусные агенты биоконтроля болезней растений

Вирусные агенты не нашли пока широкого применения в защите растений от болезней, однако их эффективность в подавлении болезней растений может быть достаточно высокой.

В первую очередь из вирусов следует отметить бактериофагов. Это облигатные внутриклеточные паразиты ряда фитопатогенных бактерий (Doffkay et al., 2015). Выделены из таких фитопатогенов, как *Erwinia amylovora*, *Pseudomonas syringae*, *Xanthomonas spp.* и др. Большинство фагов содержит двухтяжевую ДНК, другие — РНК. Кроме того, к агентам биологической защиты растений от фитопатогенных вирусов относятся их авирулентные или слабовирулентные штаммы, вызывающие повышение устойчивости растения к вирулентным штаммам.

6.4. Механизмы взаимодействия возбудителей болезней растений с агентами их биоконтроля

6.4.1. Взаимодействие грибных агентов с фитопатогенами

Активность грибов рода *Trichoderma*. Антагонистические свойства этих грибов базируются на множественных механизмах: антибиозе, микопаразитизме, конкуренции за питательный субстрат, индуцированной устойчивости растений (Benitez et al., 2004). Проявление всех этих механизмов зависит от штаммов гриба, вида растений и факторов окружающей среды.

Антибиоз определяется продукцией грибами большого количества антибиотиков. Известно свыше 100 антибиотиков, проявляющих антимикробную активность, которые продуцируют грибы рода *Trichoderma* (Harman, 2004). Эти антибиотики включают, например, трихорзианин, трихолин, пептаиболы, 6-пентил- α -пирон, виридин, глиотоксин, глиовирин и др.

Микопаразитизм включает такие этапы, как последовательное узнавание, атаку, проникновение в структуры хозяина с последующей гибелью последнего. Триходерма обвивает фитопатоген, образует аппрессории, продуцируя затем пептаболы. Микопаразитические штаммы *Trichoderma* проникают в мицелий хозяина, активно растут внутри клеток, приводя их к гибели. Ферменты паразита (хитиназы, целлюлазы, глюканызы) размягчают клеточную стенку хозяина, способствуя процессу проникновения гиф паразита и его антибиотиков. Существенную роль в микопаразитизме триходермы играют эндохитиназа, бета-1,3-глюканаза и щелочная протеаза, которые разрушают споры и мицелий фитопатогенных грибов и тормозят их распространение в растительной ткани (Щербакова, Джавахия, 2013).

Индукирование устойчивости растений к фитопатогенам. Некоторые вещества, например, хитозан, освобождающиеся из клеточной стенки фитопатогенных грибов в результате воздействия глюконаз и хитиназ гриба-антагониста функционируют как элиситоры устойчивости, вызывая в растении каскад защитных реакций: генерацию активных форм кислорода, синтез фитоалексинов, PR-белков и лигнификацию, активируют множественные защитные ответы растения, выражающиеся в формировании физических и химических барьеров на пути проникновения и развития фитопатогенов, то есть возникает индуцированная системная устойчивость к биотическим и абиотическим факторам (Тютерев, 2014).

Ростостимулирующее действие связано с биосинтезом штаммами рода *Trichoderma* индолилуксусной кислоты (ИУК), а также цитокинин-подобных молекул, например, зеатина и гиббереллина.

Грибы рода *Trichoderma* положительно влияют на структуру почвы, улучшают ее плодородие. Штаммы этих грибов проявляют гетерогенность по устойчивости к низким температурам. Во многих странах отобраны холодостойкие антагонистические штаммы, которые используют для защиты овощей и плодов от гнилей в условиях хранения при 2–4°C. Оптимальной для видов триходермы является кислотность почвы от 4 до 6.

Использование антагонистических штаммов этих грибов направлено, в основном, на подавление грибов-фитопатогенов, которые в своем развитии связаны с почвой (т. е. возбудители корневых гнилей и болезней увядания). Есть положительные примеры использования триходермы против аэрогенной инфекции, например, на основе мицелия *T. harzianum* предложена паста для обмазывания стеблей огурца, пораженных аскохитозом.

6.4.2. Действие антагонистических бактерий на фитопатогены

Бактерии рода *Bacillus*. Важной особенностью представителей рода *Bacillus*, которая делает перспективным их применение в защите растений, является способность бактерий к спорообразованию, что позволяет им переживать неблагоприятные условия. В спорах бактерий постепенно накапливаются биологически активные вещества, поэтому в момент прорастания антагонистическая способность бактерий резко усиливается.

В механизме действия бацилл важную роль играет *антибиоз* за счет действия многочисленных антибиотиков, в основном полипептидного и аминокликозидного ряда, продуцируемых *Bacillus subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. licheniformis* и других видов. Все большее количество работ посвящено образованию антагонистическими бактериями рода *Bacillus* липопептидных циклических антибиотиков, ответственных за прямой антагонистический эффект (Мелентьев, Кузьмина, 2005; Максимов и др., 2015). Липопептиды содержат в молекуле пептидную цепь, с которой ковалентно связан остаток жирной кислоты. Молекулы известных липопептидов содержат от 4 до 16 аминокислотных остатков линейных пептидных цепей. Липопептиды включают группы (семейства) сурфактинов, итуринов и фенгицинов (Baruzzi et al., 2011). Сурфактины (сурфактин, лихенизины и пумилацидины) продуцируются такими бациллами, как *B. subtilis*, *B. licheniformis*, *B. natto*, *B. pumilis* и содержат циклические гептапептиды, образующие лактоновые мостики с β -гидроксигирными кислотами. Длина углеродной цепи жирных кислот от C_{13} до C_{18} . Группа итуринов состоит из А, С, Е и D изоформ, бацилломицина D, F и L и микосубтилина. Все они содержат циклический гептапептид, ацилированный β -амино-жирными кислотами с длиной цепи C_{14} – C_{16} . Фенгицины, включая пипастатин как стереоизомер, состоят из β -гидроксигирных кислот, связанных с N-концом декапептида (Stein, 2005).

Связь структуры и функций липопептидов выражается разной степенью антагонистического действия в зависимости от патогена, хотя в целом все они вызывают возникновение пор в клеточных мембранах. Наряду с проявлением антифунгальной активности четырех штаммов *B. subtilis* в отношении мучнистой росы огурца обнаружена их антибактериальная активность против *Xanthomonas campestris* и *Pectobacterium carotovorum*. При этом отмечено, что за антифунгальную активность ответственны сурфактин, итурин и фенгицин; антибактериальная активность при выращивании растений огурца связана только с продукцией итурина (Zeriouh et al., 2011).

Стимулирование роста растений под действием полезных бактерий связывают с продукцией метаболитов (ауксинов, цитокининов, салициловой и жасмоновой кислот), с индуцированием системной устойчивости к абиотическим и биотическим факторам, с повышением доступности для растения элементов питания. Продуцируемые бактериями гормоны оптимизируют гормональный баланс растений. Действие бактериальных агентов биоконтроля связано также с продукцией фитогормонов (ауксинов, цитокининов), что в свою очередь обуславливает индукцию защитной реакции растений, усиление их роста и развития (Кудоярова и др., 2011). Т. Н. Архиповой с соавторами (2005) показано, что основным цитокинином, продуцируемым *B. subtilis*, был зеатин-рибозид. Инокуляция растений салата бактериями увеличивала содержание цитокинина как в корнях, так и в проростках в 10 раз больше, чем в контроле. Это накопление фитогормона связано с увеличением роста и веса корней на 30%. Несколько факторов может отвечать за усиление роста и развития растений при действии бактерий. Стимуляция роста растений при обработке бактериями делает растения более устойчивыми к болезням, и, наоборот, подавление болезней увеличивает рост растений (Mnif, Ghrbi, 2015).

Хитинолитические ферменты бактерий. В антагонистическом действии рассмотренных выше бактерий важное значение имеют также продуцируемые бактериями ферменты, в частности, хитиназа. Так, после скрининга *in vitro* бактерий *B. subtilis* и *B. amyloliquefaciens* проведена оценка их антагонистической активности в отношении ризоктониоза растений томата в теплицах. Авторы пришли к заключению, что эта активность связана с уровнем хитиназы и других ферментов (Solanki et al., 2012).

В то же время не всегда есть корреляция антагонистической активности бактерий с активностью хитиназ. Например, при изучении эндофитных штаммов *B. subtilis* 49PH, 26D и 11B доказано, что их антагонистическая активность к фитопатогенным грибам обусловлена не продукцией бактериями высокоактивных внеклеточных хитиназ и глюканаз, а связана с синтезом антибиотиков (Лукьянцев, 2010).

Известно, что метаболиты ризобактерий могут индуцировать в растениях системную устойчивость к патогенам и неблагоприятным абиотическим факторам (Тютерева, 2015). В этом отношении интересны данные о том, что липопептидные антибиотики могут восприниматься клетками растений как сигнал инициации защитных механизмов, то есть быть элиситорами (Raaijmakers et al., 2010). Показано, что очищенные сурфактины и фенгицины индуцировали защитную

реакцию растений бобов и томата (Ongena et al., 2007). Эти же липопептиды как элиситоры иммунного ответа растения-хозяина обеспечивали значительную индукцию защитной реакции растений фасоли против возбудителя серой гнили *B. cinerea* (Chowdhury et al., 2015).

В последние годы расширяются исследования по проявлению не только **антимикробного, но и инсектицидного действия** некоторых антагонистических штаммов *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens* и *B. licheniformis*. Обнаружены инсектицидные свойства штамма *B. subtilis* SPBI, продуцирующего липопептид, в отношении совки *Spodoptera littoralis* (Ghribi et al., 2012). Интересно, что в сравнительных испытаниях двух штаммов: антагониста *B. subtilis* и энтомопатогена *B. thuringiensis* на клеверных полях против хлопковой совки выявлена более высокая инсектицидная активность антагонистической бациллы *B. subtilis* (Abd El-Salam et al., 2011).

Бактерии рода *Pseudomonas*. На возможность использования бактерий р. *Pseudomonas* для подавления болезней растений обратили внимание еще в 1939 г. Е. Ф. Березова и А. Н. Наумова. Выделенные ими штаммы *P. fluorescens* лизировали мицелий фитопатогенных грибов. В 60-е гг. XX в. А. А. Пантелеевым изучен вид *P. mycophaga*, обладающий не литическим, а фунгицидным и фунгистатическим действием. Изучение антигрибных свойств этого вида дало положительные результаты на примерах *Alternaria solani*, *F. solani*, *Rh. solani* и других фитопатогенах. А. А. Пантелеев предложил предпосевное замачивание корневой рассады томатов в культуральной жидкости *P. mycophaga* для повышения устойчивости к фузариозному увяданию.

Как и бациллы, псевдомонады оказывают антибиотическое и ростостимулирующее действие, а также индуцируют системную устойчивость растений.

Антибиоз выражается в действии продуцируемых псевдомонадами антибиотиков (флороглюцины, феназины, пирролнитрины и др.) на возбудителей болезней растений. Феназиновые антибиотики могут быть индукторами синтеза фитоалексинов у растений.

Сидерофоры, связывая ионы трехвалентного железа в почве, лишают многие виды фитопатогенных грибов необходимого элемента питания, что приводит к остановке развития последних. К сидерофорам относится пиовердин, полученный из разных видов *Pseudomonas*, желто-зеленый пигмент с м.м. около 1500 Да. При действии пиовердина происходит торможение роста грибов *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora megasperme* и др. Наряду с фитопатогенными грибами угнетается рост некоторых бактерий, напри-

мер, *Erwinia carotovora*. Сидерофоры продуцируются псевдомонадами лишь в условиях дефицита железа, поэтому использование штаммов с высокой сидерофорной активностью не всегда дает защитный эффект. Возможно ростостимулирующее действие сидерофоров. Важно прикрепление псевдомонад к поверхности корней растений, что зависит от состава почвы, температуры и кислотности (Боронин, 1998).

Ростостимулирование обычно обусловлено синтезом фитогормонов (ИУК), а также улучшением фосфорного питания растений. Кроме того, наблюдается индуцирование резистентности растений к фитопатогенам под влиянием псевдомонад.

Как и бактерии рода *Bacillus*, псевдомонады могут синтезировать циклические полипептиды, обуславливающие их многофункциональное действие. Продукция циклических липопептидов рассматривается как основа одновременного проявления инсектофунгицидных свойств бактерий обоих родов, что важно для повышения эффективности использования биопрепаратов в защите растений.

6.4.3. Действие вирусных агентов на болезни растений

Механизм действия бактериофагов на фитопатогены

Вирусы-бактериофаги являются облигатными внутриклеточными паразитами бактерий. Выделены из многих бактериальных фитопатогенов (*Agrotis tumefaciens*, *Erwinia amylovora*, *Pseudomonas syringae*, *Xantomonas spp.* и др.). Показано, что они могут проникать в растения через корни и листья, где обитают возбудители болезней растений (Doffkoy et al., 2015). В основе механизма действия биопрепаратов на основе бактериофагов лежит разрушение клеток фитопатогенных бактерий при внедрении вирусов. После гибели каждой бактериальной клетки выделяется 100–200 новых частиц вируса, способных заражать новые клетки. При этом стимулируется размножение природных микробов-антагонистов.

Заражение фитопатогенных бактерий фагом выражается в быстрой репликации вируса, сопровождающейся лизисом бактериальной клетки и высвобождением массы потомства фагов, заражающих соседние бактерии. За деградацию бактериальной клетки ответственны эндолизины (Frampton et al., 2012). Эффект часто зависит от факторов окружающей среды, концентрации фагов и сроков использования (Jones et al., 2012). Считают, что более эффективно использование смеси нескольких фагов (Пилипчук и др., 2013, 2015).

Использование непатогенных и слабопатогенных штаммов вирусов растений против фитопатогенов

Устойчивость растений к вирусам можно повысить обработкой их непатогенными или слабопатогенными штаммами. Такой способ называют перекрестной защитой, или вакцинацией (по некоторой аналогии с медициной). В ответ на инокуляцию ослабленными штаммами вирусов в растениях индуцируется вирусоустойчивость. Эффект вакцинации слабопатогенным (ослабленным) штаммом основан на интерференции вирусов, проявляющейся в том, что размножение первоначально введенного вируса служит препятствием для размножения патогенного штамма, проникшего в растение позже. У вирусов интерференция наблюдается как межвидовая, так и между разными штаммами одного вируса. При введении в растение слабопатогенного штамма вируса эти растения приобретают «иммунитет» к сильнопатогенным штаммам. В этом случае слабопатогенный штамм называют вакцинным. «Иммунитет» проявляется либо в удлинении срока появления симптомов заболевания, либо вообще в его отсутствии в течение всего времени вегетации, что приводит к уменьшению потерь и сохранению урожая (Сухов и др, 1979). При вакцинации происходит запуск естественных механизмов защиты растений от вирусов. Вакцинирующий эффект определяется высокой способностью сдерживать распространение родственных патогенных штаммов, а также длительностью сохранения бессимптомности инфекции у вакцинированных растений.

В России изучена вакцинация томатов слабопатогенным штаммом вируса табачной мозаики ВТМ V-69 и штаммом вируса зеленой крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО) ВИРОГ-43М (Пухальский, 2007).

Ранее успешный опыт был получен при вакцинации картофеля. Для вакцинации использовали безвирусные клубни. В фазе двух настоящих листьев проводили вакцинацию слабовирулентным **штаммом X-вируса картофеля**. На 4-й год после заражения слабовирулентным штаммом урожай картофеля был выше на 40% в сравнении с поражением патогенным штаммом (Романова, Рейфман, 1978).

В качестве агентов биологической защиты растений от болезней выступают также продукты жизнедеятельности микроорганизмов, растений и животных, которые будут рассмотрены в следующих главах.

7. БИОПРЕПАРАТЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

Основой биопрепаратов против болезней растений служат микробы-антагонисты, гиперпаразиты или аллелопатки. Бактериальные препараты, предназначенные для подавления фитопатогенов, производят в условиях крупнотоннажного или малотоннажного микробиологического производства. Некоторые бактериальные препараты и большинство грибных нарабатывают в биолaborаториях ФГБУ «Россельхозцентр» или тепличных комбинатов, а также в фирмах, специализирующихся на получении микробной продукции.

7.1. Биопрепараты на основе антагонистов — возбудителей болезней растений

7.1.1. Бактериальные препараты

Бактофит. Препарат на основе *Bacillus subtilis*, штамм ИПМ 215 и продуцируемого им антибиотика. Биологическая активность (БА) 10000 ЕА/г. Разработан в ГНЦ (ВНИИ) прикладной микробиологии. Первоначальное название препарата Бацифит. Выпускает ООО ПО «Сиббиофарм» в двух препаративных формах: суспензионный концентрат (СК) и смачиваемый порошок (СП). Титр 2×10^9 КОЕ (спор) в 1 мл или в 1 г. Препарат предназначен для защиты зерновых, овощных, ягодных и цветочных культур от корневых гнилей и листостебельных инфекций, винограда от оидиума. Наибольший эффект получают при использовании препарата сначала для обработки семян, а затем во время вегетации опрыскиванием. Например, в Краснодарском крае при обработке семян озимой пшеницы (3 кг/т) пораженность корневыми гнилями значительно уменьшалась. После перезимовки пораженность мучнистой росой снизилась в два раза, а фузариозом — на 40%. Пораженность колоса уменьшилась в три раза, а урожайность повысилась на 10%. В Ставропольском крае при обработке семян озимой пшеницы Бактофитом выявлена эффективность Бактофита против септориоза, которая составила 55–68%. При этом важно, что Бактофит обладает также антистрессовым действием на растения в случае одновременного использования гербицидов (Коробова, Гаврилец, 2006).

Фитоспорин-М. Препарат на основе *Bacillus subtilis*, штамм 26Д. Титр не менее 2 млрд клеток и спор в 1 г. Разработан в ООО НВП «БашИнком» совместно с Башкирским НИИ сельского хозяйст-

ва. Выпускается в трех препаративных формах: **порошка (П)** (2×10^9 клеток и спор/мл), **жидкой (Ж)** (10^9 клеток и спор/мл) и **пасты (ПС)** с таким же титром. Рекомендован на пшенице и цветочных культурах против корневых гнилей и мучнистой росы, на картофеле для предпосадочной обработки клубней и опрыскивания в период вегетации от фитофтороза и др.

Алирин Б. Препарат на основе *Bacillus subtilis* штамм В-10 ВИЗР, разработан в ВИЗР совместно с ООО «АБТ групп». Препарат выпускается в трех препаративных формах: **жидкой (Ж)** (10^9 КОЕ/мл), **смачиваемого порошка (СП)** (10^{11} КОЕ/мл) и **таблетки (ТАБ)** (10^9 КОЕ/мл).

Гамаир. Препарат на основе *Bacillus subtilis* штамм М-22 (совместная разработка ВИЗР с ООО «АБТ групп»). Препарат выпускается в трех препаративных формах: **концентрата суспензии (КС)** (10^{10} КОЕ/мл), **смачиваемого порошка (СП)** (10^{11} КОЕ/мл) и **таблетки (ТАБ)** (10^9 КОЕ/мл). Алирин-Б и Гамаир применяют против корневых гнилей пшеницы и овощных культур, ризоктониоза и фитофтороза картофеля, листостебельных инфекций ягодных культур и др.

Витаплан. Отличается от предыдущих тем, что основой являются два штамма *Bacillus subtilis* (ВКМ-В-2605 и ВКМ-В-2605D). Титр препарата $10^{10} + 10^{10}$ КОЕ/мл, выпускается в форме **смачиваемого порошка (СП)**. Рекомендован для применения на зерновых культурах против корневых гнилей и листостебельных инфекций, на картофеле против фитофтороза, ризоктониоза и альтернариоза, на ряде овощных и плодовых культур как для обработки посадочного материала, так и для опрыскивания в период вегетации.

Ризоплан (Планриз), Ж (жидкий). Препарат на основе *Pseudomonas fluorescens*, шт. АР-33, разработан в НИИ генетики и цитологии АН Белоруссии. Препарат продолжительное время входил в Госкаталог как Планриз, поэтому публикации по испытаниям препарата включают оба названия. Титр препарата 2×10^9 клеток в 1 мл. Предназначен для обработки семян зерновых культур против корневых гнилей и клубней картофеля против комплекса болезней, а также для обработки семян и опрыскивания капусты против сосудистого и слизистого бактериозов. Ризоплан (планриз) в течение многих лет применяется в разных географических зонах России. В некоторых случаях рекомендуют использовать его смесь с Бактофитом. Например, в условиях Краснодарского края обработка клубней картофеля этой смесью за 7–10 дней до высадки снижала вдвое пораженность

клубней нового урожая гнилями. По данным ВНИИ фитопатологии, Бактофит и Ризоплан взаимозаменяемы в защите картофеля. Для этого необходима обработка клубней картофеля перед высадкой в поле, а в последующем опрыскивание в период вегетации Ризопланом или Бактофитом. В период вегетации опрыскивание должно повторяться через 5 дней. Исследования, проведенные во ВНИИ фитопатологии, показали, что предпосадочная обработка клубней картофеля препаратом сдерживала развитие фитофтороза до фазы 7–9 листьев. Но к фазе бутонизации болезнь начинала быстро развиваться. Поэтому опрыскивания в период вегетации необходимы. Однако без предварительной обработки клубней они могут оказаться бесполезными.

Малый срок хранения жидкого препарата часто препятствует его широкому использованию. На основе сибирского штамма *P. fluorescens* предложен **сухой гранулированный препарат РИЦ** (Ермакова, Штерншис, 1994). Его титр 10 млрд клеток в 1 г, срок хранения 1 год. Препарат сохранял биологическую активность в течение нескольких лет хранения, хотя и сниженную по отношению к первоначальной (Гринько, Штерншис, 1997). Сухая форма препарата, содержащая цеолит, удобна для обработки клубней картофеля при хранении (Цветкова и др., 1999).

Псевдобактерин-2. Препарат на основе *P. aureofaciens*, штамм BS 1393, разработан в Институте биохимии и физиологии микроорганизмов РАН им. Г. К. Скрыбина. Выпускается в двух **препаративных формах** — **Ж** (титр 2×10^9 КОЕ/мл) и **ПС** (титр 5×10^{11} КОЕ/мл). Рекомендуются на зерновых культурах для обработки семян против корневых гнилей, опрыскивания в период вегетации против фузариозной снежной плесени, бурой ржавчины и мучнистой росы, в закрытом грунте для обработки семян огурца и томата от корневых гнилей и опрыскивания от листостеблевых инфекций. Имеется достаточно сообщений об успешном использовании биопрепарата в разных регионах России.

Агат-25К, ТПС (текучая паста). Разработан на основе *Pseudomonas fluorescens* ООО «БИО-БиЗ и Ко» (Москва), зарегистрирован в качестве регулятора роста растений. Титр $5-8 \times 10^{10}$ клеток в 1 мл. В литературе можно найти многочисленные примеры применения этого препарата для защиты растений от болезней. По данным Курганского НИИ зернового хозяйства, обработка семян яровой пшеницы и ячменя Агатом-25К увеличивала густоту стояния растений и устойчивость против гельминто-спориозно-фузариозной гнили. В испытаниях ВНИИ фитопатологии в Московской области показана вы-

сокая эффективность Агата-25К при обработке семян, а также при опрыскивании в фазе появления флагового листа яровой пшеницы, ярового ячменя и овса. Биологическая эффективность препарата против корневых гнилей на посевах овса достигала 100%, а против септориоза на яровой пшенице — 50,3–60,9%.

В Институте цитологии и генетики СО РАН разработан препарат на основе *P. fluorescens* — **Бинорам, Ж** ($2,5 \times 10^9$ клеток/мл), зарегистрированный в качестве регулятора роста растений. Показал достаточную эффективность в подавлении ряда фитопатогенов растений в условиях Сибири.

Для защиты продукции от болезней во время хранения перспективен разработанный во ВНИИБЗР совместно с Краснодарским экспериментальным биологическим центром комплексный микобактериальный биопрепарат **Дизофунгин**, включающий живые бактерии, грибы и их метаболиты (Монастырский, 2003). Препарат ингибирует развитие комплекса токсиногенных грибов (фузариев, альтернаний, аспергиллов и муко́ра). Производственные испытания показали эффективность дизофунгина не только при обработке хранящегося зерна, но и при защите растений в период вегетации.

7.1.2. Грибные препараты

В нашей стране и за рубежом известен ряд биопрепаратов грибного происхождения против возбудителей болезней растений. Такие биопрепараты нарабатываются, как правило, специализированными фирмами или региональными биолaborаториями в основном по заявкам производителей сельскохозяйственной продукции.

Грибные препараты, применяемые в защите растений от болезней, можно условно разделить на две группы:

- препараты на основе живых культур микроорганизмов-антагонистов и гиперпаразитов;
- препараты на основе антибиотиков, продуцируемых грибами.

Производство антибиотиков возможно только на специализированных предприятиях биологической промышленности с довольно сложным технологическим оборудованием (эти препараты рассмотрены в главе 10). Биопрепараты на основе живых культур доступны для приготoвления в биолaborаториях или фирмах.

Грибы рода *Trichoderma* — *T. harzianum* Rif., *T. viride* (Pers.) Fr., *T. asperellum* Samuels, Lieckf. & Nirenberg и другие виды сначала занимали приоритетное положение в защите растений от фитопатогенов. Первый отечественный грибной препарат Триходермин против

болезней растений разработан в ВИЗР на основе *T. viride* (*lignorum*). Препарат на основе *T. viride* с титром не менее 1 млрд спор в 1 мл выпускали в двух препаративных формах: **Триходермин, Ж** и **Триходермин, БЛ**. Последняя форма производилась в биолaborаториях (БЛ) на сыпучих зерновых субстратах.

Первоначально Триходермин использовали в открытом грунте для защиты пшеницы и ячменя от корневых гнилей. При защите растений от почвенных патогенов наиболее эффективной была признана обработка семян перед посевом. В Новосибирской области первые опыты по применению Триходермина против корневых гнилей пшеницы осуществила в 70-е гг. XX в. В. И. Коломникова. Кроме обработки семян, Триходермин вносили в почву ($1,6 \times 10^4$ конидий на 1 г почвы). Эффективность внесения в почву повышалась при использовании минеральных удобрений (суперфосфат и аммиачная селитра). В среднем для биопрепарата с титром 20 млрд спор в 1 г норма расхода составляет около 10 г на 1 кг семян. Наряду с обработкой семян вносят Триходермин в почвогрунт теплиц, а также совмещают оба способа. При внесении в почву и торфоблоки перед посевом семян норма расхода препарата 12–15 г/м², в болтушку для обмакивания корневой системы рассады — 0,5–1 г на растение, в лунки при высадке рассады — 1,5–3 г на растение. Однократная интродукция триходермы не всегда обеспечивает достаточную эффективность, что вызывает необходимость многократного применения препарата.

По данным В. И. Коломниковой, в Новосибирской области 2–5-кратное применение Триходермина в течение вегетации увеличивало урожайность огурца на 3,5 кг/м² и улучшало фитосанитарное состояние грунтов. В тепличном комбинате «Кировец» г. Новосибирска для подавления развития фузариозного увядания огурца применяли препарат разными способами: 1) обработка семян с увлажнением, 2) внесение в торфо-земляные горшочки и 3) внесение в почву через 2 недели после посадки. Это подавляло развитие болезней и способствовало увеличению листовой поверхности и урожая огурца.

Из более поздних разработок на основе *T. viride* известен **Триходермин Вириде 471, СП**. Штамм 471, титр 10^{10} КОЕ/г. Предназначен для использования на овощных культурах открытого и защищенного грунта против корневых гнилей и листостебельных инфекций; рекомендован к применению путем замачивания семян, полива растений под корень и опрыскивания в период вегетации.

На основе смеси *T. viride*, штамм 4097 и *Bacillus subtilis* создан смешанный препарат **Споробактерин, СП**. Титр препарата 10^6 КОЕ/г

T. viride + 10^8 КОЕ/г *B. subtilis*. Предназначен для защиты овощных культур открытого и защищенного грунта от корневых гнилей и листостебельных инфекций, картофеля от ризоктониоза, фитофтороза и макроспориоза при обработке клубней, плодовых и ягодных культур против листостебельных инфекций при опрыскивании растений.

В России разработан ряд биопрепаратов на основе разных штаммов гриба *T. harzianum*, которые обеспечивали защиту растений от корневых гнилей и от болезней наземных органов. Первые исследования по возможности применения *T. harzianum* для защиты от листостебельных инфекций проведены в МГУ и НИИ овощного хозяйства Г. Д. Успенской и Н. Н. Гринько в 80-х гг. XX в. На основании изучения взаимоотношений между эпифитной микрофлорой и патогенами предложен прием защиты надземных органов от комплекса болезней. Он заключается в профилактическом опрыскивании растений мицелиально-споровой суспензией препарата на основе штамма *T. harzianum*, выделенного авторами из филлопланы огурца. Такая заблаговременная интродукция гриба-антагониста на листья, препятствуя внедрению в ткань растения-хозяина патогенов листовой поверхности, не дает развиваться инфекционному процессу. Растения опрыскивали суспензией препарата в концентрации 5×10^5 – 5×10^7 спор/мл с расходом рабочей жидкости 700–2000 л/га. Для лучшей фиксации *T. harzianum* на листьях добавляли КМЦ. После высадки рассады на постоянное место ее обрабатывали трехкратно: 1 — в фазу 7–8 настоящих листьев, 2 и 3 — через каждые 10–12 суток. В результате резко снижалась пораженность огурца аскохитозом, серой и белой гнилями, бурой пятнистостью, задерживалось развитие таких заболеваний, как вертициллезное увядание, альтернариоз и кладоспориоз. Кроме того, разработан и предложен производству способ защиты огурца и томата от стеблевых гнилей с использованием пасты на основе *T. harzianum*. Совместное использование этого препарата с бактериальными обеспечивало подавление развития возбудителей настоящей и ложной мучнистой росы огурца. Н. Н. Гринько (2001, 2004) разработаны две формы препарата на основе *T. harzianum* ВКМ F-2477D: спорово-мицелиальный порошкообразный и зерновой препараты с остатками питательной среды. Препарат в форме порошка целесообразно интродуцировать в филлоплану и на семена овощных культур; зерновой — в ризосферу.

В Госкаталог 2016 г. вошли следующие биопрепараты на основе *T. harzianum*, способные защищать растения как от корневых гнилей, так и от листостебельных инфекций.

Глиокладин. Препарат на основе *T. harzianum*, штамм 18 ВИЗР. Выпускается в четырех препаративных формах — **СП** и **СК** (титр 10^{10} КОЕ/г), **Ж** (титр 10^9 КОЕ/мл) и **ТАБ** с титром 10^9 КОЕ/г. Рекомендуется использовать **Глиокладин**, **Ж** на пшенице против корневых гнилей и септориоза, на ячмене против корневых гнилей и сетчатого гельминтоспориоза путем предпосевной обработки семян и последующего опрыскивания в период вегетации, а также против серой гнили земляники опрыскиванием растений в фазы цветения и созревания ягод. Глиокладин в других препаративных формах используют в защищенном грунте против корневых гнилей огурца и томата путем обработки почвы суспензией препарата.

Трихоцин, СП. Препарат на основе *T. harzianum*, штамм Г 30 ВИЗР, титр 10^{10} КОЕ/г. Рекомендуется использовать **Трихоцин, СП** на зерновых культурах против корневых гнилей и листостебельных инфекций при предпосевной обработке семян с последующим опрыскиванием в период вегетации; на картофеле против ризоктониоза, альтернариоза и фитофтороза путем предпосадочной обработки клубней с последующим опрыскиванием в период вегетации, а также на кормовых, плодовых, цветочных и овощных культурах открытого грунта, используя как предпосадочную обработку семян, так и пролив почвы при посадке с последующим опрыскиванием растений.

Стернифаг, СП. Основа биопрепарата — *T. harzianum*, штамм ВКМ F-4099D, титр 10^{10} КОЕ/г. Предназначен для использования на пшенице, кукурузе, сое, подсолнечнике и томатах открытого грунта против корневых гнилей и некоторых листостебельных инфекций, а также картофеля против альтернариоза и ризоктониоза. Способ применения заключается в обработке почвы и растительных остатков после уборки предшествующей культуры суспензией препарата, что определяется особенностью штамма, ускоряющего разложение в почве растительных остатков. Это приводит к уничтожению болезнетворных микроорганизмов, которые находятся в растительных остатках и в почве.

В Красноярском государственном университете был разработан препарат **Триходермин-С** на основе смеси двух штаммов: *T. harzianum* и *T. asperellum* (Громовых, 2002), представляющий порошок чистых спор без примеси мицелия с титром 6×10^{10} в 1 г препарата. Предпосевную обработку семян пшеницы и ячменя в Красноярском крае проводили в норме расхода 2 кг/т. При этом применение Триходермина-С снизило общую инфицированность растений ячменя в различные фазы вегетации, вызываемую грибом *Bipolaris so-*

rokiniana — на 42–64%, а вызываемую фузариозами — на 62–77%. Аналогично, число пораженных растений пшеницы уменьшилось на 45–64% от гельминтоспориоза и на 41–70% от фузариоза.

На основе *T. asperellum* (штамм № 16) предложен микофунгицид **Микол**. Микол снижал заболеваемость ячменя гельминтоспориозом, льна — фузариозным увяданием, ржавчиной и бактериозами. На землянике наблюдали снижение заболеваемости мучнистой росой, белой пятнистостью листьев и серой гнилью (Коломбет, 2006).

Специализированный препарат против белой гнили подсолнечника на основе пенициллов — **Вермикулен** разработан во Всероссийском НИИ масличных культур (ВНИИМК).

Вермикулен, ПС — на основе живых культур гриба-антагониста *Penicillium vermiculatum* Dangeard, штамм РК-С с титром не менее 5 млрд спор в 1 г. Разработан во Всероссийском НИИ масличных культур (ВНИИМК).

Рекомендован на подсолнечнике для обработки семян с увлажнением и прилипателями (2 кг/т) против белой гнили, а также против оидиума на винограде. По данным ВНИИ масличных культур испытания препарата против возбудителей белой гнили подсолнечника в Краснодарском и Ставропольском краях, Ростовской, Воронежской, Волгоградской и Белгородской областях выявили эффективность от 63 до 98% (Маслиенко, 2005). Препарат показал также достаточную эффективность при использовании для защиты винограда от оидиума на юге России (Юрченко, 2012). Кроме того, в 2004–2006 гг. проведены успешные испытания Вермикулена против ризиктониоза картофеля при предпосадочной обработке клубней в условиях лесостепи Приобья (Томилова и др., 2006).

Предложен также грибной биопрепарат **Хетомин** на основе *Chaetomium olivaceum*, штамм ХК-1-4, который был успешно испытан против болезней зерновых, подсолнечника, плодовых в европейской части России (Маслиенко, 2009). В условиях Западной Сибири использование Хетомина для обработки посадочного материала и вегетирующих растений картофеля обеспечило снижение развития ризиктониоза картофеля и увеличение урожайности в среднем на 20%. Кроме того, выявлена способность Хетомина снижать поражение побегов малины пурпуровой пятнистостью в два и более раз, что способствовало сохранению урожая этой культуры (Томилова и др., 2007).

7.2. Биопрепараты на основе гиперпаразитов

Ампеломицин. Первоначально препарат представлял собой биомассу, состоящую из субстрата (отходы ячменя), заселенного мицелием, спорами и пикнидами гиперпаразита *Ampelomyces quisqualis* Ces ex Schlecht. Препарат предназначен для защиты тепличного огурца и яблони от настоящей мучнистой росы. Биопрепарат применяется в виде водной суспензии, титр которой составляет 2×10^6 спор в 1 мл. Приготовленную суспензию используют немедленно. Наиболее высокая эффективность Ампеломицина отмечена при температуре 24–26°C и относительной влажности воздуха не ниже 85%. Обязательным условием эффективности биопрепарата является опрыскивание при обнаружении возбудителя на поверхности растений.

Позднее выделены и описаны четыре вида *Ampelomyces*: *A. podosphaera* Puz., *A. artrocladiella* Puz., *A. gramineae* Puz., *A. venturina* Puz. Для контроля мучнистой росы огурца отселектирован штамм А-1/02, яблони — А-2/01, винограда — А-3/01, как наиболее агрессивные по отношению к виду фитопатогена-хозяина. Разработаны и экспериментально оценены три технологии производства биопрепарата: поверхностным способом на жидкой среде, на стерильных отходах зерна и глубинного культивирования в ферментерах, из которых наиболее совершенная третья технология обеспечивает получение Ампеломицина с улучшенной споросодержащей препаративной формой (паста) в течение короткого производственного цикла (2–3 дня). Введение в эту пасту микробного полисахарида эскафан улучшает адгезивность препарата, повышает жизнеспособность спор. Применение биопрепарата для контроля мучнистой росы овощных культур и оидиума винограда обеспечивает биологическую эффективность на уровне 68–95% (Пузанова, 2003).

Кониотирий. Биопрепарат состоит из конидий и пикнид гриба *Coniothyrium minitans* Campb. Его вносят в почву в виде водной суспензии или сухого порошка, применяют также для дражжирования семян. Подавляет развитие белой гнили подсолнечника, моркови, огурца, томата.

Препараты на основе этих гиперпаразитов используются значительно меньше, чем другие грибные препараты. Однако следует иметь в виду, что гиперпаразитизм свойственен многим штаммам грибов *Trichoderma* — основы ряда описанных выше биопрепаратов.

7.3. Вирусные препараты против болезней растений

Вирусные препараты для защиты растений от болезней немногочисленны. Это препараты разного механизма действия: 1) **вакцины** на основе ослабленных штаммов вирусов мозаики томатов и вируса зеленой крапчатой мозаики огурца; 2) препараты на основе **вирусов-бактериофагов**. Ослабленные штаммы патогенов выделяют из природы или получают путем экспериментального мутагенеза.

В России используют для защиты растений два вакцинных штамма: ВТМ V-69 (штамм вируса табачной мозаики) и ВИРОГ-43 (штамм вируса зеленой крапчатой мозаики огурца — ВЗКМО). Создание вакцин включало: выделение биологически чистого вакцинного штамма, обладающего высокой генетической стабильностью, длительным вакцинирующим эффектом; разработку технологии получения препарата в оптимальных количествах; разработку способов сохранения и использования вакцины (Пухальский и др., 2007).

Штамм ВТМ V-69 является естественным штаммом ВТМ, который был отселектирован из популяции природных штаммов ВТМ. Вакцинация растений томата штаммом V-69 при опрыскивании сеянцев (проростков) является надежной перекрестной защитой от патогенных штаммов ВТМ, а также от некоторых других групп вирусов. Эффект вакцинации основан на интерференции вирусов, проявляющийся в том, что размножение первоначально введенного вируса служит препятствием для размножения патогенного штамма, проникшего в растение позже.

Вакцина ВИРОГ-43М предназначена для защиты культуры огурца от ВЗКМО. Штамм ВИРОГ-43М получен воздействием азотной кислотой на препарат патогенного штамма ВЗКМО и дальнейшей селекцией слабопатогенных и бессимптомных изолятов вируса на растениях огурца. Генетическая стабильность этого штамма превышала показатель 98% при высоком вакцинирующем эффекте и способности к интерференции с патогенными штаммами ВЗКМО (Пухальский, 2007). Вакцинация проводится однократно, расход препарата при обработке рассады — 15 л/га. Вакцинированные растения приобретают иммунитет к сильнопатогенным родственным штаммам через 7–8 дней после введения вакцины. Иммунитет сохраняется в течение нескольких месяцев, практически в течение всего периода выращивания овощных культур. Штамм ВИРОГ-43М накапливается в листьях огурца в меньшей концентрации, чем патогенный ВЗКМО.

Ученые Института общей генетики РАН считают, что раннее заражение растений вакцинными штаммами направлено на предотвращение размножения родственных патогенных штаммов, вследствие чего удается избежать вирусных эпифитотий и значительной потери урожая.

Дополнительное преимущество вакцинации в том, что развивающийся у обработанных растений индуцированный неспецифический иммунитет в некоторых случаях способен сдерживать грибные инфекции.

Пентафаг, Ж. Первый вирусный препарат против болезней растений разработан в бывшем СССР на основе комплекса пяти гиперпаразитов — бактериофагов фитопатогена *Pseudomonas syringae*. Пентафаг обладал профилактическим и лечебным действием против широкого спектра бактериозов плодовых и овощных культур. Правильное применение препарата приводило к почти полному подавлению бактериального рака плодовых, дырчатой пятнистости косточковых, угловатой пятнистости огурцов. Автор препарата — белорусский ученый А. Ф. Былинский.

Позднее в Беларуси разработан препарат **Мультифаг** на основе консорциума бактериофагов фитопатогенных бактерий *Pseudomonas syringae*, *P. fluorescens* и *P. putida* с титром 10^{11} БОЕ/мл для подавления угловатой пятнистости огурца (Пилипчук и др., 2013, 2015). Подбран состав, состоящий из 6 штаммов бактериофагов, выделенных из растений с признаками бактериального поражения, и коллекционных бактериофагов, отселектированных по признаку литической активности. Показано, что консорциум бактериофагов, на основе которого создан биопрепарат Мультифаг, содержит физиологически активные бактериофаги, способные лизировать клетки фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas*, в частности бактерии *P. syringae*, *P. fluorescens* и *P. putida*. Бактериофаги, входящие в консорциум, являются непатогенными и нетоксигенными. В Институте микробиологии НАН Беларуси оптимизированы условия культивирования бактерий-хозяина *P. fluorescens* БИМ В-582 и консорциума бактериофагов, составляющих основу биопрепарата Мультифаг. Показано, что наибольший титр бактериофагов обеспечивается при выращивании культуры при скорости вращения мешалки 70 об/мин, уровне аэрации 1,0 л/л среды в минуту и температуре 27°C. Наиболее эффективным способом хранения препарата, на основе консорциума бактериофагов, является криоконсервация при температуре –70°C с использованием 10% глицерола в качестве протектора. Срок хранения бактериофагов

при использовании данного метода составляет около 2 лет. Для защиты от угловатой пятнистости листьев огурца трёхкратная обработка растений 2%-ным водным раствором препарата Мультифаг снижает развитие болезни на 48–51% и позволяет дополнительно получить от 12 до 16% экологически безопасной овощной продукции. Профилактическое опрыскивание растений огурца в фазу начала цветения повышает эффективность вирусного препарата Мультифаг при последующих обработках.

В Узбекистане разработан биопрепарат на основе бактериофагов, лизирующих бактерию *Xanthomonas malvacearum*, возбудителя гоммоза хлопчатника (Камилова, 2007). Вирусный препарат на основе бактериофагов против бактериального ожога плодовых (возбудитель *Erwinia amylovora* (Burrill) Winslow et al.) создан в Молдове (Самойлова, 2016).

Препараты на основе бактериофагов обладают рядом преимуществ. Являясь природными компонентами биосферы, фаги могут быть легко выделены из бактерий, находящихся в почве, воде, растениях. Фаги реплицируются только в присутствии бактерии-хозяина и быстро деградируют в его отсутствии. Они нетоксичны для клеток эукариотов. Препараты на их основе достаточно просты в получении, ими можно обрабатывать зараженные семена, больные растения, почву, на которой выращиваются растения, добавлять в оросительную воду.

8. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

К сорным растениям относят виды, вступающие в конкуренцию с возделываемыми сельскохозяйственными и другими культурными растениями, многочисленные водные растения, стремительное распространение которых нарушает водный режим рек, озер, каналов и водохранилищ. Большая группа сорных растений засоряет пастбища, делая невозможным использование их для выпаса скота. Многими сорняками зарастают полотна дорог, обочины и кюветы, что затрудняет нормальную эксплуатацию автомобильных и железнодорожных путей. Наконец, статус сорных имеют ядовитые растения или обладающие аллергенными свойствами, угрожающие здоровью и жизни человека и полезных животных. Иными словами, сорняк — это растение, произрастающее в неуютном человеку месте. В других условиях те же сорняки могут сопутствовать полезным растениям или сами могут быть полезными.

Во всех странах мира сорные растения наносят огромный ущерб. Они иссушают и обедняют почву, заглушают посевы, затрудняют механизированную уборку урожая, увеличивают затраты на возделывание, уборку, хранение и переработку продукции. Сорняки могут быть переносчиками болезней культурных растений, резерватом вредителей. Среди них можно выделить адвентивные виды, т. е. занесенные в местность, где они особенно вредоносны, из других ботанико-географических областей. Заносы сорняков с континента на континент, из страны в страну происходили издавна. Как правило, попав в новый регион, где отсутствуют их естественные враги, а экологические условия благоприятны для роста и развития, эти виды начинают быстро распространяться и завоевывать новые пространства (Ижевский, 1985). Против таких видов сорняков может быть полезна интродукция фитофагов (естественных врагов) с родины сорного растения (первая стратегия биологической защиты).

Издавна человек боролся с сорняками. Наиболее распространенный метод борьбы с ними — агротехнический, заключающийся в физическом истреблении сорных растений путем прополки, культивации, боронования почвы. Этот метод применяют в наибольших масштабах. Однако интенсификация сельскохозяйственного производства требует более совершенных и быстродействующих приемов искоренения сорняков. В настоящее время широко применяют химический метод, создан большой набор гербицидов. Тем не менее, меха-

нические и химические средства не всегда эффективны или рентабельны в борьбе с сорняками, а в некоторых случаях они вообще не могут быть использованы (например, в борьбе с водными сорняками, на пастбищах, в парках и лесных насаждениях).

В подобных ситуациях эффективным может оказаться *биологический метод*. Суть его заключается в использовании естественных врагов сорных растений: животных — фитофагов и возбудителей болезней. У каждого растения есть свои враги, которые в различной степени повреждают его, замедляют темпы размножения и распространения и даже полностью губят. Задача заключается в том, чтобы найти наиболее эффективные биологические средства и направленно применить их против конкретного вида растений или группы видов.

Цель биологической защиты культурных растений от сорных — не полное искоренение их, а снижение засорения до уровня, при котором потери экономически неощутимы.

8.1. Гербифаги

Классический биологический метод для защиты от сорняков стали применять в начале XX в. Первой страной, где подобные программы получили широкое распространение, стала Австралия. Представляет интерес история подавления на этом континенте опунций (кактусов) с помощью **кактусовой огневки** *Cactoblastis cactorum* **Berg. (сем. Phycitidae)**. Обыкновенная опунция родом из Южной Америки и была завезена в Австралию в XIX в. как декоративное растение. Ее стали высаживать в качестве зеленой изгороди вдоль загонов для крупного рогатого скота. Но, поскольку естественных врагов у опунции в Австралии не было, она быстро заполонила обширные участки пастбищных земель. Пришлось специально завозить из Аргентины кактусовую огневку. В 1925 г. бабочек выпустили в заросли кактусов. Гусеницы-огневки питаются сочной мякотью этих растений, поэтому кактусы стали постепенно сохнуть и погибать. К 1929 г. ситуация в основном была взята под контроль, было восстановлено 24 млн га пастбищ.

По мере накопления опыта биологический метод стали широко применять и в других странах — Индии, Канаде, Новой Зеландии, США и ряде африканских стран. К настоящему времени за рубежом накоплен достаточно большой опыт биологической регуляции численности сорняков. В нашей стране также есть примеры успешного применения гербифагов. Так, для подавления заразики использовали **муху-фитомизу** *Phytomyza orobanchia* (сем. **Agromyzidae**), личинки

которой питаются завязями и незрелыми семенами этого сорняка. В природных биоценозах численность фитомизы невелика, поэтому разработана методика накопления мух в естественных условиях и применения их на полях. Предпринимаются попытки изучения видового состава фитофагов различных видов сорных растений, проводится оценка их эффективности в природных условиях. Однако в силу ряда причин биологический метод защиты от сорной растительности не получил в нашей стране широкого применения. В первую очередь разработка биологического метода и его практическое осуществление требует значительных материальных затрат и времени. Подобные программы разрабатывают, как правило, государственные учреждения, поскольку работа в данном направлении требует привлечения многих специалистов, кроме того, высока ответственность за конечный результат, поскольку необходима высокая селективность биоагента.

Любая программа биологической защиты от сорняков включает несколько этапов.

Этап 1. Выбор сорняка в качестве объекта биологической защиты.

На данном этапе осуществляют выбор и всестороннее изучение сорняка (его таксономическое положение, вредоносность, происхождение, распространение, биологию, экологию, физиологию). При выборе объекта-мишени необходимо помнить, что биологический метод защиты пригоден не для всех сорных растений. В первую очередь нужно учитывать возможность перехода фитофага, предназначенного для подавления сорняка, на питание полезными растениями. Близость многих сорняков к культурным растениям осложняет выбор их фитофага. Чем теснее связан сорняк с растениями, представляющими экологическую и экономическую ценность в систематическом отношении, тем труднее найти его специфических врагов.

По этой причине практически невозможно с помощью биологического метода справиться с лапчатками на территории США. Эти растения слишком близки в систематическом отношении к землянике, поэтому несмотря на существование эффективных фитофагов, питающихся различными органами лапчатки, большинство насекомых, встречающихся на этом сорняке, опасно и для земляники. Считается, что использование биологического метода против сорных растений семейства мятликовых вряд ли вообще когда-либо станет возможным из-за тесной их связи с культурными злаками (Ижевский, 1985).

При выборе сорняка как объекта подавления необходимо учитывать не только собственные, но и второстепенные интересы сосед-

них областей (территорий) и даже государств, непосредственные или косвенные последствия для других растений, животных, почвы и др. В одном месте растение может быть нежелательным, в другом — очень ценным. Так, например, василек подсолнечный *Centaurea solstitialis* L. засоряет пастбища и посевы культурных злаков в Калифорнии, но с другой стороны — он очень полезен для пчеловодства как медонос, обеспечивая работу пчел при опылении плодовых и орехоплодных культур.

Злостный сорняк зверобой продырявленный *Hypericum perforatum* L. распространен во многих странах умеренного климата (Австралия, США, Канада и др.). Кроме того, он вызывает раздражение слизистой оболочки рта при поедании его сельскохозяйственными животными, в результате чего ухудшается их аппетит и снижается продуктивность. Однако во многих районах России это растение считают очень ценным и даже специально выращивают в хозяйствах как лекарственное растение.

Разрешение возникающих противоречий — трудная задача, и решать ее необходимо специальным группам или комиссиям, которые будут учитывать интересы разных сторон. Некоторые программы биологического подавления сорняков настолько широкомасштабны, что их реализация требует учета интересов сопредельных государств, т. е. они становятся интернациональными.

Этап 2. Выявление и изучение фитофагов сорного растения и выбор наиболее перспективных.

На этом этапе изучают видовой состав насекомых, клещей и других потенциальных агентов биоконтроля, питающихся данным видом сорняка. После выбора одного (или нескольких) перспективных фитофагов приступают к их подробному изучению. В первую очередь определяют *пищевую специализацию* фитофага. При этом выявляют растения, которые не могут им повреждаться. Проверка специфичности — наиболее трудоемкий этап в программах интродукции полезных организмов. Он требует специальных условий: полевых участков, теплиц и значительных затрат времени и средств. Результаты проверки нередко вынуждают отказаться от дальнейших работ с фитофагом, поскольку выясняется, что он потенциально опасен для культурных или полезных растений. Таким образом, если окажется, что помимо вида-мишени фитофаг повреждает другие растения, то его исключают из дальнейших исследований. Предпочтение обычно отдают монофагам или тем гербифагам, которые обладают ограниченным кругом кормовых растений.

Далее непосредственно исследуют жизненный цикл фитофага, его фенологию, число поколений, место откладки яиц, число личиночных возрастов, факторы смертности, экологию и другие особенности вида. При этом особое внимание уделяют биологическим факторам смертности, способным повлиять на обоснование и рост популяции в районах выпуска.

Важный момент при изучении фитофага — определение характера воздействия организма на сорное растение. В данном случае изучают особенности питания фитофага, степень повреждения растения или его отдельных органов. Естественные враги обычно уничтожают сорняки, повреждая жизненно важные части растения. Насекомые, повреждающие семена или цветки (генеративные органы), могут оказаться очень эффективными в борьбе с однолетними сорняками, поскольку предотвращают их распространение и самообновление. Однако эти же виды даже при очень высокой степени заражения семян многолетних корнеотпрысковых сорняков, могут оказаться практически бесполезными, поскольку такие сорные растения успешно размножаются вегетативным путем. В биологическом контроле многолетних корнеотпрысковых сорняков наиболее эффективен комплекс фитофагов, одни из которых повреждают генеративные органы, препятствуя тем самым распространению семенами, другие — корни и стебли, вызывая гибель растения.

Гибель сорного растения в процессе питания фитофагом зависит от степени повреждения того или иного органа и от числа напавших на него насекомых. Растение может быть лишь незначительно повреждено при нападении на него большого числа насекомых (в частности, листогрызущих), но и может погибнуть от нападения одного единственного насекомого (повреждающего, например, корень или стебель). Тем не менее, фитофаги, даже незначительно повредив сорное растение, угнетают его и резко снижают конкурентоспособность. Этого часто оказывается достаточно для вытеснения сорняка другими местными сорными видами растений (на лугах и пастбищах) или подавления культурными (на посевах). Ослабленные изреженные популяции сорняков уже не представляют большой угрозы и служат резерватами для обосновавшегося гербифага.

В ходе биологического подавления сорняков необходимо учитывать как прямое, так и косвенное влияние фитофага на растение. Сорняк может погибнуть сразу же или в течение следующего сезона этого же года в результате нарушения его жизнедеятельности в критический более поздний период. Так, например, в Калифорнии зверо-

бой продырявленный, первичные корни которого повреждаются златкой (*Agrylus hyperice* Greutz), погибает не в то время, когда насекомое питается на нем, а в течение последующего длительного зашлывшего лета.

Фитофаг может также косвенно вызвать гибель растения-хозяина, создавая благоприятные условия для его заражения патогенными организмами или лишая его превосходства в конкурентной борьбе (ослабление сорняка).

Этап 3. Сбор, интродукция, карантинная очистка и выпуск гербифагов в станции, засоренные сорняком.

После тщательного изучения сорняка и подбора эффективного гербифага переходят к подготовке (разведению в лабораторных условиях или перевозке из другой местности) и выпуску в природные условия. Для этого используют разные способы — внутриареальное переселение, метод сезонной колонизации или разрабатывают мероприятия для лучшего развития местных видов фитофагов. Естественный враг сорняка, завозимый из другой области, страны, континента, должен пройти карантинный досмотр, очистку, чтобы предотвратить случайный завоз других растительоядных насекомых и возбудителей болезней.

Этап 4. Контроль и учет эффективности гербифагов.

Следует отметить, что не все растительноядные виды членистоногих, интродуцированные в новые районы, обосновываются в природных станциях после выпусков в них. Эффективность местных видов гербифагов также часто ограничивается различными абиотическими и биотическими факторами. Массовую гибель выпущенных гербифагов могут вызвать обработки пестицидами, неблагоприятные погодные условия и т. д. Однако наиболее часто численность таких фитофагов сдерживают местные энтомофаги: паразиты и хищники, а также энтомопатогенные микроорганизмы.

Все эти факторы необходимо учитывать в ходе биологической защиты от сорняков.

Эффективность гербифага означает его способность в естественных условиях достигать численности, достаточной для ожидаемого снижения засоренности биоценоза сорняком. Оценка эффективности биологического метода защиты от сорной растительности требует разработки точных приемов и способов учета потерь сельскохозяйственной продукции или иного ущерба, причиняемого сорняком, т. е. необходима экономическая оценка результатов проведенного защитного мероприятия.

Нужно отметить, что ни один метод подавления сорняков не может сравниться с биологическим по эффективности и длительности действия. При успешном обосновании специализированных гербифагов в стациях, засоренных сорняком, практически полностью отпадает необходимость проведения каких-либо дополнительных мероприятий по борьбе с ним. При осуществлении программ биологической защиты затраты требуются лишь на этапах поиска, его изучения и выпуска (Ижевский, 1985).

Многие исследователи считают эффективным правильное использование местных видов фитофагов сорных растений. Для этого необходимо создавать для них благоприятные условия, способствующие их сохранению, развитию и размножению.

Необходимо учитывать также неоднозначность наличия сорняков в агроценозах. Сорняки не всегда оказываются абсолютно нежелательными элементами агроценоза. Например, они играют положительную роль как резерваты хищников и паразитов вредителей сельскохозяйственных культур; на таких растениях питаются альтернативные жертвы и хозяева этих энтомофагов. Так, сорняки (особенно цветущие) привлекают на поля паразитических насекомых, в частности трихограмму. Таким образом, мероприятия, направленные на полное истребление сорняков, могут нанести большой ущерб полезной фауне.

Биологический метод, направленный не на полное уничтожение сорняков, а лишь на сокращение популяции и снижения вредоносности, наиболее способствует сохранению полезной фауны. Учет взаимоотношений сорняков с представителями полезной и вредной фауны — необходимый элемент интегрированных систем защиты растений (Ижевский, 1985).

Виды членистоногих, эффективные для контроля численности некоторых сорняков за рубежом и в нашей стране. Высокоэффективным биоагентом признан интродуцированный из Франции в Канаду долгоносик *Rhinocyllus conicus*, повреждающий семена чертополоха. В течение 13 лет после выпуска гербифага плотность чертополоха на больших площадях была в 500 раз ниже его первоначальной численности.

Среди чешуекрылых насекомых перспективной для использования в биологической защите американские специалисты признали моль *Noctuella floralis*, которая питается корневищами выюнка полевого.

Английские специалисты установили возможность использования долгоносика *Smicronyx umbrinus* в борьбе с сорняком стригой (*Striga hermouthica*), паразитирующим на зерновых культурах. Повреждая сорняк, долгоносик уменьшает урожай семян на 95% и таким образом снижает на 50% плотность обитания стриги на растениях зерновых культур.

В Канаде проведена разработка биологического метода подавления многолетнего осота — злостного сорняка, занесенного в страну из Европы и Азии. Против осота методом сезонной колонизации применяли галловую муху *Cystiphora sonchi*, которая успешно акклиматизировалась в нескольких провинциях и играет важную роль в снижении плотности осота (Хлопцева, 1996).

Учеными Казахстана описаны фитофаги горчака ползучего (многолетний корнеотпрысковый сорняк семейства сложноцветных). Перспективным агентом признана горчачовая корневая бабочка (*Stenodes nomadana* Ersch.). Бабочки откладывают яйца на стебель горчака ползучего вблизи корневой шейки. Вышедшие из яиц гусеницы вгрызаются в стебель, после чего перемещаются в корень, минируя его. Уже в середине мая гусеницы образуют мины длиной до 3 см, почти полностью заполненные экскрементами и трухой. В начале июля гусеницы глубоко проникают в корень, и горчак, поврежденный ими, засыхает. После гибели растения гусеницы, вероятно, еще некоторое время питаются влажным корнем, затем окукливаются в войлочном чехле непосредственно в погибшем корне. Горчачовая бабочка развивается в одном поколении. Значение бабочки велико, так как происходит полная гибель растения. Однако этот вид недостаточно изучен, поэтому необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

В южных регионах России карантинный сорняк амброзия полыннолистная наносит большой ущерб не только агроценозам, но и здоровью людей, вызывая опасные аллергические заболевания. В результате искусственной колонизации (1968–1984 гг.) на территории Краснодарского края акклиматизированы два вида фитофагов амброзии североамериканского происхождения: амброзиевая совка (*Tarachidia candefacta*) и полосатый листоед (*Zigogramma saturalis*). Как показали наблюдения, совка способна наносить значительный урон сорняку, однако численность фитофага в местах расселения обычно незначительна, что связано с деятельностью энтомофагов и неблагоприятными для него климатическими условиями. Гораздо шире распространился на территории края другой фитофаг — поло-

сатый листоед. Выявлены участки, на которых высокая численность жука (до 400 имаго на 1 м²) обеспечивала полное уничтожение сорняка. Жук развивается в условиях края в двух поколениях, наиболее эффективное — первое поколение, развивающееся на растениях, находящихся в фазе 4–8 листьев. В конце XX — начале XXI вв. в отдельных районах края листоед стал постоянно действующим биоценотическим фактором, сдерживающим развитие амброзии (Угрюмов и др., 1996, Оськин, 2002). Однако в дальнейших наблюдениях за этим фитофагом, проведенных в Ставропольском крае, было выявлено 24 местных вида членистоногих, способных в естественных условиях переходить на питание полосатым листоедом. Гербифага на стадиях яйца и личинок уничтожают златоглазки, божьи коровки, хищные клопы и др. Кроме того, гибель листоеда вызывают энтомофторовые грибы и боверия, энтомопатогенные нематоды. В 2008 г. при обследовании зарослей амброзии, был обнаружен хищный клоп *Perillus bioculatus* F., интродуцированный в 60–70-х гг. прошлого века из Северной Америки в качестве биологического агента для подавления колорадского жука, итоги акклиматизации которого были признаны неудачными. Численность личинок хищного клопа достигала 30 особей на м² и они активно уничтожали личинок и имаго гербифага (Есипенко, 2013; Агасьева и др., 2016)). Таким образом, численность интродуцированных гербифагов могут снижать местные виды хищников и паразитов, что необходимо учитывать в программах по биологическому контролю сорняков.

Большой интерес в качестве агентов биологической защиты от астровых сорняков представляют мухи-пестрокрылки (сем. Tephritidae). Личинки их развиваются в соцветиях, стеблях и корнях сорных растений, образуют галлы на листьях и побегах. Мухи-пестрокрылки — мелкие и средних размеров двукрылые насекомые с разнообразной окраской тела. Крылья у них с пестрым рисунком, образованным темно-бурыми поперечными полосками или состоящим из темных пятен. Именно из-за наличия на крыльях оригинального рисунка семейство и получило свое название — пестрокрылки. В результате развития личинок мух в соцветиях астровых сорных растений значительно снижается их продуктивность. Это приводит к тому, что культурное растение заглушает сорняк и вызывает его гибель. По данным Б. Г. Шуровенкова (1983 г.), фитофаги уничтожают 35–85% урожая семян осота желтого. В результате затраты на защиту от сорняка снижаются в 1,5–4 раза. В условиях Татарии муха урофора изменчивая (*Urophora variabilis* Lu.) повреждает до 96% соцветий бодя-

ка шелковистого. Это растение произрастает на пастбищах, но встречается в ограниченном количестве. Если убрать или ослабить влияние мух на растение путем сокращения их численности, то на следующий год на этом участке засоренность данным видом сорняка увеличится в 3–4 раза.

Личинки некоторых видов мух-пестрокрылок повреждают листья и стебли растения. При этом наблюдается угнетение растения и резко снижается его жизнеспособность. Так, вследствие развития на стеблях бодяка полевого галлов, образованных личинками урофоры чертополоховой *Urophora cardui* L., биомасса корней сорняка сокращается на 65–78%, а листьев — на 47–58%. Такие растения развиваются в 2–3 раза хуже, чем здоровые, не образуют генеративных органов. Они не способны противостоять влиянию на них культурных растений и в посевах зерновых, как правило, погибают. В Казахстане отмечен вид урофора казахстанская *Urophora kasachstanica*. Этот галлообразователь повреждает до 80–85% корзинок горчака.

В Западной Сибири по программе обмена гербифагами для биологической защиты от сорняков в 1966–1967 гг. проводили исследования по выявлению насекомых, питающихся на сорных астровых. Цель изучения местных фитофагов — выявление возможности интродукции перспективных видов в Канаду. Одновременно была предпринята попытка выяснить влияние фитофагов на сорные астровые в Сибири.

В результате проведенной работы было выявлено большое разнообразие видов, повреждающих генеративные и вегетативные органы сорняков этого семейства. Например, из насекомых, питающихся листьями бодяка щетинистого, наиболее распространенной оказалась осотовая щитоноска (*Cassida rubiginosa* Mull.). В отдельные годы она размножается на бодяке в значительном количестве и заметно угнетает его, в некоторых очагах скопления сорняка наблюдалась полная гибель надземной части растений от повреждения щитоноской.

Наибольшее значение для снижения семенной продуктивности астровых имеют представители двух семейств: Curculionidae (отр. Coleoptera) и Tephritidae (отр. Diptera). В результате питания личинок долгоносиков и мух-пестрокрылок наблюдалось полное уничтожение семян в соцветиях бодяка и других астровых.

Таким образом, использование гербифагов для защиты культурных растений от сорняков — не только экологически безопасный прием, но и экономически выгодный. Значительные затраты необходимы на первых этапах работы с гербифагами, однако при успешной

акклиматизации наблюдается долговременный эффект, в результате чего затраты окупаются. И, наконец, в отдельных случаях (сорняки в водоемах, в парках) биологический метод может быть единственно возможным для уничтожения сорняков.

8.2. Грибные препараты против сорняков (микогербициды)

Одно из направлений биологической защиты от сорняков — использование фитопатогенных грибов в качестве микогербицидов. К ним предъявляют определенные требования: они должны быть генетически стабильны, высокоспецифичны, легко и быстро размножаться, обладать высокой спорулирующей способностью и коротким инкубационным периодом, стабильно обеспечивать заражение и перезаражение сорняков в широком диапазоне условий внешней среды.

За рубежом накоплен достаточный опыт использования микогербицидов против различных сорняков, создан ряд биопрепаратов, которые используют согласно второй и третьей стратегии биозащиты. В нашей стране это направление находится на уровне научных разработок.

Эффективность использования микогербицидов может быть очень высокой. Так, в Австралии в борьбе с хондриллой (*Chondrilla juncea*) высокую эффективность показал возбудитель ржавчины *Puccinia chondrillina* But. et Syd., интродуцированный из Италии. В первый же год применения этого патогена он дал за 7 месяцев 12 генераций и распространился на площади 320 км², а годовой доход от его применения составил 18 млн долларов.

Известно много видов ржавчинных грибов, высоковирулентных в отношении разных видов сорняков. Например, *P. acroptili* Syd., *P. jaceae* Otth. поражают пырей ползучий, *P. carduorum* — чертополох Термера, *P. expansa* — крестовик альпийский и др. Пораженный ржавчинным грибом сорняк, даже продолжая вегетировать, из-за снижения конкурентоспособности практически не оказывает вредного действия на культурные растения.

Приведем несколько примеров микогербицидов.

Коллего. Биопрепарат производства США. Смачивающийся порошок, содержащий 15% жизнеспособных спор гриба *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. и 85% наполнителя. Используется против однолетнего сорняка — горца вьюнкового. Эффективность достигает 95%.

Девин. Биопрепарат производства фирмы Аббот (США). Содержит споры гриба *Phytophthora palmivora* Butl. Гриб поражает стебли и корни сорняка моррени, паразитирующего под цитрусовы-

ми деревьями. Препарат вносят в почву, действие сохраняется в течение двух лет. Через 2 нед. после применения дежина погибает около 60% морщинки, к концу вегетации — более 90%.

Лубао (Китай) и Биомал (США). Микогербициды на основе *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. используют на посевах сои и других культур против повилики. Эффективность в среднем составляет 85%.

В России *C. gloeosporioides* рекомендован для использования в биологическом контроле сорных растений из рода *Salsola* (Коломиец и др., 2013).

Биалофос. Японский биопрепарат на основе метаболитов актиномицета *Streptomyces hygroscopicus*. Прошел испытания в России. Его применяют против амброзии полыннолистной в фазе наличия у сорняка 6–8 листьев. При использовании препарата в дозе 0,25–0,5 кг д.в./га наблюдается 55–78%-ная гибель сорняка, в дозе — 1–1,5 кг д.в./га — полное уничтожение (Хлопцева, 1996).

Против бодяка полевого в Канаде успешно испытан биогербицид на основе гриба-патогена *Alternaria cirsinaxia* (Bailey Karen, 2004).

В Швейцарии создан эффективный биогербицид на основе патогенного гриба *Stagonospora convovulus* LA-39, надежно подавляющего растения вьюнка полевого (Boss et al., 2007).

Кроме непосредственного использования живых спор фитопатогенных грибов, в биогербицидах могут применяться продукты их жизнедеятельности — *метаболиты (токсины)*. Так, в Украине получены метаболиты местных штаммов *Streptomyces hygroscopicus*, которые вызывали увядание редьки дикой, оказывали сильное фитотоксическое действие на бодяк полевой и вызывали полную гибель вьюнка полевого (Баранов, Махонин, 2014).

Российскими учеными к концу 90-х гг. XX в. выявлены различные заболевания сорных растений, среди которых наиболее часто встречаются рамуляриоз, церкоспороз, септориоз, альтернариоз. Церкоспороз отмечен на бодяке полевым, мари городской, вьюнке полевым. В подавлении повилики показана перспективность возбудителя альтернариоза.

В Краснодарском крае в микофлоре амброзии полыннолистной обнаружено около 20 видов микроорганизмов родов *Alternaria*, *Botrytis*, *Fusarium*, *Puccinia* и др. При разработке биологического метода контроля численности заразики на овощных культурах были испытаны штаммы грибов *Fusarium oxysporum* f. *orobanchus*, выделен-

ные из сорняков в различных районах. Штамм, выделенный в Крыму, вызывал заболевание 48% опытных растений, а выделенный в Кировоградской области — 20%. Клонирование наиболее патогенного штамма на культуре клеток привело к получению штамма-продуцента.

В России (ВИЗР) созданы микологический гербарий и коллекция чистых культур микромицетов, поражающих сорные растения. Коллекция живых культур грибов насчитывает 1500 штаммов, 125 патогенных и сапротрофных видов микромицетов 9 родов, выделенных из пораженных органов сорных и травянистых дикорастущих растений (Бойкова, Гагкаева, 2013). Для ряда изолятов (*Septoria convulvuli*, *S. calystegiae*, *S. longispora*, *Ramularia cynarae*, *Ascochyta* spp., *Colletotrichum gloeosporioides*) оценен микогербицидный потенциал для контроля разных видов сорняков (Гасич, Берестецкий, 2002). На основании проведенных лабораторных и полевых исследований установлена возможность использования гриба *Stagonospora cirsii* J. J. Davis (анаморфная стадия гриба *Didymella* sp., Pleosporales, Ascomycota) — возбудителя пятнистости листьев с узкой специализацией, в качестве основы микогербицида для защиты от бодяка полевого (Сокорнова, 2011). Исследования в этом направлении продолжаются.

9. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ВРЕДИТЕЛЕЙ

9.1. Принцип метода

В начале XX в. было обнаружено, что высокие дозы рентгеновского облучения убивают насекомых, в то время как низкие дозы лишь уменьшают их репродуктивную способность (Runner, 1916). В 1926 г. американский ученый Мёллер продемонстрировал изменения в наследственных свойствах *Drosophila melanogaster* Meigen. под действием рентгеновских лучей. Он доказал, что при определенных дозах облучения можно добиться прекращения упорядоченного деления хромосом в яйцеклетках и сперматозоидах, тогда как остальные процессы жизнедеятельности облученных особей останутся ненарушенными (поиск партнеров и спаривание). Подобные изменения были названы *доминантными летальными мутациями*.

Возможность снижения репродуктивного потенциала популяций вредных насекомых впервые была обоснована в 1940 г. советским генетиком А. С. Серебровским. Он указал на возможность введения особей, содержащих транслокации (перестройки) хромосом, в естественные популяции с целью снижения численности вредителей. Независимо от А. С. Серебровского эти идеи были выдвинуты в те же годы Э. Книпплингом в США.

Практическое воплощение эти идеи нашли только спустя несколько лет. В 1952 г. на небольшом острове Санибэл (США), а в 1955 г. в увеличенных масштабах на острове Кюрасао осуществлена программа по подавлению численности мясной мухи *Cochliomyia hominivorax* Coquerel генетическим методом. Облученных стерильных самцов выпускали в природную популяцию насекомых. Самки природных популяций после спаривания со стерильными самцами откладывали нежизнеспособные яйца. По прошествии времени число стерильных особей по отношению к нормальным возрастало, что приводило к вымиранию популяции. Успех выполнения этой программы обусловлен удачным выбором объекта: для мясной мухи характерна низкая плотность популяции, а самки обычно спариваются только один раз.

По определению, принятому в 1964 г. Всемирной организацией здравоохранения, *генетический метод* — это использование таких способов обработки насекомых, которые могут подавлять потенциал

размножения вредителей путем изменения или замещения генетического материала.

Эти способы относятся к биологической защите растений, так как для уменьшения популяции вредителей используются живые организмы. Генетический метод иначе называют *автоцидным*. Это название обусловлено тем, что человек заставляет насекомых уничтожать свой собственный вид. Для этого у части популяции искусственно ослабляют способность к размножению и выпускают таких особей в природную популяцию. Автоцидный метод находит выражение в самой природе как принцип внутривидовой несовместимости. Например, при скрещивании особей одного вида, но из разных географических зон, потомства может не образоваться.

По существу различным вариантам генетического метода подавления вредителей соответствует выпуск в природные популяции насекомых, несущих различные мутации.

9.2. Варианты генетического метода

Выпуск стерильных самцов, несущих доминантные летальные мутации. Описанный выше первый пример успешного использования генетического метода относится к индуцированной стерильности насекомых. Путем радиоактивного облучения особей или обработки их специальными химическими веществами добиваются эффекта стерильности (лучевая и химическая стерилизации). Иными словами, выпущенные в природу самцы содержат в геноме доминантные летальные мутации.

Лучевая стерилизация. Это искусственная стерилизация насекомых с помощью ионизирующего облучения, в качестве которого чаще всего используют рентгеновское, особенно гамма-лучи. Преимущественные источники излучения — радиоактивные изотопы кобальта и цезия. Как уже отмечалось, облучение вызывает прекращение упорядоченного деления хромосом в клетках репродуктивных органов, не нарушая остальных процессов жизнедеятельности. Выпуск в природу стерилизованных самцов производят с таким расчетом, чтобы их численность во много раз превышала численность самцов естественной популяции. В результате преобладания стерилизованных самцов численность нового поколения популяции снижается.

Один из основных вопросов при разработке методов лучевой стерилизации — определение оптимальных стерилизующих доз. При этом следует учитывать, что наряду со стерилизующим действием

радиации может наблюдаться снижение биологической активности насекомых. Вследствие этого облученные насекомые могут оказаться недостаточно конкурентоспособными в поисках самок и при спаривании. Величина оптимальных стерилизующих доз зависит от вида насекомого. Например, для чешуекрылых эта доза в 3–4 раза выше, чем для мух. Весьма важный вопрос практического использования лучевой стерилизации насекомых — число стерильных особей, которые должны быть выпущены в полевые условия для подавления естественной популяции. Оптимальное число особей зависит от биологических особенностей вредителя, числа спариваний, плодовитости и т. д. Рассчитано, что для получения 10-кратного снижения репродуктивного потенциала популяции в поколении F_1 (первом поколении после выпуска) соотношение полностью стерильных особей к нормальным должно быть 9:1. Для полного уничтожения популяции вредных насекомых необходимо проводить повторные выпуски стерилизованных насекомых в течение нескольких поколений.

Есть опыт облучения не специально выращенных, а собранных в природе насекомых. В долине Альп (Швейцария) стряхивали особей майского хруща с деревьев, облучали и выпускали в район их обитания. Местная популяция жуков исчезала после нескольких выпусков.

Химическая стерилизация. Уменьшить или полностью устранить способность к размножению можно и с помощью специальных химических веществ — *хемостерилиантов*. Применение химической стерилизации возможно в двух направлениях: выпуск в природную популяцию предварительно выловленных или специально размноженных насекомых, подвергнутых обработке хемостерилиантами, или обработка ими насекомых природной популяции в местах их скопления. В качестве хемостерилиантов используют:

- производные этиленимина (тэф, тиотэф, афолет и др.);
- антиметаболиты (пурины, пиримидины);
- триазины, фосфамиды.

С 1963 г. в ВИЗР разрабатывали способы химической стерилизации яблонной плодовой мушки, совка, вредной черепашки. Хемостерилианты поглощаются либо с кормом, либо через кутикулу насекомых. Как и в случае облучения, необходим выбор оптимальных доз химических мутагенов. Однако использование хемостерилиантов ограничивается из-за возможной опасности их для окружающей среды (некоторые из них канцерогенны). Правда, ведется поиск экологически безопасных веществ, способных стать хемостерилиантами. Россий-

скими и зарубежными учеными показана возможность использования ингибиторов синтеза хитина в качестве хемотериянтов (димилин, луфенурон).

При использовании лучевой и химической стерилизации комплекс разнообразных генетических нарушений обусловлен в основном *доминантными летальными мутациями*.

Для успешного применения выпуска полностью стерильных насекомых необходимо выполнение следующих требований:

- разведение большого количества насекомых;
- стерилизация большого количества насекомых;
- достаточная конкурентоспособность выпускаемых насекомых;
- оптимальные системы выпуска;
- проведение точной оценки численности популяций вредителя до и после выпуска;
- достаточно большая (или хорошо изолированная) площадь обработки, чтобы исключить иммиграцию здоровых самок.

Массовое разведение насекомых методами технической энтомологии выполнимо для многих видов (яблонная плодожорка, капустная совка, амбарный долгоносик, фасолевая зерновка и др.). Большое значение имеет подбор искусственной питательной среды, оптимизация абиотических факторов технобиоценоза.

Процедура стерилизации большого количества насекомых упрощается при ее проведении в местах скопления насекомых в полевых условиях. Среди возможностей стерилизации природных популяций отмечают успешное применение ловушек разного типа (цветовых, феромонных) с хемотериянтом.

Если конкурентоспособность выпускаемых самцов ниже, чем у природных особей, возникает проблема увеличения их численности для достижения желаемого эффекта снижения численности природной популяции. Необходим строгий контроль за сохранением конкурентоспособности как при разведении насекомых, так и при их стерилизации.

Выпуск в природу стерильных насекомых следует осуществлять равномерно на больших площадях, для этого приемлемо использование авиации. Время выпуска должно быть приурочено к появлению имаго природной популяции для максимального числа спариваний.

Наследуемая стерильность. Вместо полной стерилизации насекомых предложено использовать явление «наследуемой стерильности» (Proverbs, 1962). Сущность его состоит в том, что особи F_1 оказываются более стерильными, чем обработанные самцы родительско-

го поколения. При этом лучевая или химическая стерилизация менее интенсивна, чем при полной стерилизации. Происходит передача аберрантных (измененных) хромосом от популяции выпущенных насекомых природной. Обычно это осуществляется в форме *транслокации* — отрыва части хромосомы и перемещения ее в новое положение. Частичная стерилизация повышает конкурентную способность самцов. По имеющимся расчетам (Knippling, Klassen, 1976), даже без учета повышения конкурентоспособности выпуск частично стерилизованных самцов более эффективен, чем полностью стерилизованных. В некоторых случаях наследуемая стерильность гибридов F_1 детерминирована *инверсиями* — поворотом участка хромосомы на 180° .

Использование рецессивных летальных мутаций. Вариант генетического метода, альтернативный полной стерилизации особей, — выпуск в природные популяции самцов, содержащих *рецессивные сцепленные с мужским полом летальные мутации* (Струнников, 1979). После скрещивания выпущенных самцов с природными самками подавляющее число дочерей в потомстве гибнет. Наследование рецессивных летальных мутаций по мужской линии приводит к гибели самок в последующих поколениях. Работами сотрудников ВИЗР под руководством А. И. Анисимова показано, что выделение строго рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций (РСПЛМ) у чешуекрылых не представляет трудностей. Гетерозиготные по этим мутациям самцы яблонной плодовой жоржки не снижали конкурентной способности. Установлено, что наиболее рациональный для чешуекрылых насекомых — вариант метода на основе выпуска самцов, гетерозиготных по РСПЛМ, дополнительно облученных малыми дозами радиации (Анисимов, 2001).

Линии насекомых с условно-летальными мутациями. Традиционный в генетическом методе выпуск стерильных насекомых с доминантными летальными мутациями имеет ряд недостатков. Чтобы достичь искоренения популяции вредителей, нужно поддерживать высокое соотношение стерильных насекомых к нормальным, обеспечивать равномерное смешивание особей. Из-за низкой конкурентоспособности часто требуется слишком высокое соотношение стерильных особей к природным (от 10:1 до 1000:1). Это послужило основанием для разработки вариантов введения в природные популяции насекомых с *условно-летальными мутациями*. Использование этого способа подразумевает выпуск мутантных насекомых, численность которых равна природной популяции или несколько превышает ее.

Эти мутантные насекомые несут признак, который летален только в ограниченных условиях. Условия, проявляющие летальный эффект мутантных генов, наступают после вовлечения их в генофонд и широкого распространения в популяции. Пригодны гены температурной зависимости; гены, вызывающие отсутствие диапаузы или изменения поведения (переход от моновольтинного развития к поливольтинному), и другие, которые не имеют значения для развития лабораторных популяций насекомых, но становятся летальными в природных условиях. Для введения мутаций, изменяющих вредоносность насекомых, полезно их сцепление с другими генетическими элементами, способными повышать свою частоту в популяции. Эти генетические элементы называют транспортными механизмами. К ним относятся, например, хромосомные перестройки, факторы цитоплазматической несовместимости или гибридной стерильности.

Перспективно создание линий насекомых, несущих доминантные условно-летальные гены, методами генетической трансформации. Методы геной инженерии дают возможность вставлять гораздо большее число генов на нескольких локусах по сравнению с классическим методом.

Среди других факторов, которые могут использоваться в генетическом методе, известно явление цитоплазматической несовместимости с наследованием по женской линии и другие случаи несовместимости и гибридной стерильности. Так, цитоплазматическая несовместимость возникает при гибридизации особей одного вида, не вступающих вместе.

Разделение полов для совершенствования генетического метода. В автоцидном методе защиты растений от вредителей в большинстве случаев важно отделить самцов от самок перед выпуском в природу. С одной стороны, выпуск самок бывает просто ненужным, с другой стороны, с экономической точки зрения необходимо элиминировать один пол еще в стадии яйца, что вдвое выгоднее при разведении насекомых. Предложены схемы для удаления самок на стадии яйца или личинок 1 возраста. С этой целью выбирают аллели, устойчивые к специфическим токсическим химическим веществам, затем индуцируют транслокации между Y-хромосомой и хромосомой, несущей locus устойчивости. В этом случае при внесении токсических химикатов в лабораторную популяцию выживают только особи мужского пола, несущие аллели устойчивости к токсинам. Можно использовать механическое разделение в сочетании с генетическими манипуляциями. Посредством хромосомных транслокаций получают

мутантов с разной окраской куколок самок и самцов, которые легко отделить друг от друга, хотя не исключаются ошибки из-за кроссинговера.

Некоторые варианты по своей принципиальной схеме требуют только выпуска самцов (Анисимов, 1985, 1994). К ним относится использование сцепленных с мужским полом транслокаций; индуцированной наследуемой стерильности у видов с равной или меньшей чувствительностью самок к стерилинтам; сцепленных с полом рецессивных летальных мутаций у чешуекрылых. У некоторых видов насекомых наблюдается более высокая устойчивость женских генеративных органов по сравнению с мужскими. Поэтому отделение самок обеспечивает снижение доз стерилинтов, что в свою очередь повышает конкурентоспособность самцов.

Для разделения полов существует несколько методов, которые основаны на дифференцированной реализации определенных наследственных факторов у самок и самцов. Так, для чешуекрылых насекомых показана возможность получения мужского потомства при использовании сбалансированных рецессивных летальных мутаций в половых хромосомах (Струнников и др., 1979). Более универсальными считаются системы генетического разделения полов с использованием температурочувствительных летальных мутаций или генов устойчивости к инсектицидам, сцепленных с факторами детерминации пола. На примере весенней капустной мухи показано, что для выделения мутаций устойчивости к инсектицидам, сцепленных с фактором детерминации мужского пола, пригоден пиретроид Децис (Ковалев, 1985).

9.3. Примеры практического использования вариантов генетического метода

Классический пример использования генетического метода — контроль численности средиземноморской плодовой мухи (*Ceratitis capitata* Wied.) путем лучевой стерилизации. На Гавайских островах была построена биофабрика, выпускавшая 10 млн мух в неделю при стоимости 1 млн особей 95 долларов.

Особенно масштабным было подавление этого вредителя в США, Италии, Испании и других странах в 70-е гг. XX в. Например, в 1975 г. около Лос-Анжелеса была искоренена популяция этого вредителя, которая занимала площадь 260 км², путем выпуска 600 млн стерильных особей, выращенных на биофабрике. Следует отметить,

что наибольшего успеха добивались, применяя этот метод на хорошо изолированных территориях.

Против яблонной плодовой (Carpocapsa pomonella L.) генетический метод успешно применяли как на территории бывшего СССР, так и в западных странах. В ВИЗР созданы компьютерные программы для моделирования выпусков яблонной плодовой (Анисимов, 1995). Моделирование выпуска вредителя позволило выявить рациональные дозы облучения и нормы выпуска стерильных самцов, а также сравнить эффективность таких вариантов генетического метода, как полная и частичная стерилизация и использование мутантных линий в трех поколениях насекомых.

Известен опыт выпуска стерильных самцов непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) в природную популяцию насекомых на одном из островов Югославии. При дозе облучения 20 Гр и высоком соотношении стерильных самцов к нормальным удалось получить неплохой эффект в снижении численности фитофага (Maksimovic, 1972). Впоследствии этот метод был апробирован в США и Канаде.

В России и за рубежом показана эффективность генетического метода в подавлении численности фасоловой зерновки (Acanthoscelides obtectus Say.) в полевых условиях и зернохранилищах при облучении гамма-радиацией.

В США многолетние исследования с хлопковым долгоносиком (Anthonomus grandis Boheman.) показали эффективность генетического метода защиты от вредителя, а использование варианта наследуемой стерильности было успешным в подавлении таких фитофагов, как хлопковый коробочный червь, кукурузный мотылек (Ostrinia nubilalis L.), капустная моль (Plutella xylostella L.). В Чехии вариант наследуемой стерильности предложен для контроля численности мельничной огневки (Ephestia kuehniella L.) (Tothova, Marec, 2001). Использование химической стерилизации самцов хлопковой совки в Азербайджане приводило к снижению численности популяции вредителя в среднем на 50% (Рагимов, Папиан, 1979).

Сотрудники ВИЗР добились успехов в разработке генетического метода снижения численности весенней капустной мухи (Delia floralis L.). Экспериментально обосновано использование сцепленной с мужским полом транслокации (Анисимов, Самойлов, 1985). Показано, что данная транслокация не влияет на жизнеспособность гетерозиготных носителей (самцов). Выпуски таких особей могут привести к замещению самцами этой линии самцов природной популяции и, соответственно, к снижению репродуктивного потенциала.

Развитие генной инженерии позволяет использовать новые подходы, связанные с выпуском насекомых, несущих в нескольких локусах гены, ответственные за уничтожение самок. Выпуск насекомых, несущих такие аллели, изменяет соотношение полов в природной популяции в пользу самцов. Уменьшение количества самок уменьшает размер следующего поколения. В то же время гены, уничтожающие самок, не элиминируются из популяции, а передаются через самцов следующей генерации.

Использование генетического метода может быть более успешным при его интеграции с другими методами защиты растений. Например, перспективным способом генетического метода является стерилизация природных популяций, основанная на совместном применении половых феромонов и химических стерилиантов — производных этиленимина. Так, в Грузии в конце 70-х гг. XX в. успешно использован стерилизатор тиотэф совместно с феромоном капустной совки против этого вредителя капусты, а также совместно с соответствующими феромонами против яблонной плодовой и непарного шелкопряда. Для этого помещали в феромонные ловушки капсулы с феромоном, а их внутреннюю поверхность обрабатывали тиотэфом. При этом концентрация раствора хемотростерилианта составляла 3–4%. Средняя продолжительность пребывания самцов в ловушках на обработанной стерилиантом поверхности колебалась от 8–12 до 14–18 минут в зависимости от температуры и влажности воздуха. При размещении 20–25 ловушек на 1 га поврежденность съёмного урожая яблок плодовой снижалась на 78–85%, а вредоносность непарного шелкопряда в дубовых насаждениях уменьшалась на 76%.

Таким образом, экологическая безопасность генетического метода подавления численности вредителей растений определяется его видоспецифичностью. Целесообразна интеграция этого метода с другими методами защиты растений. Дальнейшее развитие автоцидного метода связано с усовершенствованием методов генной инженерии и определяется тесным взаимодействием исследователей в области молекулярной генетики, экологии насекомых и специалистов по защите растений.

10. ПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ (АЛЛЕЛОПАТИКОВ)

Для подавления развития вредных организмов большое значение имеет явление аллелопатии. Термин *аллелопатия* впервые был предложен Г. Молишем в 1937 г. для обозначения биохимического антагонизма между различными видами растений. Впоследствии термин стал трактоваться более широко: как влияние на рост, общее состояние, поведение или биологию популяций одних видов биологически активными веществами других видов организмов. К биологически активным веществам (БАВ) относятся фитонциды, фитогормоны, гормоны и феромоны насекомых, микробные метаболиты и другие продукты жизнедеятельности живых организмов, которые называют *аллелопатиками*.

10.1. Фитонциды и ботанические пестициды

Фитонциды — продуцируемые растениями летучие вещества, обладающие бактерицидными, фунгицидными, инсектицидными свойствами и являющиеся одним из факторов их иммунитета. Они были открыты в 20-е гг. XX в. российским ученым Б. П. Токиным. Продукция фитонцидов в большей или меньшей степени свойственна всем растениям. Доказано, что фитонцидная активность повышает устойчивость растений к возбудителям заболеваний. Однако различные виды микроорганизмов неодинаково реагируют на один и тот же фитонцид.

С точки зрения биологической защиты растений можно говорить о двух вариантах применения фитонцидных свойств растений для подавления фитопатогенных микроорганизмов:

- совместный посев растений;
- использование экстрактов высших растений.

Примерами первого варианта служат совместный посев черемши с кукурузой для борьбы с пузырчатой головней (правда, этот способ наиболее пригоден для небольших участков); высадка ноготков (календулы) среди других культур для защиты от вирусных болезней; лука-батун — в междурядья для снижения пораженности земляники серой гнилью; конопля — для защиты картофеля от фитофтороза.

Примеров второго способа — использования настоев, отваров и экстрактов высших растений в качестве средств защиты от вредных организмов — можно привести много. Например, сильными бактери-

цидными и фунгицидными свойствами обладает водный экстракт мхов из рода *Sphagnum*, который подавляет возбудителей корневых фузариозных гнилей, фитофтороза, мучнистой росы. Настой травы бархатцев используют для дезинфекции луковиц гладиолусов от возбудителей грибных заболеваний. Настой осота полевого издавна используют для защиты от мучнистой росы яблони, смородины, крыжовника. В целях защиты от белой и серой гнилей корнеплоды моркови при закладке на хранение пересыпают луковой шелухой. Аналогичным образом используют чеснок при хранении картофеля.

Представляет интерес выделение из растений разнообразных веществ и оценка их как экологически безопасных пестицидов, называемых также *экопестицидами* или *ботаническими пестицидами*. Так, из луковиц чеснока выделено вещество *аджоен*, которое подавляет развитие таких патогенов, как *Alternaria solani* (Ell. et. Mart) Neerg, *Fusarium oxysporum* Schl. и *F. lini* Bolley.

На основе тритерпеновых кислот, содержащихся в хвое пихты сибирской, новосибирскими учеными разработаны препараты **Силк**, **ВЭ**, **Новосил**, **ВЭ** и др. Препараты обладают ростостимулирующим действием и повышают устойчивость растений к болезням. По данным ряда авторов, в сибирском регионе обработка семян овощных, зерновых и других культур с последующим опрыскиванием растений приводила к резкому снижению поражаемости растений болезнями. Например, применение Силка на томатах в 10 раз снижает поражение растений грибными болезнями.

На основе экстракта хвои ели европейской разработан препарат **Комплексный**, а на основе продуктов переработки древесины хвойных пород — **Хвойный** (Буров, 2002). Во ВНИИ биологической защиты растений на основе терпеновых веществ, выделенных из кориандра, создан препарат **Биостат** с высокой акарицидной и инсектицидной активностью против тлей, щитовок, ложнощитовок, трипсов, тетраниховых клещей и некоторых других вредных членистоногих. Биостат проявляет также бактерицидное и фунгицидное действие. Из биологических средств защиты растений он совместим с энтомофагами, энтомопатогенными нематодами и вирусами, с феромонами и регуляторами роста растений, несовместим с бактериальными и грибными препаратами.

Многие биологически активные вещества, зарегистрированные как регуляторы роста и развития растений, одновременно защищают их от вредных организмов.

10.2. Биологически активные вещества насекомых и их синтетические аналоги

10.2.1. Регуляторы роста и развития насекомых

В эту группу входят выделенные из природных источников или полученные синтетическим путем биологически активные вещества (БАВ), влияющие на гормональную активность насекомых. Они могут действовать как антагонисты гормонов насекомых либо влияют на нейроэндокринную систему, изменяя ее функциональную активность. Их применяют как препараты контактного, кишечного, фумигантного либо системного действия. Эти препараты действуют на такие системы и функции насекомых, которые либо отсутствуют у теплокровных животных (линька, метаморфоз, диапауза), либо регулируются у них иным типом гормонов. Характерная особенность действия регуляторов роста и развития насекомых (РРР) — изменение чувствительности к ним вредителей в зависимости от этапа онтогенеза (Соколов и др., 1994).

Известно несколько групп РРР насекомых.

Аналоги ювенильных гормонов (ювеноиды). Гормонами насекомых называют вещества, выделяемые непосредственно в гемолимфу железами внутренней секреции или эндокринными железами, которые регулируют их рост и развитие. Ювенильные гормоны обнаруживают у всех насекомых на определенных фазах их развития. Особенно велико их содержание на преимагинальных фазах развития. Затем наблюдают снижение их содержания в период прохождения метаморфоза и увеличение во время репродуктивного развития. Основные их функции — предотвращение дифференциации тканей и метаморфоза, а также стимулирование в более поздний период процессов репродуктивного развития, особенно образования желтка и развития придаточных желез у самцов. Ювенильные гормоны также принимают участие в проявлении сезонного полиморфизма у тлей и кастового полиморфизма у общественных насекомых.

Известно более 1000 соединений — аналогов ювенильных гормонов. *Синтетические ювенильные гормоны (ювеноиды)* полностью воспроизводят морфогенетические и гонадотропные эффекты природных гормонов. При этом необязательно вводить аналог гормона в тело насекомого, достаточно поместить его в растворе на поверхность кутикулы. Ювеноиды вызывают у насекомых морфогенетические аномалии: появление промежуточных личиночно-куколочных особей, деформированных куколок, личинок дополнительного возраста; нарушение эмбриогенеза, изменение плодовитости. Отнесение

этих средств защиты растений к биологическим в достаточной степени условно, поэтому их часто причисляют к химическим средствам.

Использование ювеноидов для подавления вредителей основано на том, что обработка ими в соответствующий период (когда титр природного гормона очень низкий или отсутствует) вызывает у насекомых нарушения в развитии, приводящие их к гибели.

Три этапа индивидуального развития насекомого характеризуются повышенной чувствительностью к ювеноидам: период эмбрионального развития, период личиночно-имагинального (для насекомых с неполным превращением) или личиночно-куколично-имагинального развития (для насекомых с полным превращением) метаморфоза и период формирования и созревания половых продуктов.

Наиболее широкое применение получили такие препараты, как **Метопрен**, **Гидропрен**, **Кинопрен**, **Инсегар**, **Ювенил** и др. Эти вещества обычно неспецифичны и эффективны по отношению к насекомым из различных семейств. Поэтому они могут представлять некоторую опасность и для энтомофагов. Однако принадлежность полезных насекомых к филогенетически неродственным с вредителями таксономическим группам позволяет добиваться высокой эффективности ряда ювеноидов без ущерба для энтомофагов. В агроценозах типа плодового сада показано, что применение ювеноидов не только снижает общую токсикологическую нагрузку, но и способствует активизации полезной энтомофауны. Иногда ювеноиды могут повышать активность как естественных, так и искусственно разводимых энтомофагов.

Препарат **Инсегар** (д. в. феноксикарб) применяют для защиты яблони против яблонной плодовой моли, на винограде — против гроздевой листовертки, на сливе — против сливовой плодовой моли.

Препаративная форма **Метопрена** с включением антиоксиданта разработана в ИОХ РАН. Препарат эффективен против грибного комарика при выращивании шампиньонов путем опрыскивания культивационных рядов.

Ингибиторы синтеза хитина (ИСХ). К ним относят соединения, блокирующие завершающие этапы синтеза хитина насекомых, процессов линьки, эмбриогенеза, а также имеющие стерилизующее действие. Как и гормональные препараты, они не вызывают мгновенной гибели, смертность насекомых обычно отмечается при очередной линьке или позже. В отличие от ювеноидов ИСХ оказывают свое влияние в первую очередь на молодых насекомых, и чувствительность к ним снижается с увеличением возраста вредителя. Вторая отличительная особенность состоит в том, что ИСХ обладают довольно

высокой продолжительностью действия (20–30 дней и более) и широким спектром (действуют на представителей разных отрядов насекомых). Однако чувствительность представителей разных отрядов к препаратам такого типа сильно варьирует. ИСХ обладают овицидным, ларвицидным и стерилизующим действием. Точное соблюдение сроков проведения обработок — залог эффективности ИСХ. Обычно обработки проводят в начале откладки яиц вредителями.

В разные годы практическое применение в защите растений нашли производные мочевины — **Димилин**, **Эйм**, **Номолт**, **Сонет**, **Аполло**, **Ниссоран** и др.

Одним из первых в нашей стране начали использовать **Димилин**, **СП** (д. в. — дифлубензурон):

- на яблоне против яблонной плодовой гнили, кольчатого шелкопряда, златогузки, боярышницы;
- на капусте против совок, моли, белянок;
- в неплодоносящих садах, городских зеленых насаждениях, лесозащитных полосах против американской белой бабочки;
- на шампиньонах против грибных мух и комариков для опрыскивания субстрата;
- для авиаобработок на лиственных и хвойных породах против листогрызущих вредителей;
- на пастбищах и дикой растительности против саранчовых в период массового отрождения личинок.

Использование новых технологий (например, барьерных обработок против итальянского пруса) позволяет снижать нормы расхода Димилина.

Препарат **Сонет**, **КЭ** (гексафлумурон) рекомендован на картофеле против колорадского жука. **Аполло**, **СК** (клофентизин) используют для защиты плодово-ягодных культур (яблоня, виноград, земляника) от паутиных клещей, **Ниссоран**, **СП** (гекситиазокс) — против паутиных клещей на яблоне, винограде, цитрусовых культурах.

10.2.2. Феромоны насекомых

Феромоны — летучие БАВ, выделяемые насекомыми в окружающую атмосферу и вызывающие у особей своего вида изменения в развитии или поведении. Они применяются в очень малых дозах — от долей граммов до нескольких граммов на 1 га и практически нетоксичны для тепличных культур.

В зависимости от назначения различают феромоны агрегации (скучивания), вызывающие концентрацию насекомых (у клопов, пря-

мокрылых и некоторых жуков); феромоны, вызывающие реакцию тревоги или обороны (у жалящих насекомых, тлей); феромоны, определяющие развитие половых органов у рабочих пчел и др. Наиболее изучены и нашли практическое применение половые феромоны (эпагоны), относящиеся к основному типу *релизеры*. К 1975 г. эти феромоны были идентифицированы более чем у 150 видов, а к началу XXI в. стала известна структура феромонов для нескольких тысяч насекомых и клещей (Исмаилов, Надыкта, 2002). Насекомые одного отряда выделяют сходные по структуре вещества, а у близких видов основным компонентом является одно и то же вещество.

Феромоны, продуцируемые самками, служат преимущественно для привлечения самцов. Они действуют как дистанционные раздражители и воспринимаются обонятельными рецепторами самцов, расположенными на антеннах. Раздражение этих рецепторов обуславливает специфические рефлекторные реакции, обеспечивающие сближение полов и спаривание. Источниками половых феромонов служат клетки специализированных кожных желез, находящихся на разных участках тела, в частности, у чешуекрылых — на брюшке между 8-м и 9-м сегментами.

Половые феромоны выделяются в ничтожно малых количествах (несколько десятков молекул) и воспринимаются особями другого пола на значительном расстоянии. Так, секрета одной неоплодотворенной самки бывает достаточно для привлечения десятков и даже сотен особей того же вида, находящихся от нее на расстоянии десятков, иногда сотен метров.

Феромоны насекомых относятся к разным классам органических соединений (длинноцепочечные спирты, альдегиды или эфиры) и относительно легко синтезируются. Наиболее изучены феромоны бабочек, относящиеся к ненасыщенным спиртам с числом атомов углерода от 10 до 20 или их ацетатам. Сотрудниками ВНИИБЗР идентифицированы также феромоны нескольких наиболее опасных видов жуков-щелкунов рода *Agriotes*. Кроме того, в качестве основного компонента феромона тревоги большой яблонной, бахчевой, вишневой и злаковой тлей выявлен транс- β -фарнезен.

В защите растений синтетические половые феромоны используются для прогноза и снижения численности вредителей. Феромоны воздействуют только на целевые организмы, нарушая спаривание или откладку яиц, что обеспечивает сохранение полезных видов.

Направления использования феромонов:

– для обнаружения вредных видов и определения их ареалов (особенно актуально для карантинных объектов);

— для надзора за популяциями вредителей (наблюдение за динамикой развития);

— для сигнализации сроков проведения защитных мероприятий (методы учета);

— для непосредственного снижения численности вредителей, например, массовый вылов самцов (метод самцового вакуума), либо для насыщения окружающей среды синтетическим феромоном, рассчитанным на нарушение коммуникации полов (метод дезориентации самцов).

Половые феромоны используют в основном в форме феромонных ловушек. Феромонные препараты обязательно содержат антииспаритель, иначе из-за высокой летучести свойства БАВ могут быть утрачены в течение нескольких дней. Следует также учитывать, что на феромоны реагируют лишь имаго насекомых, в то время как вред растениям часто причиняют личинки разных возрастов, что ограничивает использование этих веществ как средств защиты растений (Соколов и др., 1994). Тем не менее, ловушки обеспечивают получение информации о численности вредителя во взрослой невреждающей стадии, что дает возможность подготовиться к защитным мероприятиям. Разработки ВИЗР и ВНИИБЗР позволяют проводить эффективный учет таких вредителей, как яблонная плодожорка, хлопковая и озимая совки, гроздевая листовертка, свекловичная минирующая моль, жуки-щелкуны. Эти методы основаны на корреляции между числом привлекаемых в ловушку насекомых и плотностью популяции вредителя. Плотность популяции рассчитывают по формуле, учитывающей степень полноты извлечения насекомых в центре ловушки, коэффициент половой и возрастной структуры популяции и другие факторы (Терехов, Исмаилов, 1982).

Наиболее распространено использование феромонных ловушек для сигнализации о сроках проведения обработок, в частности, биопрепаратами. Это особенно важно, когда лет бабочек трудно заметить визуально, как в случае яблонной плодожорки. Ловушки с феромоном яблонной плодожорки вывешивают в саду во время цветения яблони, размещая в верхней части кроны из расчета 1 шт. на 1 га. Началом лета бабочек считают первое попадание их в феромонные ловушки. Целесообразность обработок против яблонной плодожорки определяют по отлову насекомых, используя следующие пороговые величины: для перезимовавшего поколения 5 бабочек в одну ловушку за неделю, для летних поколений — 2–3 за тот же срок. После отлова устанавливают оптимальный срок проведения обработок, учитывая

время для откладки яиц и эмбрионального развития. Для перезимовавшего поколения этот период составляет 8–10 дней, для летнего — 5–6 дней. Если число бабочек меньше пяти на ловушку, обработки не проводят, если от 5 до 10, используют биопрепараты, если свыше 10, применяют химические инсектициды.

Есть примеры успешного использования феромонов непосредственно для защиты от фитофагов. Так, применение феромона шелкуна кубанского в Ставропольском крае позволило снизить численность проволочников до хозяйственно незначимого уровня без дополнительного привлечения других средств защиты растений (Коваленков и др., 1999).

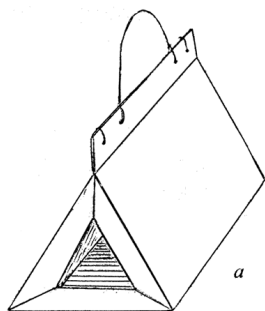
Феромон мельничной огневки **Кюнемон** (д.в. тетрадека-Z-9E-12-диен-1-ил-ацетат) применяют на мукомольных, крупяных, комбикормовых предприятиях, хлебозаводах, складах с зернопродуктами и предприятиях пищевой промышленности. Для сигнализации появления мельничной и других видов огневков ловушки развешивают в помещениях с температурой не ниже 10°C из расчета 1 ловушка на 700–1000 м³. Ловушки заменяют по мере заполнения, но не реже 1 раза в 45 дней. Для массового отлова самцов используют одну ловушку на 150–200 м³.

Феромон кородея-типографа **Вертенол БС-1 (БС-2, БС-3, БС-4)** (д.в. цис-вербенол + диметилвинилкарбинол + АИД-1) применяют на ели против этого вредителя в норме 2–4 ловушки на 50 га для сигнализации его появления, а в норме 2–4 ловушки на 1 га для снижения численности методом отлова.

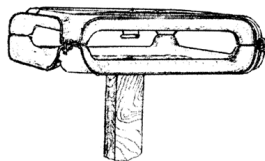
Добавление в ничтожных количествах феромона тревоги тлей к афицидам, а феромона агрегации паутинного клеща к акарицидам значительно увеличивает эффективность защиты сельскохозяйственных культур от этих вредителей.

Дополнительные возможности открывает использование феромонов как *кайромонов* для привлечения энтомофагов, повышения регулирующей роли последних. Так, при размещении феромона калифорнийской щитовки в яблоневых садах удалось увеличить паразитирование вредителя проспальтеллой с 1–3 до 23% (Коваленков и др., 1999). Кайромонные свойства феромонов-фитофагов важны для реализации такой стратегии биологической защиты растений, как активизация деятельности энтомофагов.

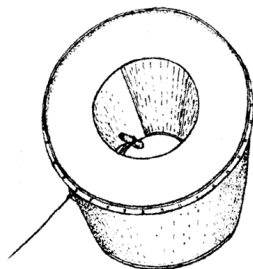
На практике используют следующие типы феромонных ловушек: Аттракон А и Аттракон К, Феростак-4, дисковые и шатровидные (для отлова чешуекрылых насекомых), Эстрон (для отлова жуков-щелкунов) и др. (рис. 10.1).



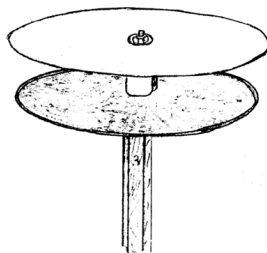
a



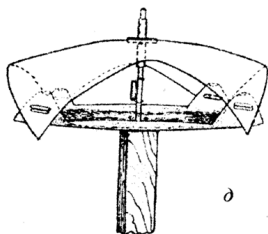
б



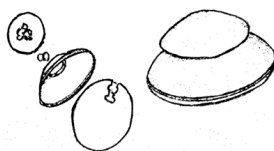
в



г



д



е

**Рис. 10.1. Типы феромонных ловушек
(по Д. А. Колесовой и др., 1991):**

a — Аттракон А, *б* — Аттракон К, *в* — Феростак-4, *г* — дисковая,
д — шатровидная, *е* — Эстрон.

10.3. Биопрепараты на основе микробных метаболитов

В соответствии с определением биологической защиты растений препараты на основе микробных метаболитов (антибиотиков, токсинов, ферментов) относятся к биологическим препаратам. В данном случае имеются в виду природные микробные метаболиты, а не их синтетические аналоги.

Антибиотики. В предыдущих главах указывалось на важную роль антибиотиков, продуцируемых штаммами антагонистических микроорганизмов, которые вносят существенный вклад в действие биопрепаратов (Бактофит, псевдомонадные препараты и др.) для биологической защиты растений.

Первым антибиотиком, который использовался для защиты растений в разных географических регионах, был **Стрептомицин**, продуцируемый *Streptomyces griseus*. Его использовали в США, Англии, Японии, Индии и других странах для защиты от бактериальных болезней плодовых, овощных культур, картофеля, риса и табака. Этот антибиотик применяют в низких концентрациях (0,01%), он хорошо проникает в растение при опрыскивании листьев и через корни. В Японии с 1961 г. выпускали актиномицетный антибиотик **Бластицидин-S** (продуценты — *Streptomyces griseochromogenus* и *Str. morookaensis*), эффективный в отношении пирикулярноза риса. С 1965 г. применялся антибиотик **Касугамицин = касумин** (*Str. kasugaensis*) для защиты фасоли, перца, баклажана, сахарной свеклы, яблони, груши от восьми видов фитопатогенных грибов. Касугамицин проникает в ткани растений и оказывает как защитное, так и лечебное действие, ингибируя прорастание спор патогенов. Следует отметить, что в России запрещено использование в растениеводстве антибиотиков, применяемых в медицинской практике.

Первый отечественный биопрепарат **Трихотецин** на основе антибиотика, продуцируемого грибом *Trichotecium roseum* Link. разработан в 70-е гг. XX в. во ВНИИБакпрепарат. Смачивающийся порошок содержал 10% антибиотика. В 1975 г. он был рекомендован против мучнистой росы на огурце в защищенном грунте. Обработки проводили многократно, начиная с появления первых симптомов заболевания. Трихотецин, как и некоторые другие антибиотики, может оказывать фитотоксическое действие, особенно на молодые растения.

Из российских биопрепаратов для защиты растений на основе выделенных из микроорганизмов антибиотиков более известен **Фитобактериомицин (ФБМ)**. Основа — антибиотик, продуцируемый штаммом 696 *Streptomyces lavendulae*, относится к стрептотрициновому ряду. В чистом виде антибиотик — аморфный порошок кремового цвета, хорошо растворимый в воде. ФБМ способен проникать в ткани растений и перемещаться по ним. Антибиотическая активность обработанных растительных тканей сохраняется длительное время (от 9 до 38 дней).

На основе комплекса стрептотрициновых антибиотиков в России создан биопрепарат **Фитолавин-300, СХП** (БА 300 тыс. ЕА/г) (ООО «Фармбиомедсервис»), разрешенный к применению на томатах защищенного грунта против бактериальных болезней (бактериального рака и некроза сердцевины стебля) для предпосевного замачивания семян и опрыскивания рассады, а также на капусте против бактериозов и черной ножки для протравливания семян, опрыскивания рассады в фазе 2–3 настоящих листьев, обработки корней рассады в «болтушке» из глины и коровяка с добавлением 0,3–0,4%-ного рабочего раствора. На семенных посадках капусты препарат эффективен против сосудистого и слизистого бактериозов путем предпосадочной обработки кочерыг в «болтушке».

Позже разработана другая препаративная форма **Фитолавин, ВРК** (БА — 120 тыс. ЕА/мл) (ООО «Фармбиомедсервис»). Рекомендован на зерновых культурах против корневых гнилей и бактериозов, на огурцах защищенного грунта против гнилей и угловатой пятнистости листьев, на томатах открытого и защищенного грунта против корневых гнилей и листостебельных инфекций, на яблоне против бактериального ожога и монилиоза.

Преимущества антибиотиков перед синтетическими фунгицидами, помимо эффективности в малых дозах, состоят в их более высокой экологической безопасности, т. е. в минимальном воздействии на полезную микрофлору, низкой токсичности для человека и теплокровных животных, отсутствии накопления в растениях и окружающей среде. Антибиотики, применяемые в защите растений, помимо высокой активности и избирательного действия, обладают способностью проникать в растения при низкой фитотоксичности. Являясь биологически активными веществами, они повышают устойчивость растений к заболеваниям, стимулируют их рост и развитие. Важной особенностью таких антибиотиков, как циклические липопептиды является проявление ими одновременно фунгицидных

и инсектицидных свойств, что определяется способностью липопептидов проникать через клеточные мембраны и служить элиситорами (Kim et al., 2010). Это бифункциональное действие присуще и антагонистическим, и энтомопатогенным бактериям, продуцирующим липопептиды.

К недостаткам антибиотиков относятся наблюдающаяся в ряде случаев адаптация к ним патогенных микроорганизмов, а иногда и аллергия (Шмыгля, Петриченко, 1993).

Микробные токсины. Одними из первых микробных токсинов выделены и испытаны на инсектицидную активность циклические депсипептиды из энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* и *Metarhizium anisopliae* (боверицин и деструксин) (Hamill et al., 1969; Suzuki et al., 1970).

Позднее в ВИЗР изучены токсины, продуцируемые грибами *Conidiobolus obscurus* и *Lecanicillium muscarium* (*V. lecanii*), и разработаны препараты на их основе. Детальные исследования проведены под руководством Э. Г. Ворониной по созданию метаболитных препаратов на основе токсинов энтомофторовых грибов, первый из которых известен как **Микоафидин-Т**. Авторы обнаружили, что вещество, обуславливающее высокую инсектицидную активность биопрепарата, относится к классу фосфолипидов и токсинообразование стимулируется добавлением в питательную среду олеиновой кислоты. Следует отметить, что в отличие от фосфорорганического инсектицида токсин из энтомофторового гриба не обладает ацетилхолинэстеразной активностью, что указывает на его специфичность. Микоафидин-Т и **Энтокс** (также на основе токсических метаболитов штамма гриба *C. obscurus*) показали высокую эффективность против тлей, белокрылки, трипсов, паутиных клещей. Эти препараты обладают высокой скоростью действия. Гибель насекомых наступает через 1–3 ч. Под руководством В. А. Павлюшина изучены энтомоцидные метаболиты грибов рода *Lecanicillium* (*Verticillium*) с дальнейшей разработкой биопрепарата. Установлено, что токсины преимущественно накапливаются в мицелии, хотя незначительная часть выделяется в культуральную жидкость. Проведена идентификация структуры токсина, извлеченного из биомассы гриба *L. lecanii*. Как и в случае с токсином из энтомофторового гриба, по структуре это оказался фосфолипид — триглицеридный фосфозфир, что указывает на закономерность синтеза фосфолипидов как микробных метаболитов у энтомопатогенных грибов.

На основе комплекса инсектицидных фосфолипидов, выделенных из биомассы гриба рода *Lecanicillium*, штамм Р-81 разработан биопрепарат **Вертициллин-М** в форме эмульсии. Биологическая эффективность вертициллина-М при опрыскивании 0,1–0,5%-ным рабочим раствором в отношении оранжерейной белокрылки и различных видов тлей составляла 59–100% в широком диапазоне гидротермических условий. Препарат совместим с энтомофагами (Павлюшин, 1998).

Препараты на основе авермектинов. Большое число метаболитов, представляющих интерес для защиты растений от вредных организмов, продуцируют актиномицеты *Streptomyces spp.*

Авермектины — продукты жизнедеятельности актиномицета *Streptomyces avermitilis*, обладающие инсектицидной, акарицидной и нематодической активностью, впервые были описаны в конце 70-х гг. XX в. и зарегистрированы в коллекции фирмы Merck (Германия). В процессе роста культура продуцента образует комплекс близких в химическом отношении веществ — авермектинов А1, А2, В1 и В2, обладающих биологической активностью. Основой их химической структуры является макроциклический лактон, связанный с двумя остатками сахаров.

По механизму действия на насекомых авермектины относят к нейротоксинам. Они блокируют передачу нервного импульса гамма-аминомасляной кислотой в нервно-мышечном синапсе. В результате такого воздействия снижается устойчивость мембран клеток мышц: насекомое быстро теряет подвижность, затем наступает паралич, который приводит к гибели.

Авермектины нестойки в почве и воде. Так, в водной суспензии, на которую воздействуют солнечные лучи и кислород, период их полураспада составляет 12 ч. В тонком поверхностном слое почвы, находящемся под воздействием солнечного излучения, период полураспада составляет 21 ч, а при перемешивании почвы варьирует от 20 до 47 дней. При попадании в почву авермектины прочно связываются ее частицами и не вымываются, что исключает загрязнение грунтовых вод (Березина и др., 1997). Важная особенность молекул авермектинов — их неспособность преодолевать растительные мембраны, поэтому они не обладают системным действием и не накапливаются в плодах и растительных остатках.

На основе авермектинов созданы отечественные препараты **Фитоверм**, **Акарин**, **Агравертин** и др. Первым из них разработан Фитоверм на основе **Аверсектина С** — природной смеси четырех

авермектинов В1а, А1а, А2а, В2а, продуцируемых *S. avermitilis*. **Фитоверм** выпускает ООО «Фармбиомедсервис» в разных препаративных формах.

Фитоверм, КЭ (2 г/л) и Фитоверм М, КЭ (2 г/л) рекомендованы для применения на разных культурах против насекомых различных отрядов и клещей. Эффективны для защиты картофеля от колорадского жука, овощных и плодовых культур от клещей, гусениц, тлей.

Фитоверм, КЭ (10 г/л) и Фитоверм, КЭ (50 г/л) идентичны по свойствам и спектру действия предыдущим препаратам, но имеют более высокую концентрацию и более удобны для транспортировки.

Фитоверм, П (0,2%-ный) предназначен для защиты от галловых нематод при выращивании огурца и томата. Препарат вносят в почву на глубину 15–30 см за 1–3 дня до высадки рассады. В почве действующее вещество (аверсектин С) воздействует на головные рецепторы инвазионных личинок галловых нематод, вызывая у них устойчивую потерю ризотропизма. При этом личинки остаются живыми и сохраняют высокую двигательную способность в почве в течение 1 мес., но не способны инвазировать корни и в дальнейшем погибают от истощения (Чижов и др., 1998). Препарат прочно связывается с частицами почвы, не вымывается поливной водой, не оказывает отрицательного воздействия на почвенную микрофлору и не токсичен для дождевых червей и большинства почвенных беспозвоночных.

Акарин, КЭ (2 г/г) на основе авертина N выпускает ООО НПФ «Агроветсервис». **Авертин N** отличается от Аверсектина С только штаммом-продуцентом *S. avermitilis*.

Алейцид — препарат на основе метаболитного комплекса *Streptomyces aurantiacus*, штамм 775. Разработан в ВИЗР. Эффективен против оранжевой белокрылки (биологическая эффективность 86–90%), тлей и других сосущих насекомых. Галлица афидимиза на всех стадиях развития, фитосейулюс на стадии яйца, энкарзия в фазе куколки невосприимчивы к алейциду, имаго хищного клеща мало восприимчивы (Павлюшин, 1998).

Хризомал. Препарат на основе метаболитного комплекса, продуцируемого *Str. chrysomallus* P-21, перспективен против корневых гнилей и мучнистой росы овощных культур.

Актинин. Действующее начало препарата — метаболиты *Streptomyces* sp. 0234 нонактиновой группы. Препарат разработан в

ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии под руководством Н. В. Кандыбина. Актинин эффективен в защищенном грунте против паутиных клещей, вызывая 95–98%-ную гибель вредителя через 1–3 суток (Кандыбин и др., 1995). При опрыскивании пшеницы в Курганской области против пшеничного трипса 0,5%-ным рабочим раствором биологическая эффективность составила 96% (Штерншис и др., 1997).

Некоторые ферменты, продуцируемые микроорганизмами, могут быть агентами биологической защиты растений. Часто высокоактивную хитиназу продуцируют грибы-антагонисты возбудителей болезней растений. Этот фермент разрушает хитин, содержащийся в клеточной стенке фитопатогенных грибов. Поэтому можно подобрать штамм микроорганизма-продуцента хитиназы для создания ферментного препарата для защиты растений от болезней. Эффективным продуцентом хитиназы считается бактерия *Serratia marcescens*. Препарат хитиназы, полученный в ИЦиГ СО РАН, подавляет развитие фитопатогенных грибов родов *Fusarium*, *Botrytis*, *Didymella*. Хитиназы, продуцируемые некоторыми бациллами, оказывают не только фунгицидное, но и инсектицидное действие. Обработка листьев с гусеницами совки, выделенной из *B. subtilis* хитиназой, приводила к уменьшению потребления насекомыми пищи, уменьшению их веса и дальнейшей гибели (Chandrasekaran et al., 2012). Известно также, что ген хитиназы включают в геном растения для получения растений, устойчивых к фитопатогенным грибам.

Преимущества и недостатки биопрепаратов на основе микробных метаболитов, в частности токсинов, состоят в следующем. Несомненные преимущества их — способность резко изменять фитосанитарную ситуацию благодаря высокой активности и почти немедленному действию, а также токсигенное последствие и малая вероятность возникновения устойчивости у целевых объектов. Как правило, эти биопрепараты достаточно быстро разлагаются в окружающей среде и поэтому не накапливаются в плодах. Так, для Фитоверма установлен срок ожидания 1–3 дня, что позволяет делать обработки на любой фазе развития растений даже незадолго до сбора урожая. Микробные метаболиты меньше или вообще не зависят от абиотических факторов окружающей среды (температура, влажность, УФ). Срок хранения выше, чем у биопрепаратов на основе пропагул. Для них характерен более широкий спектр действия, хотя это может перерасти в недостаток, если речь пойдет о полезных видах. Однако проведенные исследования на энтомофагах установили либо отсутствие их влия-

ния, либо отрицательное воздействие в ограниченном интервале доз. Как правило, эти препараты можно сочетать с выпуском энтомофагов, хотя в каждом конкретном случае следует проявлять осторожность, особенно в отношении авермектиновых препаратов. По имеющимся данным, метаболитные препараты нефитотоксичны.

10.4. БАВ как стимуляторы защитных реакций растений

В конце 70-х гг. прошлого века М. С. Дунин обратил внимание на такое направление биологической защиты растений от болезней, как опосредованное воздействие на фитопатогены через усиление самозащиты с помощью иммуноактиваторов. Идентификация *фитоалексинов* (БАВ, выделяемых растениями в ответ на воздействие патогена) сыграла большую роль в изучении механизма приобретенного активного иммунитета. Оказалось, что среди метаболитов фитопатогенов находятся индукторы этих фитоалексинов, иначе называемые *элиситорами*. Испытания вытяжки из мицелия гриба, вызывающего сухую гниль картофеля, показали его элиситорное действие. Обработка клубней картофеля перед посадкой этим элиситором снижала развитие основных болезней в период вегетации и последующего хранения.

Установлено, что к индукторам-элиситорам относятся полиненасыщенные жирные кислоты (арахидоновая, эйкозапентаеновая). Первым препаратом, зарегистрированным в России, содержащим смесь полиненасыщенных жирных кислот с высоким содержанием арахидоновой кислоты, стал **Иммуноцитифит, ТАБ**, который условно можно отнести к биопрепаратам, поскольку этиловый эфир арахидоновой кислоты как основной компонент является продуктом культивирования микромицета *Mortierella alpina*. Арахидоновая кислота выступает как многоцелевой стимулятор защитных реакций, роста и развития растений (Озерецковская, 1994; Кульнев, Соколова, 1997). Арахидоновая кислота как элиситор оказывает влияние на содержание свободных стероидов, способствуя формированию индуцированного иммунитета. В инфицированной клетке создается дефицит стероидов, от которых зависит процесс репродукции патогена. Помимо индуцирования устойчивости растений к болезням, арахидоновая кислота обладает ростостимулирующим действием. Достаточно широкий спектр действия элиситора объясняют тем, что на молекулярном уровне происходит влияние на процессы экспрессии не только генов

защиты, но и генов, контролирующих синтез ростовых факторов, фитогормонов и ферментов. По сравнению с экстрактами из патогенных микроорганизмов Иммуноцитопит имеет преимущество, которое состоит в том, что он не содержит супрессоров, отрицательно влияющих на индукцию устойчивости.

Препаративная форма Иммуноцитопита представлена в виде таблеток, включающих помимо действующего вещества различные ингредиенты, в том числе антиоксиданты. Препарат рекомендован для применения на различных сельскохозяйственных культурах путем обработки семян перед посевом и опрыскивания растений во время вегетации. Норма расхода препарата очень низкая, например:

- для семян зерновых, свеклы, подсолнечника, гречихи, гороха и риса 0,3–0,45 г/т;

- для семян овощных культур 0,3–0,45 г/кг;

- для вегетирующих растений 0,3–0,45 г/га.

Опыт использования Иммуноцитопита как элиситора в разных географических зонах России свидетельствует о том, что препарат достаточно эффективен в защите культур от комплекса почвенной, семенной и листостебельной инфекций.

В ВИЗР многолетние исследования индуцированной устойчивости растений к фитопатогенам проведены С. Л. Тютеревым. Среди множества элиситоров выделена группа, основывающаяся на молекуле хитозана, который входит в состав панциря ракообразных. *Хитозан* не оказывает прямого ингибирующего эффекта на фитопатогенные грибы, его защитный эффект связан с повышением иммунитета растений. Для повышения эффективности хитозана предложены его смеси с другими БАВ (ДМСО, молочная и янтарная кислоты и др.). Такие смеси получили название *хитозары*.

В ВНИИБЗР разработан препарат на основе хитозана и янтарной кислоты **Нарцисс, ВР (80 г/л)**. Нарцисс рекомендован для обработки семян и опрыскивания растений в период вегетации для защиты от болезней. Кроме того, Нарцисс разрушает хитиновую оболочку галловых нематод, стимулируя синтез хитиназы. Из более поздних разработок следует отметить препарат на основе лактата хитозана — **Экогель, ВР (30 г/л)**.

К препаратам, повышающим устойчивость растений к болезням, относится **Симбионта, Ж (0,45 г/л)**, содержащий продукты метаболизма грибов-эндифитов женьшеня. Стимулируя развитие микоризных грибов на корнях культурных растений, препарат активизирует

их рост и развитие. Симбиоз с грибом играет одну из ведущих ролей в повышении иммунитета растений. Биологическое значение симбиоза корней растений и эндофитных грибов заключается в том, что грибы, используя избыток продуктов фотосинтеза, возвращают их растению в виде более сложных азотосодержащих веществ, необходимых для его развития. Из них наиболее ценны фитогормоны. Благодаря гормональному действию на растения Симбионта даже при ничтожно малых нормах расхода (1 мл/т или 1 мл/га) проявляет исключительно высокую физиологическую активность.

Таким образом, воздействуя на вредные организмы или на растения, БАВ различного происхождения могут быть эффективными агентами биологической защиты растений.

11. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ ВРЕДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

11.1. Место биологических методов в интегрированной защите растений

В целом биологическая защита растений включает агроценотическую регуляцию вредных видов (разные способы пополнения полезными агентами биоценозов) и оперативное сдерживание вредных видов на фоне устойчивых сортов. В совокупности с химическими и другими методами возникает понятие интегрированной защиты растений (ИЗР). Существует несколько формулировок ИЗР, однотипных по сути. Например, ИЗР — *это система с применением экономически, экологически и токсикологически приемлемых способов сдерживания численности вредных видов ниже экономического порога вредоносности, причем в первую очередь при сознательном использовании всех природных ограничивающих факторов* (Франц, Криг, 1984). Хотя в современной интегрированной защите растений главное место занимает химический метод защиты растений, перспективы использования биологических методов будут неуклонно возрастать в связи с их биоценотической сущностью. Биологические агенты (энтомофаги, энтомопатогены, антагонисты и др.), входя в состав и структуру агроэкосистем, вовлекаются в биоценотический процесс, т. е. в процесс функционирования популяций организмов по обеспечению потока вещества, энергии и информации по трофическим блокам этих систем (Новожилов и др., 1995). Таким образом, принцип биоценотического равновесия лежит в основе биологических методов защиты растений как компонентов интегрированной защиты растений. В свою очередь, интегрированная защита растений является важнейшим компонентом всей системы ресурсоэнерго-экономного и экологически безопасного сельскохозяйственного природопользования. Стратегия адаптивной интенсификации растениеводства (Жученко, 1995) ориентирует на необходимость более полного использования неисчерпаемых природных ресурсов за счет биологизации и экологизации интенсификационных процессов в агроэкосистемах, мобилизации адаптивного потенциала важнейших биологических компонентов агробиоценозов, более дифференцированного использования природных, биологических и техногенных

ресурсов. Это означает, что в общую адаптивную стратегию растениеводства хорошо вписываются основные стратегии биологической защиты растений.

Биологические методы защиты растений занимают все большее место в комплексе мероприятий по защите сельскохозяйственных и лесных культур, соответствуя концепции фитосанитарной оптимизации агроэкосистем. На некоторых культурах роль и удельный вес биозащиты возрастает настолько, что принцип биологической регуляции вредных видов становится доминирующим. Это касается в первую очередь овощных культур защищенного грунта, где факторы внешнего воздействия на биологические агенты легче контролировать. Учитывая, что для усиления деятельности природных агентов биологического подавления требуются определенные агротехнические, карантинные и хозяйственные мероприятия, а для оперативного сдерживания вредных видов применяют хищников, паразитов, биопрепараты, интегрированная защита огурца в закрытом грунте сводится, главным образом, к биологической защите.

Способы защиты любой сельскохозяйственной культуры зависят от видового состава фитофагов, возбудителей болезней растений и сорняков. Чем больше хозяйственно важных видов можно подавить биологическими методами, тем больше интегрированная защита растений приближается к биологической. Следовательно, место биологических методов в интегрированной защите зависит от защищаемой культуры. В современных условиях наибольшее значение биологические методы имеют для тепличных растений, а в открытом грунте для овощных, плодовых и ягодных культур. Это те культуры, плоды которых потребляют преимущественно в свежем виде, поэтому остатки химических пестицидов в продукции особенно нежелательны. В то же время с каждым годом усиливается роль биологической защиты зерновых культур, в основном за счет обработки семян перед посевом препаратами на основе микробов-антагонистов, их метаболитов, а также элиситоров с последующим опрыскиванием вегетирующих растений.

Приведем примеры систем защиты некоторых культур, где биологические методы защиты растений занимают доминирующее положение вплоть до полного вытеснения химических.

11.2. Биологическая защита растений в закрытом грунте

Система биологической защиты растений в закрытом грунте базируется на экологобиоценологических подходах, включающих:

- организационно-хозяйственные и профилактические мероприятия;
- фитосанитарный мониторинг фитофагов и возбудителей болезней растений, а также их естественных врагов;
- специализированный комплекс энтомоакарифагов;
- ассортимент микробиологических средств для регуляции численности вредных организмов;
- технологии совместного использования биологических средств, позволяющие достичь высокой эффективности защитных мероприятий.

Основа эффективности биологической защиты растений — строгое выполнение организационно-хозяйственных и профилактических мероприятий, использование устойчивых сортов, соблюдение высокой агротехники при выращивании культур и комплексное использование биологических средств.

При обследовании растений на предмет выявления первых очагов фитофагов и фитопатогенов особое внимание уделяют осмотру растений, расположенных по периметру теплицы или вдоль центральных проходов, а также мест наиболее вероятного проникновения вредного организма извне (форточки, щели, двери и т. д.).

При хорошо налаженной системе фитосанитарной диагностики можно быстро и эффективно провести защитные мероприятия именно на тех площадях, где они необходимы. Так, применение энтомоакарифагов значительно эффективнее и экономичнее в начальных очагах вредителей и при использовании комплекса полезных видов.

На некоторых культурах закрытого грунта разработаны ЭПВ вредителей. Однако в условиях теплиц защитные мероприятия следует начинать при обнаружении первых очагов вредителей, даже если их численность не будет превышать пороговую. Это обусловлено тем, что в теплицах отсутствуют такие лимитирующие размножение фитофагов факторы, как погодные условия и естественные враги (если их не применять специально), что неизбежно приводит к увеличению численности вредителя. Поэтому ЭПВ вредителей в условиях закрытого грунта следует рассматривать как уровень, ниже которого нужно снизить плотность популяции вредителя, чтобы избежать по-

ть урожай, а не как показатель необходимости применения активных мер защиты растений.

Существуют два пути использования биологических агентов в защищенном грунте:

- профилактические выпуски энтомоакарифагов и заблаговременное внесение биопрепаратов для предотвращения размножения вредных объектов;

- оперативное использование биологических средств при появлении вредителей и болезней растений.

В таблице 11.1 представлена система биологической защиты растений огурца в теплицах, составленная на основе обобщения рекомендаций ведущих ученых и специалистов России. Предложенная система предусматривает использование широкого ассортимента биологических средств защиты культуры от вредных организмов, что не исключает применения при необходимости химических препаратов, если они не оказывают отрицательного влияния на энтомофагов и основу биопрепаратов.

Необходимо отметить, что в тепличном растениеводстве постоянно происходят перемены, включающие: появление новых видов опасных вредителей в результате закупки за рубежом растениеводческой продукции; укрупнение площадей теплиц; быстрая смена сортового состава культур; интенсивные технологии возделывания овощных культур (интерплантинг, светокультура); широкое применение насекомых-опылителей и др. Перечисленные особенности тепличного производства требуют совершенствования систем биологической защиты растений, в связи с чем проводятся корректировки регламентов применения биологических средств защиты растений. В частности, первостепенное значение уделяется профилактическим выпускам энтомофагов и использованию биопрепаратов с защитной и фиторегуляторной активностью (Белякова, Павлюшин, 2013).

В целом, в закрытом грунте видовой состав вредных организмов, интенсивность их развития и вредоносность в разные годы и в каждой конкретной теплице варьируют. Поэтому организация биологической защиты против комплекса фитофагов и фитопатогенов требует творческого подхода специалиста. Выбор биологических средств, нормы и способы их использования осуществляют в соответствии с результатами регулярных фитосанитарных обследований и действующими в данной зоне рекомендациями.

Мероприятия по биологической защите огурца от вредителей и болезней в закрытом грунте

Технология применения и нормы расхода		
Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства
Начало нового культурооборота		
Перед посевом (посадкой) растений		
Семена	Вирусная инфекция	
Семена	Грибная и бактериальная инфекции	Бактофит, СП, Псевдобактерин-2, Ж
На рассад		
За несколько дней до высадки рассады	Комплекс грибных болезней	Бактофит, СП Алирин-Б, СП
Рассада	Вирусная инфекция	Вакцина ВИРОГ-43М

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода
Рассада	Комплекс вредителей	Макролофус	Профилактические выпуски хищного клопа до появления вредителя, 3–5 особей на 1 м ²
Для профилактики и при появлении первых очагов	Паутинный клещ	Фитосейдулос	Профилактический выпуск акарифага из расчета 5–10 особей на 1 м ² каждые 2 нед. При появлении вредителя — в соотношении хищник: жертва 1:10–1:50, поддержание оптимальных условий влажности (выше 70%)
		Фитоверм, КЭ (2 г/л), Акарин, КЭ, Битокси-бацитлин, П	Опрыскивание в очагах 0,1%-ным рабочим раствором Фитоверма или 0,2%-ным раствором Акарина. Опрыскивание 0,7–1%-ным раствором БТБ с интервалом 15–17 дней при расходе рабочей жидкости — 1000–3000 л на 1 га
Фаза 1–3 настоящих листьев	Тепличная белокрылка	Желтые клеевые ловушки (ЖКЛ)	Применение желтых клеевых ловушек для сигнализации появления вредителя (1–2 ловушки на 50 м ²)
При появлении первых очагов	Бахчевая и картофельные тли	Энкарзия	Профилактический выпуск два раза в неделю, 1–2 особи на 1 м ²
		Галлица афидиума	Колонизация личинок афидофага в соотношении хищник:жертва 1:2–1:5. Контрольные учеты два раза в неделю
В период высадки рассады на постоянное место	Комплекс заболеваний		Обработка растений с мозаичной окраской листьев, пожелтевшими и деформированными семядолями, изъязвленной, усохшей или побуревшей корневой системой

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода	
			На производственных посадках	
За 3 дня до высадки рассады	Галловые нематоды (в грунтовых теплицах)	Акарин, П, Фитоверм, П	Рассыпание по поверхности почвы препаратов (норма расхода Фитоверма — 50 г/м ² , Акарина 200 г/м ²) с последующим перемешиванием почвы на глубину 10–15 см ротационными машинами	
Перед посадкой растений	Корневые гнили (в грунтовых теплицах)	Триходерма Вериде 471, СП, Глиокладин, ТАБ, Бактофит, СП, Алирин-Б, СП	Пролив растений под корень одним из препаратов из расчета 100–200 мл рабочего раствора под каждое растение: Триходерма Вериде 471 (25–50 г на 10 л), Бактофитом (6 кг при расходе рабочей жидкости до 3000 л на 1 га), Алирином-Б (60–150 г при расходе рабочей жидкости — 1000–3000 л на 1 га) или внесение препарата Глиокладин вручную на глубину не менее 1 см при высадке рассады из расчета 1 табл. на 1 лунку	
В течение всего культу-рооборота	Комплекс вредителей и болезней		Регулярное обследование растений, направленное на раннее выявление очагов вредителей и болезней	
При обнаружении больных растений	Галловые нематоды (в грунтовых теплицах)	Фитоверм, П	Удаление больных растений. Внесение препарата из расчета 18 г на одну лунку при перемешивании с почвой. При высокой степени пораженности, в последующих оборотах выращивать нематодостойчивые сорта томата, перец или баклажаны	

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода
В период вегетации	Вирусные болезни		Удаление больных растений. В грунтовых теплицах субстрат в месте удаленных растений пролить 1%-ным раствором KMnO_4 . После работы тщательно вымыть руки с мылом и инвентарь в 5%-ном растворе тринатрийфосфата. В каждой теплице должны быть сменные халаты
При появлении симптомов заболеваний	Аскохитоз и другие пятнистости	Триходерма Вериде 471, СП	Снижение относительной влажности воздуха и усиление вентиляции в околосеменном слое. Фитопроочистка с удалением зараженных листьев, стеблей растений. Опрыскивание в период начала цветения — плодonoшение из расчета 15 г препарата на 10 л воды при расходе рабочей жидкости 10 л на 50 м ²
Сначала нового цикла-рооборота	Тепличная белокрылка и трипсы	ЖКЛ	В истребительных целях ловушки устанавливают на высоте 20–25 см от верхней части зеленого конуса растений, прикрепляя к элементам конструкции теплиц при помощи шпагата из расчета 1 ловушка на 5–7 м ² площади. Рулонные желтые клеевые ловушки размещают в виде ленты по всему периметру теплицы
В период вегетации	Комплекс вредителей	Комплекс энтомоакарифагов	Профилактические выпуски многоядных хищников — клопов макролофуса, ордуса, антакариса (4–5 особей на 10 м ²), фитосейулюса (две особи на м ²), энкарзии или эретмоперуса (2 раза в неделю из расчета 1–2 имаго на 1 м ²), циклопеды (5 жуков на 1 м ²). При выращивании огурца по интенсивной технологии (гидропоника, светокультура) использование божьих коровок целесообразно

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода
При обнаружении первых очагов	Паутинный клещ	Фитосейулюс	Выпуск акарифага в соотношении хищник:жертва 1:20–1:50* (влажность воздуха выше 75%)
		Фитоверм, КЭ (2 г/л), Акарин, КЭ, Битокси-бацитлин, П (БТБ)	Опрыскивание в очагах 0,1%-ным рабочим раствором Фитоверма или 0,2%-ным раствором Акарина. Опрыскивание 0,7–1%-ным раствором БТБ с интервалом 15–17 дней при расходе рабочей жидкости — 1000–3000 л на 1 га
При обнаружении первых очагов	Бахчевая и картофельные тли	Выпуск афидофагов	Галлица афидимиза (колонизация личинок) в соотношении хищник:жертва — 1:5. Неоднократная колонизация мумий лизифлебуса в соотношении паразит:хозяин — 1:5–1:20, афидиуса матрикария (колемани, эрви) — 1:10–1:15* с интервалом 5–7 дней
При увеличении численности	Бахчевая и картофельные тли	Комплекс афидофагов	Дополнительный выпуск афидофагов *
		Фитоверм, КЭ (2 г/л), Акарин, КЭ	Опрыскивание в период вегетации одним из препаратов в концентрации рабочего раствора 0,8% с интервалом 14–20 дней (2–3 обработки)
При обнаружении очагов	Тепличная белокрылка	Энкарзия, Эретмоперус	Паразитов колонизируют с недельными интервалами не менее трех раз в количестве 30 тыс. особей на га

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода
Для профилактики	Трипсы (табачный, западный, цветочный, разноядный и другие виды)	Амблисейус (маккензи, Свирского, мондорензис)	Внесение хищного клеща до оптимального соотношения хищник: жертва — 1:1–1:2*
При обнаружении первых очагов		Хищные клопы рода Ориус	Норма выпуска 5–10 особей на 1 м ²
При повышении численности		Фитоверм, КЭ (2 г/л)	Сплошная обработка растений 1%-ным рабочим раствором Фитоверма
По первым признакам заболевания	Мучнистая роса		Создание режимов температуры и влажности, обеспечивающих постоянный медленный воздухообмен на всей площади теплицы. Фитопрофилактика с удалением пораженных листьев
		Фитоспорин-М, Ж, Бактофит, СП	Опрыскивание растений: первое — профилактическое, последующие — с интервалом 7–10 дней. Расход Фитоспорина — 4–6 л, Бактофита — 7–14 кг, рабочей жидкости — до 3000 л на 1 га
По первым признакам заболевания в период плодоношения	Ложная мучнистая роса, аскохитоз (листовая и плодовая формы болезни)		Снижение на 1–2 сут относительной влажности воздуха путем подвешивания ночных температур до 20–22°C в сочетании с постоянной вентиляцией, фитопрофилактика с последующим удалением пораженных частей растений из теплицы
		Фитоспорин-М, П	Обработка растений 0,2%-ной суспензией препарата

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологические средства	Технология применения и нормы расхода
По первым признакам заболевания	Антракноз, бурая, оливковая, угловатая бактериальная пятнистость и др. пятнистости	Алирин-Б, СП	Контроль за соблюдением технологических режимов выращивания. Систематические фитопроцестки в сочетании с внескорневыми подкормками микроэлементами для повышения выносливости растений Обработка растений в период вегетации 0,1%-ным препаратом
При появлении первых признаков	Деформация листьев (хлороз, скручивание, пупыревидность и др.)		В грунтовых теплицах проверить почву и субстраты на загрязнение веществами типа регуляторов роста или гербицидов. Провести проколы грунта до подпочвенного слоя грунта, рыхление междурядий с одновременным проветриванием, ограничение поливов до минимума. При выращивании отурца гидропонным способом провести проверку питательного раствора и воздушного режима в теплице
В конце культурооборота — профилактические мероприятия			
Вслед за последним сбором урожая	Комплекс вредных организмов	Профилактические мероприятия	Обработка растений пестицидами (с учетом видов вредных организмов согласно списка разрешенных препаратов). Удаление растительных остатков. Дезинфекция и дезинсекция конструкций теплиц, стекол, шпалер и т. д. В грунтовых теплицах пропаривание или химическое обеззараживание грунта

Примечание: * — норма выпуска энтомоакарифагов может меняться в зависимости от фазы развития растений, технологии возделывания культуры, а также условий микроклимата и конкретной фитосанитарной ситуации в теплице.

11.3. Использование биологических средств в защите сельскохозяйственных культур открытого грунта

Применение биологических средств в открытом грунте тесно связано с условиями окружающей среды. Климат конкретного региона обуславливает возможность использования тех или иных способов и средств биологической защиты растений. В европейской части страны, особенно на юге, успешно применяют местных и интродуцированных энтомофагов, а также биопрепараты на основе микроорганизмов и БАВ. Биологический контроль вредных организмов имеет большое значение и в восточных регионах России, хотя и применяется не так широко из-за более сурового климата. На востоке страны предпочтение отдают микробиологическим препаратам. Энтомопатогенные препараты в данном случае предпочтительнее, чем выпуск энтомофагов, использование которых ограничено из-за климатических условий региона. Однако замена химических инсектицидов на биопрепараты позволяет сохранить полезную энтомофауну, которая также участвует в регуляции численности вредных насекомых.

Рассмотрим биологическую регуляцию вредных видов на примере белокочанной капусты — основной овощной культуры открытого грунта. Поля под эту влаголюбивую культуру часто располагают в поймах рек, вблизи водоемов, где особенно строго следует соблюдать требования охраны окружающей среды. Поэтому химические пестициды допустимо применять только в отдельных случаях, когда численность вредных объектов в несколько раз превышает ЭПВ, а применение биосредств не может обеспечить достаточной биологической эффективности.

Экологически безопасная система защиты капусты от вредителей и болезней предусматривает последовательное использование приемов и средств, способствующих оптимальному росту и развитию растений. Она включает комплекс организационно-хозяйственных и агротехнических мероприятий, использование устойчивых сортов, микробиологических препаратов и естественных энтомофагов.

В определении целесообразности защитных мероприятий решающую роль играет обследование полей, направленное на оценку численности вредителей и степени зараженности возбудителями болезней. Одновременно следует выявлять и численность энтомофагов

и зараженность вредителей энтомопатогенами для решения вопроса об отмене обработок при достижении критерия эффективности естественных врагов.

Мероприятия против болезней капусты проводят преимущественно в предпосевной период и во время выращивания рассады в теплицах. Биопрепараты используют для обработки семян и внесения в рассадочные гряды. Большое значение в укреплении иммунной системы растений капусты и повышения их устойчивости к комплексу болезней имеет использование различных биостимуляторов и регуляторов роста и развития растений. Перед высадкой осуществляют выбраковку больных и слабых растений.

В период вегетации мероприятия по биологической защите осуществляют на основе показателей ЭПВ. Используют биопрепараты против болезней и вредителей, а при благоприятных условиях проводят выпуск энтомофагов (табл. 11.2).

Таблица 11.2

Мероприятия по биологической защите капусты от вредителей и болезней

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Перед посевом	
			Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)	
Подготовка семян перед посевом	Комплекс болезней	Фитоспорин-М, П (1,5 г/кг)	Предпосевное замачивание семян в течение 1–2 ч с последующим просушиванием в тени (расход рабочей жидкости — 1–1,5 л/кг)	
		Триходерма Вериде 471, СП (3 г/10 л воды)		
		Бактофит, СП (4–5 г/кг)	Предпосевное замачивание семян в 0,5%-ной суспен- зии препарата с последующим просушиванием (расход рабочей жидкости — 1–1,5 л/кг)	
		Агат-25 К, ТПС (40 мг/кг)	Предпосевное замачивание семян на 6 ч (расход рабочей жидкости 1 л/кг)	
		Симбионта, Ж (0,2 мл/кг)	Предпосевное замачивание семян на 30 мин (расход рабочей жидкости 2 л/кг)	
		Иммуноцитифит, ТАБ д. в. — 20 г/кг (1 таб/кг)	Замачивание семян на 2–3 ч (расход рабочей жидкости 2–3 л/кг)	

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
На рассаде в теплицах и парниках			
Подготовка почвы в теплицах Перед высадкой рассады в открытый грунт	Черная ножка, корневые гнили	Трихоцин, СП (30 г/500 м ²)	Пролив почвы при высадке рассады (расход рабочей жидкости — 50 л/500 м ²)
		Триходерма Вериде 471, СП (25–50 г/10 л воды)	Полив рассады под корень в фазе 2–3-х настоящих листьев (расход рабочей жидкости — 0,3–0,5 л/м ²)
		Фитоспорин-М, Ж (40 мл/10 л воды)	Погружение корней рассады в суспензию препарата на 1–2 ч перед высадкой в грунт (расход рабочей жидкости — 1 л/100 растений)
		Бактофит, СП (5 г/л воды)	Обмакивание корней рассады и маточников перед посадкой в 0,5%-ной суспензии препарата (расход рабочей жидкости — 1 л/100 корней)
В период вегетации			
После высадки рассады в грунт	Бактериозы	Триходерма Вериде 471, СП (25–50 г/10 л воды)	Полив в лунку при высадке рассады на постоянное место (расход рабочей жидкости — 100–150 мл/растение)
		Симбионта, Ж (1 мл/га)	Опрыскивание через три недели после высадки рассады в грунт (расход рабочей жидкости — 300 л/га)
		Фитоспорин-М, П (0,6–0,8 кг/кг)	Опрыскивание рассады через 7–10 дней после высадки в грунт и повторно через 2–3 недели (расход рабочей жидкости — 200–500 л/га)
		Бактофит, СП (2 кг/га)	Полив рассады под корень после высадки на постоянное место (расход рабочей жидкости — до 3000–4000 л/га)
			Опрыскивание растений через месяц после высадки рассады (норма расхода рабочей жидкости 300–400 л/га)

Период, фаза развития растений	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
В период вегетации растений	Бактериозы	Иммуноцифит, ТАБ д. в. — 20 г/кг (1 таб/га) Ризоплан, Ж (2 л/га)	Опрыскивание растений при появлении первых признаков болезни (норма расхода рабочей жидкости 300–400 л/га). Повторная обработка через 20 дней
В период вегетации растений	Кила	Агротехнические мероприятия	Выбор сортов, характеризующихся устойчивостью к данному заболеванию Проведение агротехнических мероприятий, обеспечивающих нормальное физиологическое состояние растений
За 2 недели до высадки рассады	Крестоцветные блошки	Метод ловчих культур	Посев ловчей культуры — горчицы сарептской на участке поля, составляющем 4–5% от площади посадок капусты и расположенном вдоль одной из сторон поля (при достижении пороговой плотности на ловчей культуре проводят обработку пиретроидом)
Во время высадки рассады	Капустные мухи	Немабакт (5 млн нематод в 1 г порошковой губки) Энтонем-F (5 млн нематод в 1 г порошковой губки) Алеохара двулопастая	Внесение в почву с поливной водой одновременно с высадкой рассады в грунт в виде водной суспензии, содержащей личинки нематод (125–500 тыс. особей нематод/растение), норма расхода рабочей жидкости — 200–400 л/га
Листовая мутовка			Разведение и выпуск энтомофага в норме, обеспечивающей соотношение хищник:жертва 1:30
До завязывания кочана	Крестоцветные клопы	Трисолькус	При заражении первых кладок яиц клопа трисолькусом на 25% и выше возможна отмена обработок против последующих поколений

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
Листовая мутовка — завязывание кочана	Капустная моль	Битоксибациллин, П (1–1,5 кг/га)	Опрыскивание в период вегетации одним из рекомендованных бактериальных препаратов на основе <i>Bt</i> против каждого поколения вредителя с интервалом в 7–8 дней (норма расхода рабочей жидкости 200–400 л/га)
		Лепидоцид, СК (0,5–1 кг/га)	
		Фитоверм М, КЭ д. в. — 2 г/л (0,8–1,6 л/га)	Опрыскивание в период вегетации с интервалом 14–20 дней (норма расхода рабочей жидкости 200–400 л/га)
		Диатекта	Учет численности энтомофага капустной моли — паразита гусениц диатекты
Листовая мутовка — завязывание кочана	Репная и капустная белянки	Препараты и нормы их расхода как против капустной моли	Из бактериальных препаратов против белянок следует выбирать наиболее щадящие (несодержащие β-эктоксин) и нормы расхода в данном случае минимальные
		Апanteлес беляночный	При 60–80%-ной заселенности гусениц апanteлесом и плотности 4–5 гусениц на 1 растение обработка нецелесообразна
		Габробракон	Выпуск габробракона против каждого поколения вредителя (10 тыс. особей на 1 га). Высокий эффект от выпуска энтомофагов в сочетании с биопрепаратами

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
Листовая мутовка — завязывание кочана	Репная и капустная белянки	Микроспоридиоз	Наблюдения за состоянием насекомых (внешний вид и характер откладки яиц, процент отрождения гусениц из яиц и т. д.). При заражении микроспоридиями более 50% особей и одновременном наличии признаков физиологического ослабления (см. раздел 4.4) увеличения численности вредителя в этом и следующем поколении не произойдет
		Битоксибациллин, П (2 кг/га)	Обработка препаратами на основе <i>Vt</i> против гусениц капустной совки 1–2 возраста
		Лепидоцид, СК (1,5–2 кг/га)	
		Биостоп, Ж (4–5 л/га)	
Листовая мутовка — завязывание кочана	Капустная совка	Опрыскивание в период вегетации с интервалом 14–20 дней (норма расхода рабочей жидкости 200–400 л/га)	Опрыскивание в период вегетации с интервалом 14–20 дней (норма расхода рабочей жидкости 200–400 л/га)
		Фитоверм М, КЭ д. в. — 2 г/л (1,6 л/га)	
		Трихограмма	
		Габробракон	Выпуск габробракона в период отрождения гусениц (10 тыс. особей на 1 га)

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности их применения, условия, определяющие их необходимость)
Во время завязывания кочана	Капустная тля	Биостоп, Ж (4–5 л/га)	Опрыскивание в период вегетации с интервалом 7–8 дней (норма расхода рабочей жидкости 200–400 л/га)
		Некорневая подкормка удобрениями	Рекомендуется применять 1–4%-ные растворы или вытяжки нитроаммофоса или двойного суперфосфата
		Энтомофтороз	Своевременное выявление естественной эпизоотии (см. раздел 4.4). При высокой степени заражения тли энтомофторозом и благоприятных погодных условиях отмена химических обработок
		Энтомофаги: хищные личинки сирфид и галлиц, кокцинеллиды, диаретиелла	Если общая заселенность растений с мелкими колониями тли не превышает 10% и на каждом заселенном растении насчитывается в среднем 1–2 и более личинок мух-сирфид или не менее 3 жуков и личинок кокцинеллид, а также при соотношении паразит: хозяин 1:15, химические обработки можно не проводить. При зараженности тли диаретиеллой на 40–70% и заселении тлей менее 10% растений обработка нецелесообразна. Для сохранения и размножения энтомофагов необходимо ограничивать применение пестицидов, а также проводить посев нектароносных растений (фенхель, анис, фацелия, тмин, кориандр) в непосредственной близости с посадками капусты

Примечание. В таблице представлены: биологические средства, разрешенные для применения Госкаталогом 2016 г.; агротехнические приемы, способствующие оптимизации фитосанитарной ситуации; энтомофаги, выпуск которых эффективен в европейской части страны и в южных регионах; а также энтомофаги из природных популяций, деятельность которых учитывают при планировании мероприятий по защите капусты.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Авермектины — продукты жизнедеятельности актиномицета *Streptomyces avermitilis*, обладающие инсектицидной, акарицидной и нематодицидной активностью.

Агент биологической защиты — полезный организм, используемый в биологической защите растений от вредных видов, основа биопрепаратов.

Акклиматизация — комплекс приспособительных реакций вида, которые позволяют ему закрепиться в данной экологической нише.

Аллелопатии — биологически активные вещества, выделяемые одним организмом для подавления или изменения роста, развития, поведения другого организма (антибиотик, фитонцид, феромон и т. д.).

Аллелопатия — влияние на рост, общее состояние, поведение или биологию одних видов биологически активными веществами других видов организмов.

Антагонизм — форма взаимоотношений между организмами, при которой один вид подавляет развитие другого или убивает его.

Антибиоз — форма антагонистических взаимоотношений организмов, связанная с выделением одними из них веществ, подавляющих или задерживающих развитие других.

Антибиотики — биологически активные вещества, продуцируемые организмами и подавляющие рост или убивающие другие организмы.

Аппрессории — вздутия на концах ростковых гиф гриба, служащие для прикрепления к кутикуле и внедрения в хозяина через кожные покровы.

Ареал — область обитания вида.

Аттрактанты — привлекающие вещества.

Бактериофаг — вирус, хозяином которого является бактерия.

Бакуловирусы — семейство энтомопатогенных палочковидных вирусов, содержащих двухтяжевую ДНК. Вызывают у насекомых ядерные полиэдросы и гранулезы.

Белковый матрикс — объемное белковое образование, в которое погружены вирионы бакуловирусов. Различают полиэдрин и гранулин.

Биологическая активность препарата — ответная реакция тест-объекта на действие биопрепарата, выраженная в единицах ак-

тивности. В зависимости от природы препарата тест-объектами могут быть насекомые, фитопатогены и т. д.

Биологически активные вещества — продукты жизнедеятельности живых организмов (животных, растений, микроорганизмов) разнообразной химической природы, обладающие в очень малых концентрациях активностью по отношению к другим организмам.

Биологический препарат — препарат, действующим началом которого является микроорганизм или продукт его жизнедеятельности, или биологическое средство защиты от вредителей, фитопатогенов и сорных растений, активным ингредиентом которого являются агенты биологической природы.

Биоценоз — исторически сложившиеся группировки видов животных, растений и микроорганизмов, занимающие участок среды с более или менее однородными условиями существования.

Вакцина — препарат на основе ослабленных штаммов фитопатогенных вирусов для защиты от вирусных болезней растений.

Вакцинация — обработка растений вакциной.

Вирин — обозначение вирусных инсектицидных препаратов.

Вирион — вирусная частица.

Вирулентность — качественная мера патогенности, характеризующая специализацию патогена.

Внутриареальное расселение — массовое расселение в пределах ареала энтомофагов из старых очагов размножения вредителя во вновь возникающие.

Гаустории — специальные образования гриба, служащие для проникновения в живую ткань хозяина и потребления из нее питательных веществ.

Генетический (автоцидный) метод — это использование таких способов обработки насекомых, которые могут подавлять потенциал размножения вредителей путем изменения или замещения генетического материала.

Генная (генетическая) инженерия — технология манипуляций с ДНК (работа с рекомбинантной ДНК). Суть технологии заключается в воссоединении фрагментов ДНК *in vitro* с последующим введением новых рекомбинантных структур в живую клетку.

Гербифаг — организм, уничтожающий сорное растение.

Гиперметаморфоз — сложное развитие некоторых насекомых, включающее развитие личинок по меньшей мере двух резко различных типов.

Гиперпаразитизм — использование в качестве хозяина других паразитов.

Гифальные тела (бластоспоры) — дрожжеподобные одноклеточные фрагменты мицелия гриба, размножающиеся делением и почкованием.

Горизонтальная передача инфекции — передача инфекции особям одной генерации (через корм, экскременты и т. д.).

Домен — части Сгу-белков, несущие определенные функции в механизме действия *Vt* на насекомых.

Доминантные летальные мутации — прекращение упорядоченного деления хромосом в яйцеклетке и сперматозоидах при сохранении способности к поиску партнеров и спариванию.

Единица антибиотической активности — минимальное количество антибиотика, способное подавлять развитие или задерживать рост стандартного штамма микроорганизма в определенном объеме питательной среды.

Ингибиторы синтеза хитина (ИСХ) — соединения, блокирующие синтез хитина насекомых во время линек, обладают также стерилизующим действием на имаго.

Инкубационный латентный период — период скрытого развития патологического процесса между заражением организма и проявлением внешних признаков (симптомов) болезни.

Интродукция — введение видов полезных организмов в какую-либо местность, в которой они ранее не встречались, из географически удаленной зоны.

Инфекционность — способность микроорганизма существовать в определенном хозяине и переходить от одной особи к другой.

Кайромоны — аттрактанты, привлекающие энтомофагов.

Каннибализм — форма проявления хищничества, при котором уничтожаются особи своего же вида.

Комменсализм — форма сожительства особей разных видов, характеризующаяся тем, что один из них (комменсал) постоянно или временно живет за счет другого, не причиняя ему вреда.

Критерий (уровень) эффективности энтомофагов или энтомопатогенов — соотношение численности хищник — жертва, или процент паразитированных или инфицированных особей хозяина, при котором численность вредителя снижается ниже порога вредоносности.

Ксенобиотики — чужеродные соединения.

Ксилофаг — вид, питающийся древесиной (стволовый вредитель).

Латентная инфекция — скрытая форма вирусной инфекции у насекомых. Индуцируется различными факторами стресса (переохлаждение, ксенобиотики и т. д.).

Личинка:

— **камподиевидная** — подвижная, обычно темно окрашенная личинка с плотными покровами, тремя парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой и часто со щетинками на заднем конце тела;

— **планидиевидная** (планидия) — активная свободноживущая безногая личинка 1-го возраста у тех паразитических двукрылых и перепончатокрылых насекомых, которым свойствен гиперметаморфоз.

Массовые (наводняющие) выпуски — метод неоднократного применения энтомофагов и акарифагов для быстрого сокращения численности вредителя. Вредителя уничтожают непосредственно выпускаемые особи энтомофага (акарифага), а не их потомки (как при сезонной колонизации).

Метод «дезорientации самцов» — насыщение окружающей среды синтетическими феромонами с целью нарушения коммуникации полов.

Метод «самцового вакуума» — массовый вылов самцов путем их привлечения феромонными ловушками.

Микозы — заболевания животных (насекомых, грызунов и клещей), вызываемые грибами.

Микогербицид — препарат на основе фитопатогенного гриба, предназначенный для подавления сорных растений.

Микроспоридии — облигатные паразиты животных (в том числе насекомых), относящиеся к царству простейших.

Монофаг — узкоспециализированный энтомофаг, приспособленный к одному виду хозяина или жертвы.

Наследуемая стерильность — явление, когда особи F_1 оказываются более стерильными, чем обработанные самцы родительского поколения.

Натурализация — последний этап акклиматизации энтомофага, характеризующийся окончательным приспособлением вида к новым условиям существования.

Нематоды — круглые черви, паразитирующие на других животных или ведущие сапрофитный образ жизни.

Ниша (экологическая) — локальное, узко ограниченное место обитания, которое из-за специфических условий среды вызывает у населяющих его организмов особые приспособительные признаки.

Олигофаг — относительно специализированный вид, питающийся насекомыми или клещами, относящимися к разным родам одного семейства.

Паразит — организм, использующий другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и постепенно приводящий его к гибели:

— **внутренний (эндопаразит)** — развивающийся внутри своего хозяина;

— **вторичный** — развивающийся за счет первичного паразита;

— **гетероксенный** — паразит, которому для завершения развития необходимы хозяева разных видов;

— **групповой** — вид, который в теле хозяина в норме успешно развивается в количестве двух и более особей;

— **моноксенный** — паразит, которому для завершения жизненного цикла необходим лишь один вид-хозяин;

— **наружный (эктопаразит)** — развивающийся снаружи, на поверхности тела хозяина;

— **облигатный** — вид, который в природных условиях может вести только паразитический образ жизни и не способен жить вне живого организма хозяина, его тканей или клеток;

— **одионый** — обычно развивающийся в количестве не более одного в каждой особи хозяина;

— **первичный** — вид, который паразитирует на (в) особи, не являющейся паразитом;

— **факультативный** — вид, который в одних случаях может существовать как паразит, а в других — сапрофитно.

Паразитизм — форма взаимоотношений между организмами разных видов, из которых один (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания и источника пищи на протяжении большей или меньшей части своего жизненного цикла, постепенно приводя хозяина к гибели:

— **клептопаразитизм** («воровской») — тип паразитизма, при котором взрослая особь использует для своего потомства хозяина, предварительно уже парализованного и зараженного другим паразитом. В результате возникающей конкуренции личинок клептопаразит устраняет первичного паразита;

— **множественный** (мультипаразитизм) — ситуация, когда одного хозяина одновременно или последовательно заражают один или несколько видов паразитов, потомство которых развивается одновременно;

— **сверхпаразитизм** (гиперпаразитизм) — использование в качестве хозяев других паразитов (вторичный, третичный и т. д.).

Параспоральные белковые включения — кристаллы эндотоксина, продуцируемые бактериальной клеткой одновременно с образованием спор.

Партеногенез — девственное размножение. Развитие потомства из яиц, не оплодотворенных мужскими гаметами.

Пассаж — проведение патогена через организм восприимчивого хозяина для повышения вирулентности.

Патовариант (патотип) — объединение подвидов *Bt* по признаку патогенности в отношении определенных объектов.

Патогенность — способность организма причинить своему хозяину ущерб, то есть вызвать болезнь. Она зависит от вирулентности агента и восприимчивости инфицируемого организма.

Перкутанный путь заражения патогеном — заражение через кожные покровы.

Пероральный путь заражения патогеном — заражение через пищеварительный тракт (ротовое отверстие) хозяина.

Персистентность — продолжительность сохранения биологической активности агента в окружающей среде или её отдельных объектах в почве, атмосфере, гидросфере, растениях, тканях и т. д.

Пищевая специализация (см. моно-, олиго- и полифаги).

Поисковая способность — способность энтомофагов находить хозяина или жертву.

Покоящиеся споры (хламидоспоры) — толстостенные споры грибов, служащие для переживания неблагоприятных условий.

Поливольтинный — вид, имеющий два или несколько полных поколений в году.

Полифаг — многоядный организм, питающийся разнообразным кормом (животным или растительным) или паразитирующий в различных видах хозяев.

Препаративная форма — готовый препарат, в состав которого входят действующее начало и вспомогательные вещества (наполнители, прилипатели, протекторы и др.).

Рабочая суспензия — суспензия с определенной концентрацией препарата, предназначенная для проведения защитных мероприятий.

Расы — разделенные на основе биологических признаков формы микроорганизмов, обитающие в одной местности, мало отличающиеся по структурным особенностям. Различают географические, физиологические и экологические расы.

Ризоиды — деформированные гифы, с помощью которых гриб закрепляется на субстрате либо прикрепляет хозяина к субстрату после его гибели.

Ризоплана — зона (до 100 мкм), окружающая корни и корневые волоски, заселенная микроорганизмами и входящая в состав ризосферы.

РРР — регуляторы роста, развития и размножения насекомых. К ним относятся ювеноиды, ИСХ, феромоны насекомых.

Сезонная колонизация — выпуск искусственно разведенных энтомофагов в начале развития первого поколения вредителя в расчете на дальнейшее самостоятельное развитие в природе в течение сезона.

Сидерофоры — соединения, осуществляющие связывание и транспорт трехвалентного железа.

Симбиоз (мутуализм) — совместное существование двух или нескольких разных организмов, приносящее им взаимную выгоду.

Синергизм — комбинированное действие двух или более микроорганизмов или каких-либо веществ на организм, при котором суммарный эффект превышает действие, оказываемое каждым компонентом в отдельности (взаимное усиление действия двух агентов).

Склероции — устойчивая к неблагоприятным условиям среды отвердевшая форма грибницы.

Специализация патогена — избирательность в отношении хозяина. Может быть узкой (для одного или нескольких близкородственных видов) и широкой (для многих видов).

Спорангии — особые образования грибов, в которых спорангиоспоры переживают неблагоприятные условия внешней среды.

Стация — часть местообитания вида с более узкими, по сравнению со всем биотопом, условиями жизни, используемая постоянно или временно (в ограниченный период, сезон, часть суток) для определенной цели (питания, размножения и т. д.).

Строма — плотная, твердая масса грибницы, служащая основой для образования половых органов гриба.

Тенета — сети пауков, сплетенные из паутины и служащие для ловли добычи.

Титр препарата (культуры) — количество действующего начала (споры, клетки) в единице массы или объема (в 1 мл или в 1 г), служит одной из характеристик качества биопрепарата.

Трансовариальная передача инфекции — передача возбудителя, осуществляемая от одного поколения к другому через яйца хозяина.

Триунгулин — подвижная камподиевидная личинка 1-го возраста у насекомых с гиперметаморфозом (например, у нарывников).

Феромонные ловушки — ловушки для надзора или подавления численности насекомых, содержащие феромон.

Феромоны — летучие БАВ, выделяемые насекомыми и другими животными в окружающую атмосферу и управляющие поведением и другими формами жизнедеятельности организма (для особей одного вида).

Филлофаг — вид, питающийся листвой или хвоей древесных культур.

Фитоалексины — биологически активные вещества, выделяемые растением в ответ на действие фитопатогена.

Фитонциды — продуцируемые растениями бактерицидные, фунгицидные, инсектицидные вещества, являющиеся одним из факторов их иммунитета и участвующие в процессах антибиоза.

Хемотрестериланты — химические вещества, с помощью которых проводят стерилизацию насекомых.

Хищничество — форма взаимоотношений между организмами разных видов, из которых один (хищник) поедает другого (жертву), обычно убивая ее.

Шизогония — множественное бесполое размножение у простейших, характеризующееся двойным или множественным делением ядра, в результате которого получается многочисленное потомство.

Штамм — генетически однородная культура микроорганизма, наследственная однородность которой поддерживается отбором по специфическим признакам.

Элиситоры — индукторы образования фитоалексинов.

Энтомопатоген — организм, вызывающий заболевание насекомых.

Энтомофаг — вид, потребляющий в пищу насекомых (хищник или паразит).

Энтомофторозы — заболевания насекомых, вызываемые энтомофторовыми грибами.

ЭПВ — экономический порог вредоносности, плотность популяции вредного вида или степень поврежденности растений, начиная с которых при отсутствии активных мер защиты ущерб достигает экономически ощутимых размеров.

Эпизоотии — массовые заболевания, приводящие к гибели животных (насекомых, клещей, грызунов).

Ювенильный — неполовозрелый, предимагинальный, личиночный.

Ювенильный гормон (ЮГ) — тип гормонов, присущих насекомым и другим животным на определенных фазах развития (преимущественно неполовозрелых).

Ювеноиды — синтетические вещества, обладающие характером действия ювенильного гормона.

β -экзотоксин — водорастворимый, термостойкий токсин, выделяющийся из клеток *Bt* во внешнюю среду.

δ -эндотоксин — токсическое параспоровое кристаллическое образование белковой природы внутри клетки *Bt*.

Сгу-гены — гены, кодирующие кристаллические инсектицидные белки *Bt*.

Сгу-токсины (= инсектицидные белки) — белки кристалла, которые проявляют токсический эффект на целевой организм, или любые белки, имеющие очевидное сходство аминокислотной последовательности с известными Сгу-белками.

Сyt-белки — белки кристалла *Bt*, проявляющие гемолитическую активность, или любые белки, имеющие очевидное сходство аминокислотной последовательности с известными Сyt-белками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахатов, А. К. Практическое пособие по идентификации клещей и насекомых в овощных теплицах. — М. : Тов-во науч. изданий «КМК», 2016. — 96 с.
2. Биологическая защита растений — основа стабилизации агро-экосистем // Периодические выпуски материалов Международных конференций. — Краснодар, 2002–2016.
3. Биопрепараты в защите растений : учеб. пособие / М. В. Штерншис, Ф. С. Джалилов, И. В. Андреева, О. Г. Томилова // Мин-во сел. хоз-ва РФ. — Новосибирск : Новосиб. гос. аграр. ун-т, 2003. — 142 с.
4. Биопрепараты на основе бактерий рода *Bacillus* для управления здоровьем растений / М. В. Штерншис, А. А. Беляев, В. П. Цветкова [и др.]. — Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2016. — 233 с.
5. Бокина, И. Г. Полезная энтомофауна травостоя зерновых культур в лесостепи Западной Сибири // Россельхозакадемия. Сиб-НИИЗиХ. — Новосибирск, 2011. — 39 с.
6. Ижевский, С. С. Словарь-справочник по биологической защите растений от вредителей. — М. : Academia, 2003. — 208 с.
7. Защита тепличных и оранжерейных растений от вредителей (морфология, образ жизни, вредоносность, борьба) / под ред. А. К. Ахатова, С. С. Ижевского. — М. : Тов-во науч. изданий «КМК», 2004. — 307 с.
8. Леднев, Г. Р. Возбудители микозов насекомых. Пособие по диагностике / Г. Р. Леднев, Б. А. Борисов, Г. В. Митина. — СПб., 2003. — 79 с.
9. Микробиоконтроль численности насекомых и его доминанта *Bacillus thuringiensis* / Н. В. Кандыбин, Т. И. Патыка, В. П. Ермолова, В. Ф. Патыка. — СПб., 2009. — 244 с.
10. Огарков, Б. Н. Мусота — основа многих биотехнологий. — Иркутск, 2011. — 207 с.
11. Определитель вредных и полезных беспозвоночных закрытого грунта / Г. И. Дорохова, А. Б. Верещагина, В. С. Великань [и др.]. — СПб. : ВИЗР, 2003. — 172 с.
12. Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / под ред. В. В. Глупова. — М. : Круглый год, 2001. — 763 с.

13. Штерншис, М. В. Энтомопатогены — основа биопрепаратов для контроля численности фитофагов : монография // Новосиб. гос. аграр. ун-т. ВНИИ биол. защиты раст. — Новосибирск, 2010. — 160 с.

14. Энтомофаги в защите растений : учеб. пособие / А. С. Бабенко, М. В. Штерншис, И. В. Андреева [и др.]. — Новосибирск, 2001. — 205 с.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ЭНТОМОФАГОВ, АКАРИФАГОВ И ГЕРБИФАГОВ

Агениаспис 121–122

Алеохара двуполосая 38, 107, 116–117, 295

– двуточечная 38

Амблисейус маккензи 64, 289

– Свирского 64–65, 289

Анистис ягодный 50, 128–130

Антокорис лесной 36

– обыкновенный 36

Апантелес беляночный 10, 112–113, 296

– Теленги 88–89

Арма хищная (ольховая) 37, 106

Аскогастер четырехзубчатый 34

Афелинус 13, 26, 34, 42

Афидиус 76, 124

Бабочка горчачковая корневая 247

Банхус серповидный 88

Батиплектес 100

Бегунчик 4-пятнистый 99

– блестящий 99

– капля 99

Безглазка толстоусая 41

Верблюдка обыкновенная (тонкоусая) 41

Воробей домовый 57

– полевой 57

Габробракон притупленный 28, 111–112, 296, 297

Галлица афидимиза 45, 69–71, 285, 288

Гемеробиус желтоватый 40

– окаймленный 40

– серпокрылый 40

Головач обыкновенный 104, 105

Дакнуза 68

Диадегма 81, 113–114, 296

Диаретиелла репная 42, 114–115, 298

Дибрахонидес 100

Диглифус 68–69

Динармус 98

Жаба ага 56

– зеленая 55

– серая (обыкновенная) 55

Жаворонок лесной 57
 – полевой 57
 Желтопузик 56
 Жужелица волосистая 104
 – зернистая 38, 100
 – красноногая 38, 100, 104
 – крымская 38
 – медная 130
 – полевая 38, 100

 Зикрона синяя 106
 Златоглазка жемчужная 40, 94, 128
 – китайская 74
 – красивая 40, 94
 – обыкновенная 8, 40, 94, 105
 – семиточечная 40, 94

 Иволга 58
 Изомера 47, 81

 Кальвия 14-точечная 39, 125
 Канюк 57
 Карабус прикарпатский 104
 Коккофагус желтый 43
 Коллирия 91
 Конвенция 40
 Кониоптерикс 40
 Коровка 13-точечная 93
 – 14-точечная 39, 93
 – 2-точечная 93, 125
 – 5-точечная 39, 93, 127
 – 7-точечная 39, 92, 127
 – изменчивая 93
 Красотел бронзовый 38
 – золототочечный 38, 100, 105
 – пахучий 38
 – степной 38, 100
 Криптолемус 27, 39
 Ктенихневмон 88
 Ктырь беловатый 45
 – желтокрылый 45
 – кольчатый 45
 Кукушка 58

 Леис димидиата 75
 Лизифлебус бобовидный 42, 77, 288
 Лиссонота 79–80

Листоед амброзиевый полосатый 20, 247–248

Лунь болотный 57

– луговой 57

– полевой 57

Лягушка озерная 55

– остромордая 55

– прудовая 55

– травяная 55

Ляфрия горбатая 45

– окаймленная 45

Макролофус 78–79, 285, 287

Метеорус 123

Микромус угольчатый 40, 74

Микроплитис 89

Муравей красноголовый 44

– луговой 44

– малый лесной 44

– рыжий лесной 44

– северный лесной 44

– тонкоголовый 44

Набис схожий 106

– хищный (охотник серый) 106

Нарывник 14-точечный 39

– пятнистый 39

– сибирский 39

Незидиокорис 79

Нетелия (панискус) 81

Овсянка обыкновенная 57

– садовая 57

Огневка кактусовая 241

Опиус блестящий 67, 107–108

Ориус черный 67, 106

Осотовая щитоноска 249

Охотник бледный 36

– серый 36, 96

Оэнциртус 121

Пелетниерия 89

Периллюс 13, 29, 37, 102–103

Пециллюс медный 104

Пикромерус двузубый 37

Платигастер 89–90

Подизус 13, 29, 37, 101–102

Пропиля 14-точечная 39, 75

Проспальтелла полезная 42
 Псевдафикус 34
 Птеромалюс куколочный 43, 113
 Птеростих медный 99
 – обыкновенный 104, 105
 – пестрый 99

 Родолия 19, 34
 Розовый скворец 57
 Роптромерис 90

 Сирф лобастый 95, 115
 – окаймленный 47, 95, 115
 – перевязанный 47, 95, 115, 131
 – полулунный 47, 95, 115
 Сколия 4-точечная 44
 – гигантская 44
 – желтолобая 44
 – мохнатая (степная) 44
 Скорпионница обыкновенная 41
 Сова болотная 57
 – ушастая 57
 – сипуха 57
 Совка амброзиевая 20, 247
 Сойка 58
 Стеторус точечный 8, 39, 126–127
 Сферофория украшенная 47, 95–96, 115
 Сцимнус 2-точечный 39
 – широколобый 39

 Тарантул русский 53
 Тауматомиа голая 108
 – рыжая 109
 Тахина большая 47
 Тегенария домовая 53
 Теленомус зеленый 82–83
 Тенетник овальный 54
 Триблиографа 117–118
 Трипс полосатый 37
 – хищный 37
 Триссолькус большой 82–83
 Трихацис 90
 Трихограмма бессамцовая 120–121
 – желтая плодоярочная 120–121
 Трихомалус 90

Урофора изменчивая 248
– казахстанская 249
– чертополоховая 249
Ускана 97–98

Фазия золотистая 47, 83–84
– пестрая 47, 119
– серая 47, 84
Фитомиза 17, 241–242
Фитосейулюс 8, 59–61, 285, 287, 288

Хилокорус почковидный 39, 127

Ценокрепис 106–107
Циклонедра 74–75

Чайка серебристая 57
– сизая 57
– обыкновенная 57
– черноголовая 57

Шпанка красноголовая 39
– черноголовая 39

Эвритомидра 10
Эдовум 103–104
Экзетастес 111
Эласмус 123
Энкарзия 43, 61–62, 287
Эретмоцерус 61, 287
Эрнестия грубая 47
Эупелмус 98

Ястребница рыженогая 45
Ящерица живородящая 56
– обыкновенная (прыткая) 56

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЭНТОМОФАГОВ, АКАРИФАГОВ И ГЕРБИФАГОВ

- Adalia bipunctata* L. 75, 93
Adonia variegata Gz. 93
Aeolothrips fasciatus L. 37
– *intermedius* Bagn 37
Agelene sp. 53
Ageniaspis fuscicollis Dalm. 34, 121–122
Agrylus hyperice (Greutz) 245
Aleochara bilineata Gyll. 33, 38, 107, 116–117
– *bipustulata* L. 38
Allotrombium fuliginosum Herm. 50
– *pulvinus* Ew. 50
Alophora subcoleopterata L. 47, 84
Ambliseius californicus McGregor 61
– *cucumeris* Oud. 61, 132
– *fallacis* Garm. 49, 125
– *finlandicus* Oud. 49
– *graminis* Chant 50
– *mckenziei* Sch. et Pr. (= *Neoseiulus barkeri* Hughes) 50, 61, 64
– *reductus* Wainst. 131
– *similis* Koch. 49
– *swirskii* Ath.-Henr. 61, 64
– *tauricus* Livsch. et Kuzn. 50
Anaphes lamae Bakk. 91
Anastoechus nitidulus F. 46
Anthocoris nemoralis F. 36
– *nemorum* L. 36, 126
Anthoseius caudiglans Schust. 49, 125
Anystis agilis Banks 50
– *baccarum* L. 50, 128–130
Apanteles glomeratus L. 112–113
– *spurius* Wesm. 122–123
– *telengai* Tob. 88–89
Aphelinus mali Hald. 13, 32, 42, 124
– *transversus* 92
Aphidius avenae Hal. 92
– *colemanni* Vier. 76–77
– *ervi* Hal. 42, 76, 92
– *matricariae* Hal. 76
– *rhopalosiphi* De Stefani 92
Aphidoletes aphidimiza Rond. 45, 69–71, 115
Apytis sugonjaevi Jasn. 128
Araneus cornutus Cl. 54

Arma custos F. 37, 106
Asilus albiceps Mg. 45
 – *rufinervis* Mg. 45
Askogaster quadridentatus Wesm. 34
Banchus falcatorius F. 88
Bathyplectes (= *Conidia*) *curculionis* Thoms. 100
Bembidion guttula F. 99
 – *lampros* Hbst. 99
 – *quadrinaculatum* L. 99
Bittacus tipularius L. 41
BlaesoxipHELLa brevicornis Vill. 47
Brachinus crepitans L. 105
Brosicus cephalotes L. 105, 119
Bufo bufo L. 55
 – *marinus* L. 56
 – *viridis* Laur. 55
Cactoblastis cactorum Berg. 241
Caenocrepis bothynoderes Grom. 106–107
Callistoma fascipennis Mcq. 46
Calosoma auropunctatum Hbst. 38, 100, 105
 – *denticolle* Gebl. 38, 100
 – *inquisitor* L. 38
 – *sycophanta* L. 38
Calvia quatuordecimguttata L. 39, 125
Carabus campestris F.-W. 38, 100
 – *cancellatus* Ill. 38, 100
 – *granulatus* L. 38, 100
 – *hampei* Kust. 104
 – *regalis* F.-W. 119
 – *scabrosus tauricus* Bon. 38
Cassida rubiginosa Mull. 249
Chilocorus renipustulatus Scr. 39, 127
Chrysopa carnea Steph. 40, 71–73, 94
 – *formosa* Br. 40, 71, 73–74, 94
 – *perla* L. 40, 71, 73, 94
 – *septempunctata* Wesm. 40, 71, 73, 94
 – *sinica* T. 74
Clytiomyia helluo F. 47, 83–84
Coccinella quatuordecimpunctata L. 39
 – *quinquepunctata* L. 39, 93
 – *septempunctata* L. 39, 92
Coccophagus gurnegi Comst. 43
Colliria coxator Vill. 91
Coniopteryx esbenpeterseni Tjed. 40
 – *pygmaea* End. 40

Conwentzia psociformis Curt. 40
Cryptolaemus montrousieri Muls. 39
Ctenichneumon panceri Wesm. 88
Cycloneda limbifer Casey. 74-75
Cystiphora sonchi 247

Dacnusa sibirica Tel. 68
Deraeocoris ruber L. 37
– *trifsciatus* L. 37
– *zarudni* Kir. 37
Diadegma crassicornis Grav. 81
– *fenestralis* Holmgr. 113–114
Diaeretiella rapae Mc Int. 42, 114–115
Dibrachoides dynastes Forst. 100
Diglyphus isaea Walker. 68–69
Dinarmus (Bruchobius) laticeps Ash. 98
Dioctria rufipes Dey 45
Drepanopteryx phalaenoides L. 40

Edovum puttleri Grissell 103–104
Elasmus albipennis Thomson 123
Encarsia formosa Gahan. 43, 61–62
– *partenopea* Masi. 62
Ephedrus plagiator Ness. 42, 92
Epicauta erythrocephala Pall. 39
– *megalocephala* Gebl. 39
Eretmocerus eremicus 63
– *mundus* 62
Ernestia consobrina Mg. 47, 110–111
– *rudis* Fil 47
Eupelmus microzonus Foerst. 98
Eupteromalus sp. 43, 91
Eutrombidium trigonum Herm. 50
Exetastes Grav. 111

Formica execta Nub. 44
– *lugubris* Zett. 44
– *polycтена* Foerst. 44
– *pratensis* F. 44
– *rufa* L. 44
– *truncorum* Retz. 44

Habrobracon hebetor Say 28, 111–112
Habrocytus sp. 91
Harpalus affinis Schrnk. 105
– *distinguendus* Duft. 105
– *rufipes* Deg. 119

Hemerobius lutescens Fabr. 40
 – *marginatus* Steph. 40
Hyppodamia tredecimpunctata L. 93
Inocellia crassicornis Schum. 41
Isomera cinerascens Rd. 47, 81
Lacerta agilis L. 56
 – *vivipara* Jacq. 56
Laphria gibbosa L. 45
 – *marginata* L. 45
Leis dimidiata Fabr. 75
Lemophagus curtus Townes. 91
Leucopis alticeps Cz. 48
 – *glyphinivora* Tanas. 48
Lissonota nitida Grav.= *Meniscus agnatus* 79–80
Lycosa singorensis Laxm. 53
Lysiphlebus testaceipes Cresson. 77
Lysiphlebus fabarum Marsh. 42, 77
Machimus cingulatus Fll. 45
Macrolophus nubilus H.S. 78–79
 – *pygmaeus* Rambur = *Macrolophus nubilus* 78–79
Metaphycus helvolus Comp. 32
Metaseiulus occidentalis Nes. 49, 125
Meteorius versicolor Wesm. 123
Micromus angulatus Steph. 40, 74
Microplitis spectabilis Hal. 89
Mylabris calida Pall. 39
 – *crocata* Pall. 39
 – *quatuordecimpunctata* Pall. 39
 – *sibirica* F.-W. 39
Nabis brevis Scholtz. 96
 – *ferus* L. 36, 96, 106
 – *pseudoferus* Rem. 106
 – *pallifer* Seid. 36
 – *punctatus* A.Costa. 96
Neoseiulus barkeri Hughes (= *Amblyseius mckenziei* Sch. et Pr.) 50, 61, 64
 – *cucumeris* Oud. 64, 132
Nesidiocoris tenuis Reut. 79
Netelia fuscicornis Holmgr. 81
Noctuella floralis 246
Oecophilla smaragdina F. 30
Oligota oviformis Cas. 38
Ooencyrtus kuwanae How. 121
 – *tardus* Ratz 121
Ophisaurus apodus Pall. 56

Orius albidipennis Reut. 36
 – *insidiosus* 67
 – *laevigatus* Fieb. 36, 66
 – *majusculus* 36, 66–67
 – *niger* Wolff 36, 67, 96–97, 106
Opius nitidulator Nees. 107–108
 – *pallipes* Forst. 67
Paniscus gracilipes Thoms. 81
Panorpa cammunis L. 41
Peletieria nigricornis Mg. 89
Perillus bioculatus F. 37, 102–103, 248
Phasia=*Ectophasia crassipennis* F. 47, 119
Philonthus decorus Grav. 130
 – *rotundicollis* Men. 130
Phygadenon fumator Grav. 107
Phytomyza orobonchia 17, 241–242
Phytoseiulus persimilis Ath.-H. 8, 50, 59–61
Picromerus bidens L. 37
Platygaster hiemalis Forb. 89–90
Podisus maculiventris Say. 37, 101–102
Poecilus cupreum L. 104–105
Praon volucre Hal. 77–78, 92
Propylaea quatuordecimpunctata L. 39, 75, 93
Prospaltella perniciosi Town. 42
Pseudaphycus malinus Gah. 32
Pseudosarcophaga mamillata Pan 47
Pteromalus puparum L. 43, 113
Pterostichus cupreus L. 99, 119, 130
 – *melanarius* Ill. 105, 119
 – *niger* Schall. 105
 – *versicolor* Sturm. 99
Rana esculenta L. 55
 – *ridibundae* Pall. 55
 – *temporaria* L. 55
 – *terrestris* Andr. 55
Raphidia ophiopsis Schum. 41
Rhinocyllus conicus 246
Rhoptromeris heptoma Htg. 90
Rodolia cardinalis Muls. 12
Salticus zebraneus Koch. 54
Scaeva pyrastris L. 95
Scolia dejeani Lind. 44
 – *hirta* Schr. 44
 – *maculata* Drury 44
 – *quadripunctata* F. 44

Scymnus bipunctulatus Kug. 39
 – *frontalis* F. 39
Smicronyx umbrinus 247
Sphaerophoria scripta L. 47, 95–96
Stenodes nomadana Ersch. 247
Stethoconus cyrtopeltis Fl 37
Stethorus punctillum Ws. 8, 39, 126–127
Syrphus = *Episyrphus balteatus* Deg. 47, 95
 – *corollae* F. 47, 95, 109
 – *ribesii* L. 47, 95
 – *vittiger* Ztt. 109
Systoechus ctenopterus Mik. 46

Tachina grossa L. 47
Tachinus rufipes Deg. 130
Tarachidia candefacta H. 20, 247
Tegenaria domestica Clerck. 53
Telenomus chloropus Thoms. 43, 82–83
 – *laeviusculus* Ratz. 121
 – *lymantriae* Kozl. 43
Tetrastichus eriophyidis 128
Thaumatomyia glabra Meig. 108
 – *rufa* Mcq. 109
Theridion linatum Cl. 54
 – *ovatum* Cl. 54
Tiphia femorata F. 45
 – *morio* F. 45
Trichacis tristis Nees. 90
Trichogramma cacoeciae pallida Meyer 43, 120–121
 - *embryophagum* Htg. 43, 120–121
 - *evanescens* Westw. 43, 84–88, 110
 - *pinto* Vog. 43, 84–88, 110
Trichomalus cristatus Foerst. 90
Trissolcus grandis Thoms. 43, 82–83
 – *victorovi* Kozl. 35, 43, 119
 – *simoni* Mayr. 83
Trybliographa rapae Westw. 117–118

Urophora cardui L. 249
 – *kasachstanica* 249
 – *variabilis* Lu. 248
Uscana senex Grese 97–98

Zicrona caerulea L. 106
Zigogramma saturalis F. 20, 247–248

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ МИКРООРГАНИЗМОВ, ПРОСТЕЙШИХ И НЕМАТОД

Adelina 160

Allantonema 167

Alphabaculovirus 144–145

Alternaria cirsinaxia 251

Ampelomyces artrocladiella Puz. 236

– *gramineae* Puz. 236

– *podosphaera* Puz. 236

– *quisqualis* (= *Cicinnobolus cesatii*) Ces ex Schlecht. 10, 16, 216–217, 236

– *venturina* Puz. 236

Arthrobotrys 178

– *conoides* Drechsler 157, 178

– *oligospora* Fres. 154, 157–158, 178, 201

Aschersonia aleyrodis Webber. 157

– *goldiana* Sacc. etell. 157

Bacillus 141, 218, 223, 226

– *amyloliquefaciens* 218–219, 223–225

– *cereus* Frankl. 141

– *laterosporus* (Kaubach) Shida et al. 141

– *licheniformes* 218–219, 223, 225

– *mycoides* Fl. 218

– *natto* 223

– *pumilis* 223

– *sphaericus* Meyer et Meide 141

– *subtilis* (Ehrenberg) Cohn. 16, 21, 218–219, 223–225, 228, 229, 232–233, 276

– *thuringiensis* Berl. 13, 14, 15, 141–142, 211, 225

– – subsp. *darmstadiensis* 196

– – – *dendrolimus* (sotto) 15, 193

– – – *galleriae* 15, 193

– – – *insectus* 15

– – – *israelensis* 142, 169, 195

– – – *kurstaki* 142, 194–195, 197

– – – *san-diego* 186

– – – *tenebrionis* (morrisoni) 142, 196–197

– – – *thuringiensis* 196–197

Beauveria 135, 154–155, 175–176, 200

– *bassiana* (Bals.-Criv.) Vuil. 153, 155, 176, 200, 211–212, 273

– *brongniartii* Delacr. 155

Betabaculovirus 144, 146

Burkholderia 221

- Chaetomium* 215
 – *globosum* Kunz 215–216
 – *olivaceum* Cooke et Ellis 215, 235
Colletotrichum gloeosporioides Penz. 250, 251
Conidiobolus obscurus (= *E. thaxteriana*) (Hall, Dunn) Rem. et Kell 20, 152, 180, 201, 273
 – *thromboides* (= *E. pyriformis*) Drechler 152, 180, 201
Coniothyrium minitans Campb. 16, 216–217, 236
Cordyceps 154, 175
 – *bifusispora* Erikss. 154–155
 – *militaris* (L.) Fr.
Dactylaria 157
Dactylella 157
Deltabaculovirus 144
Elaphocordyceps 154
Entomophaga (= *Empusa*, = *Entomophthora*) *grylli* (Fres.) Batko. 151
 – (= *Empusa*, = *Entomophthora*) *aulicae* (Reichardt) Humber 152
Gammabaculovirus 144, 147
Hirsutella 154, 175
Howardula phyllotreta F. 167
 – *oscinellae* G. 167
Hypocrella 154, 157
Isaria (= *Paecilomyces*) 135, 154–155
 – *farinosa* (Holmsk.) Fr. (= *P. farinosus*) 155
 – *fumosorosea* Wize (= *P. fumosoroseus*) 153, 156
Lambornella 159
Lecanicillium (= *Verticillium* = *Cephalosporium*) 154–155, 273–274
 – *lecanii* (Zimm) Zare et W. Gams. 153, 155, 201, 273
 – *muscarium* (Petch) Zare et W. Gams. 155, 200, 273
Metacordyceps 154
Metarhizium 135, 154, 156–157, 175–176, 200
 – *acridum* (Driver, Milner) Bisch., Rehner Humber 156
 – *anisopliae* (Metsch.) Sor. 14, 153, 156, 202, 273
 – *brunneum* Petch. 156
 – *robertsii* Bisch., Rehner, Humber 156, 202
Monacrosporium 157
Mortierella alpina 277
Neozygites (= *Entomophthora*) *adjarica* (Tsints., Vart.) Remaud., Keller 152
Nosema 136
 – *algerae* Vavra, Undeen 204

- *bombycis* Naeg. 161
- *brassicae* Paillot 184
- *ceranae* Fries et al. 161
- *locustae* Canning. 205–206
- *lymantriae* W. 162
- *mesnili* Paillot 184
- *plodiae* Kellen, Lind. 204

- Ophiocordyceps* 154, 156
 - *clavata* (Kobayasi, Shimizu) Sung et al. 156
 - *nutans* Pat., Sung et al. 156
 - *sinensis* (Berk.) Sung et al. 156
 - *superficialis* (Peck) Sung et al. 156

- Paenibacillus* (= *Bacillus*) *lentimorbus* Dut. 140
 - *popilliae* Dut. 135, 140
- Pandora neoaphidis* (= *E. aphidis*) (Rem. et Henn.) Humber. 180
- Phytophthora palmivora* Butl. 250–251
- Pleistophora schubergi* Zwolf. 162, 184
- Pristionchus* 167
- Pseudomonas* 16, 139, 218–219, 225
 - *aureofaciens* Kluyver 16, 139, 219–220, 230
 - *carnea* 139
 - *fluorescens* Migula 16, 21, 139, 197, 219–220, 225, 229–231
 - *mycophaga* 225
 - *putida* (Trevisan) Migula 219
- Puccinia acroptili* Syd. 250
 - *carduorum* 250
 - *chondrillina* 250
 - *expansa* 250
 - *jaceae* 250

- Rickettsiella* 148–149
 - *melolonthae* Krieg. 148
 - *popilliae* Dut. 149
 - *grylli* Vago 149

- Salmonella enteritidis* 198
 - subsp. *issatschenko* 198–199
 - subsp. *mereschkovski* 198
- Serratia marcescens* Bizio. 139–140, 220, 276
- Sphaerellopsis* (Darluca) filum (Biv.) B. Sutton 217
- Sorosporella uvella* (Krass.) Giard 152
- Stagonospora cirsii* J. J. Davis 252
 - *convovulus* 251
- Steinernema* (= *Neoaplectana*) 206

- *carpocapsae* Weis. 167–168, 206–207, 221
- *feltiae* Filipjev. 206
- Streptomyces* 211, 221, 274–275
- *aurantiacus* 275
- *avermilis* Kim et Goodfellow 274–275
- *chrycomallus* 275
- *griseochromogenus* Fukunaga 271
- *griseus* (Krainky) Waksman et Henrici 271
- *hydrospopicus* (Jensen) Waksman et Henrici 251
- *kasugaensis* Hamada et al. 271
- *lavendulae* Waksman et Curtis 272
- *morookaensis* (Locci et Sch.) Witt et Stack 271
- Tarichium megaspermum* Cohn. 135
- Thelohania hyphanthiae* W. 162
- Tetrachymena* 159
- Torrubiella* 154
- Trichoderma* 213, 216, 221–222, 231, 236
- *asperellum* Samuels, Lieckfelt et Nirenberg. 215, 231, 234–235
- *harzianum* Rifai. 214, 222, 231, 233–234
- *koningii* Oudemans et Koning. 214
- *viride* (= *lignorum*) Pers. (Fr.) 16, 214, 231–232
- Trichothecium roseum* (Pers.) Link. 16, 215, 271
- Vairimorpha antheraea* 205
- (= *Thelohania*) *mesnili* (Paillot) Malone, McIvor 164, 184
- Xenorhabdus* (= *Achromobacter*) 168
- *bovienii* Akhurst et Boemare 221
- *nematophilis* Thomas et Poinar 206, 221
- Zoophthora* (= *Entomophthora*) *aphidis* (Hoffm.) Batko 152, 180
- *radicans* (Bref) Batko 152

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ.....	6
1.1. Основные формы взаимоотношений организмов	6
1.2. Этапы развития биологической защиты растений	12
1.3. Сущность биологической защиты растений	18
2. ЭНТОМОФАГИ И АКАРИФАГИ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ.....	24
2.1. Принципы использования энтомоакарифагов в защите растений.....	24
2.1.1. Критерии эффективности энтомофагов	24
2.1.2. Обогащение биоценозов энтомоакарифагами.....	25
2.1.3. Повышение эффективности энтомофагов в агроценозах.....	27
2.2. Классификация энтомоакарифагов	30
2.2.1. Хищные и паразитические насекомые	36
2.2.2. Хищные и паразитические паукообразные	48
2.3. Позвоночные животные — зоофаги	54
3. ЭНТОМОАКАРИФАГИ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ.....	59
3.1. Энтомофаги и акарифаги, регулирующие численность фитофагов в закрытом грунте	59
3.1.1. Акарифаги паутинного клеща.....	59
3.1.2. Энтомофаги белокрылок	61
3.1.3. Энтомофаги трипсов.....	63
3.1.4. Энтомофаги пасленового минера	67
3.1.5. Энтомофаги тлей.....	69
3.1.6. Многоядные энтомофаги в теплицах	78
3.2. Основные энтомофаги и акарифаги вредителей в открытом грунте	79
3.2.1. Энтомофаги вредителей зерновых культур.....	79
3.2.2. Энтомофаги вредителей бобовых культур	97
3.2.3. Энтомофаги вредителей картофеля и технических культур.....	101
3.2.4. Энтомофаги вредителей овощных культур	109
3.2.5. Энтомоакарифаги вредителей плодово-ягодных культур..	120

4. ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ НАСЕКОМЫХ КАК АГЕНТЫ СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ХОЗЯИНА	133
4.1. Основные понятия патологии насекомых	133
4.2. Классификация возбудителей болезней насекомых	139
4.2.1. Характеристика основных групп возбудителей бактериальных болезней насекомых	139
4.2.2. Характеристика основных групп возбудителей вирусов и риккетсиозов насекомых	143
4.2.3. Характеристика основных групп возбудителей грибных болезней насекомых	149
4.2.4. Энтомопатогенные простейшие	158
4.2.5. Паразитические нематоды	165
4.3. Механизм действия энтомопатогенов, используемых для создания биопрепаратов	169
4.3.1. Механизм действия <i>Vt</i> на насекомых	169
4.3.2. Механизм действия вирусов на насекомых	172
4.3.3. Механизм действия энтомопатогенных грибов на насекомых	174
4.3.4. Механизм взаимодействия хищных грибов с нематодами	177
4.4. Критерии эффективности энтомопатогенов	178
5. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ ПРОТИВ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ	193
5.1. Бактериальные инсектициды и родентициды	193
5.1.1. Бактериальные препараты против вредных насекомых и клещей	193
5.1.2. Бактериальные препараты против грызунов	198
5.2. Грибные энтомопатогенные препараты	200
5.3. Препараты на основе вирусов и других агентов биологического контроля насекомых	202
5.3.1. Вирусные энтомопатогенные препараты	202
5.3.2. Биопрепараты на основе микроспоридий	204
5.3.3. Препараты на основе энтомопатогенных нематод	206
5.4. Особенности применения и пути повышения эффективности биопрепаратов для контроля численности фитофагов	207

6. ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ.....	213
6.1. Характеристика основных грибных агентов биоконтроля болезней растений	213
6.2. Характеристика основных бактериальных агентов биоконтроля болезней растений	218
6.3. Вирусные агенты биоконтроля болезней растений.....	221
6.4. Механизмы взаимодействия возбудителей болезней растений с агентами их биоконтроля	221
6.4.1. Взаимодействие грибных агентов с фитопатогенами	221
6.4.2. Действие антагонистических бактерий на фитопатогены .	223
6.4.3. Действие вирусных агентов на болезни растений	226
7. БИОПРЕПАРАТЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ.....	228
7.1. Биопрепараты на основе антагонистов — возбудителей болезней растений	228
7.1.1. Бактериальные препараты.....	228
7.1.2. Грибные препараты.....	231
7.2. Биопрепараты на основе гиперпаразитов.....	236
7.3. Вирусные препараты против болезней растений	237
8. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ	240
8.1. Гербифаги.....	241
Этап 1. Выбор сорняка в качестве объекта биологической защиты.	242
8.2. Грибные препараты против сорняков (микогербициды).....	250
9. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ВРЕДИТЕЛЕЙ	253
9.1. Принцип метода.....	253
9.2. Варианты генетического метода	254
9.3. Примеры практического использования вариантов генетического метода.....	259
10. ПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ (АЛЛЕЛОПАТИКОВ).....	262
10.1. Фитонциды и ботанические пестициды	262
10.2. Биологически активные вещества насекомых и их синтетические аналоги.....	264

10.2.1. Регуляторы роста и развития насекомых.....	264
10.2.2. Феромоны насекомых.....	266
10.3. Биопрепараты на основе микробных метаболитов	271
10.4. БАВ как стимуляторы защитных реакций растений.....	277
11. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ ВРЕДНЫХ ОРГАНИЗМОВ	280
11.1. Место биологических методов в интегрированной защите растений	280
11.2. Биологическая защита растений в закрытом грунте	282
11.3. Использование биологических средств в защите сельскохозяйственных культур открытого грунта	291
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ	299
ЛИТЕРАТУРА.....	308
Указатель русских названий энтомофагов, акарифагов и гербифагов.....	310
Указатель латинских названий энтомофагов, акарифагов и гербифагов.....	315
Указатель латинских названий микроорганизмов, простейших и нематод.....	321

ОБ АВТОРАХ

Штерншис Маргарита Владимировна — доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ, профессор кафедры защиты растений Новосибирского государственного аграрного университета; главный научный сотрудник лаборатории создания микробиологических средств защиты растений и коллекции микроорганизмов Всероссийского НИИ биологической защиты растений.

Андреева Ирина Валерьевна — кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, доцент кафедры защиты растений Новосибирского государственного аграрного университета; ведущий научный сотрудник лаборатории биологического контроля фитофагов и фитопатогенов Сибирского Федерального Научного Центра Агробιοтехнологий РАН.

Томилова Оксана Григорьевна — кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, научный сотрудник лаборатории экологической паразитологии Института систематики и экологии животных СО РАН.

*Маргарита Владимировна ШТЕРНШИС,
Ирина Валерьевна АНДРЕЕВА,
Оксана Григорьевна ТОМИЛОВА*

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

У ч е б н и к

**Издание шестое,
стереотипное**

**Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *Т. В. Карпенко***

ЛР № 065466 от 21.10.97

**Гигиенический сертификат 78.01.10.953.П.1028
от 14.04.2016 г., выдан ЦГСЭН в СПб**

Издательство «ЛАНЬ»

lan@lanbook.ru; www.lanbook.com

196105, Санкт-Петербург, пр. Юрия Гагарина, д. 1, лит. А

Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72

Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 10.12.21.

**Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108^{1/32}.
Печать офсетная/цифровая. Усл. п. л. 17,43. Тираж 30 экз.**

Заказ № 1603-21.

**Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в АО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.**