



УЧЕБНИК

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ



«КолосС»



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ



БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Под редакцией доктора биологических наук,
профессора **М. В. Штерншис**

Рекомендовано Министерством сельского хозяйства
Российской Федерации в качестве учебника для студен-
тов высших учебных заведений по специальности
310400 «Защита растений»



МОСКВА «КолосС» 2004

УДК 632.937 (075.8)
ББК 44я73
Б63

Авторы: М. В. Штерншис (предисловие, разд. 1, 2.1, 4.1, 9, 10.2...10.5, 11.1)
Ф. С.-У. Джалилов (разд. 6, 7.1, 7.2, 10.1, 11.3), И. В. Андреева (разд. 2.2, 3, 8, 11.2),
О. Г. Томилова (разд. 4.2...4.4, 5, 7.3, 11.3)

Редактор И. А. Фролова

Рецензент кандидат сельскохозяйственных наук, доцент В. Г. Заец (Российский университет дружбы народов)

Федеральная целевая программа «Культура России» (подпрограмма «Поддержка полиграфии и книгоиздания России»)

Биологическая защита растений/М. В. Штерншис, Ф. С.-У. Джалилов, И. В. Андреева, О. Г. Томилова; Под ред. М. В. Штерншис. — М.: КолосС, 2004. — [4] л. ил.: ил. — 264 с. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

ISBN 5—9532—0126—5

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, энтомо- и акарифаги, 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 вузов по специальности «Защита растений», а также для студентов, аспирантов и преподавателей вузов биологического и агрономического профиля и специалистов по защите растений.

Учебное издание

УДК 632.937(075.8)
ББК 44я73

Штерншис Маргарита Владимировна,
Джалилов Февзи Сеид-Умерович,
Андреева Ирина Валерьевна,
Томилова Оксана Григорьевна

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Учебник для вузов

Художественный редактор В. А. Чуракова
Компьютерная верстка Т. Я. Белобородовой
Корректор Л. И. Ключевская

Сдано в набор 19.03.04. Подписано в печать 24.09.04.
Формат 60×88 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Ньютон.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 16,17 + 0,49 ш.вкл.
Уч.-изд. л. 18,43. Изд. № 036. Тираж 3000 экз. Заказ № 2433

ООО «Издательство «КолосС», 101000, Москва,
ул. Мясницкая, д. 17.
Почтовый адрес: 129090, Москва, Астраханский пер., д. 8.
Тел. (095) 280-99-86, тел./факс (095) 280-14-63, e-mail:
koloss@koloss.ru, наш сайт: www.koloss.ru

ISBN 5-9532-0126-5



9 785953 201261

Отпечатано с готовых
диапозитивов в ГУП РМЭ
«Марийский полиграфическо-
издательский комбинат»
424000, г. Йошкар-Ола,
ул. Комсомольская, 112

ISBN 5—9532—0126—5

© Издательство «КолосС», 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

К концу XX в. в России была разработана концепция фитосанитарной оптимизации растениеводства. Она пришла на смену интенсивной химической защите на основе использования пестицидов по схеме так называемых календарных обработок, игнорирующих фактическое состояние посевов (60-е годы), и интегрированной защите растений (80-е годы). Новая концепция предусматривает предпочтительное использование нехимических методов. Такая смена ориентации обусловлена 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 (энтомофаги, гербифаги и микроорганизмы) регулирующие численность фитофагов, возбудителей болезней растений и сорняков в естественных биоценозах. Еще в конце XIX в. русский ученый И. И. Мечников 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. Поэтому в 60-е годы возобновился интерес к биологическим методам защиты, появились отечественные препараты энтобактерин и дендробациллин, был введен в строй Бердский завод по промышленному производству биопрепаратов. Активизировались исследования по использованию энтомофагов в защите растений. На территории бывшего СССР возникла сеть биофабрик и биолaborаторий по производству и при-

менению целого ряда хищных и паразитических насекомых и клещей, в первую очередь трихограммы. Начавшийся в 90-е годы прошлого века общий кризис экономики и аграрного сектора негативно сказался и на биологической защите 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 современного этапа развития биологической защиты растений — расширение сети региональных государственных биологических лабораторий и коммерческих фирм, которые обеспечивают и производство, и применение биологических средств защиты растений, объединяя специалистов, развивающих и производственные, и исследовательские аспекты биологической защиты растений. Для рационального и грамотного применения биологических средств защиты растений требуется подготовка высококлассных специалистов. Настоящий учебник написан на основе курсов лекций по биологической защите растений, читаемых в течение многих лет в Новосибирском государственном аграрном университете и Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. Его написанию предшествовало издание пособий «Биопрепараты в защите растений» (2000) и «Энтомофаги в защите растений» (2001).

Следует отметить, что со времени последнего издания учебника по биологической защите растений (Бондаренко, 1986) в этой области получено много новых данных, разработаны высокоэффективные биопрепараты. Все это нашло свое отражение в данном издании при сохранении преемственности в изложении материала. Авторы стремились в максимальной степени отразить современные достижения в создании новых биологических средств защиты растений, поэтому на момент издания учебника некоторые перспективные препараты еще не вошли в «Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации» на 2004 г. Это необходимо учитывать в рекомендациях по их практическому использованию (зарегистрированные препараты отмечены в тексте учебника).

1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

1.1. ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ

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

Поскольку в природе все взаимосвязано, организмы живут не изолированно друг от 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. Они складываются из внутривидовых и межвидовых связей (биоценологических). 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 современной литературе по экологии как взаимозаменяемые понятия. Среди мутуалистических (симбиотических) форм отношений различают форезию, облигатный мутуализм и комменсализм.

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

Облигатный мутуализм (симбиоз) — отношения, при которых совместное существование чрезвычайно выгодно обоим симбионтам. К этой форме мутуализма относятся взаимоотношения 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 — использовать для питания ткани насекомых без предварительной переработки бактериями-симбионтами.

К о м е н с а л и з м — форма отношений, при которой один мутуалист, обычно более сильный, без какого-либо ущерба для себя служит источником пищи или убежищем для другого организма, более слабого симбионта, называемого комменсалом (на хлебником). К комменсалам относятся личинки пчел-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 ее к гибели в течение короткого времени. Как правило, хищник крупнее и в процессе развития съедает несколько жертв, поскольку время питания одной жертвой значительно короче периода развития личинки или взрослой особи. В других случаях хищник может неоднократно возвращаться к питанию одной и той же жертвой.

Хищничество широко распространено среди насекомых, клещей и пауков. Например, среди клещей 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 — гусеницами непарного шелкопряда. При нефатальном хищничестве жертва не погибает, что сближает его с паразитизмом. Это характерно для некоторых видов кровососущих клопов и мух.

К одной из форм хищничества можно отнести к а н н и б а л и з м — питание хищника особями своего вида (луговой мотылек, капустная совка). Каннибализм проявляется при перенаселении, недостатке корма, ограниченности жизненного пространства.

Хищные насекомые и клещи очень прожорливы и способны оказывать существенное влияние на численность вредителей сельскохозяйственных культур. Потребность в большом количестве пищи у хищников связана с тем, что питание обеспечивает метаболитами и энергией процессы их роста, развития, полового созревания и размножения. Кроме того, оно восполняет энергетические ресурсы в организме хищника, затраченные на поиск жертвы, преодоление 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. Кроме того, к ней принадлежат 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 цветков;

- виды, хищничающие только в личиночной фазе. Эта группа включает преимущественно мух (сирфиды, галлицы, серебрянки) и некоторых сетчатокрылых (в частности, златоглазку обыкновенную). Взрослые особи мух сирфид и златоглазки обыкновенной питаются нектаром и пыльцой цветков растений. Имаго галлиц не питаются: они живут недолго (2...3 нед). Их назначение отложить яйца вблизи насекомых, которыми впоследствии будут питаться 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 того же вида жертвы, что и их потомство, т. е. они имеют сходные пищевые режимы и заселяют одинаковые станции. Примером 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* Ws.), 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* Ath. — Н).

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 личиночной и имагинальной форм других насекомых характерны различия по пищевым режимам и местам обитания. 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, например монашенка, совка-гамма, луговой мотылек и многие другие насекомые).

Паразитизм. Это явление, когда один организм (паразит) живет за счет другого (хозяина) длительное время, приводя его наконец к гибели или сильно истощая. В отличие от мутуализма для паразитизма свойствен антагонистический характер отношений паразита и хозяина. Поэтому паразитизм определяют как односторонне выгодное использование одним живым организмом другого в качестве источника пищи и среды обитания.

У паразитов-энтомофагов, т. е. у насекомых, паразитирующих на насекомых, имеются характерные черты, послужившие основанием для обозначения таких паразитов специальным термином *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, (трихограмма, апантелес беляночный) живут внутри тела хозяина и питаются его содержимым. 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 другого вида, то это сверх-, или гиперпаразит. Например, возбудитель мучнистой росы паразитирует на растении, а на этом возбудителе паразитирует гриб *Ampelomyces quisqualis* Ces. (= *Cicinnobolus cesatii*).

Клептопаразитизм (воровской). Клептопаразит устраивает свое потомство на уже заселенного хозяина и устраняет первичного паразита в ходе конкуренции. Так, эвритомида — эктопаразит личинок IV возраста долгоносика (шишковской смолевки) не может напасть на хозяина до тех пор, пока личинка не будет парализована и заселена ихневмонидом рода *Scambus*. Эвритомида сначала умерщвляет личинку ихневмонида, а затем приступает к питанию «ворованным» объектом.

Одиночный и множественный паразитизм. При одиночном паразитизме одна особь паразита заселяет одну особь хозяина. При одновременном использовании одной особи 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 выделением 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*, т. е. 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 служат основой микробиологических препаратов. В за-

висимости от природы возбудителей различают бактериальные, грибные, вирусные, микроспорициальные болезни насекомых и грызунов. После выделения микроорганизма из больных или погибших особей необходимо 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, они выступают в биоценозах как внешний фактор. Во-вторых, опосредуясь через организм хозяина при его питании, растения как пищевой или внутренний фактор оказывают влияние на физиологическое состояние и хозяина, и паразита. Например, в процессе коэволюции у фитофагов и энтомофагов сложились 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 системах растение — фитофаг — энтомофаг, растение — фитофаг — энтомопатоген или растение — фитопатоген — природный антагонист способствует выявлению путей управления деятельностью фитофагов и фитопатогенных микроорганизмов для экологически безопасной защиты растений.

Таким образом, экологическая основа биологической защиты растений — 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 способствовали появлению новых перспективных направлений в биологической защите растений, связанных 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. Например, для подавления численности насекомых и улиток в теплицах держали обыкновенных жаб. Уже око-

ло 1000 лет назад для борьбы с вредителями citrusовых культур выпускали хищных муравьев. Давно замечено, что хищные жуки кокциnellиды могут регулировать численность некоторых вредителей. За приносимую пользу в России их назвали божьими коровками. В конце XIX в. в Калифорнии использовали хищного жука-кокциnellиду *Rodolia cardinalis* Muls. для борьбы с австралийским желобчатым червецом. После выпуска энтомофага численность червца резко снижалась, а в следующий сезон вредитель не представлял опасности для citrusовых культур. 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-яйцееда) против яблонной плодовой гнили. В 30-е годы XX в. в России стали актуальными работы по использованию энтомофагов против опасных карантинных вредителей (кровяной тли, червцов). Такие исследования проводили 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 в России сыграли профессоры Н. В. Бондаренко, Г. А. Бегляров, К. Е. Воронин, С. С. Ижевский. Их работы послужили основой для становления биологической защиты растений с использованием энтомо- и акарифагов. Н. В. Бондаренко первым в 80-х годах XX в. создал в Санкт-Петербургском аграрном университете кафедру биологической защиты растений с соответствующей специализацией.

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. Эти работы проводит Всероссийский НИИ карантина растений. 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 в надежде на акклиматизацию. Однако зимние условия оказались для клопов слишком суровыми, поэтому пришлось заниматься искусственным разведением энтомофагов и выпускать их для подавления численности колорадского жука.

Микробиометод первоначально был разработан для борьбы с вредными насекомыми. Это было обусловлено, в частности, тем, что болезни насекомых играли важную роль в шелководстве, где главным производителем был тутовый шелкопряд. Естественно, что микробные болезни тутового шелкопряда, вызывая его массо-

вую гибель, наносили огромный ущерб этой важной отрасли хозяйства. В 1865 г. французское правительство поручило известному ученому Луи Пастеру выяснить причины заболеваний тутового шелкопряда. Пастер описал несколько болезней этого насекомого, в том числе и так называемый паралич гусениц, связанный с бактерией, которая была названа им *Bacillus bombycis*. На самом деле это была самая известная сейчас энтомопатогенная бактерия *Bacillus thuringiensis* Berl., которую детально описал немецкий ученый Берлинер в начале XX в. (Тюрингия). Таким образом, 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. Мечников начал изучение болезней хлебного жука-кузьки (*Anisoplia austriaca* Hrbst.), чтобы среди их возбудителей найти средство для уничтожения вредителя. Им были обнаружены несколько видов патогенных бактерий, а также гриб *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. Полученные результаты убедили Мечникова в том, что болезни насекомых играют роль регулирующего фактора, и он решил практически использовать это. Для распространения инфекции на полях разбрасывали больных личинок хлебного жука или их экскременты, смешанные с пылью. Кроме того, Мечников создал проект сети станций по размножению гриба для его последующего рассеивания на полях. Пока комиссия изучала его проект, он разрабатывал питательную среду для размножения гриба на основе отходов пивоварения, что не потеряло своего значения и в наши дни. 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 борьбы с насекомыми-вредителями. На этой станции в г. Смеле под Киевом приступили к получению препарата на основе предложенного гриба. За первые 4 мес было произведено 55 кг чистых спор. Для этого 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, приемлемого для сохранения урожая.

Что касается бактерии *Bacillus thuringiensis* Berl., то в нашей стране первые упоминания о ней также связаны с шелководством. В России шелководство было лучше всего развито на Кавказе, а научным центром в этой области была Кавказская шелководческая станция в г. Тифлисе. Еще в 1880 г. в трудах этой стан-

ции была описана бактерия, которую в 1906...1907 гг. с высокой эффективностью использовали для борьбы с капустной белянкой.

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 культуры этой бактерии был создан один из первых советских энтомопатогенных препаратов — *энтобаактерин*. Производство его было начато в 60-е годы XX в. на Бердском заводе в Новосибирской области.

Во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии под руководством Н. В. Кандыбина созданы бактериальные препараты *битоксибациллин* против насекомых и *бактороденцид* против грызунов.

Первые отечественные вирусные энтомопатогенные препараты *вириин-ЭНШ* против непарного шелкопряда и *вириин-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 *B. thuringiensis* subsp. *dendrolimus*. Этот штамм послужил основой для создания первой опытной партии отечественного препарата *дендробациллина*. В 1953 г. он былработан в лаборатории в количестве, достаточном для испытания с помощью самолета. В 1958 г. Московский завод бактериальных препаратов впервые изготовил для полевого испытания опытную партию дендробациллина 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, в которой работали известные ученые — 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 *B. insectus*, впоследствии отнесенную к *B. thuringiensis* subsp. *thuringiensis*. На основе выделенного штамма был создан препарат *инсектин*. В 1967 г. была организована межведомственная комиссия Минлесхоза для

испытания препарата в пихтовых лесах Красноярского края. По результатам испытаний препарат был рекомендован для борьбы с сибирским шелкопрядом. Впоследствии и дендробациллин, и инсектин начали использовать на сельскохозяйственных культурах. В Красноярском государственном университете в 70-е годы XX в. были начаты 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 представители рода *Trichoderma*, используемые против корневых гнилей и фузариозного увядания. Первый отечественный биопрепарат против корневых гнилей *триходермин* разработан в конце 60-х гг. в ВИЗР под руководством Н. С. Федоринчика на основе *T. viride (lignorum)* (Fr.) Pers.

Фунгицидным действием обладает антибиотик *трихомецин*, метаболизируемый грибом *Trichothecium roseum* Link. Этот препарат разработан во ВНИИбакпрепарат (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 годы XX в. разработка биопрепаратов против болезней растений стала более интенсивной благодаря использованию таких антагонистических микроорганизмов как, бактерии рода *Pseudomonas* (*P. fluorescens* Mig, *P. auerofaciens* Kluyver), *Bacillus subtilis* Ehrenberg и др. Это препараты *ризоплан* (впоследствии *планриз*), *бацифит* (впоследствии *бактофит*) и др.

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

Микробиологическая защита растений от сорняков в России в основном 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 проведены работы по выделению грибов, патогенных для амброзии полыннолистной, показана эффективность обработки этого сорняка смесью грибов фузариум, альтернария и кладоспориум. В промышленных масштабах производят лишь зарубежные грибные препараты (микогербициды). Из гербифагов известно несколько рыб, используемых для уничтожения водных сорняков, а также птиц и 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 борьбы с тлями и клещами. В последнее время 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. В настоящее время созданы препараты на основе экстрактов из ряда растений (Бузов, 2002).

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. Одно из современных направлений в этой области защиты растений — применение индукторов устойчивости растений, так называемых *элиситоров* (Тютюрев, 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 Кишиневе (ныне Молдавский НИИ биометодов). После распада СССР в 90-е годы XX в. организован Всероссийский НИИ биологической защиты растений в Краснодаре.

Необходимость объединения усилий ученых всего мира по разработке биологических методов подавления вредных видов привела к созданию в 1971 г. Международной организации по биологической борьбе с вредными организмами (МОББ). Цель этой организации — способствовать международному сотрудничеству в области развития биологических средств защиты растений, про-

ведения научных исследований, пропаганды биологических методов защиты растений на национальном и международном уровнях. В состав организации и ее региональных секций входит более 70 стран. По биогеографическому признаку организовано шесть региональных секций: Западно-Палеарктическая, Восточно-Палеарктическая, Неоарктическая (США и Канада), Неотропическая (страны Южной и Центральной Америки), Афротропическая (все страны африканского континента, расположенные южнее Сахары) и секция Юго-Восточной Азии. Восточно-Палеарктическая региональная секция (ВПС МОББ) была создана по инициативе ученых стран Восточной Европы в 1977 г. Ее деятельность распространяется на восточноевропейские страны, страны Ближнего Востока и Азии, расположенные в пределах зоны Восточной Палеарктики. Секретариат секции находится в Москве. 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, редакционно-издательская. Деятельность рабочих органов секции осуществляется в соответствии с уставом и программой деятельности, утверждаемой Генеральной Ассамблеей МОББ на каждые три года.

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

По определению МОББ, термин «биологическая борьба» означает использование живых организмов, продуктов их жизнедеятельности и их аналогов для предотвращения или снижения ущерба и потерь, наносимых вредными организмами (по-английски этот термин звучит как *bioscontrol* — биологический контроль).

В Уставе ВПС МОББ отмечается, что секция призвана (1993 г. с изменениями):

- способствовать развитию биологической борьбы, ее применению в программах интегрированной защиты растений и международному сотрудничеству в этой области;
- собирать, обобщать и распространять информацию о биологической борьбе;
- содействовать национальной и международной деятельности, относящейся к исследованиям, координации усилий в области применения биологической борьбы в больших масштабах, а также вести пропаганду экономического и общественного значения биологической борьбы. Русский текст устава является основным в случае толкования его статей.

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 ранее, 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, к *макробиометоду* — макроорганизмов (насекомых, птиц, рыб, позвоночных животных, растений). Эти биологические методы являются составной частью биологической защиты растений, сущность которой значительно шире.

Согласно определению М. С. Соколова (2000), *биологическая защита растений* — это фундаментально-прикладная область знаний, предметом исследования которой являются биоагенты и биорегуляторы — естественные и/или генетически измененные организмы и их генные продукты. Эта область объединяет представителей многих дисциплин — экологов, энтомологов, фитопатологов, микробиологов.

К *агентам биологической защиты* относятся:

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

Главная цель биологической защиты растений — получение 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 полыннолистной — 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 служат 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 перед посевом препаратами на основе бактерий — антагонистов фитопатогенных грибов для дальнейшего подавления болезней в период вегетации.

Многократное использование биоагента. Эту стратегию наиболее часто используют в России. К ней относятся наводняющие выпус-

ки энтомо- и акарифагов. Самый изученный и широко распространенный прием — 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 биологических лабораторий и биофабрик по ее производству, что позволило охватить применением этого энтомофага большие площади разнообразных биоценозов.

Еще более широкое распространение получило использование биопрепаратов. Оперативное сдерживание вредителей и болезней осуществляется не менее чем двукратным применением биопрепаратов на основе энтомопатогенов, антагонистов или их метаболитов. Наиболее известны отечественные биопрепараты против насекомых на основе *Vt* (лепидоцид, битоксиациллин, бактокулицид), а также против болезней растений на основе *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. (бактофит) и *Pseudomonas fluorescens* Mig. (планриз).

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, возбудителей 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), при которых 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, подсев нектароносов (Тряпицын и др., 1982). Так, отмечено повышение активности у паразитов капустной совки, белянки и моли при расположении полей капусты около семенников зонтичных, лилейных (лука) и т. д. На повышение активности энтомофагов гессенской мухи положительное влияние оказывает

посев люцерны. Для накопления энтомофагов в природных комплексах создают специальные микрорезерваты — резерваты 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 жужелиц и некоторых других энтомофагов. Замечено, что численность жужелиц значительно увеличивается в севооборотах с орощением.

Отказ от обработок химическими пестицидами 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 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 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, 1995). В первую очередь это организация фитосанитарного мониторинга и прогноза динамики 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 необходимо соблюдать принцип совместимости всех используемых биологических средств как между собой, так и с растением. Исхо-

дя из этих принципов, следует рассматривать систему биологической защиты растений 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 в экологической защите растений функцию пускового механизма. Благодаря биологическим методам возникает возможность сокращения числа химических обработок и восстановления численности природных популяций естественных врагов.

2. ЭНТОМОФАГИ И АКАРИФАГИ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

2.1. ПРИНЦИПЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНТОМО- И АКАРИФАГОВ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

Энтомофаги и акарифаги играют значительную роль в регуляции численности фитофагов в природе. Реальное снижение численности вредителей энтомофагами 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 энтомофага. Например, в условиях Западной Сибири выявлена положительная зависимость численности гороховой тли и ее хищников (Горбунов, Шадрин, 1995). Тем не менее природные популяции энтомофагов 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 проценте 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). В настоящее время 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 м²;

- заражение первых кладок яиц теленоминами составляет 40...50 % и
- 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. Кротовой (1992), в Западной Сибири численность злаковых тлей сдерживается на хозяйственно неощутимом уровне при соотношении хищник — жертва на озимой ржи — 1 : 20, яровой пшенице — 1 : 40, овсе — 1 : 55.

Критерии эффективности энтомофагов колорадского жука. Г.В. Гусев (1991) проанализировал влияние местных энтомофагов на колорадского жука. Наибольшую активность проявляют коцинеллиды, златоглазки и жужелицы. По приведенным 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. БОГАЩЕНИЕ БИОЦЕНОЗОВ ЭНТОМОФАГАМИ

Природные популяции энтомофагов не всегда могут сдерживать численность вредителей на достаточно низком уровне. Поэтому более важным способом регуляции численности фитофагов служит обогащение биоценозов новыми энтомофагами 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 предусматривается, что ввезенный 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 энтомофагов. 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 (энтомофаг уже дает хозяйственный эффект).

Успех переселения зависит не только от сходства климатических условий старого и нового мест обитания ввозимого энтомофага, 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 когда ввозимый энтомофаг способен вытеснить менее эффективный местный вид.

Ввозимые виды энтомофагов должны обладать рядом преимуществ перед местными видами. Их характеризует:

- сопряженный с хозяином жизненный цикл и сходные с ним экологические требования;
- физиологическая приспособленность энтомофага к хозяину;
- хорошая поисковая и миграционная способность;
- 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 энтомофагов 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)», разработанный и впервые примененный 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 в такой очаг энтомофага с расчетом на его дальнейшее перераспределение и подавление вредителя на всей площади защищаемой культуры. Считают, что этот метод перспективен и для отдельных культур открытого грунта.

Примеры массированных выпусков энтомо- и акарифагов будут рассмотрены в последующих разделах этой главы.

2.1.3. ПОВЫШЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ ЭНТОМОФАГОВ В АГРОЦЕНОЗАХ

Разработка приемов сохранения и накопления численности энтомофагов 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 приспособивались к паразитированию на своем круге хозяев. Например, замечено, что деятельность паразитов на полях сельскохозяйственных культур существенно активизируется близостью к *культурным нектароносам*, которые, привлекая энтомофагов 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 представителей зонтичных, лука и т. д. На повышение активности энтомофагов гессенской мухи положительное влияние оказывает подсев люцерны.

Энтомофаг 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 энтомофагов. По-

этому наряду с подсевом нектароносных растений важно увеличивать набор выращиваемых культур в севообороте.

Один из приемов сохранения и размножения природных популяций полезных видов — создание *маточников* — *резерваторов 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 культур, хлопчатника, кукурузы энтомофаги сдерживают развитие вредителей на хозяйственно неощутимом уровне в радиусе до 5 км. Маточники, кроме того, позволяют оценить местный природный фонд полезных членистоногих, а также роль как отдельных видов, так и всего их комплекса (Коваленков, Тюрина, 1998).

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 перепахка картофельного поля не позволяет обосноваться на нем хищным клопам — периллюсу и подизусу. Это является одной из причин использования этих хищников только 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 %).

Для сохранения природных энтомофагов и акарифагов и усиления их деятельности нужно проявлять большую осторожность с использованием химических инсектицидов и акарицидов. Чтобы обеспечить выживание энтомофагов 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, показано, что если под действием сумицидина и рипкорда, использованных против колорадского жука, численность жужелиц снижается в 3,8...4,4 раза, то битоксибациллин совершенно не влияет на их численность. Однако даже сублетальные дозы химических инсектицидов, добавленные к биопрепаратам, отрицательно влияют на энтомофагов колорадского жука (Гусев, 1991).

В заключение отметим, что для использования энтомо- и акарифагов в защите растений необходимо изучение их места в биоценозе и взаимоотношений с другими организмами (Ижевский, 1990).

2.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭНТОМО- И АКАРИФАГОВ

Как отмечалось в главе 1, наибольший интерес для защиты растений 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 (энтомо- и акарифагов) на паразитов и хищников критерием может служить число 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 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

защиты 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 (Mantodea), сетчатокрылые (Neuroptera) или семейства — клопы-антокориды (Antocoridae), мухи-ктыри (Asilidae), а также многими 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 одни 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 сосущего ротового аппарата (клопы, трипсы, ктыри) 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 пищеварительный сок, 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 (*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, перепонча-

токрылых 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, которая выделяется из ранки, нанесенной яйцекладом. При этом одни виды питаются 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 типа 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 — псевдафигус (*Pseudaphycus malinus* Gah.); паразит многих чешуекрылых — трихограмма (разные виды семейства трихограмматид — 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, можно выделить паразитов яиц (трихограмма), паразитов личинок (апантелес, тахины), паразитов куколок (птеромалюс куколочный).

Некоторые, хотя и немногие, виды паразитируют на 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 гусеницы, а заканчивает развитие в коконирующей гусенице; агениаспису (*Ageniaspis fuscicollis* Dalm.) — паразиту молей, в частности яблонной (Тряпицын 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 у энтомофагов.

Олигофаги — относительно специализированные, питаются насекомыми, принадлежащими 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 могут иметь и 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 — *высокая 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 поглотить его.

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, триссолюкус (*Trissolcus viktorovi* Kozl.) — паразит капустного клопа — заражает своего хозяина только на растениях рода капуста. 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 способствует нахождению путей управления деятельностью энтомофагов в природе, а также играет 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 (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, или клопы (отр. Hemiptera). Среди представителей отряда встречается немало хищников, регулирующих численность вредных насекомых и клещей. Они относятся к семействам хищников-крошек, слепняков, клопов-охотников 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 цветках, в подстилке, в свернутых листьях. Зимуют обычно взрос-

лые клопы под опавшими листьями, в трещинах коры. На плодовых культурах для ограничения численности паутиных клещей, медяниц и тлей имеют значение антокорис обыкновенный (*Anthocoris nemorum* L.), антокорис лесной (*A. nemoralis* F.). Представители рода о р и у с (*Orius niger* Wolff и *O. albidipennis* Reut.) — эффективные хищники паутинового клеща на хлопчатнике в Таджикистане, Узбекистане и Азербайджане.

Клопы-охотники (сем. Nabidae). Крупные или средних размеров насекомые (длиной 3,6...12 мм) с продолговатым, реже продолговато-овальным телом. Хоботок 4-члениковый сильно изогнут, надкрылья часто несколько укорочены. Питаются тлями, цикадками, клопами, мухами. Некоторые виды активны в сумерках или ночью. Обитают больше на травянистых растениях, но встречаются также на деревьях и кустарниках. Широко распространены, особенно на полевых культурах, охотник серый (*Nabis ferus* 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, удлинено-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 плодовой гусеницы.

Виды рода *Deraeocoris* Kbm. хищничают за счет тлей, мелких гусениц, паутиных клещей, причем для *D. ruber* L. отмечено питание яйцами и гусеницами американской белой бабочки, *D. trifasciatus* L. — гусеницами яблонной моли, *D. zarudni* Kir. — преимущественно паутиным клещом на хлопчатнике, *Stethoncus cyrtopeltis* Fl. — специализированный хищник грушевого клопа.

Щитники (сем. Pentatomidae). Крупные или средних размеров насекомые (длиной 4,5...17 мм) с плотными кожистыми покровами. Голова сверху имеет форму плоского или выпуклого щитка. Усики 5-члениковые, их основания сверху не видны. 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 хищная (ольховая) (*Arma custos* F.). Американские виды — периллюс (*Perillus bioculatus* F.) и подизус (*Podisus maculiventris* Say.) — питаются листоедами, в том числе колорадским жуком.

Щитокрылые, 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 — фитофаги, встречаются и хищники. В нашей стране известно около 20 хищных видов, относящиеся 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 карапузииков, 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 ярко окрашенные 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* Gebl.) 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 растительноядных клещей, например, *O. oviformis* Cas. — естественный враг тетраниховых клещей. Некоторые представители рода *Staphylinus* уничтожают шелкоунов, *Paederus* — яйца и гусениц бабочек, *Nudobius* — личинок короедов.

Кокциnellиды, 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 кокциnellид — 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.) коровки, пропилея 14-точечная (*Propylaea quatuordecimpunctata* L.), питающиеся тлями; кальвия 14-пятнистая (*Calvia quatuordecimguttata* L.) и др., уничтожающие тлей и листоблошек; хилокорус почковидный (*Chilocorus renipustulatus* Scr.), сцимнусы широколобый (*Scymnus frontalis* F.) и 2-точечный (*S. bipunctulatus* Kug.), питающиеся кокцидами; криптолемус (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.) — мучнистыми червецами, стеторус точечный (*Stethorus 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 цветками, 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 др.). 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* Gebl.) 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 пред-

ставители семейств златоглазок, пылюнокрылов, 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 кампидеовидная с хорошо развитыми грудными ногами. Личинки исключительно хищники, истребляют тлей, медяниц, мелких гусениц, тетраниховых клещей. Они активны в сумерках, взрослые особи летят на свет. У златоглазок 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, обычно с закругленными крыльями, иногда задние крылья редуцированы. Личинки и некоторые виды имаго — хищники, питающиеся тлями, хермесами, мучнистыми червецами, паутинными 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.

Пылюнокрылы (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 rugmaea* 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 чешуйками коры деревьев или в подстилке, 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 (Aprocrita). Наиболее важное значение для биологической защиты растений имеют представители семейств ихневмонид, браконид, афидиид, афелинид, трихограмматид, сцелионида 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 суженой части — стебелька и расширения на конце — раструба.

Крупное семейство, включающее внутренних и наружных паразитов многих вредных насекомых. Взрослые ихневмонида питаются пылью и нектаром цветков, 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 вредите-

лей полевых, технических, овощных и плодовых культур представители родов *Banchus*, *Exetastes*, *Diadegma*, *Lissonota*, *Pimpla*, *Ichneumon* и др.

Бракониды (сем. Braconidae). Более мелкие наездники (длиной 2...15 мм), чем ихневмониды, от которых отличаются также отсутствием 2-й возвратной жилки на крыльях и неподвижным сочленением 2-го и 3-го сегментов брюшка. Имаго питаются нектаром цветков, 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*.

Афидииды (сем. Aphidiidae). Близки к браконидам; отличаются от них более мелкими размерами (длина не более 5 мм), удлинёнными 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 распространены на овощных, плодовых и злаковых тлях дизретиелла 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. 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 (*Trissolcus grandis* Ashm., *T. victorovi* Kozl., *Telenomus chloropus* Thoms., *T. lymantariae* Kozl.) паразитируют в яйцах клопов и чешуекрылых, виды рода *Scelio* — в яйцах саранчовых.

Птеромалиды (сем. Pteromalidae). Широко распространенные мелкие виды, тело длиной 2...6 мм, блестящей металлической ок-

раски. 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, применяют методом 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 насе-

комые, 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 цветков, 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 одно 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-тифьи (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 непочковидные. Самки иногда бескрылые.

Личинки тифий, как и сколии, — 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 цветков. Личинки некоторых видов галлиц — хищники и уничтожают тлей, медяниц, хермесов, кокцид, алейродид, трипсов, паутинных клещей. Типичный представитель этого семейства — галлица афидимиза (*Aphidoletes aphidimiza* Rond.), личинки которой хищничают за

счет 61 вида тлей, используется в биологической борьбе с этими вредителями.

Ктыри (сем. Asilidae). Мухи средней или крупной величины (длиной 4...40 мм) с подвижной головой, торчащим сильно склеротизованным хоботком и удлиненным брюшком. Крылья в покое складываются на спину (рис. 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 шелкоунов, чернотелок, хрущей, хлебных жуков и других обитающих в почве насекомых.

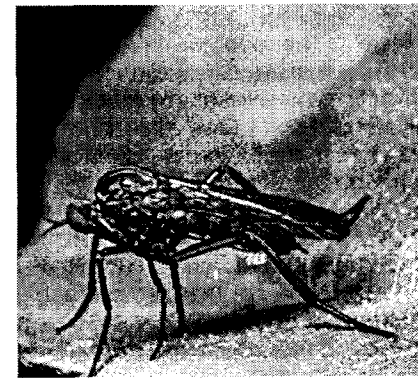


Рис. 1. Ктырь (фото Русалкиной А. А.)

Представители: ктырь беловатый (*Asilus albiceps* Mg.), желтокрылый (*A. rufinervis* Mg.), кольчатый (*Machimus cingulatus* Fl.), 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.

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

Мухи разной величины (длиной 1...30 мм) с прозрачными пестрыми или полностью окрашенными крыльями. Тело короткое и широкое, обычно покрыто густыми волосками. Взрослые мухи питаются нектаром и пылью цветков. Личинки — паразиты сетчатокрылых, бабочек, мух. Личинки жужжал из рода *Systoechus* также хищники и развиваются в кубышках саранчовых. Например, *S. stenopterus* 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). Мухи средней и крупной величины, разнообразной окраски, одноцветно черные или яркие, похожие на ос. Взрослые мухи питаются нектаром или пылью 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, хермесами, некоторыми видами кокцид и цикадок, трипсами и мелкими гусеницами бабочек. К наиболее обычным видам относятся сирф полулунный (*Syrphus corollae* 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 крестоцветных культур играют мухи фазии: серая (*Alophora subcoleoptera* L.), пестрая (*Phasia crassipennis* = *Ectophasia crassipennis* F.), золотистая (*Clytiomyia helleo* 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 tamillata* Pap. 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, хермесов, червецов. Наиболее хорошо изучены представители рода *Leucopis*. Например, *L. glyphinivora* 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 ПАЗАРИТИЧЕСКИЕ ПАУКООБРАЗНЫЕ

К л е щ и. 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 два 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, в почве и на ее поверхности, 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), относящегося 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 (Acariiformes), 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 среди растительноядных клещей. Это мелкие клещи (длиной 0,2...0,6 мм), овальной или удлинённой формы, бесцветные, желтоватые или коричневые. Хелицеры (ротовые придатки для схватывания и удерживания жертвы) парные, клещневидные. На спинной поверхности от 15 до 21 пары щетинок (рис. 2).

Хищные клещи зимуют в фазе оплодотворенной самки под корой веточек деревьев, в трещинах и складках коры, а также в дру-

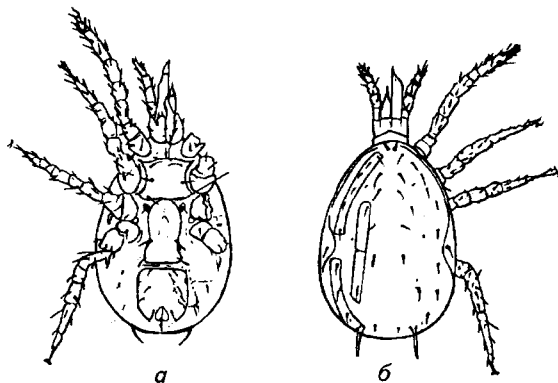


Рис. 2. Клещ сем. Phytoseiidae (по Лившиц И. З., Секерской Н. П., 1990):

а — вид снизу; б — вид сверху

гих укромных местах. Весной они активизируются уже при температуре 2...3 °С, 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.

Требования фитосейид к количеству и качеству пищи весьма разнообразны. В среднем за период развития хищник съедает 20...30 личинок паутинового клеща; взрослая самка за 25...30 дней жизни высасывает 100...120 особей.

На территории России зарегистрировано около 190 видов фитосейид. Наибольшим разнообразием видов отличаются многолетние агроценозы (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 (землянике лесной, бахчевых, томате) чаще встречаются *Amblyseius graminis* Chant, *A. tauricus* Livsch. et Kuzn. и др.

В условиях защищенного 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 фио-

летовой окраски, с двумя парами глаз, со слабосклеротизованными покровами в линейных складках и радиально расходящимися ногами. В передней части проподосомы заметен шишкообразный выступ с парой сенсорных щетинок (трихоботрий). Тазики ног несколько сближены между собой. В нашей стране широко распространен анистис ягодный (*Anystis baccharum* L.), в Великобритании — *A. agilis* Banks, обладающие широкой пищевой специализацией. Кроме растительноядных клещей эти хищники поедают некоторых равнокрылых насекомых, а *A. agilis* Banks — также мелких гусениц и ложногусениц пилильщиков младших возрастов.

Красотелки (сем. Trombididae, отр. Acariformes). Крупные и средней величины клещи (длиной 1,5...4 мм) обычно красного цвета, с широкоовальным телом, густо покрытым перистыми или разветвленными щетинками, придающими ему бархатистый вид. Спинной щиток небольшой, расположен в средней части проподосомы, с парой сенсорных щетинок (трихоботрий) на заднем конце, спереди заканчивается расширенной пластинкой. Некоторые виды красотелок 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, *Allotrombium 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 головогрудь располагаются хелицеры, восемь глаз (у большинства пауков), четыре пары ног и пара педипальп (рис. 3). Брюшко имеет мягкие покровы, на его конце расположено несколько пар паутиных бородавок. Использование паутины для постройки ловчих сетей, жилых трубок, гнезд, яйцевых коконов — характерная особенность поведения пауков, направленного на обеспечение основных жизненных функций особи и вида — ловлю добычи, заботу о потомстве, спаривание и расселение.

Большинство видов пауков, обитающих в нашей стране, развивается в одной генерации в год, т. е. успевают завершить весь цикл развития в течение лета. Самки после спаривания и оплодотворения помещают яйца в паутиновый 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 процесс

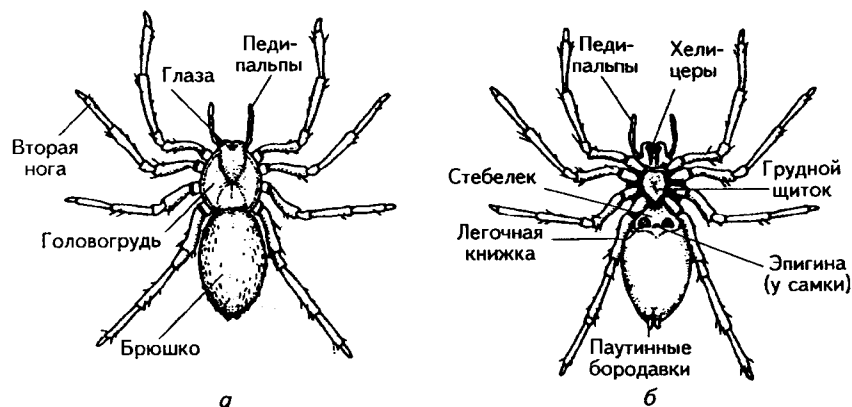


Рис. 3. Внешнее строение паука (по Хилларду П., 1997):

а — вид сверху; б — вид снизу

постэмбрионального развития пауки претерпевают от четырех до 13 линек. Первые стадии развития (пренимфы и нимфы) проходят внутри кокона. Пренимфа не способна к движению и не питается, 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, а также 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 весьма 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 50...80 % представителей всей фауны крон деревьев и кустарников. Их добычей становятся такие вредители, как сосновая пяденица, монашенка, непарный шелкопряд, сосновая совка, сосновый бражник, сосновые пилильщики, пилильщики-ткачи, орехотворки, тли, хермесы, двукрылые, долгоносики, хрустики 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 логово 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 подошедший паук.

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

Агелениды (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 густо оплетают своими тенетами 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.

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 борьбы, 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 singorensis* Laxm.), длина тела самки тарантула достигает 40 мм. Тарантулы живут в глубоких вертикальных норках в по-

чве, на насекомых (преимущественно жесткокрылых) охотятся ночью.

Пауки-бокоходы (сем. Thomisidae). Представители семейства живут на траве, кустарниках, 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 пауки обладают защитной, криптической окраской, благодаря которой они становятся незаметными для врагов 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, режее клопов, долгоносиков и других членистоногих. Значение их возрастает в весенний период (пауки 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 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, листовёрток, растительноядных клещей, множество двукрылых (Харченко, 1997).

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

2.2.3. 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 Scapudata). 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, отмечают наличие зубов на верхней челюсти. Представителей данного семейства делят на две группы — зеленые и бурые лягушки. Из зеленых лягушек наиболее известны и широко распространены озерная (*Rana ridibundae* 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, щелкунов, гусениц совок и пядениц.

Жабы. 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, чем лягушки, однако в период размножения они также держатся вблизи водоемов, в которые откладывают икру в виде студенистых нитей. Стадия головастика сравнительно короткая, молодые жабы быстро переходят к наземному образу жизни, питаются 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 умеренных 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, слизни, и других мелких животных, однако может употреблять в пищу и полезных насекомых.

Поскольку жабы и многие виды лягушек активны в сумерках и ночью, они имеют преимущество перед другими позвоночными животными, которое 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 распаханную землю; их значение в уничтожении вредителей проявляется обычно в естественных угодьях (сенокосах, пастбищах, садах, лесополосах, лесах).

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

Настоящие ящерицы (сем. Lacertidae). Эти типично 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 местобитаний, 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 (к л. 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 практическое значение имеют воробьиные, соколообразные, совы, дятлы, кукушки, чайки и др.

Из дневных хищников представляют интерес канюк, полевой, болотный и луговой луны (сем. **Ястребиных — Accipitridae**), пус-

тельга (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 сут до 12 мышей или полевых (Хлебович, 1991).

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. Tringilidae), 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 шелкоунов, долгоносиков, листоедов, имаго и личинок клопов, гусениц бабочек и других вредных насекомых. Кроме насекомых многие зерноядные птицы уничтожают семена сорняков, принося таким образом большую пользу человеку.

Млекопитающие (к л. 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 рукодвостуются в полете отраженными ультразвуками. Рукокрылые приносят большую пользу как хищники сумеречных и ночных летающих насекомых. На территории нашей страны водятся различные виды летучих мышей (ночницы, нетопыри, ушаны, подковоносы, кожаны), 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 которого превышает массу их тела в 1,5...4 раза. Наиболее распространены бурозубки, на юге страны водятся землеройки — белозубки.

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. ЭНТОМОФАГИ И АКАРИФАГИ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ



3.1. ЭНТОМОФАГИ И АКАРИФАГИ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОФАГОВ В ЗАЩИЩЕННОМ ГРУНТЕ

В последнее время во всем мире отмечено расширение ассортимента растений, выращиваемых в теплицах. Кроме традиционных овощных культур (огурца, томата, сладкого перца) возделывают ранние картофель и капусту, баклажаны, зеленные культуры, землянику, бахчевые, а также многие виды цветочных и декоративных растений. Оптимальные условия для возделывания растений в защищенном грунте благоприятны и для размножения вредителей. Комплекс фитофагов, повреждающих овощные и декоративные культуры, включает в основном многоядные виды, однако есть и специализированные вредители.

К особо вредоносным в условиях теплиц относятся паутинный клещ, тепличная белокрылка, табачный и другие виды трипсов, различные виды тлей — бахчевая, персиковая, картофельные и др. Важное хозяйственное значение недавно приобрел пасленовый минер, повреждающий преимущественно томаты.

Для регуляции численности вредных фитофагов в теплицах эффективно использование энтомо- и акарифагов, видовой состав которых достаточно широк. Для многих видов разработаны регламенты их наработки и применения на различных культурах, выращиваемых в условиях закрытого грунта.

3.1.1. АКАРИФАГИ ПАУТИННОГО КЛЕЩА

Фитосейулюс — *Phytoseiulus persimilis* Ath.-H. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Это узкоспециализированный хищник, питающийся паутинными клещами. По происхождению фитосейулюс — 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 защищенном грунте.

Оптимальные условия для развития акарифага — температура 25...26 °С, относительная влажность воздуха не ниже 70 %. Цикл развития хищника включает фазы яйца, личинки, нимф 1-го и 2-го возрастов и взрослого клеща.

3.1.2. ЭНТОМОФАГИ ТЕПЛИЧНОЙ БЕЛОКРЫЛКИ

Яйцо овальное (0,21 × 0,18 мм), с розоватым оттенком, почти в два раза крупнее яйца паутиного 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 0,5 мм, грушевидной формы, с тонкими эластичными покровами тела. Окраска варьирует от оранжево-красной до вишневой (цв. вклейка, рис. 1). Самец несколько меньше самки.

Отличительная особенность фитосейулюса — высокая прожорливость. При оптимальных условиях в течение суток одна самка может уничтожить до 24 подвижных особей паутиного клеща или 30 яиц. Взрослые особи хищника питаются преимущественно имаго или нимфами паутиного клеща. Личинки и нимфы акарифага уничтожают яйца и личинки вредителя. Покончив с вредителем на одних листьях, взрослые особи фитосейулюса мигрируют на другие листья растений, зараженные паутиным 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 сут, что в 1,5...2 раза быстрее, чем у вредителя.

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

Применение фитосейулюса. В защищенном грунте фитосейулюса применяют различными способами: локальный и массированный выпуски, метод «pest in first». Норма выпуска фитосейулюса в значительной степени зависит от плотности заселения растений паутиным клещом, вида растения и гигротермических условий. В среднем годовая норма колонизации фитосейулюса в теплицах на огурце составляет 0,5...1 млн особей на 1 га.

При появлении первых очагов вредителя раскладывают листья свои или другой культуры, на которой был накоплен хищник, в очаги клеща из расчета 10...60 особей хищника на одно зараженное растение. В запущенных очагах вредителя при выпуске необходимо соблюдать соотношение хищник : жертва — 1 : 20...1 : 50 в зависимости от защищаемой культуры.

Помимо фитосейулюса паутиных клещей могут уничтожать и другие виды хищных клещей — амблисейусы (*Amblyseius cucumeris* Oud., *A. californicus* McGregor, *A. mckenziei* Sch. et Pr.), метасейулюс западный (*Metaseiulus occidentalis* Nes.) (Ижевский и др., 1999).

Для подавления очагов тепличной белокрылки используют специализированного энтомофага — энкарзию, а также хищного многоядного клопа — макролофуса.

Энкарзия — *Encarsia formosa* Gahan. (сем. Aphelinidae, надсем. Chalcidoidea, отр. Hymenoptera). 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) (цв. вклейка, рис. 2, а).

Размножается энкарзия партеногенетически. Самка откладывает по одному яйцу в личинку хозяина, из каждой зараженной нимфы белокрылки вылетает один паразит. В оптимальных условиях (температура 30°C, влажность 70 %) при высокой плотности популяции белокрылки одна самка энкарзии может отложить до 115 яиц. Зараженные паразитом личинки белокрылки через определенное время погибают, мумифицируются и приобретают черный цвет. Их часто называют «мумиями» (цв. вклейка рис. 2, б).

Применение энкарзии. Существует множество методик применения энкарзии в закрытом грунте. Специфика их зависит от защищаемой культуры, агротехники ее выращивания, температуры и т. д.

При обнаружении тепличной белокрылки в рассадной теплице первый выпуск энкарзии необходимо проводить здесь же за 5...7 дней до посадки растений на постоянное место. Выпуск проводят путем раскладки листьев с мумифицированными нимфами 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), 1 : 5...1 : 10...25 (по имаго) в зависимости от культуры и плотности популяции фитофага. Например, из-за опушенности листьев огурца численность выпускаемого паразита на единицу площади должна быть больше, чем на других культурах. Повторные выпуски энкарзии рекомендуют проводить по тем же нормам с 2-недельным интервалом: при этом на огурце в случае необходимости — вплоть до конца вегетации, на томате — обычно 4-кратно.

3.1.3. ЭНТОМОФАГИ ТАБАЧНОГО ТРИПСА

Амблисейус маккензи — *Amblyseius mckenziei* Sch. et Pr. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Хищный клещ, питается яйцами и личинками различных видов трипсов, в том числе табачного и

цветочного, поедает также паутиных 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 трипсов 1-го возраста. 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 варьирует от светло-коричневого до вишнево-красного. Длина самцов 0,27...0,29 мм, самок — 0,39...0,4 мм.

Продолжительность жизни имаго составляет 25...30 дней. Амблисейс отличается высокой прожорливостью, уничтожает до 5...8 личинок трипса за 1 сут, что превышает плодовитость вредителя.

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

П р и м е н е н и е а м б л и с е й у с а. 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 трипса пять взрослых особей 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.

В Московской области в агрофирме «Белая дача» применяют амблисейуса по новой технологии. При обнаружении очага трипсов в нем развешивают бумажные конверты с хищником 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).

Изучены возможности использования в защищенном грунте против трипсов и других видов амблисейусов: (*A. cucumeris* Oud., *A. californicus* McGregor и др.).

3.1.4. ЭНТОМОФАГИ ПАСЛЕНОВОГО МИНЕРА

Опиус — *Opius pallipes* Wesm. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Распространен практически повсеместно. Внутренний одиночный специализированный паразит пасленового минера. Предпочитает заражать личинок 2-го возраста. Самка опиуса 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 °С, 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.

П р и м е н е н и е о п и у с а. Разводят энтомофага на томате и других растениях, заселенных пасленовым минером. Для биологической защиты используют имаго опиуса. При появлении мин с личинками 2...3-го возрастов 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. Alysiniinae, 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 3...4 мм, темной окраски. Ноги желтые, усики 22...24-члениковые (цв. вклейка рис. 3).

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 °С длится около 16 сут. Взрослые особи живут около 1 нед. Соотношение полов в популяции близко к 1 : 1. В сутки одна самка откладывает до 12 яиц, общая плодовитость достигает 93 яиц.

П р и м е н е н и е д а к н у з ы. 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

3.1.5. ЭНТОМОФАГИ ТЛЕЙ

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 дакнумы — 0,1 особи на 1 м² (Ущеков, 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 (цв. вклейка, рис. 4, а).

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 (цв. вклейка, рис. 4, б).

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 °С и влажность воздуха 40...60 % при 16-часовом фотопериоде. Разводят диглифуса на пасленовом минере на растениях томатов и бобов. При 5 °С 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 Коррект 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 дакнумы и 25 особей диглифуса.

При определении сроков колонизации следует учитывать, что дакнума предпочитает откладывать яйца в личинки 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).

В защищенном 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, афидиус, циклонета, пропиля, лизифлебус, микромус угольчатый, макролофус и др.

Галлица афидимиза — *Aphidoletes aphidimiza* Rond. (сем. Cecidomyiidae, отр. Diptera). Взрослые особи хищной галлицы внешне напоминают небольших комариков с длинными стройными ногами. Тело длиной 1,8...2,2 мм, бурого цвета. Крылья с упрощенным жилкованием. Самцы и самки хищной галлицы легко различимы: у самцов усики примерно равны длине тела, своеобразно закручены назад, — у самок в два раза короче и только немного изогнуты (рис. 4).

Галлицы отличаются высокой степенью избирательности при откладке яиц. С помощью обоняния самки отыскивают колонии тлей, в которые откладывают группами яйца длиной 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 заметно обособленной головной капсулой, окрашенной более интенсивно, чем тело (цв. вклейка, рис. 5). Личинки афидимизы имеют три возраста. Это олигофаги, они 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 °С днем

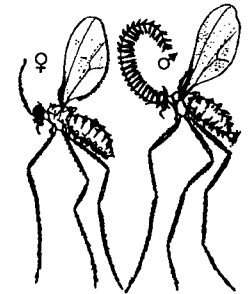


Рис. 4. Самка и самец (слева направо) галлицы афидимизы

и 16...18 °С 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. Колонизацию афидофага в теплицу осуществляют на стадиях кокона, имаго или личинки 2-го возраста. Нормы выпуска зависят от численности вредителя, 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 накапливания афидимизы непосредственно в производственных теплицах. Вскоре после высадки рассады на постоянное место в теплицах размещают ящики с почвой, засевают их 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 в 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, отряд 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. (цв. вклейка, рис. 6). Широко распространена в открытом грунте. В разных географических зонах она развивается в 1...5 поколениях. 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 °С 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. Средняя плодовитость самок составляет 370 яиц, максимальная — более 700.

Отродившиеся личинки через 1...2 ч приступают к поиску добычи. Личинки камподоевидные, имеют хорошо развитые грудные ноги и серповидно-изогнутые челюсти. Личинка 1-го возраста развивается 3...4 дня, 2-го — 5...7 и 3-го — лишь три дня. 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 защищенном грунте для борьбы с тлями 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 — семь дней.

Златоглазка семиточечная — *Chrysopa septempunctata* Wesm. Масовое разведение этого вида сложнее и дороже, чем златоглазки обыкновенной. Однако данный вид имеет следующие преимуще-

ства: 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 °С и влажность воздуха 50...70 %.

Для борьбы с бахчевой и другими видами 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 афидофага проходит в диапазоне температур 14...40 °С (оптимум — 20...30 °С). 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 переносит повышенные температуры. Личинки не покидают растения даже при 40 °С. 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. *Hemeroptera*, отр. *Neuroptera*). Перспективный афидофаг. Взрослые особи светло-коричневой окраски, крылья до 20 мм в размахе, в покое складываются кровлеобразно (цв. вклейка, рис. 7). 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 пыльцой и нектаром растений. Микромус способен развиваться в широком диапазоне температур 15...35 °С (оптимум — 18...25 °С) 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 борьбы с тлей используют выпуск личинок 1-го и 2-го возрастов и рассев яиц. Со-

отношение 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 разнообразных растительноядных насекомых и клещей, в условиях защищенного грунта используется несколько видов. Наиболее эффективны в теплицах инородные виды: циклонета, леис и др.

Циклонета — *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 продолжительность жизни имаго — 56 дней. Оптимальные условия развития: температура 24...28 °С, влажность воздуха 70...80 % и 18-часовой световой день.

Хищничают жуки и личинки. В теплицах циклонету 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 баклажане достаточен однократный выпуск циклонеты при соотношении хищник : жертва — 1 : 5.

Леис димидиата — *Leis dimidiata* Fabr. Крупный вид коровок, интродуцированный в Россию из Юго-Восточной Азии (цв. вклейка, рис. 8). Оптимальная температура для развития — 20...25 °С. Плодовитость — до 2000 яиц на одну самку. Леис рекомендуют 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 (см. раздел 3.2.1). Технологию разведения для этих видов не разработаны. Но для малых площадей защищенного грунта можно собирать их в природе и выпускать личинок 2-го возраста в соотношении 1 : 10...1 : 15.

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 °С, 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.

Паразиты тлей. На различных видах тлей паразитируют представители сем. *Aphididae*, отр. *Hymenoptera*.

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

Тело имаго афидиуса длиной 1,5...2,2 мм, грудь короткая, брюшко удлиненное стебельчатое, крылья дымчатые (цв. вклейка, рис. 9). 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, предпочитаемая личинок 2...4-го возрастов.

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

П р и м е н е н и е а ф и д и у с а. Часто в теплицах заражение тлей происходит самостоятельно при проникновении паразита из природных условий, но процент паразитированных тлей при этом невысокий. Целесообразны профилактические выпуски афидофага: на молодые растения в 50...60 точках теплицы раскладывают 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 афидиуса. Годовая норма колонизации на томате, перце и баклажане против персиковой тли — не выше 100 тыс. особей на 1 га.

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.

Тело 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 °С, 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.

П р и м е н е н и е л и з и ф л е б у с а. В теплицы неоднократно колонизируют мумии лизифлебуса в соотношении пара-

зит : хозяин — 1 : 5...1 : 20 с интервалом 5...7 дней. Для повышения эффективности паразита целесообразно использовать его в сочетании с другими афидофагами.

3.1.6. МНОГОЯДНЫЕ ЭНТОМОФАГИ В ТЕПЛИЦАХ

К многоядным энтомофагам в закрытом грунте относятся представители отряда клопов (Hemiptera).

Макролофус — *Macrolophus nubilis* H.S. (сем. Miridae, отр. Hemiptera). Хищный клоп, уничтожает все виды сосущих вредителей в закрытом грунте (белокрылок, тлей, трипсов, паутинных клещей). 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. 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 °С и относительной влажности воздуха 65...95 % (оптимум соответственно — 25...27 °С и 75...85 %).

Хищничают имаго и личинки. 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).

П р и м е н е н и е м а к р о л о ф у с а. 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 (Твердюков и др., 1993). На растениях огурца против белокрылки и тлей хищника выпускают из расчета 400...500 тыс. особей на 1 га.

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.

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.

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* Grav (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). Специализированный паразит зерновой совки. Длина тела взрослого насекомого 9...13 мм. Голова и грудь черные с желтыми пятнами, брюшко черного или бурого цвета, ноги почти полностью красные (рис. 5).

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

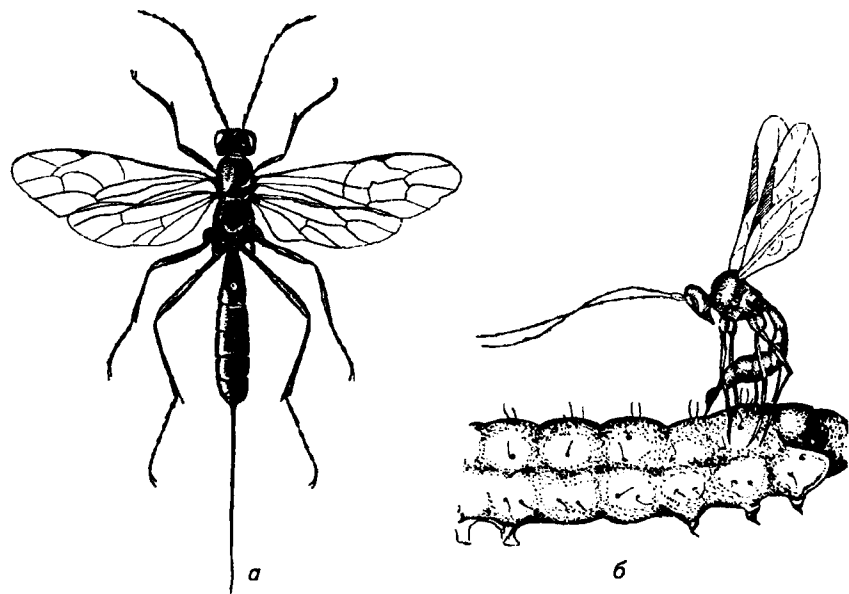


Рис. 5. Паразиты совки (по Шевыреву И., 1912):

а — самка лиссоноты; б — самка нетелии откладывает яйцо на гусеницу

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 фазе 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 одно 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 %.

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 совки (может развиваться на озимой, восклищательной, 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 открыто живущих гусениц, откладывая яйца обычно сбоку на грудные сегменты и прочно прикрепляя их с помощью стебелька к телу хозяина (рис. 5, б). Личинка отрождается сразу же после откладки яйца. Первое поколение паразита развивается за счет подрывающих совки 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 отклад-

ки. 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 цветов. 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 жуки-лицины 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 благодаря крупным жужелицам, жукам-стафилинидам, муравьям и другим хищникам. Большое количество клопов поедают птицы, особенно перелетные.

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

ТЛЕНОМИНЫ (сем. Scelionidae, отр. Hymenoptera). Распространены по всему ареалу вредной черепашки. Наиболее сильно заражают яйца клопов **триссолюкс большой** (*Trissolcus grandis* Thoms) и тленомус зеленый (*Telenomus chloropus* Thoms.) (рис. 6).

Кроме основного хозяина (вредной черепашки) тленомины паразитируют на яйцах 40 видов клопов-щитников и других се-

мейств. Дополнительными хозяевами служат ягодный, полосатый, остроголовый, остроплечий и другие клопы-щитники.

Зимуют взрослые оплодотворенные самки тленомин под отстающей корой деревьев с северной стороны, на сухих опущенных 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 дополнительное 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 триссолюкса большого в среднем 60 яиц, максимальное количество яиц, откладываемых самкой, — 125...150. Продолжительность развития 14,5...31 день. За одну генерацию черепашки тленомины дают три поколения. Отрицательное влияние на плодовитость оказывают отклонения температур от оптимума. При разнице в температуре с оптимумом в 2...3 °С плодовитость самок снижается более чем в два раза. Во второй половине лета тленомины живут за счет яиц дополнительных хозяев на полях кукурузы, проса, подсолнечника и других культур.

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

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 диапазирующих 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 самок способствует питание нектаром цветков молочая, кориандра, гречихи, аниса, крестоцветных растений и некоторых зонтичных. Период откладки 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 и на личинок старших возрастов. Зараженность клопов золотистой фазией на посевах озимой

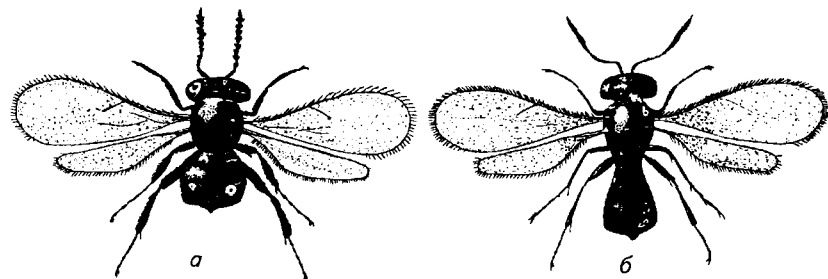


Рис. 6. Паразиты яиц вредной черепашки (по Тряпицыну В. А. и др., 1982):

а — триссолюкс; б — тленомус

пшеницы, граничащих с нектароносами, может достигать 48...79 %, на удаленных от них полях — 22...38 %. Эффективность летнего поколения фазии резко сокращается при ранней уборке хлебов.

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 угнетающего воздействия на клопов, что позволяет им перелетать на расстояние 70 км от мест зимовки. На полях развитие фазии от появления 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 совок. Из подгрызающих совок 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. 7). Виды трихограммы

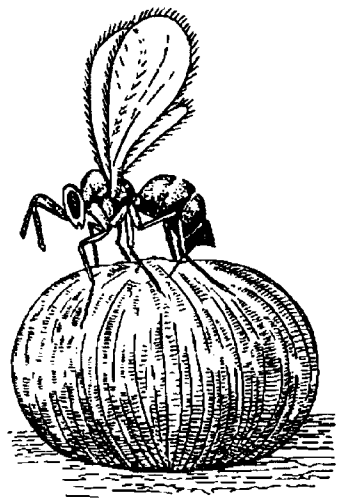


Рис. 7. Трихограмма на яйце хозяина (по Мейеру Н. Ф., 1940)

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 предкуколку зараженное яйцо чернеет. Окукливается трихограмма внутри яйца хозяина. Самцы вылетают раньше самок.

У всех видов трихограмм в потомстве преобладают самки. Для трихограмм характерен *аррентотоксический партеногенез* (партеногенез, при котором неоплодотворенное яйцо развивается в самца, а оплодотворенное в самку). За время существования 1-го 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 приводят к гибели части зимующего запаса паразита.

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* охватывают 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. В этой зоне 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 в начале массовой откладки яиц. При плотности яиц вредителя свыше 25...30 на 1 м^2 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 яйцеда.

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 сут 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 крепят 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 ее вносят в 200...800 точек 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 сут, после чего выпуски повторяют.

Трихограмма — один из первых биоагентов, нашедших 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 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 рядом других причин. Снижение масштабов применения трихограммы неизбежно ведет к увеличению численности и вредоносности таких массовых вредителей, как озимая и другие подгрызающие совки, комплекс листогрызущих совок, кукурузный и луговой

мотыльки, листовертки в садах (Воронин, Сорокина, 2002). Поэтому крайне необходимо восстановление индустриальной базы по массовому разведению трихограммы (и других энтомофагов) с учетом новых научных разработок в этой области.

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, восклицательной 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 котором и зимует. Максимальная заселенность гусениц озимой совки достигает 37 %.

Ктенихневмон — *Stenichneumon 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 паразита 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. Чаще 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, в котором 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 по эффективности второе место 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 станциях. Эти паразиты заселяют предпочитаемые озимой совкой поля с молодыми растениями. Им, как и хозяину, присуща последовательная смена стадий в течение сезона.

Пелетерия — *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 личинке 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. Platygasteridae, 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 личин-

ка 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 семейств крестоцветных и зонтичных. В одну личинку самка может отложить до 20 яиц, но заканчивает развитие одна личинка. За сезон развиваются 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, где и 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. Лёт 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 %, максимум — 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 птеромалидов (*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 отложенных яйцах хозяина. Развитие энтомофага при температуре 21 °С длится около девяти дней, при 13 °С — 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 — обыкновенная черемуховая тля.

Злаковых тлей уничтожают паразитические перепончатокрылые сем. Aphidiidae, но наиболее эффективно снижают их численность хищные насекомые: кокцинеллиды, златоглазки, сирфиды и галлицы.

АФИДИИДЫ (сем. Aphidiidae, отр. Hymenoptera). На злаковых тлях паразитируют *Aphidius avenae* Hal., *A. ervi* Hal., *Praon volucre* Hal., *Ephedrus plagiator* Ness. Все они — широкие полифаги, 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. Афидалиды 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 отличить их от здоровых тлей.

Виды рода *Praon*, в частности *P. volucre*, также вызывают мумифицирование тлей, но окукливаются вне хозяина. Личинки 3-го возраста делают отверстие с нижней стороны погибшей тли и под ней изготавливают кокон в виде подушечки (цв. вклейка, рис. 10). Вышедшее из куколки взрослое насекомое перемещается обратно в мумию тли, прогрызает в ней отверстие и выходит наружу. Все

развитие праона длится 12...27 дней. Для него благоприятны температура 20...23 °С и влажность 55...60 %.

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

В Сибирском регионе на зерновых культурах выявлено 14 паразитов тлей сем. Aphidiidae и Aphelinidae. Афидалиды заражают, как правило, открыто живущих тлей, афелиниды — тлей, образующих колонии в пазухах листьев. Доминируют виды *Praon volucre* Hal. и *Aphelinus transversus* (Кротова, 1992).

КОКЦИНЕЛЛИДЫ (сем. Coccinellidae, отр. Coleoptera). К наиболее распространенным афидаофагам на злаковых культурах относятся 7-, 5-, 13-, 2-точечная и изменчивая коровки, пропиля 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, переднеспинка, грудь, брюшко, ноги черные. Личинки камподеовидные, подвижные, темного цвета с красным рисунком (см. цв. вклейку, рис. 8).

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 бурными 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, обыч-

но красные с семью черными точками, из которых одна общая, прищитковая, остальные расположены по три в задней половине каждого надкрылья.

ПроPILEA 14-точечная — *Propylaea quatuordecimpunctata* L. Длина тела 3,5...4,5 мм. Надкрылья жука желтые с 14 прямоугольными черными точками, которые часто сливаются в якоробразный рисунок.

Божьи коровки хищничают в фазе личинки и имаго и обладают большой прожорливостью. На севере кокциnellиды 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 пыльцой растений. Созревание яиц у кокциnellид 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 сут 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 посевах 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) (цв. вклейка, рис. 11). 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 пыльцой розанных, крестоцветных, 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 pyrastris*.

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 pyrastris* 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 кокциnellиды: например, в Сибири на яровых культурах на их долю приходится 64,5...90,9 % от общей чис-

ленности собранных в течение вегетации хищников. В этом регионе критерий эффективности хищник : жертва на озимой ржи составляет 1 : 20, пшенице — 1 : 40, овсе — 1 : 55, в этом случае численность тлей ниже ЭПВ (Кротова, 1992).

В Воронежской области наиболее эффективное соотношение хищник : тли на посевах зерновых культур составляет 1 : 20 (Лахидов, 1999). В Приморском крае рост численности вредителя останавливается благодаря деятельности природных энтомофагов при соотношении кокциnellид и тлей 1 : 50...60 (Яркулов, 2002).

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 кокциnellид (коровок: 2-, 5-, 7-, 13-точечную, 14-точечную пропилюю); личинок мух-сирфид (сирфов перевязанного, полулунного, окаймленного, сферофории); личинок и имаго златоглазок (7-точечной, обыкновенной). Яйца ситон уничтожают жулицицы рода *Bembidion*, жуки-стафилиниды, златоглазки, кокциnellиды. На яйцах плодовой жорки 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 посева и откладкой на него яиц гороховой зерновки, паразит может заражать до 65...70 % яиц вредителя. Обычно весной на горохе ранних сроков посева ускана заражает до 30 % яиц зерновки. В летний период развитие паразита длится 14...16 дней. На



Рис. 1. Хищный клещ фитосейулюс (фото Ахатова А. К.)

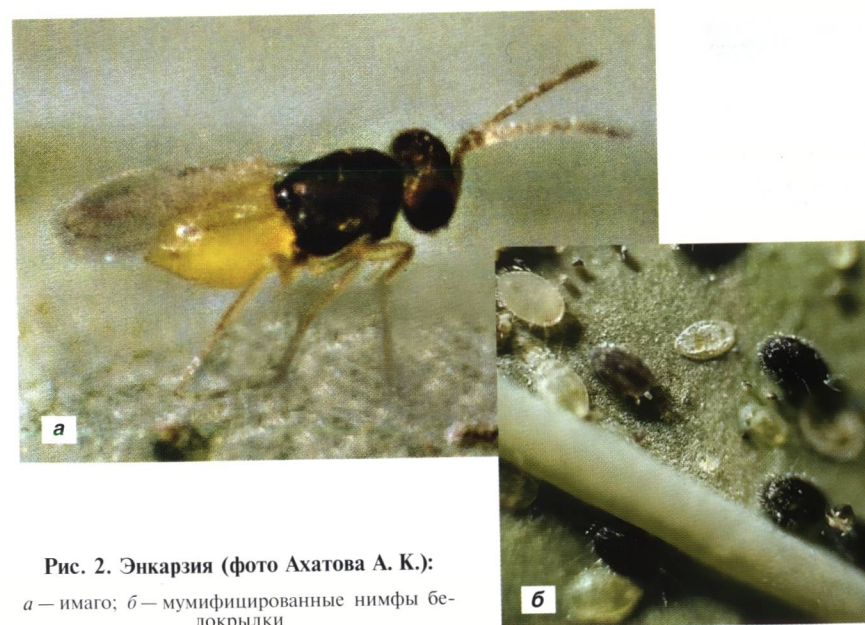


Рис. 2. Энкарзия (фото Ахатова А. К.):
а — имаго; б — мумифицированные нимфы белокрылки



Рис. 3. Дакнуза (фото Ахатова А. К.)



Рис. 5. Личинка галлицы афидимизы, нападающая на тлю (фото Волкова О. Г.)

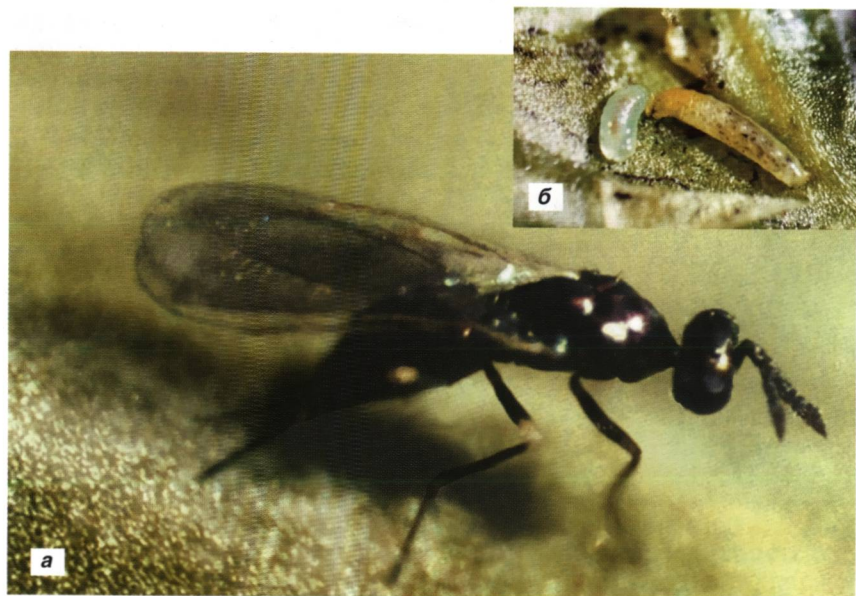


Рис. 4. Диглифус (Ижевский и др., 1999):
 а — самка; б — личинка диглифуса (слева) поедает личинку минера

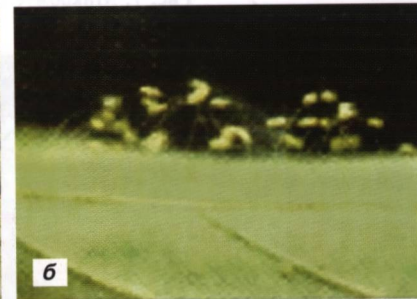


Рис. 6. Златоглазка обыкновенная:
 а — имаго (фото Волкова О. Г.); б — яй-
 цекладка (фото Андреевой И. В.); в —
 личинка (фото Волкова О. Г.)



Рис. 7. Микромух (фото Ахатова А. К.)



Рис. 9. Афидиус (фото Ахатова А. К.)



Рис. 8. Коровка (фото Ахатова А. К.):
а — имаго; б — личинка



Рис. 10. Мумия тли, паразитированная *Praon volucre* (фото Ахатова А. К.)



Рис. 11. Сирфида:

a — имаго (фото Волкова О. Г.); *б* — личинка (фото Ахатова А. К.)



Рис. 13. Экзегастес (фото Андреевой И. В.)

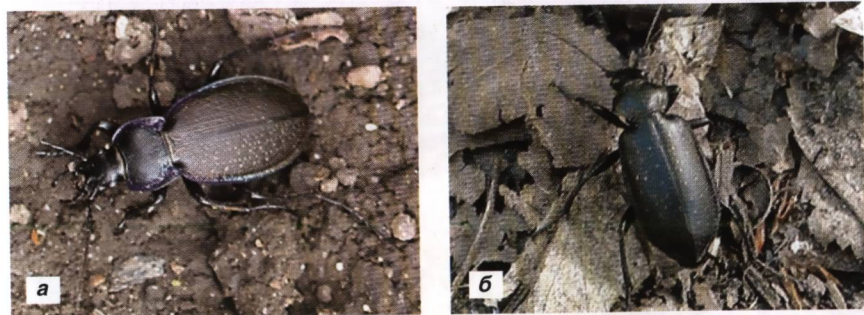


Рис. 12. Жужелицы (фото Андреевой И. В.):

a — рода *Carabus*; *б* — рода *Calosoma*



Рис. 14. Гусеница непарного шелкопряда, погибшая от вируса ядерного полиэдроза (фото Ильиных А. В.)

Рис. 15. *Cordyceps militaris* (Fr.) Link. на куколке бабочки (фото Глупова В. В. и Борисова Б. А., 2003)



Рис. 16. *Beauveria bassiana* на гусенице пяденицы (фото Глупова В. В. и Борисова Б. А.)

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 поколений 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 появляются раньше цветения гороха и могут погибнуть. В связи с этим рекомендуется высевать горох в поздние сроки, чтобы размножившуюся на них осенью ускану можно было собирать и после хранения зимой выпускать в поле в начале откладки зерновкой яиц 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 эупелмус — *Eupelmus microzonus* Foerst. (сем. Euphemidae). Однако эти паразиты обычно заражают не более 2...3 % личинок хозяина.

На посевах бобовых и других сельскохозяйственных культур обитают хищные клопы — наби́ды. Преобладающий вид среди них — охотник серый, на долю которого приходится до 95...98 % общего числа наби́д (Бондаренко, 1984).

Охотник серый — *Nabis ferus* L. (сем. Nabidae). 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 °С) 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). Наби́ды уничтожают также личинок жуков, небольших гусениц, яйца совок и клопов-щитников. За год развивается 1...2 поколения, на юге возможно три.

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 фитонимус, толстоножка, ситоны, тихиусы, кло-

пы-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 кокциnellиды, хищные клопы, златоглазки. Численность этих полезных насекомых на люцерне с мая по август колеблется от 10 до 200 особей на 10 взмахов сачком. Наибольшее количество кокциnellид встречается на богарных участках, где их в 4...5 раз больше, чем на поливных. На орошаемых участках больше жуужелиц, златоглазок, наездников, мух-сирфид.

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

Распространены жуужелицы 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 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 треугольно-округлой формы, черная или темно-бурая. Переднеспинка округлой или четырехугольной формы. У блестящих бегунчиков вторая пара крыльев недоразвита, и они неспособны летать. Один из характерных диагностических признаков вида — число 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 овальное, переднеспинка плотно прилегает к надкрыльям, ее ширина примерно равно ширине надкрыльев.

Помимо мелких видов жуужелиц на полях бобовых культур (и многих других полевых культур) обитают представители родов *Pterostichus*, *Calosoma*, *Calatus*, *Carabus*, *Poecilus*, *Ophonus* и др. (цв. вклейка, рис. 12).

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

Карабусы — род *Carabus*. Крупные виды жуужелиц. Переднеспинка широкая, с заостренными краями. Надкрылья удлиненные, яйцевидной формы. Крылья обычно редуцированы. Наиболее часто на полях встречаются жуужелица полевая — *C. campestris* F.-W., **красноногая** — *C. cancellatus* Ill., **зернистая** — *C. granulatus* L.

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

Энтомофаги фитонюмуса. На личинках фитонюмуса паразитирует батиплектес. 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 жуужелиц родов *Poecilus* и *Ophonus*, характеризующиеся многоядностью.

Батиплектес — *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 батиплектеса появляются одновременно с жуками фитонюмуса. Паразит может заражать личинку фитонюмуса начиная с 3-го возраста. Личинка хозяина, зараженная батиплектесом, 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 дает несколь-

ко поколений. Самка вначале парализует хозяина, а затем откладывает на вентральную сторону его груди 3...5 яиц. Плодовитость самки 100 яиц, продолжительность жизни 2...4 нед. 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 (укропа, фацелии, гречихи), 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 опаживать посевы (в августе), вносить органические удобрения, а также оставлять нескошенные 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 (периллюс, подизус, мухи-тахины, эдовум, жужелица-лебия), а также некоторые местные виды энтомофагов, переключающиеся на питание данным фитофагом (жужелицы, божьи коровки, златоглазки, клопы, пауки).

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 ранней весной, обычно за 10...15 дней до появления перезимовавших особей колорадского жука. В это время хищник питается другими видами жуков-листоедов. В нашей стране ак-

климатизация периллюса осложняется отсутствием других видов жуков-листоедов американской трибы *Dogurphogini*, являющихся альтернативным кормом для клопа.

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 также активно уничтожают яйца, а кроме того, личинок и даже жуков (рис. 8). С наступлением холодов и уменьшением светового дня клопы уходят на зимовку.

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 — 1 : 7...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 растении), 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.

Подизус — *Podisus maculiventris* Say. (сем. Pentatomidae, отр. Hemiptera). Клоп средней величины с характерным для представителей этого отряда 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

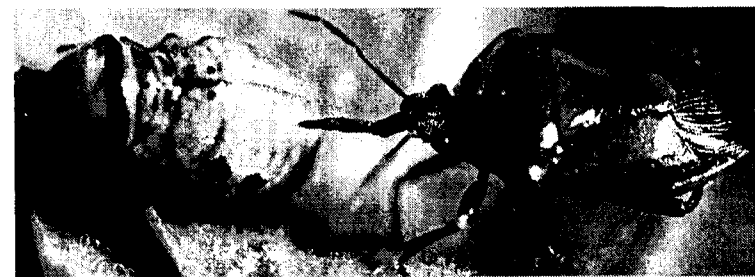


Рис. 8. Периллюс нападает на личинку колорадского жука (фото Линского В. Г.)

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 личинок. 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 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 — его искусственное размножение и массовый выпуск (Ижевский, 1990).

Применение подизуса. В настоящее время разработаны приемы массового разведения и колонизации подизуса в борьбе с колорадским жуком. Применение подизуса на картофеле при развитии двух поколений листопада осуществляется следующим образом. Выпуск личинок энтомофага 3...4-го возрастов проводят в начале массовой откладки яиц колорадским жуком. Первый выпуск — в фазе бутонизации картофеля против 1-го поколения, второй — в фазе цветения — созревания — против 2-го поколения 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 высокоэффективен против 2-го поколения вредителя на летних посадках при очень жаркой погоде, когда эффективность микробных препаратов снижается.

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°С, 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 яйцееда нуждаются в дополнительном питании. Заражение эдовумом свежееотложенных яиц колорадского жука происходит при широком диапазоне температур — от 15 до 30°С. 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. *Sarabidae*, отр. *Coleoptera*). Являясь полифагами, жужелицы питаются, прежде всего, видами, наиболее многочисленными в данном агроценозе. Поэтому на полях пасленовых культур они в первую очередь уничтожают доминирующий вид насекомых — колорадского жука. Наиболее массовые и активные энтомофаги вредителя — карабус прикарпатский, пецилус 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 шелкунов, долгоносики, ложногусеницы пилильщиков и др.). Активно уничтожает колорадского жука на всех стадиях его развития, предпочитая личинок старших возрастов и имаго. Ценность вида повышается благодаря тому, что он присутствует на полях в течение всего вегетационного периода, особенно многочислен во второй половине лета.

Пецилус 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 отмечаются 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 сут. 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 — *Brosicus 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. бегуны 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 200...300 яиц листоеда. В России есть опыт массированного выпуска **златоглазки обыкновенной** (личинки 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-теленонины (сем. *Scelionidae*) и ценокрепис (сем. *Pteromalidae*). Из них наиболее изучен ценокрепис.

Ценокрепис — *Caenocrepis bothynoderes* Grom. (сем. *Pteromalidae*, отр. *Hymenoptera*). Паразит яиц долгоносиков. Имаго — мелкие (длиной 1...1,25 мм) перепончатокрылые насекомые. Передняя пластинка с боков почти прямоугольная, не достигает надкрыловых пластинок, продольные борозды намечены только спереди, воротничок переднепинки 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 2 нед.

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 пупариях на куколках мухи развивается эктопаразитическая личинка **алеохары двуполосой** (*Aleochara bilineata* Gyll.), а также *Phygadonon*

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. 9).

Зимует взрослая личинка в пупарии мухи в почве. Взрослые наездники 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, предпочитают 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 числа генераций хозяина. Так, в Ленинградской области в течение лета развиваются 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.

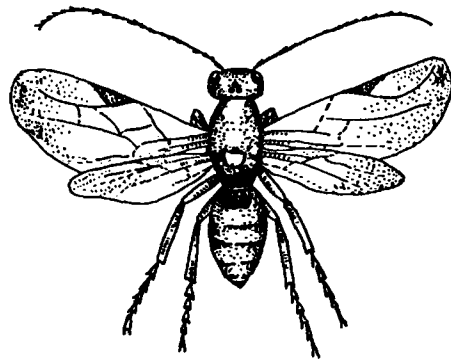


Рис. 9. Опиус блестящий (по Березкиной М. Н., Матвеевой М. И., 1968)

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 удлиняется в большей мере, чем хозяина, и самки паразита вылетают тогда, когда развитие личи-

нок 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 тауматомии голая и 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 трапециевидной головой, имеющей 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 пупариях 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 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* F., имаго и личинки гемеробиуса — *Hemerobius* sp. В верхних слоях почвы тлю истребляют кокциnellиды — коровка 7-точечная, пропиля 14-точечная и тея 22-точечная (*Thea vigintiduopunctata* L.). 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 pintoi* 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 массированных выпусков. Первый выпуск паразита проводят в период начала откладки совкой яиц 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 неполовозрелыми 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 (цв. вклейка, рис. 13).

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-буrom коконе в почве около остатков гусеницы. Длина кокона 15...17 мм. Зараженность гусениц паразитом может достигать 10...20 %, иногда и более.

К р и т е р и и э ф ф е к т и в н о с т и. Истребительные мероприятия отменяются при зараженности гусениц капустной совки энтомофагами на 50...70 % при плотности вредителя до пяти гусениц на растение.

Габробракон притупленный — *Habrabracon 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 удлинено-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 чешуекрылых 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 — 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 гусеницах этих вредителей почти повсеместно паразитирует апантелес, а на куколках — птеромалюс.

Апантелес беляночный — *Apanteles glomeratus* L. (сем. Braconidae, отр. Hymenoptera). Внутренний групповой паразит бабочек, предпочтительно 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, полицикличен. 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 плотностью 4...5 гусениц на одно растение химическая обработка нецелесообразна.

Совместное действие апантелеса и габробракона приводит в 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 кукольный — *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 паразита 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 паути-

нистый 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 образует внутри кокона хозяина свой плотный войлочный кокон, в котором она 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 диатетомой в конце 2-го поколения обычно достигает 50...56 %, а в конце лета увеличивается до 75...85 %.

К р и т е р и и э ф ф е к т и в н о с т и. Истребительные мероприятия отменяют при зараженности капустной моли энтомофагами на 60...70 % при плотности гусениц до семи особей на растении.

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

Диаретиелла репная — *Diaeretiella rapae* Mc Int. (сем. Aphidiidae, 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 %.

К р и т е р и и э ф ф е к т и в н о с т и. 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 начинаются 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 вре-

мя 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.

К р и т е р и и э ф ф е к т и в н о с т и. 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. Chrysopidae, 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 триблиографа.

Алеохара двупологая — *Aleochara bilineata* Gyll. (сем. Staphylinidae, отр. Coleoptera) (рис. 10). Хищничает в фазе взрослого жука, а личинка является эктопаразитом. Имаго выступает как широкий олигофаг, но ее распространение приурочено к зоне высокой вредности 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.

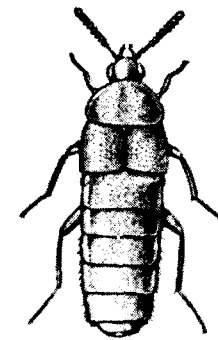


Рис. 10. Алеохара (по Сметане А., 1958)

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 камподеовидная 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 °С длится 143...275 дней, при 25 °С — 22...27 дней. 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 окуливания 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.

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

К р и т е р и й э ф ф е к т и в н о с т и. Истребительные мероприятия отменяют при соотношении энтомофаг : жертва — 1 : 6...1 : 30. В Восточно-Сибирском регионе критерием эффективности служит плотность энтомофага четыре особи на 1 м².

Триблиографа — *Trybliographa rapae* Westw. (сем. Sypniidae, отр. Hymenoptera) (рис. 11). Специализированный паразит капустных мух. Развивается синхронно с хозяевами. Самка заражает личинок

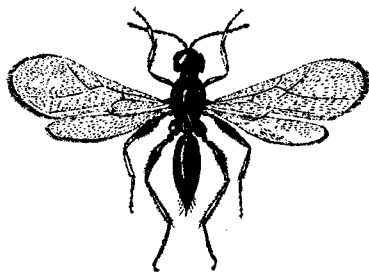


Рис. 11. Триблиографа (по Макаренко Г. Н., 1972)

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 заколонированной личинки мухи в куколку личинка триблиографы в 3-м возраст-

те покидает хозяина и уже как эктопаразит, 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 годового 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 на 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 среднеспелые 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 триблиографа 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 триссолькус.

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 °С длится 36...43 дня. Летом при температурах 24...25 °С 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 в расположенных вблизи стациях, 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 °С. Выживаемость снижается при температурах ниже -20 °С. Однако при частом чередовании отрицательных температур с оттепелями выживает лишь 30 % особей.

Из мест зимовки энтомофаг выходит при среднесуточной температуре 10 °С, а заражение яиц хозяина происходит в интервале температур от 14 до 20 °С. 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, развиваются на полях кочанной капусты. Здесь он дает на двух поколениях хозяина шести поколений, наслаивающихся одно на другое. Это способствует накоплению 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 многих 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 шелконов, 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. ЭНТОМОФАГИ ВРЕДИТЕЛЕЙ ПЛОДОВО-ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР

Энтомофаги вредителей яблони. Среди многочисленного комплекса вредителей яблони основная масса представлена чешуекрылыми (яблонная плодожорка, моли, листоверт-

ки, 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 полушарий.

Яйцееды. Яйца яблонной плодожорки поражают 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 предпочтительностью 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 только в том случае, если 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 вывешивание карточек в течение сезона позволяет осуществлять мониторинг энтомофага и поддерживать его численность на достаточно высоком уровне. Так, в плодосовхозах Воронежской области установлено, что максимальное заражение яиц паразитом приходится на середину июля, к концу сезона (сентябрь) трихограмма накапливается в садах в значительном количестве: 66,4...83,4 % зараженных яйцекладок листоверток (Харченко, Рябинская, 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 яйцеда 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 80...90 % яиц вредителя (Бондаренко, 1978).

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

Агениаспис — *Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (сем. Encyrtidae, отр. Hymenoptera). Мелкое насекомое (длиной около 1 мм) (рис. 12, а). Широко распространенный яйцеличиночный паразит, который

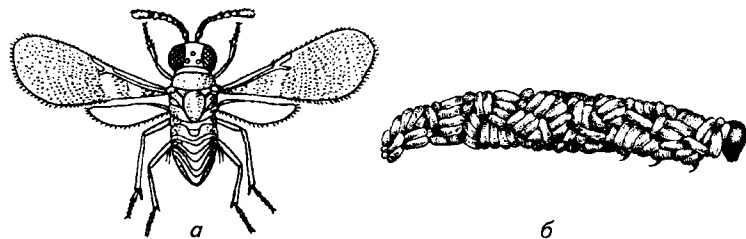


Рис. 12. Агениаспис (по Куликовой Л. С., 1973):

а — взрослое насекомое; б — коконы в гусенице

откладывает 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 число 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. 12, б). 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 дикие 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*.

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 перемещается 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 проницеф мелких чешуекрылых, в частности плодоярок и листоверток. Перспективный энтомофаг для защиты плодовых культур. Практический интерес представляет его способность паразитировать на гусеницах яблонной, сливовой и восточной плодоярок. По данным ВНИИБЗР, выпуск в сады эласмуса обеспечивает гибель до 86 % яблонной плодоярки и до 65 % садовых листоверток (Воронин, Сорокина, 2002).

В настоящее время разрабатываются методы разведения этого энтомофага в лабораторных условиях и отработываются способы его применения. 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).

Энтомофаги медяниц, кокцид и тлей. Среди сосущих насекомых, ведущих сидячий 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, содержащие 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 — *красной 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 аррентокии. 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 °С, 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 красной 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-кокциднеллиды**, личинки **галлиц**, **серебрянок** и **сирфид**. Например, в яблоневых 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 кокциднеллид.

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, малине, смородине, крыжовнике, 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, развивающимися на плодовых культурах и лесных породах (Савойская, 1991).

К р и т е р и и э ф ф е к т и в н о с т и. 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 применяют (Смолякова и др., 1995).

Хищники плодовых клещей. Яблоне и другим плодовым деревьям серьезный вред причиняют плодовые клещи, в частности **обыкновенный паутинный клещ**. Размножение клещей успешно сдерживается многими видами хищников — хищными клещами-фитосей-

дами, хищными клопами (сем. Nabidae, Anthocoridae, Miridae), божьими коровками, трипсами и златоглазками.

ФИТОСЕИИДЫ (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Наиболее эффективные хищники растительноядных плодовых клещей (подробное описание дано в разделе 2.2.2). Хищные клещи зимуют в фазе оплодотворенной самки под корой веточек деревьев, в трещинах и складках коры. Весной они активизируются уже при температуре 2...3 °С, начинают питаться плодовыми клещами в местах зимовки и уничтожают их вплоть до глубокой осени.

В многолетних агроценозах (садах, лесах) складываются благоприятные условия для жизни и размножения фитосейид. Так, на яблоне 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). Деятельность 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 гусеницы и других листоверток, моли, тлей и медяниц. Однако отмечено, что антокорис питается и полезными видами — личинками стеторуса, стафилинид, пылюнокрылов, фитосейидами.

Зимуют оплодотворенные самки клопа преимущественно в сухих листьях и травянистой растительности в садах. Откладка яиц в весеннее время начинается при повышении температуры до 8...13 °С. 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 °С) 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 °С 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 применяются, численность стеторуса в 2,5...3 раза выше (Барабанов, 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 смородиной или до 160 жимолостной тлей. Взрослые насекомые, питаются 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, смородиной 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, питаются 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 смородины 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.

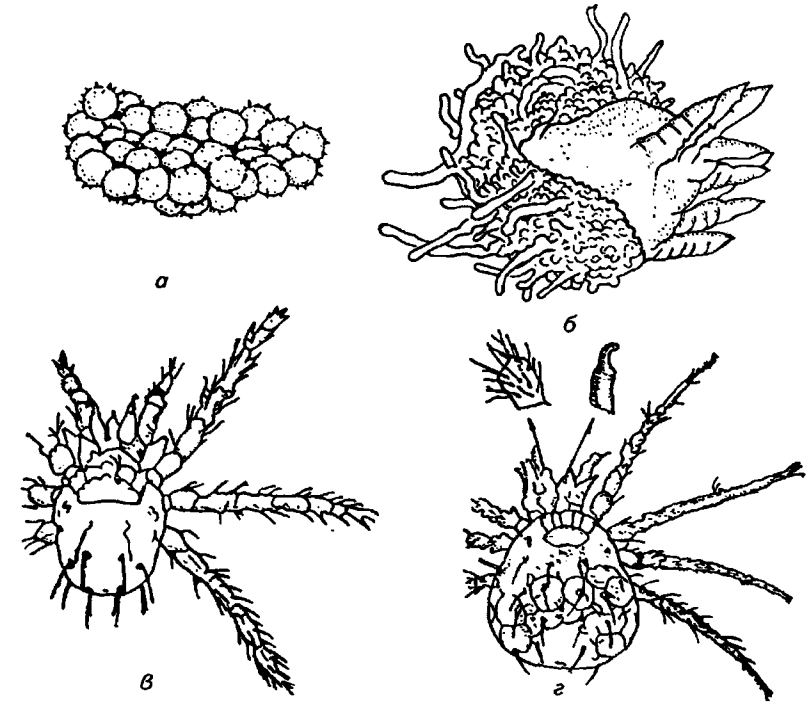


Рис. 13. Анистис ягодный (по Ланге А. Б.):

а — кладка яиц; б — предличинка; в — личинка; з — взрослый клещ (самка)

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

Анистис ягодный — Anystis baccharum L. (сем. Anystidae, отр. Acariformes). Хищный клещ, перспективный для использования в саду, довольно крупный (1 × 1,5 мм), красной окраски, широко-овальной 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, протозейто- и тритонимфа и взрослая особь (самка) (рис. 13). Зимует в фазе яйца.

Взрослая особь — длинноногий, подвижный, напоминающий мелкого паука 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.

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 паутиных 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, Северская, 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 коконирирование 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 головой, 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, листовёртка, тли, клещи, моль почковая, хрущик садовый.

Основными регуляторами численности сосущих вредителей малины являются рассмотренные ранее **жуки-кокциеллиды, златоглазки, 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. Эффективные акарифаги вредителей на ягодных культурах — **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 щита самки — 0,34 мм, ширина — 0,18. 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 °С самки выходят и 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 растительноядными клещами и их яйцами. После 2-й линьки появляются подвижные и прожорливые дейтонимфы. После активного питания они переходят в состояние предличинного покоя, затем линяют на имаго.

Наиболее благоприятные условия развития амблисейуса: температура — 24...30 °С, 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 паутинового клеща — на полностью сформировавшихся листьях, а внутри зачаточных листьев активно уничтожает земляничного клеща. За сутки одна самка уничтожает в среднем 5...7 особей паутинового 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 cucumeris Oud. (сем. Phytoseiidae, отр. Parasitiformes). Широкий олигофаг, хищник. Обитает на разнообразных древес-

ных, кустарниковых и травянистых растениях, встречается в подстилке и 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, их максимальная длина 0,34 мм. После 1-й линьки клещи превращаются в протонимфу и приступают к питанию. Длина дейтонимфа составляет 0,49...0,53 мм.

Применение хищных фитосей и д. Разработаны методики массового размножения и выпуска акарифагов на плантации земляники. Для борьбы с земляничным прозрачным клещом норма выпуска *Amblyseius reductus* должна обеспечивать исходное отношение к численности жертвы не менее 1 : 50, в борьбе с обыкновенным клещом — 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 одно 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 %.

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* понимают способность микроорганизма существовать в определенном хозяине и переходить от одного насекомого к другому. *Патогенность* — способность такого организма причинить своему хозяину вред, 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 болез-

ни не составляет труда, когда изменения в организме приводят к его гибели. Если этого не происходит, то для изучения болезненного состояния 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, присущих большинству популяции организмов, 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 либо 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 движение прекращается за 24 ч до прорастания грибки 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 на верх деревьев, а утром спускаются. Если же они за-

болели полиэдрозом, то спуститься вниз уже не могут и 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 являются, потому что гемолимфа в месте прокола окисляется и чернеет. При заражении грибами-дейтеромицетами 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 (например, вызываемыми бакуловирусами) при которых в тканях непосредственно под кожными покровами концентрируются белковые образования. Если болезнетворные микроорганизмы заполняют гемолимфу, то все тело насекомого 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. У некоторых энтомопатогенных грибов окрашенные споры, и насекомые приобретают соответствующую им окраску. Так, различают белый, розовый и зеленый мускардиозы насекомых. Французское слово «мускардина» означает засахаренный фрукт. Аналогичным образом выглядят насекомые, обросшие спорами грибов. Белый мускардиоз обусловлен грибом *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill, розовый — *Paecilomyces fumosoroseus* (Wz.) Brawn et Smith., зеленый — *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. 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 окукливает-

ся, 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 известкововидный слой. Однако в некоторых случаях питание насекомых при инфицировании активируется, 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 это происходит при накоплении токсических веществ в кишечнике.

Инфильтрация — уплотнение ткани, сопровождающее воспалительный процесс. У насекомых это наблюдается в исключительных случаях.

Гипертрофия — увеличение органа или его части без существенного изменения тканевого состава. При этом число клеток не возрастает, но увеличиваются их размеры. Если же происходит увеличение числа клеток, то это — *гиперплазия*.

Атрофия — нарушение нормального развития органа или его части, приводящее к уменьшению его размеров. Чаще всего у насекомых происходит атрофия жирового тела. Это наблюдается 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 разобоченные шаровидные клетки (дезинтеграция эпителия). Аналогичный процесс у позвоночных животных 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, или 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 обмена веществ в его тканях. Если интенсивность этого процесса уменьшается, что происходит при зимовке или подготовке к линьке, то замедляется и развитие болезни, а следовательно, увеличивается инкубационный период. При хронических инфекциях развитие болезни осуществляется в замедленном темпе, поскольку в больном организме происходит частичное восстановление пораженных тканей. Крайним проявлением хронического заболевания можно назвать латентную инфекцию. Такая инфекция не проявляется в течение длительного периода времени, 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 происходит образование полиэдров и гранул, что приводит к разрушению ядер клеток и разрыву клеток жирового тела. Риккетсии заполняют цитоплазму клеток жирового тела, происходит распад клеточных оболочек. 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 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 трем семействам порядка эубактерий (Eubacteriales): псевдомонадам, энтеробактериям и бациллам.

Псевдомонады (сем. Pseudomonadaceae). Семейство объединяет палочковидные, грамотрицательные, не образующие спор бактерии с полярно расположенными жгутиками. Они обладают способностью использовать разнообразные источники пищи. Большинство видов развивается на органических субстратах, отдельные — на минеральных. При искусственном разведении насекомых из погибших гусениц иногда выделяется бактериальная масса с флуоресцирующим желтоватым или зеленым пигментом.

Род *Pseudomonas*. Бактерий этого рода часто обнаруживают в насекомых. Считается, что сами они не могут проникнуть в организм, но переносятся нематодами, другие инфекции и стрессоры также способствуют этому.

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 этого вида была грибная болезнь. Впоследствии *P. fluorescens* Mig. 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. auerofaciens* Kluuвер было использовано при создании препарата гаупсина, который эффективен для защиты как от яблонной плодовой гнили, так и от парши.

Кишечные, или энтеробактерии (сем. Enterobacteriaceae). Семейство включает 12 родов.

Род *Serratia*. Бактерию этого рода *Serratia marcescens* Vizio 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. Клетки представляют собой 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.

В последнее время бактерии рода *Serratia* используют как основу препарата для борьбы с почвообитающими вредителями на пастбищах Австралии и Новой Зеландии.

Бациллы, или спорообразующие бактерии (сем. Bacillaceae). К этому семейству принадлежат бактерии, образующие термоустойчивые споры. Наибольшее значение для биологической защиты имеют представители родов *Bacillus* и *Clostridium*.

Род *Clostridium*. Известно лишь несколько видов рода *Clostridium*, вызывающих болезни насекомых. Г. Бухер выделил из кишечника больных гусениц шелкопряда два вида: *Cl. brevifaciens* и *Cl. malacosomae*, а О. Лысенко описал *Cl. perfringens* как энтомопатогена гусениц пчелиной огневки.

Бактерии представляют собой подвижные палочки, образующие споры от овальной до сферической формы, которые обычно раздувают клетку. Обнаружено, что клостридии образуют белковые токсины. Большинство штаммов — строгие анаэробы. Биопрепараты на основе этих энтомопатогенов до сих пор неизвестны.

Род *Bacillus*. Представителей этого рода распознают по палочкообразной форме. Это аэробные или факультативно-анаэ-

эробные 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 раздувания спорангия (например, *Bacillus thuringiensis* Berl.); *вторая* — образующие овальную эндоспору, вызывающую раздувание спорангия (например, *B. laterosporus*); *третья* — формирующие круглую (шарообразную) спору, вызывающую раздувание спорангия (например, *B. sphaericus* Meyer et Neide). Лучше всего изучены следующие энтомопатогенные бактерии рода *Bacillus*: *B. thuringiensis* Berl., *B. sphaericus* Meyer et Neide, *B. laterosporus* (Kaubach) Shida et al. *B. cereus* Frankl, *Paenibacillus (Bacillus) popilliae* Dut. и *P. lentimorbus* Dut.

P. popilliae Dut. 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* Dut. 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 искусственных 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 почве в течение 2...3 дней, образуя очаги инфекции.

P. lentimorbus Dut. — 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* Dut., 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.

P. popilliae Dut. и *P. lentimorbus* Dut. не размножаются на искусственных питательных средах, поэтому их идентификация затруднена.

Многие исследователи считают, что *P. lentimorbus* Dut. следует классифицировать как разновидность *P. popilliae* Dut. В последнее время в качестве критериев для разделения видов используют такие характеристики, как специфичность действия, размер и морфология спор, структура параспорального тела, гибридизация нуклеиновых кислот, серология и др. (Klein, 1998), что явилось причиной отнесения двух последних из перечисленных ранее бактерий к роду *Paenibacillus*, а не *Bacillus*, как это было до недавнего времени.

Bacillus thuringiensis Berl. (*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. 14). Это единственный признак, отличающий ее от *B. cereus* Frankl. Впервые она была выделена Луи Пастером из гусениц тутового шелкопряда в конце XIX в., но идентифицирована германским ученым 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.

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 подвидов 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. Механизм действия δ -эндотоксина подробно рассмотрен в следующей главе.

Среди экзотоксинов, выделяемых из бактериальной клетки в окружающую среду, привлекает внимание β -экзотоксин, который

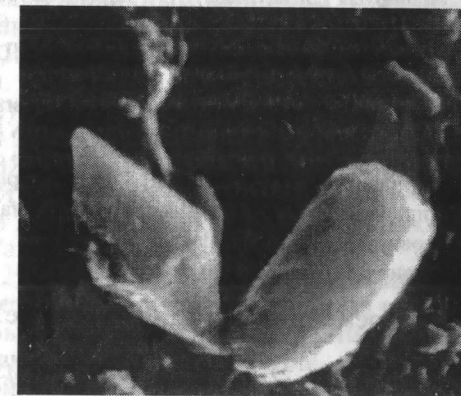


Рис. 14. Спора и кристалл *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* $\times 10\,000$ (фото Штерншис М. В., 1985)

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

По современной классификации вирусы, поражающие насекомых, отнесены к 13 семействам (группам).

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 гранулезоз	Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Neuroptera, Siphonoptera, Thysanura, Trichoptera	Личинка, реже куколка или имаго
Реовирусы (Reoviridae) — вирусы цитоплазматического полиэдроза	Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera	Личинка, куколка, имаго
Энтомопоксивирусы (Entomopoxviridae) — вирусы оспы насекомых	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка
Иридовирусы (Iridoviridae) — радужные вирусы	Diptera, Lepidoptera	Личинка
Асковирусы (Ascoviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
Байнавирусы (Bimnaviridae)	Diptera (Drosophila)	Имаго
Калицивирусы (Caliciviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
Нодавирусы (Nodaviridae)	Coleoptera, Diptera, Lepidoptera	Личинка, имаго
Парвовирусы (Parvoviridae)	Diptera, Blattoidca, Lepidoptera, Odonata, Orthoptera	Личинка, куколка, имаго
Пикорнавирусы (Picornaviridae)	Diptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка, имаго
Полиднавирусы (Polydnviridae)	Hymenoptera (паразитоиды)	Имаго
Рабдовирусы (Rhabdoviridae)	Diptera	Имаго
Тетравирусы (Tetraviridae)	Lepidoptera	Личинка

Современные энтомопатогенные вирусные препараты созданы главным образом на основе представителей семейства Baculoviridae. Это наиболее полно изученная группа вирусов. Они обладают уникальными свойствами, благодаря которым привлекли внимание исследователей. Так, бакуловирусы способны вызывать массовые эпизоотии насекомых, в течение длительного времени сохраняться во внешней среде, а также в организме насеко-

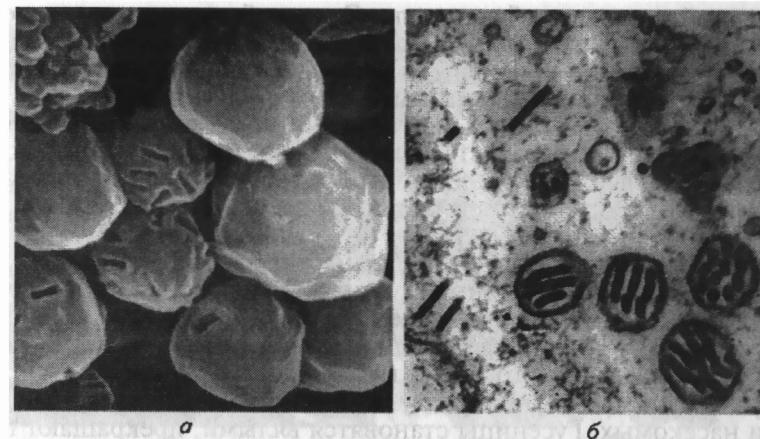


Рис. 15. Вирус ядерного полиэдроза:

а — полиэдры капустной совки $\times 10\,000$ (фото Штерншис М. В., 1985), б — нуклеокапсиды вируса ядерного полиэдроза в клетке гиподермы лугового мотылька $\times 40\,000$ (фото Ермаковой Н. И., 1987)

мых 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. В каждом семействе имеются роды с типовыми видами.

Род *Baculovirus* представлен двумя группами: А и В. В группу А входят вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП) (рис. 15; цв. вклейка, рис. 14) с ДНК-содержащим палочковидным вирионом. Вирионы палочковидной формы окружены двумя мембранами. Сердцевину вирусной частицы составляет ДНК, свернутая в спираль. Размеры вирионов $250\text{--}400 \times 40\text{--}70$ нм. Они могут располагаться в белковом матриксе одиночно (single) или группами (multiply). В группе, или 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, составляя чаще всего 2...3 мкм. Ядерные полиэдры имеют форму кристаллов, но встречается и несовершенная форма вирусных включений, что может быть обусловлено нарушением процесса кристаллизации белковых молекул в вирионе. Часто на электронно-микроскопической фотографии поверхности полиэдра видны вмятины от вириона. Около 95 % выделенных вирусов группы А поражают насекомых отряда Lepidoptera и являются возбудителями ядерных полиэдрозов общего и кишечного типа.

Ядерный полиэдроз 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 раньше 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 процессы метаморфоза осуществляются до стадии взрослого насекомого. При этом наблюдаются аномалии развития — тератогенные эффекты: появляются формы, совмещающие признаки личинки и куколки; взрослые насекомые имеют деформированные крылья, асимметричные грудь и брюшко. Такие насекомые быстро гибнут или не дают потомства.

Ядерный полиэдроз кишечного типа. Такие полиэдрозы встречаются у нескольких видов хвойных пилильщиков и настоящих пилильщиков.

Вирусы — возбудители ядерных полиэдрозов кишечного типа также относятся к группе А семейства *Vasuloviridae*. Вирионы расположены в белковом матриксе поодиночке. Обычно геометрия полиэдров размыта. Отличаются от ядерных полиэдрозов общего типа тем, что размножение вируса происходит только в среднем отделе кишечника 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...15 °С). 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

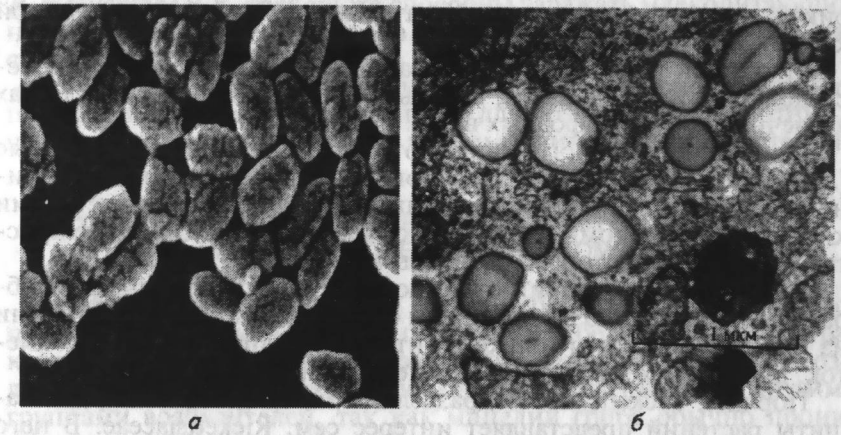


Рис. 16. Вирус гранулеза (фото Колтунова Е. В., 1979):

а — гранулы озимой совки $\times 20\ 000$; б — ультратонкий срез жирового тела яблонной плодовой жорки, зараженной вирусом гранулеза, $\times 34\ 000$

тела. На различных участках тела куколок и имаго эти клетки инкапсулируются гемоцитами и приобретают вид опухолей. Их называют псевдоопухольями.

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.

В группу В входят вирусы — возбудители **гранулеза (ВГ)**, отличающиеся от ВЯП тем, что одиночный вирион помещен в белковую капсулу (гранулу) (рис. 16). Длина гранул 250...800 мкм. При экспериментальном заражении насекомых вирусами гранулеза инкубационный период болезни длится от 5...7 до 45...50 сут. Развитие вируса 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.

Риккетсии. Это 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 мурамвая кислота. Кроме того, им свойствен активный метаболизм (включая дыхание), и поэтому они чувствительны к антиметаболическим ингибиторам, в том числе и к специфическим антибиотикам. Однако размножать

риккетсии на искусственных питательных средах (т. е. вне живой клетки) пока 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) либо 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 подразделяют на три семейства, для защиты растений представляет интерес сем. Rickettsiaceae. В него входят виды, для которых основным или промежуточным хозяином служат 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 melolonthae* Krieg., вызывающая синюху личинок майского хруща (давно известна как «лоршская» болезнь), наблюдалась еще в 1936 г. в Германии, в окрестностях города 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. Ученые установили, что в первую очередь риккетсии поражают жировое тело насекомого, причем размножаются 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 борьбе с вредителями 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 обнаружено 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

Грибные болезни (микозы) насекомых и клещей широко распространены в природе, часто приводят к гибели их хозяев и играют важную роль в борьбе с вредными членистоногими. Микозы легче заметить и распознать, чем болезни, вызываемые 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, поскольку целиком заполняется мицелием или покоящимися спорами гриба.

У некоторых энтомопатогенных грибов окрашенные споры, и пораженные насекомые приобретают различную 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. Однако большинство видов грибов — широко специализированные паразиты, поражающие насекомых разных видов, семейств, отрядов.

В настоящее время практическое значение для защиты растений имеют представители энтомопатогенных грибов из отделов зиго-, аско- и дейтеромицетов (Zygomycota, Ascomycota, Deuteromycota) царства Fungi (Hawksworth et al., 1995).

Отдел Zygomycota. Грибы этого отдела относятся к низшим формам, характеризуются одноклеточным центотическим мицелием (многоядерный, не разделенный перегородками), образуют зооспоры и конидии.

Порядок Entomorphogales. Представители этого порядка в начале развития имеют центотический мицелий, в котором позднее образуются перегородки, и он быстро распадается на гифальные тельца. Энтомофторовые грибы размножаются бесполом путем — конидиями, которые образуются на концах палочковидных конидиеносцев и, отделяясь, распространяются вокруг. Большинство видов этого порядка — специализированные пара-

зиты насекомых, клещей и других членистоногих. Порядок включает шесть семейств и 21 род. Виды, являющиеся специализированными патогенами членистоногих, отнесены к четырём семействам, из которых для защиты растений интерес представляют три: Entomophthoraceae, Ancylistaceae и Neozygiteaceae.

Энтомофторовые грибы чрезвычайно широко распространены в природе на многих видах насекомых, представителем 12 отрядов, кроме того, могут поражать клещей, многоножек, пауков.

Главный признак, характеризующий грибы этих семейств, — 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* (= *Empusa*, = *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* (Fres.) Batko поражает многие виды прямокрылых, в том числе итальянского пруса, сибирскую и темнокрылую кобылок, мароккскую саранчу и др. *E.* (= *Entomophthora*) *aulicae* Batko поражает гусениц сосновой и других совок, златогузки и прочих вредителей леса. *E. adjarica* (Cinz.) Vart. вызывает эпизоотии паутинового клеща (отмечены в Грузии). *Zoophthora radicans* (= *Entomophthora sphaerosperma*) (Brefeld) Batko вызывает болезни насекомых из различных отрядов. Хозяевами его могут быть, например, яблонная медяница, жуки шелкуны, а также клещи и пауки. Многие виды энтомофторовых грибов — *Conidiobolus obscurus* (= *E. thaxteriana*) Rem. et Kell (рис. 17), *Pandora neoaphidis* (= *E. aphidis*) (Rem. et Henn.) Humb., *Conidiobolus thromboides* (= *E. pyriformis*) Drechler вызывают энтомофторозы тлей. Эти виды служат основой биопрепаратов для подавления численности тлей, белокрылок и паутиных клещей.

Отдел Ascomycota. Сумчатые грибы широко распространены в природе, особенно во влажных тропических и субтропических регионах. Активные энтомопатогены вредителей из числа сумчатых грибов относятся к порядку *Hypocreales* (сем. Clavicipitaceae, основные роды: *Torrubiella*, *Hypocrella* и *Cordyceps*). Грибы

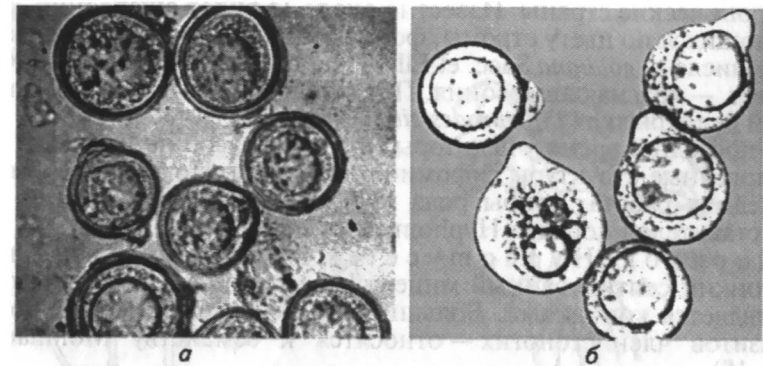


Рис. 17. *Conidiobolus obscurus* (= *E. thaxteriana*) Rem. et Kell (фото Ракшаиной М. Ц., 1984):

а — покоящиеся споры — хламидоспоры; б — конидии × 200

этого таксона имеют хорошо развитый, многоклеточный, септированный мицелий. Основным органом полового спороношения являются сумки с аскоспорами. Они формируются из аскогенных гиф в плодовых телах — *перитециях*, которые образуются на специальном сплетении гиф — *строме*.

Среди представителей рода *Cordyceps* обнаружены паразиты пауков, ос, мух, муравьев, клопов, бражников, совок, пилильчиков, щитовок, саранчовых и т. д. На гусеницах и куколках чешуекрылых развиваются *C. militaris* (Fr.) Link (цв. вклейка, рис. 15), *C. paludosa* Mains., *C. sinensis* (Berk) Sacc. и др. Некоторые виды [*C. superficialis* (Peck) Sacc., *C. eroyli* Petch.] поражают жесткокрылых. Вид *C. clavulata* (Schw.) El. et Ev. паразитирует на червцах.

Отдел Deuteromycota (= *Mitosporic fungi*, = *Anamorphic fungi*). Группа «несовершенных» грибов ранее выделяемая в самостоятельный класс Deuteromycetes или Fungi Imperfecti, является искусственной и объединяет анаморфы (структуры, обеспечивающие бесполое размножение) аскомицетов или (гораздо реже) базидиомицетов (Леднев и др., 2003).

Порядок *Sphaeropsidales*. Порядок объединяет грибы, формирующие сложные конидиальные образования — пикниды. В двух семействах данного порядка встречаются энтомопатогенные грибы. Представителем сем. Sphaeriadaceae является широко распространенный паразит калифорнийской щитовки — *Coniothyrium pircolum* Pot. Сем. Nectrioidaceae включает представителей, имеющих важное практическое значение, — грибы рода ашерсония.

Под Aschersonia. Грибы этого рода являются пикнидиальной стадией сумчатых грибов рода *Hypocrella*, поражают щитовок и белокрылок. Естественный ареал 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 Ell. — желтая ашерсония, *A. aleyrodis* Webber. — красная ашерсония. Последняя паразитирует на цитрусовой белокрылке (*Dialeurodes citri* Ashm).

В последнее время у некоторых видов ашерсонии выявлены конидиогенные структуры гифомицетного типа. По этой причине в последних работах грибы рода *Aschersonia* рассматривают и как представителей порядка Hymenomycetes.

Порядок Hymenomycetes. Грибы этого порядка имеют тонкий септированный мицелий, бесполое размножение осуществляется конидиями. Большинство несовершенных грибов — паразитов членистоногих — относятся к семейству Moniliaceae (рис. 18).

Под Beauveria. Представители этого рода *B. bassiana* (Bals.) Vuill. и *B. tenella* (= *B. brongniartii*) Delacr. поражают широкий круг хозяев, вызывая болезнь под названием «белый мускардиоз». Пораженные насекомые уменьшаются в размерах и покрываются белым мучнистым или ватообразным мицелием (цв. вклейка, рис. 16). Заражению подвергаются насекомые почти на всех фазах развития: — личинки, куколки, имаго, иногда яйца. К числу хозяев *B. bassiana* относятся такие опасные вредители, как озимая совка, луговой и кукурузный мотыльки, вредная черепашка, колорадский жук, белокрылки и многие другие. *B. tenella* вызывает заболевания личинок и имаго жуков (хрушей, картофельной коровки), представителей отрядов Lepidoptera, Hymenoptera.

Под Lecanicillium (= *Cephalosporium* = *Verticillium*). Широко распространен во влажных субтропиках, ограничивая размножение ряда вредных насекомых. Представитель этого рода — *Lecanicillium lecanii* (Zimm) Zare et W. Gams. 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 эти виды рассматривались как *Verticillium lecanii* (Zimm) Viegas.

Под Paecilomyces (= *Spicaria* = *Isaria*). Грибы этого рода часто поражают вредителей лесных культур. *P. farinosus* (Holm) Brown et Smith. вызывает высокую смертность гусениц непарного и сибирского шелкопряда, листовенничной мухи. К нему чувствительны также яблонная плодовая жорка и колорадский жук. *P. fumosoroseus* (Wize) Brown et Smith. — патоген жука заболонника малого, черносмординового пилильщика, крыжовниковой огневки и других насекомых. Болезнь называется «розовый мускардиоз», так как споры этих грибов имеют розовую окраску.

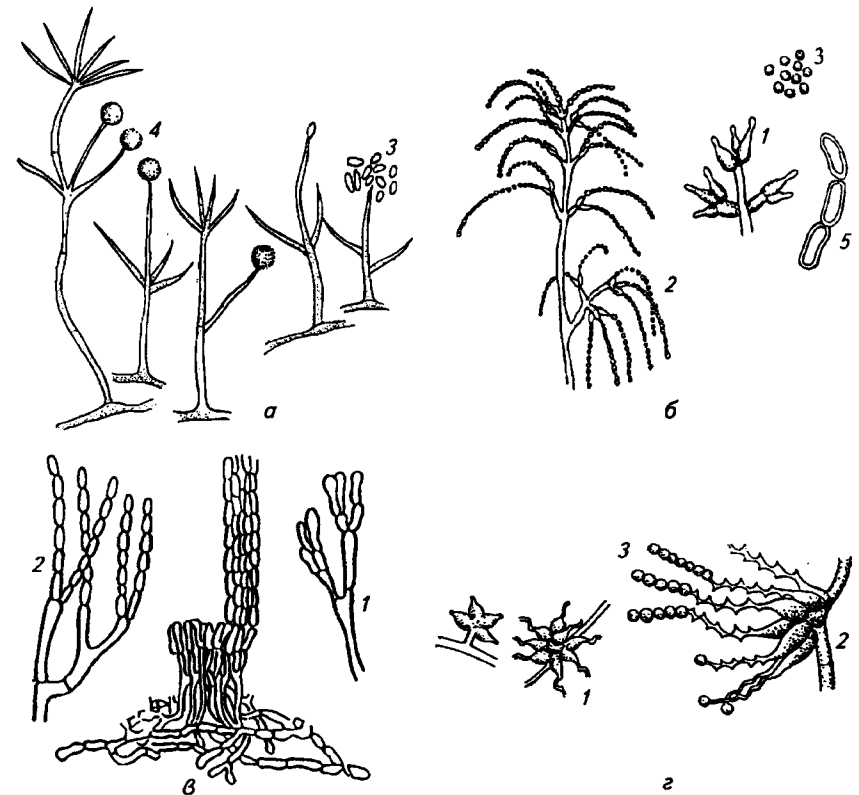


Рис. 18. Энтомопатогенные несовершенные грибы (пор. Hymenomycetes, отдел Deuteromycota):

a — *Verticillium* (= *Cephalosporium* = *Lecanicillium*) *lecanii*; *б* — *Paecilomyces fumosoroseus*; *в* — *Metharhizium anisopliae*; *г* — *Beauveria bassiana*; 1 — конидиеносцы; 2 — конидиеносцы с конидиями; 3 — конидии; 4 — головки; 5 — гифальные тела (*Metharhizium anisopliae* по Рошипалу Я., 1930, остальные рисунки по Коваль Э. З., 1974)

Под Metarhizium. Заболевание «зеленый мускардиоз», вызываемое *M. anisopliae* (Metsch.) Sor., внешне отличается плоским темным-зеленым грибным налетом на поверхности погибших насекомых. Гриб поражает более 70 видов насекомых, из которых 34 относятся к отряду жуков. В частности, это заболевание отмечено у имаго и личинок хлебного жука, свекловичного долгоносика, щелкунов и некоторых видов саранчовых.

Под Sorosporella. *S. uvella* (Krass.) Ld. вызывает заболевание под названием «красный мускардиоз» у личинок лугового мотылька, озимой совки, свекловичного долгоносика. Характерная особенность заболевания — отсутствие мицелия на поверхности тела на-

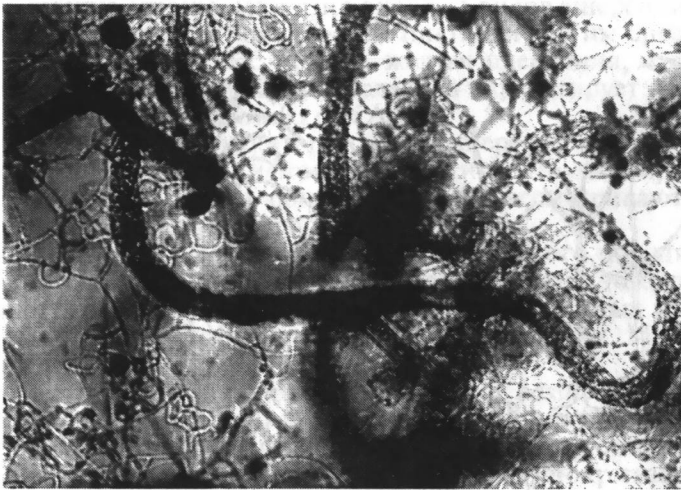


Рис. 19. Ловчие кольца хищного гриба *Arthrobotrys oligospora* × 200 (фото Гущина Ф. Л., 1986)

секомах. Тело ссыхается и имеет вид тонкого мешочка, наполненного порошком кирпично-красного цвета (покоящиеся споры).

Хищные грибы. Среди гифомицетов выделяется группа хищных грибов. Это нематофаговые грибы — представители родов *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella*, *Monacrosporium*. Они обладают уникальной возможностью захватывать и уничтожать нематод, пользуясь специальными приспособлениями (ловчими образованиями). Хищные грибы, особенно представители 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 нематодцидов 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 годов прошлого века (Теплякова, 1977).

Под *Arthrobotrys*. У грибов этого рода хорошо развиты 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 прокси-

мальной 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. При наличии жертвы хламидоспоры прорастают, образуя мицелий с ловушками, приспособленными для захвата и питания нематодами, колероватками и простейшими (рис. 19).

4.2.4. ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ

В этом разделе будут рассмотрены организмы, относящиеся к подцарству Protozoa царства Protista, способные вызывать заболевания насекомых. Данное подцарство разделено на семь типов. Среди представителей четырех типов: Sarcomastigophora (жгутиконосцы и амёбы), Apicomplexa (грегарины, неогрегарины, кокцидии), Microspora (микроспоридии), Ciliophora (инфузории) — обнаружены симбионты насекомых (Соколова, Исси, 2001).

Типы взаимоотношений в системах симбионт — хозяин многообразны и включают: комменсализм, мутуализм и паразитизм (см. гл. 1). Для биологической защиты растений представляют интерес энтомопатогенные простейшие, которые вызывают болезни или патологические изменения насекомых.

Простейшие могут заражать практически любые органы и ткани имаго и личинок насекомых, однако проявляется определенная приуроченность представителей из разных таксономических групп к тканям и органам хозяина.

Жгутиконосцы и амёбы (тип Sarcomatigophora). В настоящее время известно лишь несколько болезней насекомых, вызываемых представителями отряда Amoebida (класс Lobosea, подтип амёбы Sarcodina), но это очень интересные инфекции.

Примером такого заболевания может служить амёбная 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* (подкласс Holotricha, отряд Numenostomatida, 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 — довольно часто встречающееся 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.

Грегарины, неогрегарины, кокцидии (тип Apicomplexa). Все Apicomplexa, 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 эугрегарин (Eugregarinida) и неогрегарин (Neogregarinida) класса грегарины (Gregarina). Простейшие, относящиеся к отряду эугрегарин, 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 высока. Однако некоторые виды грегарин вызывают гибель хозяев: они повреждают эпителий кишечника, что позволяет энтомопатогенным бактериям проникать в полость тела. Представители эугрегарин — типичные паразиты насекомых, как правило, вредителей растений или запасов пищевых продуктов. Среди них — гусеницы мельничной огневки, мучные хрущаки, хлебная жужелица и др.

Паразиты, относящиеся к отряду неогрегарин, 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 эугрегаринами; заражение ими часто приводит насекомое к летальному исходу. Большинство выделенных из насекомых неогрегарин было обнаружено у жуков, клопов и двукрылых. Неогрегарины поражают разные органы и ткани, главным образом жировое тело. Заражение нового хозяина происходит в ре-

зультате заглатывания спор, высвобождаемых из разложившихся мертвых насекомых.

Подкласс кокцидий (Coccidia) 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 Microspora). Самые патогенные для насекомых простейшие относятся именно к данному типу. Он состоит из одного класса, подразделяемого на четыре подкласса, из которых наибольший интерес для патологии насекомых представляет подкласс Nosematidae, отряд Nosematida.

Микроспоридии — это в основном внутриклеточные облигатные паразиты, сильно повреждающие ризные ткани своих хозяев. Поскольку несколько видов паразитирует в очень важных сельскохозяйственных насекомых, таких, как медоносная пчела и тутовый шелкопряд, микроспоридии уже давно являются предметом интенсивных исследований, благодаря которым данная группа паразитов довольно хорошо изучена.

К настоящему времени описано более 300 видов микроспоридий, и их число растет год от года. И 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.

Микроспоридии поражают более 200 видов насекомых из 14 отрядов. Среди них есть важные вредители: стеблевой мотылек, капустная белянка, яблонная плодоярка, мельничная огневка, картофельная моль, хлопковая совка, непарный шелкопряд, золотушка и многие другие. В лабораторных и полевых условиях микроспоридии *Thelophora hyphantriae* W. применяли против американской белой бабочки, *Nosema lymantriae* W. — против непарного шелкопряда, *Pleistophora schubergi* Zwolf. — против яблонной плодоярки 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 пе-

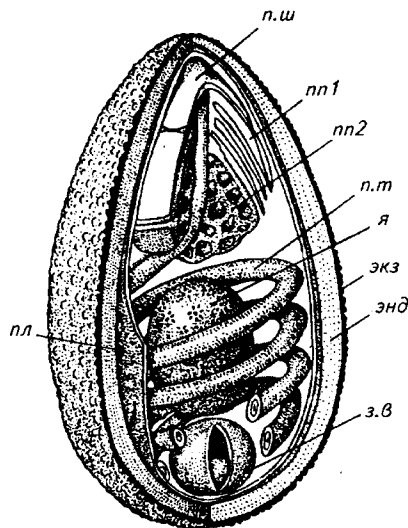


Рис. 20. Строение споры микроспоридии (по Сколовой Ю. Я., Исси И. В., 2001):

з.в — задняя вакуоль; пн — плазмалемма; пн1 — полярный пласт (пластинчатый); пн2 — полярный пласт камерный; п.т — полярная трубка; п.ш — полярная шапочка; энд — эндоспора; экз — экциста; я — ядро споры

реваривания вместе с пищей. Спора состоит из трех основных компонентов: зародыша (спороплазма, планонт), аппарата экстрезии и оболочки (рис. 20). Зародыш, представляющий собой ядро, окруженное узкой зоной цитоплазмы, не имеет какой-либо определенной формы (амебоподобный). Размеры его не превышают 1 мк. Аппарат экстрезии — это уникальный комплекс органелл, предназначенный для выброса зародыша из споры. Обязательный его элемент — *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.

Заражение насекомых происходит при попадании спор микроспоридий в организм восприимчивого к паразиту насекомого.

Наиболее распространенный способ заражения хозяина — алиментарный (пероральный) — заглатывание спор паразита вместе с пищей. Источником заражения служат выделения больных насекомых, их личинки, 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). В яйцах насекомых передаются преимущественно не споры, а стадии шизогонии микроспоридий.

Некоторые виды микроспоридий передаются от большой самки к ее потомству на поверхности яйца, куда споры попадают с выде-

лениями придаточных половых желез, которыми насекомое приклеивает или покрывает кладку. Это трансовариальная передача инфекции (на поверхности яйца).

И, наконец, микроспоридии могут передаваться трансмиссивно, т.е. при участии живых переносчиков. Например, микроспоридия *Thelohania mesnili* Paillot. заражает своего хозяина — капустную белянку — при посредстве бракониды (это происходит, когда энтомофаг прокалывает яйцекладом гусеницу). Эпизоотии микроспоридиоза в популяции этого насекомого нередко следуют за нарастанием численности паразитирующего на нем перепончатокрылого энтомофага.

К положительным свойствам микроспоридий относятся короткий жизненный цикл и способность образовывать в насекомом громадное 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 (шизогонией). Подсчет спор, образовавшихся в одном насекомом при дозированном 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 десятков тысяч новых паразитов.

Чаще всего наблюдаемая форма любой микроспоридии — споровая 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 существования особи периоды. Однако ряд видов микроспоридий вызывает заболевания, приводящие к быстрому летальному исходу. Патологические процессы, характеризующие микроспоридиоз, начинаются с патологических изменений в клетке насекомых. Нарушается нормальный обмен веществ между ядром и цитоплазмой, что приводит к гипертрофии ядра, разрастанию клеток, образованию опухолей. Ядро оттесняется на периферию и дегенерирует, и клетка отмирает. Постепенно этот процесс охватывает всю ткань или орган, 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

В последние годы большое внимание уделяют изучению энтомопатогенных нематод в связи с возможностью использования их в качестве одного из средств биоконтроля численности вредителей.

Класс нематоды (Nematoda) относится к типу круглых червей, или первичнополостных (Nemathelminthes). Они 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.

К облигатным паразитам относятся нематоды, развивающиеся в течение короткого периода или всего жизненного цикла в теле живого организма. К этой группе относятся некоторые представители семейств аллантонематид (Allantonematidae), мермитид (Mermitidae) отряда тиленхид (Tylenchida).

В цикле развития большинство нематод проходит три основные фазы: яйцо, личинка (четыре стадии роста) и взрослое животное. Обычно молодые личинки проводят короткий период жизненного цикла в виде свободно живущих 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 в виде скоплений в межсегментных складках, под крыльями или в изгибах половых сегментов.

Хозяевами нематод могут быть представители 16 отрядов насекомых. Причем 1/3 из них — это чешуекрылые, далее идут жуки, прямокрылые, двукрылые, клопы и другие отряды. 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:

к о м м е н с а л ы. Живут в пищеварительном тракте, не вредя хозяевам;

п о л у п а р а з и т ы. Сочетают черты сапрофагов и паразитов. Эти виды являются переходными от свободно живущих нематод к паразитическим. Они способны жить в кишечнике насекомых, а также развиваться в трупах погибших насекомых с чередованием свободно живущих и паразитических поколений;

о б л и г а т н ы е п а р а з и т ы. 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 представляют интерес полупаразитические формы и облигатные паразиты нематод. Остановимся на симптомах заболеваний насекомых, вызываемых этими нематодами.

Симптомы и диагностические признаки, связанные с заражением нематодами, очень разнообразны, и 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 больших размеров и хорошо виден без микроскопа. Обычно зараженные насекомые менее активно двигаются и питаются, чем здоровые. Зараженные личинки часто становятся вялыми, приобретают 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, оставаясь такой и после нее.

Мермитиды (сем. Mermitidae). Это тонкие нитевидные нематоды длиной 10...30 мм и диаметром 0,2...0,5 мм (рис. 21). Известны случаи высокого уровня заселенности мермитидами различных видов насекомых. Например, в Японии паразиты заселяли 76,6 % особей рисовой огневки. В нашей стране изучением нематод этого семейства занимался И. А. Рубцов. Он установил, что 80...90%-ное

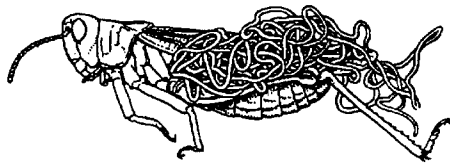


Рис. 21. Выход мермитид из шистоцерки (по Положенцеву П. А., 1963)

заселение популяции мошек мермитидами приводило к исчезновению популяции на 2...3 г.

Аллантонематиды (сем. Allantonematidae). Потенциальное значение для биологической борьбы имеют некоторые виды из родов *Allantonema* и *Howardula*.

H. phyllotreta F. живет в полости тела крестоцветной волнистой блошки, причем степень заселения в отдельных случаях достигает 50%. Обнаружена также паразитирующая в полости тела шведской мухи нематода *H. oscinellae* 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 живет в почве или воде, где питается 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

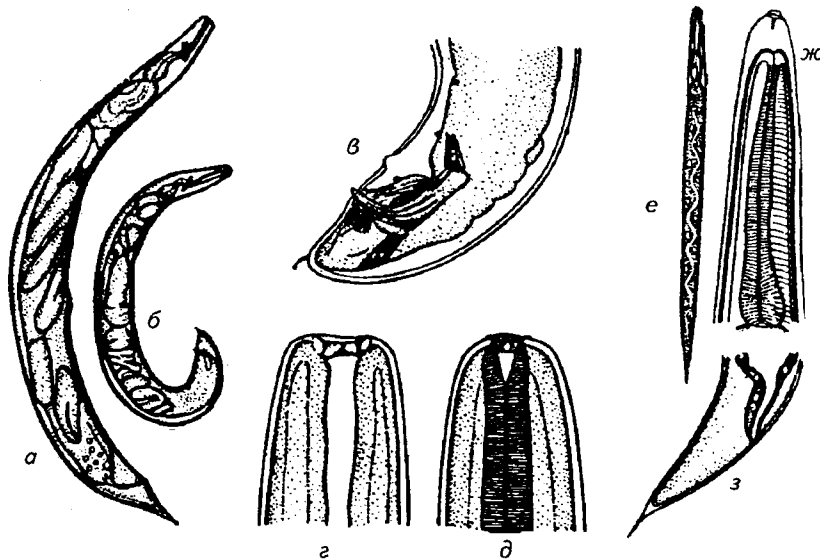


Рис. 22. *Steinernema carpocapsae* (по Вейзеру Я., 1972):

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

семейства характерны слабо развитые губы и короткая ротовая полость. Известно 23 вида, входящих в это семейство. Виды рода *Steinernema* (ранее род *Neoapectana*) характеризуются сравнительно крупными размерами: взрослые самки достигают в длину 8 мм, самцы — 2,5. Наиболее изучен вид *Steinernema* (= *Neoapectana*) *carpocapsae* Weis. (рис. 22). 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.

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 не сброшенную при линьке шкурку личинки 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 *Vt* НА НАСЕКОМЫХ

Основной вклад в развитие инфекционного процесса при заражении *Vt* вносит белковый кристаллический δ -эндотоксин. Наличие параспорального кристаллического включения в вегетативной клетке *Vt* 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.

Большинство генов δ -эндотоксинов *Vt* принадлежит плазмидам бактериальной клетки. После первого клонирования генов эндотоксина в клетках *Escherichia coli* получено большое количество данных по выделению разных генов токсинов *Vt*, что привело к необходимости их систематизации. Гены, кодирующие кристаллические инсектицидные белки, обозначили как *cry* (от английского *crystal* — кристалл), а сами токсины — *Cry*. Присвоенные генам и белкам буквы и цифры отражают степень сходства аминокислотной последовательности белка, например *Cry IAв* или

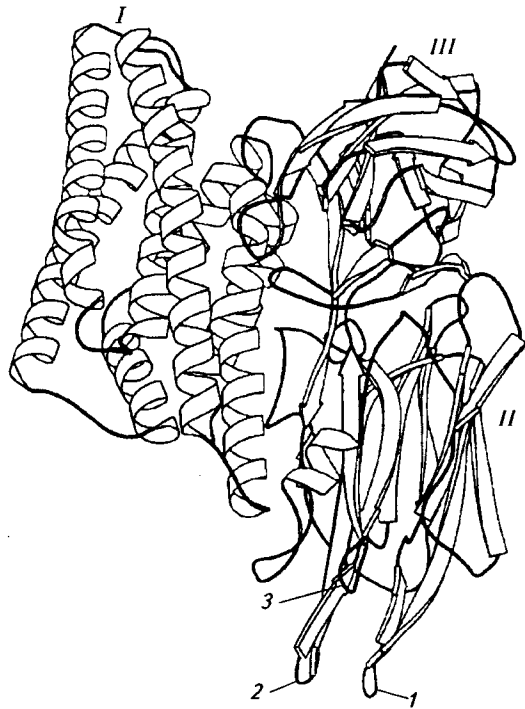


Рис. 23. Ленточная диаграмма Cry 3A токсина с тремя доменами (I, II, III) и тремя петлями (1, 2, 3) (по Smith, Ellar, 1994)

Cry 3Ca. Помимо Cry-белков, у подвида *Bt subsp. israelensis* известны Cyt-белки, обладающие гемолитическим действием.

По новой номенклатуре предлагаются 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 трех составляющих их доменов (рис. 23). Домен I представляет пучок из семи альфа-спиралей. Домен II состоит из антипараллельных бета-структур, которые заканчиваются выступающими петлями. Домен III представляет собой сэндвич из двух бета-структур.

Значительный интерес представляет вопрос о природе рецепторов, с которыми связывается домен II. Обнаружено, что для не-

скольких видов насекомых рецептором Cry 1Ac служит аминоксипептидаза N (АПН) с молекулярной массой (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 механизм 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» пара спиралей альфа- и альфа-5 внедряются в мембрану, как шпилька, 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 Cry-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.

Механизм действия Cyt-токсинов на насекомых отличается от такового Cry-токсинов. Первоначальное связывание происходит 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 Cry-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.

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 вирионов на мембране микроворсинок. Внешняя мембрана вириона после лектин-углеводного узнавания сливается с мембраной микроворсинок, и вирионы с внутренней оболочкой (нуклеокапсиды) 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 ВЯП 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 четыре раза, а через 12 ч возвращается к исходному уровню. В жировом теле гусениц всплеск увеличения содержания ДНК происходит через 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 прилегающих друг к другу. Отдельно формируется полиэдренный белок. В целом этот хроматогенный и белковый материал создает 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, их ядра переполняются полиэдрами, клетки гибнут, полиэдры выходят из них.

При кишечном ядерном полиэдрозе в эпителиальных клетках среднего отдела кишечника происходят изменения, специфичес-

кие 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 определенное сходство 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 ($pH > 9$), 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 мембран. Этот процесс осуществляется и в здоровом организме, но с малой интенсивностью.

Перекисное окисление липидов представляет собой цепную свободно-радикальную реакцию, которая развивается очень быстро. Запускает этот механизм так называемый свободный радикал — осколок молекулы, который чрезвычайно активен. Он сталкивается с другими интактными молекулами, превращая их в осколки-радикалы. Происходит цепная реакция. Зарождению первичного свободного радикала способствуют ряд факторов, в том числе инфекция. Усиление процесса ПОЛ ведет к увеличению количества 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 насекомых-хозяев различными путями, что значительно расширяет спектр их действия. Основной путь заражения — проникновение через кожные покровы хозяина. Такой способ свойствен большинству энтомопатогенных грибов. Этот способ позволяет грибам в отличие от патогенной 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 главным образом споры водных грибов, например *Coelomycidium* sp., *Coelotomycetes* sp. и др. Споры грибов из отдела Deuteromycota, класса Zygomycetes также могут проникать в кишечник с пищей и там развиваться. Таким образом насекомые заражаются на стадии личинки, иногда имаго.

Известны и такие пути заражения насекомых грибами, как проникновение патогена через дыхальца и отверстия полового аппарата. Например, меланоз яичников пчелиных маток вызывает гриб *Aureobasidium pullatans* (De Vary) Arnaud, споры которого после выхода из пищеварительного тракта проникают в организм хозяина через половое отверстие (Лихотин, 1974).

Заражению микозами насекомых 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 ростка. Кроме аппрессорий грибы могут образовывать *ризоиды*, это обычно деформированные гифы, с помощью которых грибок закрепляется на субстрате либо прикрепляет к нему хозяина 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 грибок сохраняется в жизнеспособном состоянии в течение неблагоприятного для него периода.

Другая стадия гриба, служащая для переживания неблагоприятных условий, — *покоящиеся споры* (хламидоспоры). Это толстостенные образования, часто с двойной оболочкой, как, например, у энтомофторовых грибов или гриба *Sorosporaella uvella* (Krass.) Ld. Представители других родов могут сохраняться в природе в виде *спорангиев* — особых клеток, в которых заключены спорангиспо-

ры (сем. Coelomomycetaceae), *псевдосклероциев* (грибы родов *Beauveria*, *Metarhizium*, *Hirsutella*). Кроме того, они могут существовать в сапрофитном состоянии (некоторые гифомицеты порядка Moniliales).

Большое значение имеет способность грибов к широкому распространению в природе. Они переносятся воздушными течениями, каплями дождя, насекомыми и другими представителями животного мира. Более того, отдельные виды грибов могут активно разбрасывать споры с помощью специальных механизмов. Например, энтомофторовые грибы отстреливают конидии на расстоянии, в 1000 раз превышающие размеры самих конидий.

Еще Э. Штейнхаус (1952) отмечал, что грибы в природе и без помощи человека вызывают гибель многих видов вредных насекомых и действительно представляют эффективный естественный контролирующий фактор. В настоящее время известны многие эпизоотии, вызываемые энтомофторовыми грибами (например, энтомофторозы тлей), грибами из родов *Beauveria*, *Lecanicillium* (например, микозы белокрылок, огневки) и др.

На развитие грибных эпизоотий среди насекомых влияют различные факторы, из которых особое значение имеют условия окружающей среды — температура, влажность и свет. Температурные границы роста и развития грибов — 5...35 °С, оптимум — 20...30 °С, но есть и исключения. Влажность может быть лимитирующим фактором в течение двух периодов эпизоотии. Во-первых, большинство грибов нуждается в высокой влажности для прорастания спор и развития болезни. Во-вторых, новые споры образуются на трупах обычно лишь в условиях очень высокой влажности. Однако в одних случаях для заражения достаточно сильной росы, в других — необходим дождь.

Свет влияет на долговечность спор (солнечный свет, особенно его ультрафиолетовый компонент, убивает споры) и споруляцию гриба на хозяине после его гибели. Так, свет необходим для образования спор у *Paecilomyces farinosus* и *Cordyceps militaris*, а у некоторых видов энтомофторовых грибов отстреливание конидий, способствующее распространению инфекции, происходит только на свету. Таковы условия, необходимые для развития грибных заболеваний насекомых.

При заражении микозом в организме насекомого происходят глубокие внутренние изменения. *На первом этапе* (проникновение) споры грибов прилипают к наружному покрову насекомых благодаря своей несмачивающейся маслянистой поверхности. В месте соприкосновения с покровом спора прорастает, и ростковая трубка (гифа) проникает через хитиновую кутикулу в тело насекомого. Этому способствуют ферменты, выделяемые грибом (липазы, протеазы, хитиназы), которые размягчают хитиновый покров и образуют в нем отверстие, через которое грибок и проникает внутрь тела насекомого.

На втором этапе, именуемом паразитической фазой, происходит развитие грибов внутри тела насекомого вплоть до его гибели. Различными путями проникнув в полость тела хозяина, патогенные грибы сравнительно быстро (через 32...48 ч) заполняют ее одноклеточными фрагментами мицелия — гифальными телами, или бластоспорами, похожими на дрожжевые клетки. Гифальные тела свободно плавают в гемолимфе, размножаясь делением и почкованием. Считается, что губительное действие грибов на насекомых в основном заключается в блокировании циркуляции гемолимфы, что ведет к последующему разрушению тканей. Кроме того, к летальному исходу могут приводить и выделяемые грибами токсины.

На третьем этапе развития микозов (сапротрофная фаза) рост и развитие грибов происходит после гибели насекомого. 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.

4.3.4. МЕХАНИЗМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ХИЩНЫХ ГРИБОВ С НЕМАТОДАМИ

Разными исследователями проведен детальный анализ захвата и последующего проникновения гриба в нематоду (Veenhuis, Nordbring-Hertz, Harder, 1985; 1989; Теплякова, Рябчикова, 1991). Встретившись 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» или его компоненты обладают парализующим действием на нематоду. После проникновения гриба через кутикулу нематоды происходит переваривание ее внутренних тканей и использование полученной питательной среды для роста грибного мицелия (Теплякова, Рябчикова, 1991; Tunlid, Jansson, Nordbring-Hertz., 1992).

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 мице-

лия нескольких видов грибов этого рода обнаружено такое нематотоксическое 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, Anke, Sterner, 1993).

На молекулярном уровне у *A. oligospora* Fres. идентифицированы два фактора вирулентности: белок, способный связывать углеводы (лектин AOL) и благодаря этому участвующий в процессе узнавания нематоды, и протеаза, которая обеспечивает проникновение гриба через кутикулу, разрушая ее компоненты (Mankau, 1981; Rosen., Kata, Persson. et al., 1996; Rosen, Bergstrom, Karlsson., Tunlid, 1996). Показано, что лектин AOL принадлежит к новому 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 гликопротеидах 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 нематоды через кутикулу и переваривании внутренних тканей. Кутикула нематод состоит из белков, включающих коллаген, подверженных разрушению протеолитическими ферментами. На примере *A. oligospora* Fres. показано, что нематофаговый гриб продуцирует сериновую протеазу (PII), которая приводит к распаду белков кутикулы нематоды (Ahman, Ek., Rask., Tunlid, 1996).

4.4. КРИТЕРИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ЭНТОМОПАТОГЕНОВ

В последние годы деятельность природных популяций энтомопатогенных микроорганизмов стали рассматривать и учитывать как одно из направлений биологической борьбы с вредителями (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* (см. гл. 1).

Экономический эффект от отмены химических обработок вследствие учета деятельности природных популяций энтомопа-

тогенов значителен. На основании известных критериев эффективности энтомопатогенов и энтомофагов в нашей стране ежегодно отменяют химические обработки на площади 5 млн га, что позволяет сэкономить около 10 тыс. т пестицидов. Так, применение прогноза и учета эпизоотии вируса гранулеза серой зерновой совки в Северном Казахстане и Западной Сибири позволило в конце XX в. ежегодно сокращать химические обработки против этого вредителя на площади 300 тыс. га. Отмена защитных мероприятий против листогрызущих вредителей капусты на основе оценки зараженности их популяций патогенами позволяет экономить около 20 т биопрепаратов в год.

Для вредителей зерновых и зернобобовых культур критерии эффективности разработаны сотрудниками 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 массового размножения 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 таковы: тело вытягивается, вздувается и приобретает светлую окраску, особенно на брюшке. Серая зерновая совка болеет гранулезом в фазе гусеницы, редко — куколки. Гусеницы гибнут от гранулеза в 3-м-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 °С. 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 на

торсионных или других весах и размещают поодиночке в пробирках с почвой.

Наблюдения за развитием гранулеза проводят в течение 45 дней. Гусениц содержат при температуре 20...23 °С. 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 численность вредителя на посевах снижается в результате эпизоотии до уровня, при котором не требуются химические обработки. Показатели пораженности гранулезом популяции зерновой совки позволяют прогнозировать изменения ее численности. При поражении от 25 до 50 % выживаемость и плодовитость будет 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.) Humb., *Conidiobolus obscurus* Rem. et Kell, *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko, *Conidiobolus thromboides* Drechler. Больные особи питаются, активно передвигаются по растениям, а крылатые тли переселяются на соседние участки, распространяя инфекцию. На более поздних стадиях развития гриба больные особи отличаются молочно-белой окраской, при надавливании из них вытекает белая вязкая 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 буреет голова или задний

конец тела. Тли мумифицируются, при высокой влажности они сильно увеличиваются в размерах, а при пониженной быстро подсыхают, прилипая к листьям. Если только что погибших тлей положить на предметное стекло или 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 и с покоящимися спорами.

Степень развития эпизоотии энтомофтороза гороховой тли во многом определяется особенностями природно-климатических, погодных и других условий. У энтомофторозов 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, причем основная масса конидий — 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 морозящих 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 данных учета численности тлей и зараженности их энтомофторовыми грибами можно предсказать 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 подсчитывают число особей тли, попавших в сачок. Если оно не превышает 500 особей, то за единицу учета принимают 10 взмахов, с 500 до 1000 — достаточно пяти, а более 1000 — одного взмаха.

Для определения уровня зараженности популяций гороховой тли энтомофторозом используют лабораторный метод учета. Для этого живых тлей собирают сачком, подсчитывают их общее число

в сборе и помещают в стеклянные 0,5-литровые банки на растении. Банки накрывают бязью и содержат при температуре 20...22 °С. 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 число 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 в сухую погоду необходимо проводить систематические учеты в течение всего сезона с интервалом 7...10 дней, 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 сроков сева, а также численности тли в следующем году. Для гороховой тли с 1...2-годовой цикличностью развития 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 урожае 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 тли резко снизится либо будет на экономически безопасном уровне.

Развитию эпизоотии благоприятствуют следующие среднедекадные показатели погодных условий: температура 17...24 °С, оптимальная влажность воздуха 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 °С, 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 влажные 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.

Микроспоририоз капустной белянки. В результате многолетних исследований, проводимых сотрудниками ВИЗР под руководством И. В. Исси, у капустной белянки обнаружено заражение четырьмя видами микроспориридий: *Nosema mesnili* Paillot, *N. brassicae* Paillot, *Thelochania mesnili* Paillot и *Pleistophora schubergi* Zwolf. Наиболее распространен первый вид. Обе ноземы имеют удлинено-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* Paillot один полюс споры заужен, а у *N. brassicae* Paillot они одинаково закруглены. *Thelochania mesnili* Paillot образует овальные споры, лежащие на мазках по 8 шт., *N. mesnili* Paillot вызывает генерализованную инвазию насекомых на всех фазах развития, быстро распространяется в популяции алиментарным путем (с пищей), трансвариально и паразитами. Заражение этой микроспориридой оказывает сильное воздействие на физиологические функции насекомых и вызывает их гибель на любой фазе развития. Особенно уязвимы больные насекомые во время метаморфоза и зимовки. В это время наблюдается их массовая гибель. Эпизоотия микроспориридоза, происходящая в период массового размножения капустной белянки, распространяется и

на сопутствующие ей виды — репную, брюквенную и люцерновую белянки.

Эпизоотии микроспориридоза 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 условий других лет температурой и числом солнечных часов за 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 °С. В этих условиях численность вредителя нарастает чрезвычайно быстро, первое поколение белянки успевает завершить развитие на 7...10 дней раньше, чем в другие годы. 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 %, сопровождаемая массовой гибелью и резким спадом численности. После эпизоотии белянка в течение 1...3 лет встречается на полях одиночно или в очень небольшом числе.

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 куколки. Насекомые, уходящие в этом поколении в диапаузу, и будут составлять основной зимующий запас вредителя. Наиболее массовой гибель от болезней и паразитов бывает в начале и конце развития вредителей. 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 микроспориридами, 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 пер-

вых 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 белянки, 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 свидетельствуют о переходе популяции в фазу нарастания численности.

В качестве критериев, используемых 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 °С до конца июня, то начало откладки яиц совпадает с высадкой рассады в грунт, лёт 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 определяют 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 прогнозируют 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 %. По-

казатели зараженности от начала до конца развития каждой фазы насекомых увеличиваются примерно втрое, 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 увеличение численности вредителя в этом и следующем поколениях не произойдет. Нарастания численности белянки в следующем поколении следует ожидать при падении зараженности до 50 % и ниже и одновременном исчезновении показателей физиологического ослабления.

В связи с тем, что критерии эффективности энтомопатогенов тесно связаны с понятиями эпизоотии, рассмотрим этот процесс 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 степеням распространения и развития болезни, а также 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 (личинки, куколки, имаго). *Показатель (степень) смертности* выражают отношением погибших особей к их общему числу (процент погибших насекомых).

Для изучения эпизоотического процесса нужно исследовать всю популяцию. Это делают путем анализа серии образцов. В данном случае под образцом понимают определенное число 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 образцы 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, 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 развитие болезни следует определять 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-дейтеромицетов могут сохраняться в течение нескольких 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, длительность развития болезни и период от заражения до образования покоящихся стадий. 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 также может быть ослаблена физическими и химическими факторами. Обычно насекомое-хозяин концентрируется в определенных местах, где складываются наиболее благоприятные для него жизненные условия. В первую очередь это наличие корма. В таких нишах отдельные особи насе-

комых 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 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 жорки), бактериальными и грибными инфекциями.

Пути передачи инфекции. Основной путь 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: трансовариальный, с помощью паразитических насекомых, птиц, ветра.

Трансовариальный 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 и микроспоридий. 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 него. 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 удлиненной формы, длинная ось которых совпадает с направлением преобладающих ветров. Ветер может переносить насекомых, сильно опущенных 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 удержи-

ваться 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 популяций, 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 число выживших особей. Очевидно, чем выше резистентность насекомых, тем более пологой будет нисходящая часть кривой.

Естественно, что массовые эпизоотии данного вида связаны с вспышками массового размножения насекомых. В природе вспышки массового размножения насекомых имеют определенную последовательность и повторяются через определенные периоды времени. Нарастание численности популяции вида начинается в том случае, если вследствие благоприятных погодных условий (отсутствия 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 болезнь начинает проявляться, но процент гибели популяции от нее невысок. На 4-й и 5-й годы обычно достигается максимум и массового размножения, и массовой гибели насекомых. Последняя практически достигает 100%. Происходит затухание эпизоотии, и в последующие 2...3 года развития насекомых в данной местности не отмечается.

Эпизоотия чаще всего возникает в популяциях насекомых, размножающихся на культурах многолетних биоценозов (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. Функционирование механизма передачи инфекции в значительной степени зависит от устойчивости энтомопатогенов во внешней среде (некоторые микробы погибают через несколько минут от солнечного света).

Обратимся к примерам эпизоотий, возникающих в популяциях насекомых. Как уже отмечалось, массовые эпизоотии многих видов насекомых могут вызвать энтомофторовые грибы. При этом важную роль играют факторы окружающей среды: влажность и температура. Причем развитие энтомофторозов зависит не столько от количества осадков за вегетационный период, сколько от их распределения по дням, поскольку только при наличии капельной влаги прорастают конидии и происходит заражение насекомых. Температура воздуха не играет столь же важной роли, так как патоген способен заражать популяции вредителей в ее широком диапазоне (9...30 °С). Оптимальные температуры для интенсивного распространения инфекции 17...24 °С. Энтомофторозы вредных насекомых неоднократно наблюдали в Ленинградской области, Сибири и на Дальнем Востоке. В частности, в Новосибирской области в 1978...1981 гг. отмечены эпизоотии гороховой тли на кормовом горохе, оранжерейной тли — на перце, капустной тли — на капусте. В 1978 г. острая эпизоотия была вызвана грибом *E. aphidis*. В результате нее численность гороховой тли за короткий период снизилась до единичных особей. Наблюдения за динамикой численности гороховой тли и развитием эпизоотии выявили следующую картину ее протекания. Высокая численность популяции (более 1000 особей на единицу учета) отмечалась в середине июля. В это время количество осадков и относительная влажность воздуха были минимальными (соответственно 10...15 мм и 65 %). В конце июля обильные осадки и высокая относительная влажность воздуха (более 80 %) способствовали острому развитию эпизоотии. В результате численность вредителя сократилась почти в 10 раз. Затем эпизоотический процесс достиг максимума (остались лишь единичные особи) и начал затухать. Хозяйству был дан сигнал не проводить химических обработок.

Эпизоотии, вызванные энтомофторовыми грибами, неоднократно отмечали на Южном Сахалине. При этом наблюдали заражение и массовую гибель подгрызающих совок, капустной моли, различных видов тлей. Преобладание грибных эпизоотий объяс-

няется климатическими особенностями региона. В летние месяцы частые затяжные дожди и морозящие туманы обуславливают длительное сохранение на растениях капельной влаги, что способствует заражению вредителей грибами. Эпизоотические и спорадические заболевания на Южном Сахалине выявлены на капусте, моркови, свекле у капустной совки, капустной тли, летней капустной мухи, репной белянки, боярышницы. Однако следует отметить, что подавляющая роль грибных энтомопатогенов снижалась при многократных обработках растений химическими пестицидами.

В 70-е годы прошлого века в Хабаровском крае наблюдалась эпизоотия у гусениц непарного шелкопряда, вызванная вирусом ядерного полиэдроза. Эпизоотия началась в период массового размножения вредителя и в короткий срок захватила южную часть региона. На следующий год она распространилась по всему краю, что сопровождалось резким спадом численности насекомых. Эпизоотия почти полностью уничтожила популяцию непарного шелкопряда, и в последующие четыре года на территории края не было зарегистрировано очагов его массового размножения.

5. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ ПРОТИВ ВРЕДИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ



В этой и последующих главах описаны не только биопрепараты, вошедшие в «Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации» на 2004 г. (время написания данного учебника)¹, но и имеющие историческое значение, а также зарегистрированные в последнее время. Это связано с тем, что ужесточение требований по перерегистрации биопрепаратов в плане увеличения финансирования этой процедуры не всегда позволяет авторам своевременно оформить необходимые документы. Поэтому в последние 10 лет 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 у насекомых устойчивости 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.

5.1. БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ИНСЕКТИЦИДЫ И РОДЕНТИЦИДЫ

5.1.1. БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПРЕПАРАТЫ ПРОТИВ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ И КЛЕЩЕЙ

Наибольшее распространение получили препараты на основе бактерий *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*.

¹ Препараты, вошедшие в Госкаталог 2004 г., отмечены звездочкой (*). — Прим. ред.

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 порошки 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 годы XX в. в ВИЗР во время эпизоотии гусениц большой пчелиной огневки был выделен возбудитель болезни — *Bacillus thuringiensis* subsp. *galleriae*. В 1963 г. на Бердском заводе биопрепаратов Новосибирской области 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. В настоящее время энтобактерин в жидкой или пастообразной форме нарабатывается в условиях мелкотоннажных региональных производств.

Лепидоцид, П* (БА — 3000 ЕА/мг). Препарат на основе спор и кристаллов *Bt* subsp. *kurstaki* (патовариант А). В 80-е годы XX в. во время эпизоотии мельничной огневки в лабораторных условиях Э. Р. Зурабовой был 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 патоварианта 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 спорово-кристаллического комплекса входили остатки питательной среды и наполнитель — као-

лин. 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 применении препарата. В связи с этим М. В. Штерншис совместно с Э. Р. Зурабовой и представителями Бердского завода биопрепаратов провели исследования по разработке новой препаративной формы лепидоцида — стабилизированного порошка. В 1990 г. ими был 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 кислородных радикалов в нее были введены антиоксиданты, а в качестве прилипателя и стабилизатора рабочей суспензии — концентрат сульфитно-спиртовой барды (ССБ). Препарат ЛЕСТ с титром 70 млрд спор в 1 г обладал более высокой биологической эффективностью, чем лепидоцид концентрированный (100 млрд спор в 1 г). Например, согласно Каталогу (1986... 1997 гг.) для использования против непарного шелкопряда требовалось в два раза меньше ЛЕСТ, чем лепидоцида концентрированного. Срок хранения ЛЕСТ также был более продолжительным, чем у лепидоцида концентрированного.

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. Жидкая форма имеет свои преимущества, 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.

Лепидобактерицид, Ж*. Основа препарата — спорово-кристаллический комплекс *Bt* subsp. *kurstaki* с биологической активностью 2000 ЕА/мг. Рекомендован для применения на листовых и хвойных породах против чешуекрылых вредителей. Производитель — НПП «Экосервис С».

Дипел, СП (БА — 16 000 ЕА/мг). Препарат на основе спорово-кристаллического комплекса *Bt* subsp. *kurstaki*, разработан фирмой «АББОТ» (США). Предназначен для защиты капусты от совки и белянки.

Дипел, СК (БА — 16 000 ЕА/мг). Отличается от предыдущего препарата жидкой формой. Предназначен для защиты хвойных растений от чешуекрылых насекомых.

Бактокулицид (бактицид). Препарат на основе спорово-кристаллического комплекса *Bt* subsp. *israelensis* (патовариант В). Впервые бактерия была выделена в 1976 г. израильскими учеными Л. Гольдбергом и И. Маргалитом из личинок кровососущих комаров. Первый отечественный препарат на основе этого подвида бактокулицид был создан сотрудниками ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии и Киевского университета и первоначально предназначался для подавления численности кровососущих комаров и мошек. Впоследствии Бердский завод биопрепаратов начал 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 последние годы показана возможность его применения против рисового и шампиньонного комариков, а также против пасленового минера (Ушеков, 1994) и малинной побеговой галлицы (Shternshis et al., 2002).

Новодор. Впервые бактерия *Bt* subsp. *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 спор и кристаллов *Bt* subsp. *tenebrionis* (*morrisoni*), разработанный во ВНИИ «Биохиммашпроект» 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. Колорадо представляет собой однородную массу темно-серого цвета, рекомендован против колорадского жука на картофеле и баклажанах. Гарантийный срок хранения 1 год при температуре —20...20 °С.

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 сельскохо-

зьяственной 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» (Москва), отличается от БТБ улучшенной препаративной формой. Рекомендован для защиты капусты и яблони от чешуекрылых насекомых, картофеля и томатов от колорадского жука, огурцов защищенного грунта от паутинного клеща.

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 β -экзотоксин, выделяемый *Bt subsp. thuringiensis*. Первоначально предназначался для лечения животных от паразитов, впоследствии — для защиты растений аналогично БТБ. Астур, СП и СК созданы на основе кристаллов эндотоксина аспорогенного штамма *Bt subsp. kurstaki*. В Госкаталоге 1997 г. рекомендован против чешуекрылых насекомых на капусте, плодовых, ягодных и лекарственных культурах.

Препараты на основе генно-инженерных (трансгенных, рекомбинантных) штаммов бактерий. Эти препараты еще не вошли в Госкаталог, однако попытки их создания предпринимаются в последние годы и в нашей стране, 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 CryIAв, 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 больших 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 годы 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) грамтрицательные палочки с закругленными краями, неспорообразующие.

Бактерии являются факультативными аэробами, с оптимальной температурой роста 37 °С. 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 бактороденцида 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 г; на 100 м² площади построек — 5...10 г для мышей и полевок, 20...50 г для крыс.

Для борьбы с полевками,довой и лесной мышами, черной и серой крысами раскладывают приманки, содержащие 20 % препарата. Приманку готовят из доброкачественного зерна пшеницы. Для борьбы с водяной крысой используют приманки из мелко нарезанного картофеля, на 100 г которого берут 36 г взвеси препарата.

Бактороденцид зерновой. Действующее начало то же, титр — 1 млрд спор 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. Нор-

мы 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 грызуну достаточно съесть 1...2 зерна.

Как зерновую, так и аминокостную форму бактороденцида можно использовать в любое время года (до температуры –25 °С). 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 могут вызвать 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 следует уделять 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 последних лет 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 непатогенны для человека и домашних животных, но и избирательно патогенны для грызунов. Такая избирательность позволяет использовать 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. Они действуют на вредителей контактно, поэтому могут поражать сосущих вредителей и вредных насекомых в непитающихся фазах. Грибные препараты используют против насекомых, клещей и фитопатогенных нематод.

Ассортимент энтомопатогенных грибных препаратов в нашей стране ограничен. В Госкаталог были включены вертициллин и боверин, а также нематофагин, предназначенный для борьбы с нематодами. Производятся опытные партии препаратов: микоафидин, энтомофторин, пириформин, метаризин, однако промышленное производство их пока не налажено. За рубежом также выпускают ряд энтомопатогенных препаратов на основе энтомофторовых грибов и грибов-дейтеромицетов.

Боверин. Выпускается ТОО НВЦ «Биодрон» в двух препаративных формах.

Боверин, Ж*. Жидкая препаративная форма на основе бласто-спор *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%-ным рабочим раствором с интервалом 10...15 дней. Расход препарата 10...30 л/га при расходе рабочей жидкости от 1000 до 3000 л/га в зависимости от возраста растений.

Боверин, СХП, Г*. Сухой гранулированный порошок, титр 2 млрд бластоспор *B. bassiana* (Bals.) Vuil. 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 20...25 °С и относительная влажность воздуха более 85 %. Препарат нетоксичен для теплокровных.

Вертициллин. Выпускается ТОО НВЦ «Биодрон» в двух препаративных формах на основе бластоспор гриба *Verticillium lecanii* [*Lecanicillium muscarium* (Zare et W. Gams)].

Вертициллин, Ж. Титр не менее 2 млрд бластоспор в 1 мл.

Вертициллин, СХП, Г. Сухой порошок, гранулированный, титр не менее 2 млрд спор в 1 г.

Препараты рекомендованы для борьбы с тепличной белокрылкой 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 вертициллина — температура 24...28 °С 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 рекомендуют до применения замачивать на 12...24 ч для активации спор. Препарат безопасен для теплокровных.

L. lecanii (Zimm) Zare et W. Gams представляет также интерес в качестве биологического средства борьбы с тлями и трипсами. В Великобритании против этих вредителей на основе бластоспор гриба производят препараты **верталек** и **триптал**, а против белокрылок — **микотал**.

Нематофагин БЛ, ВСХ, Г*. Мицелий и споры гриба *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. Титр препарата 2...3 млн спор в 1 г. Рекомендован для борьбы с галловыми нематодами в условиях защищенного грунта. 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 одно растение.

При выращивании шампиньонов против вредоносных нематод, микогельминтов нематофагин вносят в почву в дозе 250...300 г/м² под мицелий гриба. Срок хранения препарата в сухом помещении при температуре не выше 15 °С — 1 год.

Микоафинин. Препарат на основе покоящихся спор, мицелия и токсинов гриба *Conidiobolus obscurus* Rem. et Kell, разработан в ВИЗР. Порошок желтого или бежевого цвета. Титр — $3 \cdot 10^7$ спор в 1 г. Препарат эпизоотийного действия, применяется против тлей. Срок хранения 1 год.

Пириформин. Биопрепарат на основе гриба *Conidiobolus thomboides* Drechler. Разработан в СибНИИЗХиме СО РАСХН в жидкой и сухой формах. Основное действующее начало — конидии и покоящиеся споры гриба.

Препарат эффективен против сосущих вредителей закрытого грунта — тепличной белокрылки и различных видов тлей.

Метаризин. Препарат на основе гриба *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. Разработан в Белоруссии. Действующим началом биопрепарата являются конидии гриба и экзогенные токсины, продуцируемые им при заражении хозяина. Титр препарата 50...70 млрд конидий в 1 г. При внесении в почву эффективен против имаго и личинок шелкоунов.

5.3. ПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ ВИРУСОВ И ДРУГИХ АГЕНТОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ НАСЕКОМЫХ

5.3.1. ВИРУСНЫЕ ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ ПРЕПАРАТЫ

В нашей стране производят вирусные препараты (вирины) на основе бакуловирусов. Высокая специфичность этой группы энтомопатогенных вирусов обуславливает их действие преимуще-

ственно 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. Используют для борьбы с гусеницами непарного шелкопряда в жидкой препаративной форме, представляющей собой светло-коричневую концентрированную суспензию вирусных включений в 50%-ном глицерине. Титр препарата не менее 4 млрд полиэдров на 1 мл. Срок хранения при температуре от 0 до 15 °С — 1 год, при температуре выше 26 °С — 2 нед.

Рекомендован для обработки деревьев в садах и лесополосах по очагам размножения непарного шелкопряда при численности 0,5...2 кладки на дерево. Норма расхода 0,2 л/га.

Вирин-ЭКС. Создан Е. В. Орловской на основе экспериментального штамма вируса ядерного полиэдроза против капустной совки во ВНИИбакпрепарат. Разработан 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 °С — 1 год, при температуре выше 26 °С — 2 нед.

Рекомендован для опрыскивания посадок капусты и других овощных культур против гусениц капустной совки 1...2-го возрастов. Норма расхода — 0,1...0,15 л (кг)/га.

Вирин-ГЯП. Используют для борьбы с гусеницами яблонной плодовой гусеницы. Разработан на основе вируса гранулеза яблонной плодовой гусеницы в жидкой препаративной форме Белорусским НИИ защиты растений совместно с ВИЗР. 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. Норма расхода — 0,3 л/га.

Вирин-КШ. Препарат на основе вируса ядерного полиэдроса кольчатого шелкопряда. Разработан в жидкой форме совместно БелНИИЗР и Латвийской СХА. Титр препарата не менее 1 млрд полиэдров в 1 мл. Срок хранения при температуре 15 °С — 1 год, при 5 °С — 3...4 года.

Рекомендован для опрыскивания плодовых культур и лесополос против гусениц кольчатого шелкопряда 1...3-го возрастов. Норма расхода 0,2 л/га, совместно с ОП-7.

Вирин-ОС. Препарат на основе вируса гранулеза озимой совки. Разработан в виде сухого порошка НИИ микробиологии АН Узбекистана и ВНИИБМЗР. Титр препарата 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. Норма расхода 0,3 л/га, с добавлением ОП-7.

5.3.2. БИОПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ МИКРОСПОРИДИЙ

Вирин-ХС. Разработан в ВИЗР на основе вируса ядерного полиэдроа хлопковой совки. Титр не менее 7 млрд полиэдров в 1 мл. Рекомендован для опрыскивания хлопчатника против каждого поколения гусениц хлопковой совки 1...2-го возрастов. Проводят 1...2 опрыскивания с интервалом 5...7 дней. Норма расхода 0,3 кг/га, с добавлением ОП-7.

Вирин-ГСШ, Ж*. Разработан в Институте систематики и экологии животных (ИСиЭЖ СО РАН) на основе вируса гранулеза сибирского шелкопряда. Титр не менее 50 млрд гранул в 1 мл. Рекомендован для обработки лесных массивов против гусениц сибирского шелкопряда 1...3-го возрастов. Норма расхода 0,1 л/га.

Вирин-ПШМ, Ж*. Разработан в ИСиЭЖ СО РАН на основе вируса ядерного полиэдроа шелкопряда монашенки, выпускается в жидком виде. Титр 1 млрд полиэдров в 1 мл. Рекомендован для авиационных обработок лесных массивов против гусениц шелкопряда монашенки 1...2-го возрастов. Норма расхода 0,5 л/га.

Вирин-Диприон, Ж*. Создан на основе вируса полиэдроа рыжего соснового пилильщика в ИСиЭЖ СО РАН. Выпускается 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. Норма расхода 0,01...0,04 л/га.

Вирин-ГЛМ. Разработан сотрудниками СО РАСХН на основе вируса гранулеза лугового мотылька. Были предложены две препаративные формы: жидкая с глицерином и сухая на основе цеолита. Препарат эффективен против гусениц лугового мотылька 1...3-го возрастов. Норма расхода 100 г (мл)/га.

Вирин-АББ. Препарат создан на основе вирусов полиэдроа 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 устранить. 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). В настоящее время отечественные вирусные инсектициды используют против разных видов чешуекрылых вредителей и рыжего соснового пилильщика в основном для защиты леса.

Несмотря на то что микроспоридии часто встречаются в природе в качестве возбудителей заболеваний насекомых и других членистоногих, производство биопрепаратов на их основе в настоящее время практически не развито, поскольку оно очень трудоемко и дорогостояще. Это в основном объясняется тем, что микроспоридии могут развиваться только в живых организмах.

Примером служит препарат против совок (озимой, капустной, хлопковой), разработанный в ВИЗР на основе микроспоридий *Vairimorpha antheraea*. Он имеет жидкую препаративную форму, содержит 10 млрд спор в 1 мл. Носитель — глицерин, разбавленный водой. Накопление проводят 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 °С — 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 применять против личинок последней генерации, чтобы снизить зимующий запас и ослабить популяцию вредителя.

Перспективно использование микроспоридий в борьбе с саранчовыми. 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 широкий круг хозяев в семействе саранчовых. Симптомы при поражении саранчовых *N. locustae* Canning — 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 выноса 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* Canning 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* Canning — **нолок**. При обработке пастбищ этим препаратом наблюдается долгосрочное воздействие микроспоридий на численность прямокрылых.

5.3.3. ПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ НЕМАТОД

В ВИЗР разработан препарат **немабакт**, ВС* на основе нематод-бактериального комплекса *Steinernema* (= *Neoaplectana*) *carpocapsae* Weis, 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. Перед употреблением губку опускают в воду и несколько раз отжимают, в результате чего нематоды попадают в воду. Полученной суспензией обрабатывают почву или растения. Препарат рекомендован для борьбы с долгоносиками на декоративных культурах, смородинной стеклянницей и капустными мухами.

Против капустных мух немабакт вносят 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. В борьбе со смородинной стеклянницей проводят обеззараживание черенков перед высадкой в грунт путем погружения их на 1 ч в водную суспензию нематод (2...3 тыс. нематод на 1 мл воды) или помещения черенков на четыре дня во влажный песок с нематодами (200...300 нематод на 1 см³).

Нематод этого вида можно использовать и против других вредителей. Так, против подгрызающих совков проводят опрыскивание почвы в местах скопления вредителя в дозе 10⁵ нематод на 1 м². Против шелкунов осуществляют опрыскивание жуков в приманках и создание длительных очагов инфекции (доза — 10⁶ нематод на одну приманку массой 1 кг). Против яблонной плодоярки (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 важный фактор, определяющий эффективность препаратов на основе нематод, — 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* Weis против личинок колорадского жука антидесикантов-наполнителей — метоцела (1 %), норбака (0,1 %) и налкотрола (0,06 %) — задерживало высыхание суспензии и увеличивало продолжительность существования нематод на поверхности листьев.

Сотрудники Грузинского НИИ защиты растений в борьбе с гусеницами зимней пяденицы и зеленой листовертки добавляли к водной суспензии нематод глицерин (2 %). В результате было отмечено повышение эффективности заражения вредителей до 80...86 %.

Проведены испытания нового препарата на основе *S. feltiae* Filirjev. — **энтонема-Ф**, ВС* (5 млн нематод в 1 г поролоновой губки) (ВИЗР). Препарат эффективен против проволочника, капустных и грибных мух, долгоносиков, западного цветочного трипса, смородинной стеклянницы, облепиховой мухи, колорадского жука.

5.4. ПРАВИЛА ПРИМЕНЕНИЯ И ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРЕПАРАТОВ

Биологический препарат для защиты растений (*бионестицид*) — это биологическое средство борьбы (контроля) с вредными организмами, 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 селекционируют 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 в большей степени 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...20 дней (длительный инкубационный период). Рекомендуют применять препараты против гусениц младших (1...2-го) возрастов. Важный момент — сроки и кратность проведения обработок. При невысокой численности вредителя и оптимальной температуре (выше 21 °С) достаточно провести однократную обработку растений. При высокой численности вредителя, растянутом периоде отрождения гусениц и температуре ниже 21 °С (18...20 °С) необходима двукратная обработка с интервалом 5...7 дней (понижение температуры удлиняет инкубационный период). Эпизоотологический эффект в популяциях вредителей иногда проявляется после однократного применения вирусных препаратов. Кроме того, наблюдается долговременное регулирование численности вредителя, которое наблюдают и в последующих поколениях насекомых. Вирусным препаратам свойственны эффекты последствия — снижение плодовитости самок и 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 гл. 4).

Активный путь подавления численности популяции вредных видов — внесение биопрепаратов в агробиоценоз. Его осуществляют 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. гл. 1).

Рассмотрим эти два способа на примере препаратов, действующим началом которых служат энтомопатогенные микроорганизмы.

Первый способ относится к эпизоотийному направлению. На важную роль этого 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 численностью энтомопатогенных микроорганизмов и вредных насекомых в биоценозе, а также 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 годы прошлого века в каждом очаге соснового шелкопряда на 15...20 деревьях размещали по 3000 яиц фитофага, обработанных суспензией вируса гранулеза соснового 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 примеры 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 вносили энтомопатогена.

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 сниже-

ние 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 пойдет 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 °С эффективность биопрепаратов резко снижается. Оптимальная температура применения биопрепаратов 24...28 °С. При этой температуре нормы расхода препаратов — минимальные из указанного в Госкаталоге интервала. Как правило, использование биопрепаратов наиболее эффективно 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 прямых солнечных лучах. Рецептуру препаративной формы следует модифицировать в соответствии с экологическими условиями произрастания защищаемой культуры. Так, в условиях сильного ультрафиолетового облучения (УФО) обязательно внесение протекторов от УФО, при частых осадках — прилипателя 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 соединений — соли двухвалентного железа ($FeCl_2$ или $FeSO_4$). При использовании против капустной совки или непарного шелкопряда наряду с вирусными препаратами небольшого количества $FeSO_4$ их эффективность 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, включающих инфекционные агенты различной природы, что позволяет повысить эффективность биопрепаратов и расширить спектр их действия.

6. ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ



В биоценоотическом 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 будет способствовать снижению числа химических обработок, как правило, неблагоприятно воздействующих на полезную микрофлору. Рассмотрим основные группы агентов биологической защиты растений от болезней.

6.1. МИКРООРГАНИЗМЫ — АНТАГОНИСТЫ ФИТОПАТОГЕНОВ

6.1.1. ГРИБЫ

Важную роль в подавлении развития болезней растений играют грибы-антагонисты. Причем по сравнению со всеми другими группами микроорганизмов грибы обладают наиболее широким спектром антагонистических свойств — гиперпаразитизмом, конкуренцией за питательный субстрат, кроме того, они продуцируют антибиотики и другие вещества, угнетающие жизнедеятельность фитопатогенов. Большинство грибов, способных подавлять развитие возбудителей болезней растений, относится к несовершенным грибам.

Грибы рода *Trichoderma* (отдел *Deuteromycota*, пор. *Hyphomycetes*). Антагонистические свойства грибов этого рода хорошо изучены. Его представители могут подавлять развитие других микроорганизмов, в том числе фитопатогенов, и путем прямого паразитирования, но превалирует антагонизм. Они продуцируют целый ряд антибиотиков (виридин, глиотоксин и др.). Виды триходермы подавляют развитие преимущественно почвенных фитопатогенов — грибов из родов *Fusarium*, *Pythium*, *Phoma*, *Phytophthora*, *Alternaria*, *Botrytis* и других возбудителей болезней растений.

В процессе взаимодействия паразитических штаммов грибов рода *Trichoderma* и гриба-хозяина выделяют три фазы (Lorito, Woo, 1998).

1. Первоначальное взаимодействие и узнавание хозяина. Штаммы *Trichoderma* обладают хорошо выраженным хемотаксисом, т. е. они растут по направлению к гифам гриба-хозяина, реагируя на метаболиты, выделяемые из их клеток под действием экзоферментов триходермы, способных к разрушению клеточной стенки.

2. Физическое и молекулярное взаимодействие с хозяином. В этот период штаммы триходермы выделяют комплекс антигрибных веществ, ферментов, антибиотиков. Затем паразит оплетает гифы гриба-хозяина, формирует структуры, сходные с аппрессориями, и перфорирует клеточную стенку (Chet, 1997). Причем одни штаммы способны атаковать хозяина антибиотиками и ферментами до физического контакта, а затем сапротрофно колонизировать мертвые клетки, другим для активизации ферментов, разрушающих клеточные стенки, необходим физический контакт гиф с мицелием хозяина

3. Полная колонизация хозяина. Микопаразитические штаммы *Trichoderma* проникают в мицелий хозяина и активно растут внутри клеток, приводя их к гибели. Ферменты паразита (хитиназы, целлюлазы, глюканазы) размягчают клеточную стенку хозяина, способствуя проникновению через нее гиф и антибиотиков.

В биологической защите растений используют разные виды триходермы.

Trichoderma viride (lignorum) (Fr.) Pers. Грибница хорошо развита, сначала белого, затем зеленого цвета, с желтыми участками. Конидиеносцы разветвленные, септированные. Фиалиды размером 8...14 × 2,4...3 мкм, внизу расширенные. Споры овальные, мелкошиповатые, длиной 3,5...4,5 мкм. Хламидоспоры длиной до 14 мкм (рис. 24, а).

Trichoderma harzianum Rif. На сусло-агаре колонии быстрорастущие, зональные, опушенные хлопьевидным воздушным мицелием. Обратная сторона неокрашенная. Хламидоспоры шаровидные, бесцветные, интеркалярные, диаметром 6...12 мкм. Фиалиды ампуловидные, размером 5...7 × 3...3,5 мкм. Споры гладкие, зеленые, размером 2,8...3,2 × 2,8...5 мкм. На среде Чапека колонии зональные, светло-зеленые, затем буровато-зеленые.

Trichoderma koningii Oud. Колонии мощные, темно-зеленые. Хламидоспоры интеркалярные и терминальные, шаровидные или эллиптические, длиной до 12 мкм. Конидиеносцы до 4 мкм в сечении, с зонами компактного и рассеянного ветвления. Фиалиды ампуловидные, размером 7,5...12 × 2,5...3,5 мкм. Споры эллиптические, размером 3...4,8 × 1,9...2,8 мкм, в массе желто-зеленые (рис. 24, б).

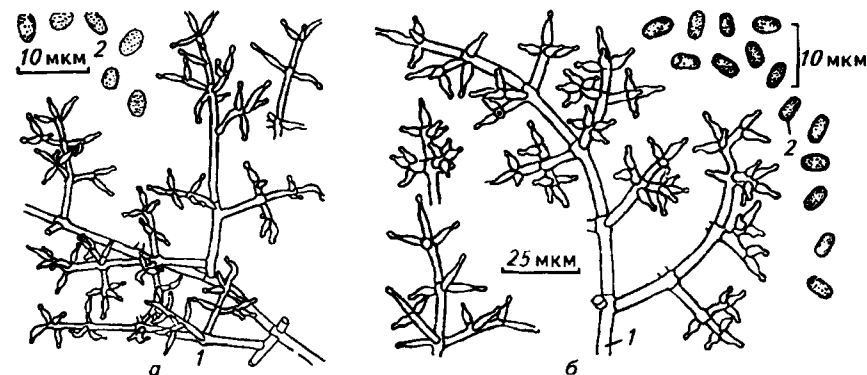


Рис. 24. Конидиеносцы (1) и конидии (2) грибов рода *Trichoderma*:

а — *T. viride (lignorum)*; б — *T. koningii*

Грибы рода *Trichoderma* улучшают структуру и плодородие почвы. Штаммы этих грибов гетерогенны по устойчивости к низким температурам. Во многих странах отобраны холодостойкие антагонистические штаммы, которые используют для защиты овощей и плодов от гнилей при температуре хранения 2...4 °С. Для видов триходермы благоприятны почвы с кислой реакцией, оптимальное значение pH 4...6.

Благодаря высокой пластичности грибы рода *Trichoderma* широко распространены в почвах на различных континентах. Отдельные штаммы триходермы колонизируют поверхности корней и листьев. Некоторые из них вызывают системную индуцированную устойчивость, а также стимулируют рост растений.

Использование антагонистических штаммов этих грибов направлено в основном на подавление грибов-фитопатогенов, которые в своем развитии связаны с почвой (т. е. возбудителей корневых гнилей и болезней увядания). Есть данные об успешном использовании триходермы против *аэрогенной инфекции*, например, на основе мицелия *T. harzianum* Rif готовят пасту для обмазывания стеблей огурца, пораженных аскохитозом.

В последние годы круг грибных антагонистов, используемых в защите растений, значительно расширился. Показана высокая эффективность использования гриба *Gliocladium virens* Miller et al., а также грибов рода *Chaetomium* против корневых гнилей. Против белой гнили подсолнечника применяют *Penicillium vermiculatum* Dangeard.

Gliocladium virens Miller et al. (отдел Deuteromycota). Перспективный гриб-антагонист. Обладает комплексным действием: является антагонистом возбудителей болезней растений, а также улучшает питание растений, стимулирует их рост. На основе этого

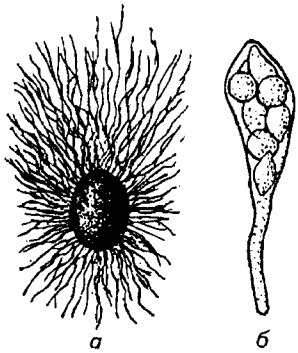


Рис. 25. *Chaetomium globosum* (по Курсанову Л. И. и др., 1954):

а — плодовое тело; б — сумка со спорами

гриба в ИБЗР АН Молдавии создан опытный образец биопрепарата глиокладина.

Грибы рода *Chaetomium*. Грибы этого рода — строгие сапрофиты, разлагающие целлюлозу. Некоторые из них обладают как фунгицидной, так и ростактивирующей активностью в отношении многих растений, что обусловлено выделением антибиотиков и других метаболитов, улучшающих гумусный слой почвы и повышающих ее плодородие.

***Chaetomium cochlioides* Kunz, Ch. globosum Kunz и др.** (отдел Ascomycota, пор. Sphaeriales). Образуют крупные шарообразные или яйцевидные перитеции на рыхлом мицелиальном сером или буром сплетении гиф. Оболочка перитеция перепончатая, непрозрачная, на вершине

выводное отверстие. Отличительный признак рода — наличие на перитециях пучков прямых или изогнутых, простых или разветвленных придатков, устройство которых характерно для каждого вида, например, у *Ch. globosum* Kunz перитеции с волнистыми неразветвленными волосками (рис. 25). Сумки булавовидные или цилиндрические. Споры одноклеточные, эллиптические или лимбовидные, зрелые — всегда темноокрашенные.

6.1.2. БАКТЕРИИ

Использование бактериальных антагонистов основано главным образом на механизме антибиоза, регулирующем взаимоотношения полезных и вредных (с точки зрения производителя сельскохозяйственной продукции) микроорганизмов. Как указывает М. С. Соколов (1990), антибиоз играет наиболее важную роль в зоне ризопланы (зона ризосферы, окружающая корни и корневые волоски растений в пределах до 100 мкм). Использование регуляторных механизмов направлено не на полное уничтожение популяции фитопатогена, а на существенное ограничение ее развития и снижение вредности. Источником получения штаммов бактерий-антагонистов служат супрессивные почвы, в которых фитопатогены либо угнетены, либо элиминированы. В настоящее время бактериальные препараты против болезней растений в основном производятся на основе бактерий двух родов — *Pseudomonas* и *Bacillus*.

Бактерии рода *Pseudomonas*. В одной из предыдущих глав псевдомонады были описаны как потенциальные возбудители болез-

ней насекомых. Однако наиболее распространены сапротрофные псевдомонады, заселяющие ризосферу как естественные регуляторы фитопатогенных микроорганизмов. К ним относятся *Pseudomonas fluorescens* Mig., *P. putida* (Trevisan) Mig., *P. aureofaciens* Kluyver и другие виды.

Благодаря наличию в ризоплане растений *P. fluorescens* Mig. 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 и стимулируют рост растений.

Среди антибиотиков, продуцируемых псевдомонадами, обнаружены феназин-1-карбоновая кислота, производные флороглюцина (пирролнитрин и др.). В настоящее время гены или кластеры генов, ответственных за синтез антибиотиков у псевдомонад, клонированы, 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. Это в значительной мере обеспечивает способность к синтезу разнообразных антибиотиков. Следует отметить, что пирролнитрин, выделенный из *P. pyrrocinia*, в 1964 г. использовался в защите растений. К сожалению, это вещество оказалось нефотостабильным. Однако его искусственно синтезированные фотостабильные аналоги — фенприклонил (препарат группы БЕРЕТ) и флудиоксонил (препарат группы МАКСИМ) широко используются в качестве фунгицидов.

Важную роль в ограничении численности фитопатогенных микроорганизмов играют синтезируемые псевдомонадами *сидерофоры* — соединения, осуществляющие транспорт железа. Их отличительная способность — образование стабильных комплексов с трехвалентным железом. Связывая ионы трехвалентного железа в почве, сидерофоры лишают многие виды фитопатогенных грибов необходимого элемента питания, что приводит к остановке развития последних. К сидерофорам относится псевдобактин (пиовердин), полученный из разных видов *Pseudomonas*, желто-зеленый пигмент с м. м. около 1500 Да.

Показано, что псевдобактин ингибирует рост *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora megasperme* и других грибов, а также некоторых бактерий, например *Erwinia carotovora*. Псевдомонады продуцируют сидерофоры лишь в условиях дефицита железа, поэтому использование штаммов с высокой сидерофорной активностью не всегда оказывает защитное действие.

Установлено, что подавление прорастания хламидоспор *Fusarium oxysporum* сидерофорами происходит при концентрации железа в почве 10^{-22} ... 10^{-27} М. Препараты на основе сидерофоров

(псевдобактерин, агробактерин и др.) не только снижают численность популяции патогенов, но и стимулируют рост растений (Соколов и др., 1994).

На возможность использования бактерий рода *Pseudomonas* для подавления возбудителей болезней растений обратили внимание еще в 1939 г. Е. Ф. Березова и А. Н. Наумова. Выделенные ими штаммы *P. fluorescens* Mig. лизировали мицелий фитопатогенных грибов. В 60-е годы 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 в опытах с *Alternaria solani*, *F. solani*, *Rh. solani* и другими фитопатогенами. А. А. Пантелеев предложил предпосевное замачивание корней рассады томатов в культуральной жидкости *P. mycophaga* для повышения устойчивости к фузариозному увяданию.

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, иногда 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 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). Эти данные свидетельствуют о перспективности создания биопрепаратов на основе флуоресцирующих псевдомонад.

Бактерии рода *Bacillus*. Из аэробных спорообразующих бактерий наибольшее значение как биологический агент подавления численности фитопатогенов имеет *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn. В последние годы получены данные о возможности использования в защите растений от болезней также *Bacillus mycoides* Fl. и *Bacillus cereus* Frankl.

Например, установлено, что бактерия *Bt* подавляет рост и вызывает лизис мицелия у *Pythium ultimum* и *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* (Amer et al., 1997). Эти данные представляют большой интерес в связи с перспективой использования бактериальных агентов для одновременного подавления насекомых и фитопатогенов.

***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* (Ehrenberg) Cohn. образует на питательной среде 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 °С, большая часть бацилл образует споры. Чем выше pH (щелочные почвы), тем больше процент спор *B. subtilis*. Бациллы хорошо развиваются в ризосфере ячменя, кукурузы, риса (Смирнов, Киприанова, 1990). Они обнаружены также в морской воде и в составе эпифитной микрофлоры.

Бактерии *B. subtilis* — наиболее продуктивные представители рода *Bacillus* по синтезу антибиотиков (более 70). Некоторые из этих антибиотиков подавляют рост фитопатогенных микроорганизмов. Например, сотрудниками ГНЦ прикладной микробиологии изучены антибиотики *B. subtilis* штамма ИПМ 215 (основы препарата бактофит). Методом тонкослойной хроматографии на пластинках «Силуфол» с последующей оценкой на тест-культуре *Verticillium dahliae* было установлено, что антигрибным действием обладает вещество с R_f = 0,55. Минимальная концентрация, подавляющая рост возбудителя вилта, составляет 10 мкг/мл. По данным спектроскопии ядерного магнитного резонанса, это вещество относится к антибиотикам аминогликозидного ряда.

Рядом авторов выделены разные штаммы культуры этой бактерии, подавляющие фитопатогенные микроорганизмы. Так, в ВИЗР выявлен штамм *B. subtilis* — 10-ВИЗР, активно ингибирующий прорастание и развитие мицелия фузариевых грибов, что обусловлено синтезом как биологически активных веществ, так и других факторов конкуренции. Другой штамм *B. subtilis* — М-22-ВИЗР эффективен для защиты томатов от возбудителей бактериозов (Павлюшин, 1998).

В. А. Амбросов с соавторами (1997) получили путем селекции штамм *B. subtilis* В-40, проявляющий антагонистическое действие по отношению к грибам *Verticillium dahliae*, *Fusarium graminearum*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora infestans* и др.

Другие бактерии. В последние годы отечественными и зарубежными учеными были получены данные об антагонистической активности ряда других бактерий по отношению к возбудителям болезней растений. Так, было показано, что бактерия *Serratia marcescens* Vizio, известная ранее как возбудитель 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 Voemare (из

S. feltiae) полностью ингибировали рост и развитие таких фитопатогенов, как *Botrytis cinerea*, *Pythium coloratum*, *P. ultimum* и др. (Chen, Dunphy, 1994).

6.2. ГИПЕРПАРАЗИТЫ ФИТОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

В настоящее время известно около 40 видов специализированных гиперпаразитов фитопатогенных грибов. В практике защиты растений используют лишь несколько видов (не считая грибов рода *Trichoderma*, обладающих комплексным действием): *Ampelomyces quisqualis* Ces., *Coniothyrium minitans* Campb. 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. Он заражает структуры хозяина путем прорастания конидий, образования ростковых трубок, которые разрушают клеточную оболочку и проникают в клетку. Пораженная клетка раздувается. Через 3...5 дней в ней закладываются пикниды гиперпаразита, которые постепенно темнеют, придавая мицелию мучнистой росы серый цвет (рис. 26). На поверхности мицелия также образуются пикниды, в которых формируются одноклеточные, бесцветные, одноядерные пикноспоры. 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.

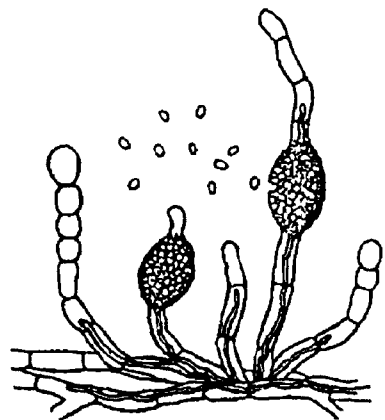


Рис. 26. Мицелий и пикниды *Ampelomyces quisqualis* в гифах гриба *Erysiphe* sp. (по Шмыгля В. А., Петриченко С. А., 1993)

Coniothyrium minitans Campb. Относится к сферопсидальным грибам, но в отличие от *Ampelomyces* обычно встречается в почвенной среде, на растительных остатках, склероциях и микро-склероциях различных грибов (*Sclerotinia*, *Claviceps*, *Botrytis*, *Sclerotium* и др.). Этот гриб разрушает зимующие склероции, существенно снижая запас инфекции фитопатогенов в почве и на ее поверхности.

Darlucal filum Cast. Относится к сферопсидальным грибам и пара-

зитирует на ржавчинных грибах. На пустулах ржавчины гиперпаразит формирует белый мицелий с мелкими темными пикнидами. Поражает фитопатогена в эцио-, телио- и урединостадиях (преимущественно в последней). Для развития этого гриба благоприятна высокая относительная влажность воздуха.

Trichothecium roseum Link. (отдел Deuteromycota, подкласс Zygomycetales). 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.

6.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕПАТОГЕННЫХ И СЛАБОПАТОГЕННЫХ ВИДОВ И ШТАММОВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

6.3.1. ВАКЦИНАЦИЯ

Суть вакцинации заключается в том, что предварительная обработка растений авирулентными или слабовирулентными штаммами вируса вызывает повышение устойчивости к вирулентным штаммам. При такой инокуляции развивается латентная (бессимптомная) инфекция, иногда проявляются едва заметные симптомы заболевания.

Вакцинация растений принципиально не отличается от вакцинации человека и животных. В обоих случаях организм приобретает защитные свойства, т. е. иммунитет к инфекции. Однако механизмы иммунитета у животных и растений различны. У первых в крови вырабатываются защитные антитела, подавляющие возбудителя болезни, у вторых эффект вакцинации основан на интерференции вирусов: размножение первоначально введенного вируса служит препятствием для размножения патогенного штамма, проникшего в растение позже.

У вирусов интерференция наблюдается как между видами, так и между разными штаммами одного вируса. Ослабленные штаммы патогенов могут быть выделены из природных источников или получены путем экспериментального мутагенеза.

Механизм интерференции штаммов вирусов, лежащий в основе вакцинации, до сих пор до конца не выяснен, но возможность практически полной защиты вакцинированных растений, например томатов, от наиболее вредоносных заболеваний — деформирующей мозаики и некротических поражений листьев и плодов — в

6.3.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АВИРУЛЕНТНЫХ ШТАММОВ ГРИБОВ

настоящее время не вызывает сомнений. Так, урожай с вакцинированных растений томата обычно на 20...30 % выше, чем с невакцинированных, пораженных вирусной болезнью. Успеха удалось достичь при вакцинации не только томатов, но и картофеля. Для вакцинации необходимо использовать безвирусные клубни. В фазе двух настоящих листьев проводят вакцинацию слабовирулентным штаммом вируса *X* картофеля. На 4-й год после заражения слабовирулентным штаммом урожайность вакцинированного картофеля была на 40 % выше, чем у пораженного патогенным штаммом (Романова, Рейфман, 1978).

Этапы технологии вакцинации:

- *накопление «вакцинного» штамма вируса на восприимчивых растениях.* Так, для накопления вакцинного штамма ВТМ используют турецкий табак, некоторые сорта томата. Растения инокулируют вакцинным штаммом в возрасте 4...6 настоящих листьев и выращивают в течение 30...35 дней в условиях строгой изоляции от случайных источников инфекции;

- *получение вакцины.* Листья растений-накопителей срезают и используют для приготовления препарата. Вакцинные препараты могут быть представлены тремя формами: сухая вакцина в виде засушенных листьев растений-накопителей; сырые листья растений-накопителей; очищенные препараты самого вируса. Эффективность этих форм приблизительно одинакова;

- *вакцинирование.* Проводят однократное опрыскивание рассады томатов в фазе семядольных листьев или появления 1-го настоящего листа. Вакцинируемые растения должны быть свободны от вирулентных штаммов ВТМ. Опрыскивание проводят с помощью различных распылителей (лучше под давлением $3 \cdot 10^5 \dots 5 \cdot 10^5$ Па) с расстояния 10...15 см. Как правило, рабочие растворы вакцины из сухих листьев готовят из расчета 1 г листьев на 1 л воды; сок из сырых листьев разбавляют из расчета 2 мл сока на 1 л воды. Ампулы с очищенным препаратом разводят водой в зависимости от концентрации вируса в препарате согласно сопроводительной инструкции.

Большое значение для успешной вакцинации имеет не форма вакцинного препарата, а его концентрация, поэтому следует строго соблюдать рекомендации по применению препарата. Инокулированные растения необходимо после инфицирования в течение 2...3 сут держать в тени при температуре 18...25 °С.

Ограничения метода вакцинации связаны с опасностью нежелательных мутаций вакцинного штамма, сложностью эффективной инокуляции авирулентной формой патогена, возможностью некоторого снижения продуктивности растений в результате вакцинации, а также с рядом технологических трудностей.

В 70-е годы XX в. во Франции на некоторых полях было отмечено явление супрессивности почвы по отношению к возбудителю фузариозного увядания огурца. Другими словами, при наличии патогена в почве и условий, благоприятствующих заболеванию, развитие болезни практически отсутствовало. В опытных условиях было установлено, что это свойство почв утрачивалось при пропаривании и могло быть передано в кондуктивные (т. е. поддерживающие заболевание) почвы путем внесения в них супрессивной почвы примерно 10 % объема. Детальными исследованиями было доказано, что в этом случае супрессивность была обусловлена наличием в почве непатогенных штаммов *F. oxysporum*.

Биопрепараты Fusaclean и Biophox С, созданные на основе этих штаммов во Франции и Италии, защищают широкий круг растений от фузариозного увядания. Эти штаммы не проявляют антагонистическую активность *in vitro*, а индуцируют в растениях системную неспецифическую устойчивость. Работа с подобными штаммами ведется и в России, но созданные биопрепараты пока не зарегистрированы.

Агентами биологической защиты растений от болезней служат также продукты жизнедеятельности микроорганизмов, растений и животных, которые будут рассмотрены в следующих главах.

7. БИОПРЕПАРАТЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

Микробиологической промышленностью нашей страны освоено производство некоторых бактериальных препаратов, предназначенных для подавления фитопатогенов. Большинство грибных и бактериальных биопрепаратов нарабатывают в биологических лабораториях при станциях защиты растений или тепличных комбинатах, а также на фирмах и биофабриках, специализирующихся на получении микробной продукции.

Основой биопрепаратов против болезней растений служат микробы-антагонисты, гиперпаразиты и аллелопатики.

7.1. БИОПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ АНТАГОНИСТОВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

7.1.1. БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПРЕПАРАТЫ

Бактофит, СП*. Препарат на основе *Bacillus subtilis*, штамм ИПМ 215, и продуцируемого им антибиотика. Биологическая активность (БА) 10 000 ЕА/г. Разработан в ГНЦ ВНИИ прикладной микробиологии. Первоначальное название препарата бацифит. Он предназначен для защиты огурца в защищенном грунте от мучнистой росы путем опрыскивания и от корневых гнилей путем обработки семян и полива при высадке рассады; яблони — от мучнистой росы путем опрыскивания; гвоздики — от фузариоза; розы — от мучнистой росы; женьшеня — от корневых гнилей; мяты перечной — от мучнистой росы и т. д. Наибольший эффект получают при использовании препарата для обработки сначала семян, а затем растений во время вегетации опрыскиванием. Например, в Краснодарском крае при обработке препаратом 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 снизилась в три раза, а урожайность повысилась на 10 %. В Ставропольском крае путем совместной обработки семян озимой пшеницы бактофитом и триходермином удалось достичь более высокой эффективности первого препара-

та против корневых гнилей. Кроме того, была выявлена эффективность бактофита против септориоза, которая составила 55...68 %.

Фитоспорин-М, П*. Препарат на основе *Bacillus subtilis*, штамм 26 Д. Титр не менее 2 млрд клеток и спор в 1 г. Разработан в НПО «Башкирия», НПО «Иммунопрепарат» и БП «Биофаг» (ООО НВП «Башинком»). Рекомендован для обработки семян озимой и яровой пшеницы против корневых гнилей (0,4...0,5 кг/т) и опрыскивания посевов в фазе кущения от снежной плесени, мучнистой росы и от бурой ржавчины (2...3 кг/га), а также для предпосадочной обработки клубней картофеля (0,4...0,5 кг/т) и опрыскивания растений в период вегетации от фитофтороза и альтернариоза (2...3 кг/га).

В стадии испытаний находятся новые препараты на основе *B. subtilis*: **алирин Б** и **гамаир**, разработанные в ВИЗР.

Планриз, Ж* (ризоплан). Препарат на основе *Pseudomonas fluorescens*, штамм AP-33, разработан в НИИ генетики и цитологии АН Белоруссии. Ранее препарат входил в Госкаталог под названием ризоплан, поэтому во многих публикациях по испытаниям препарата он носит именно такое название. Планриз — жидкий препарат. Титр 2×10^9 клеток в 1 мл. Предназначен для протравливания семян зерновых культур против корневых гнилей (0,5 л/т), для обработки клубней картофеля против комплекса болезней (10 мл/т), а также для обработки семян капусты в день посева (20 мл/кг) и опрыскивания растений в период вегетации против сосудистого и слизистого бактериозов (0,3 л/га). Помимо рекомендаций, приведенных в Госкаталоге, есть данные о высокой эффективности препарата против мучнистой росы, парши и бактериозов на плодовых, против корневых гнилей на рисе. Планриз уже в течение многих лет применяют в разных географических зонах России против сосудистого и слизистого бактериозов капусты. Растения опрыскивают в период вегетации 0,1%-ным раствором при появлении первых признаков болезни и повторно через 20 дней. Отмечено, что при опрыскивании планризом по первым очагам слизистого бактериоза пораженные мацерированные ткани высыхали через 2 сут и развитие мягкой гнили приостанавливалось. Однако достоверное повышение урожайности бывает только при условии проведения предпосевной обработки семян препаратом.

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 сохраняет биологическую активность в течение нескольких лет хранения, хотя она и снижается по отношению к первоначальной (Гринько, Штерншис, 1997). Сухая

форма препарата, содержащая цеолит, удобна для обработки клубней картофеля при хранении (Цветкова и др., 1999).

В некоторых случаях рекомендуют использовать смесь планриза с бактофитом. Например, в условиях Краснодарского края обработка клубней картофеля смесью планриза и бактофита за 7...10 дней до высадки снижала пораженность клубней нового урожая гнилями вдвое. По данным ВНИИ фитопатологии, бактофит и планриз взаимозаменяемы в защите картофеля. Для этого необходима обработка клубней картофеля перед высадкой в поле, а в последующем опрыскивание в период вегетации планризом или бактофитом с интервалом пять дней. Исследования, проведенные во ВНИИ фитопатологии, показали, что предпосадочная обработка клубней картофеля планризом сдерживала развитие фитофтороза до фазы 7...9 листьев. Но к фазе бутонизации болезнь начала быстро развиваться. Поэтому опрыскивания планризом в период вегетации необходимы. Однако без предварительной обработки клубней они могут оказаться бесполезными.

Агат-25К ТПС*. Препарат на основе *P. aureofaciens*, Н16. Разработан ООО «БИО-БиЗ и Ко» (Москва). Титр $5...8 \times 10^{10}$ клеток в 1 мл. Применяется для протравливания семян зерновых (30...40 мл/т) против корневых гнилей, снежной плесени, пыльной и твердой головни и опрыскивания в период вегетации (25...30 мл/га) против септориоза, мучнистой росы и темно-бурой пятнистости, а также для протравливания клубней картофеля (135 мл/т) против ризоктониоза и сухой гнили, а опрыскивания (100 мл/га) против фитофтороза, альтернариоза. В литературе можно найти многочисленные примеры успешного применения препарата. По данным Курганского НИИ зернового хозяйства, обработка семян яровой пшеницы и ячменя агатом-25К увеличивает густоту стояния растений и устойчивость против гельминтоспориозно-фузариозной гнили. В испытаниях ВНИИ фитопатологии в Московской области показана высокая 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 %. Препарат успешно использовали против фомопсиса подсолнечника в Краснодарском крае, бактериозов и антракноза льна в Тверской области, парши яблони в Воронежской области.

Псевдобактерин-2, Ж*. Препарат на основе *P. aureofaciens*, ВS 1393, разработан в Институте биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г. К. Скрыбина РАН. Титр $2...3 \times 10^9...10^{10}$ клеток в 1 мл. Рекомендован для протравливания семян пшеницы озимой и яровой и ячменя ярового против корневых гнилей (1 л/т) и опрыскивания в период вегетации (1 л/га), в защищенном грунте для обра-

ботки семян огурца и томата от корневых гнилей (0,1 мл/кг) и опрыскивания от бурой пятнистости (10 л/га).

В Институте цитологии и генетики СО РАН разработан препарат на основе псевдомонад — **Бизар Плюс**, высокоэффективный в подавлении ряда фитопатогенов 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, альтернарии, аспергиллов и мукора). 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, предназначенных 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 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 гл. 10). Биопрепараты на основе живых культур доступны для приготовления в биолaborаториях или фирмах.

Приоритетное положение в защите растений от фитопатогенов занимают грибы рода *Trichoderma* — *T. harzianum* Rif, *T. viride* (Pers.) Fg и др. (см. гл. 6). Все биопрепараты на основе этих грибов называются **триходерминами**, препаративные формы которых различаются в зависимости от исходного штамма, состава питательной среды, способа культивирования, титра готового препарата. Первый отечественный грибной препарат против болезней растений разработан в ВИЗР на основе *T. viride* (*lignorum*) (Pers.) Fg.

Основные препаративные формы триходермина, используемые в производстве, — сухой и жидкий (влажный) препараты. Жидкая форма обладает, как правило, более высокой жизнеспособностью спор, не пылит, кроме того, при ее производстве не требуются

затраты на высушивание. Однако хранится такой препарат не более 2 нед при температуре не выше 12 °С.

Триходермин, Ж. Препарат на основе *T. viride*, штамм ТВД-93. Титр не менее 1 млрд спор в 1 г. Применяют для полива растений огурца от корневых гнилей (15...25 л/га) и для опрыскивания черенков гвоздики от фузариозного увядания (6...8 л/га).

Триходермин, Г. Препарат на основе *T. viride*, штамм ТВД-93. Титр 2 млрд спор в 1 г. Применяют в защищенном грунте для обработки семян огурца (50 г/кг) и внесения в лунки при высадке рассады из расчета 2 г на одно растение.

В Новосибирской области первые опыты по применению триходермина против корневых гнилей пшеницы провела в 70-е годы XX в. В. И. Коломникова. Препарат нарабатывали на основе местных штаммов гриба *T. viride (lignorum)*. 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 (суперфосфата и аммиачной селитры).

Триходермин-С. Препарат разработан в Красноярском государственном университете. Это порошок чистых спор без примеси мицелия. Титр 6×10^{10} в 1 г препарата. Предпосевную обработку семян пшеницы и ячменя в Красноярском крае проводили с нормой расхода 2 кг/т. При этом применение триходермина-С привело к снижению общей инфицированности растений ячменя в различные фазы вегетации: вызываемой грибом *Bipolaris sorokiniana* — на 42...64 %, фузариозами — на 62...77 %. Аналогично число растений пшеницы, пораженных гельминтоспориозом, уменьшилось на 45...64 %, фузариозом — на 41...70 %. Особенно чувствителен к этому биопрепарату гриб *B. sorokiniana*, наиболее распространенный возбудитель корневых гнилей.

Первоначально триходермин использовали в открытом грунте для борьбы с корневыми гнилями пшеницы и ячменя, более широкое применение он нашел в защищенном грунте. При защите растений от почвенных патогенов наиболее эффективна обработка семян перед посевом. За 1...3 дня до посева их опудривают спорово-мицелиальным порошком. В среднем для биопрепарата с титром 20 млрд спор в 1 г норма расхода составляет около 10 г на 1 кг семян. Н. Н. Гринько предложила микрокапсулировать семена смесью триходермина с карбоксиметилцеллюлозой (КМЦ) и микроэлементами. Это привело не только к снижению пораженности корневой гнилью, но и к стимуляции роста и развития огурца. Наряду с обработкой семян препарат используют путем внесения в почвогрунт теплиц. Иногда оба эти способа совмещают. 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 триходермина 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 приводит к увеличению урожайности огурца на 3,5 кг/м² и улучшению фитосанитарного состояния грунтов. В тепличном комбинате «Кировец» Новосибирска для подавления развития фузариозного увядания огурца триходермин применяли разными способами: обработкой семян с увлажнением; внесением в торфо-земляные горшочки; внесением в почву через 2 нед после посадки. Это способствовало подавлению развития болезней и увеличению листовой поверхности и урожая огурца.

В теплицах Красноярского края огурец обрабатывают против гнилей трижды: поливают рассаду в фазе двух настоящих листьев суспензией препарата, вносят его в лунки перед посадкой рассады и поливают укоренившиеся растения.

Первые исследования по возможности применения триходермина для защиты от болезней надземных органов проведены в МГУ и НИИ овощного хозяйства Г. Д. Успенской и Н. Н. Гринько в 80-е годы 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 патогенов листовой поверхности в ткань растения-хозяина, не дает развиваться инфекционному процессу. Растения опрыскивают суспензией препарата в концентрации 5×10^5 ... 5×10^7 спор на 1 мл, расход рабочей жидкости 700...2000 л/га. Для лучшей фиксации триходермина на листьях добавляют КМЦ. После высадки рассады на постоянное место ее обрабатывают трехкратно: первый раз в фазе 7...8 настоящих листьев, второй и третий — через каждые 10...12 сут. В результате резко снижается пораженность огурца аскохитозом, серой и белой гнилями, бурой пятнистостью.

При опрыскивании томатов триходермином задерживается развитие таких заболеваний, как белая и серая гнили, вертициллезное увядание, альтернариоз и кладоспориоз. Кроме того, разработан и предложен производству способ защиты огурца и томата от стеблевых гнилей с использованием пасты триходермина на основе *T. harzianum* Rif. Совместное использование этого препарата с бактерицидом или планризом приводило к подавлению развития возбудителей настоящей и ложной мучнистой росы огурца. Есть данные об успешном использовании препарата на

основе гриба *T. koningii* Oud. против южной галловой нематоды в теплицах.

Специализированный препарат против белой гнили подсолнечника на основе пенициллов — вермикулен разработан во Всероссийском НИИ масличных культур (ВНИИМК).

Вермикулен, ПС*. Препарат на основе живых культур гриба-антагониста *Penicillium vermiculatum* Dangeard. Титр не менее 5 млрд спор в 1 г. Применяют на подсолнечнике с увлажнением и прилипателями (0,2 кг/т) для протравливания семян против белой гнили. По данным ВНИИ масличных культур, при испытании препарата против возбудителей белой гнили подсолнечника в Краснодарском и Ставропольском краях, Ростовской, Воронежской, Волгоградской и Белгородской областях эффективность его составляла 63...98 %, на невысоком и среднем фоне поражения патогенами препарат перспективен также против фомопсиса.

7.2. БИОПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ ГИПЕРПАЗИТОВ

Ампеломицин. Биопрепарат представляет собой биомассу, состоящую из субстрата (отходов ячменя), заселенного мицелием, спорами и пикнидами гиперпаразита *Ampelomyces quisqualis* Ces. Ампеломицин предназначен для защиты огурца в защищенном грунте и яблони от настоящей мучнистой росы. Биопрепарат применяют 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 °С и относительной влажности воздуха не ниже 85 %. Обязательное условие эффективности биопрепарата — опрыскивание им растений при обнаружении возбудителя на их поверхности.

Кониотирин. Биопрепарат состоит из конидий и пикнид гриба *Coniothyrium minitans* Camrb. Его вносят в почву в виде водной суспензии или сухого порошка, применяют также для дражжирования семян. Подавляет развитие белой гнили подсолнечника, моркови, огурца, томата. В настоящее время отрабатывают технологию использования препарата и корректируют норму расхода в зависимости от вида фитопатогена и защищаемой культуры.

Список препаратов на основе грибов будет расширяться с включением новых агентов биоконтроля, как это имеет место в других странах (табл. 7.1).

7.1. Зарубежные грибные биопрепараты против болезней растений

Биоагент	Биопрепарат	Болезни (патогены), для защиты от которых его применяют	Препаративная форма	Страна-производитель
<i>Ampelomyces quisqualis</i>	AQ10	Мучнистая роса	Водорастворимые гранулы	Израиль
<i>Candida oleophila</i>	Aspire	Серая гниль	Смачивающийся порошок	Израиль
<i>Coniothyrium minitans</i>	Contans	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> , <i>S. minor</i>	Водорастворимые гранулы	Германия
	KONI	То же <i>S. minor</i>	Гранулы	Венгрия
<i>Fusarium oxysporum</i>	Biophox C	<i>Fusarium oxysporum</i> , f. <i>moniliforme</i>	Порошок, гранулы	Италия
	Fusaclean	<i>Fusarium oxysporum</i>	Микрогранулы	Франция
<i>Gliocladium virens</i>	SoilGard	Корневые гнили	Гранулы	США
<i>Gliocladium catenulatum</i>	Primastop	<i>Pythium</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Botrytis</i> , <i>Didymella</i>	Смачивающийся порошок	Финляндия
<i>Pythium oligandrum</i>	Polygandron	<i>Pythium ultimum</i>	Гранулы, порошок	Словакия
<i>Talaromyces flavus</i>	Protus WG	<i>Verticillium</i> , <i>Rhizoctonia</i>	Смачивающийся порошок	Германия
<i>Trichoderma viride</i>	Trieco	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Pythium</i> , <i>Fusarium</i>	Гранулы, порошок	США
<i>Trichoderma</i> spp.	BioFungus	<i>Sclerotinia</i> , <i>Phytophthora</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Pythium</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Verticillium</i>	Гранулы, смачивающийся порошок	Бельгия
	Binab T	Патогены лесных пород	Смачивающийся порошок	Швеция
	Root Pro	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Pythium</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Sclerotium</i>	Споры в торфе	Израиль
	RootShield	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Pythium</i> , <i>Fusarium</i>	Гранулы или смачивающийся порошок	США

7.3. ВИРУСНЫЕ БИОПРЕПАРАТЫ ПРОТИВ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

К вирусным относятся два биопрепарата с разным механизмом действия: вакцина на основе ослабленных штаммов вируса мозаики томатов и биопрепарат пентафаг.

Вакцинация растений томата описана в главе 6.

Пентафаг, Ж. Разработан на основе комплекса гиперпаразитов — бактериофагов фитопатогена *Pseudomonas syringae* Van Hall. Пентафаг обладает профилактическим и лечебным действием против широкого спектра бактериозов плодовых и овощных культур. Правильное применение биопрепарата приводит к почти полному подавлению бактериального рака плодовых, дырчатой пятнистости косточковых, угловатой пятнистости огурцов. Кроме того, пентафаг перспективен против бактериальной пятнистости томатов, рябухи табака, бактериозов гороха, фасоли и сои, снижает повреждение растений мучнистой росой и паршой. Препарат создан белорусским ученым А. Ф. Былинским.

В основе механизма действия биопрепарата 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.

Медико-биологические испытания показали безвредность пентафага для человека и животных, абсолютную нефитотоксичность.

Биопрепарат хорошо смешивается с водой, совместим с другими биопрепаратами. Его можно использовать в баковых смесях с химическими пестицидами, кроме таких, как метафос, рогор и им подобные. Срок хранения при температуре не выше 20 °С 1 год.

8. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СОРНЯКОВ



К сорнякам 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, что делает невозможным использование их для выпаса скота. Многими сорными растениями зарастают полотна дорог, обочины и кюветы. Это 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 неудобном человеку месте. В других условиях те же сорняки могут сопутствовать полезным растениям или сами могут быть полезными.

Во всех странах мира сорняки 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 сорняков 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 фауны (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. Однако интенсификация сельскохозяйственного производства требует более совершенных и

быстродействующих приемов искоренения сорняков. В настоящее время широко применяют химический метод, создан широкий набор гербицидов. Тем не менее механические 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 борьбы с сорняками — не полное искоренение их, а снижение засорения до уровня, при котором потери экономически неощутимы.

8.1. ГЕРБИФАГИ

Классический биологический метод для борьбы с сорняками стали применять в начале XX в. Первой страной, где подобные программы получили широкое распространение, стала Австралия. Представляет интерес история борьбы на этом континенте с опунциями (кактусами) 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, Канале, Новой Зеландии, США и ряде африканских стран. К настоящему времени за рубежом накоплен достаточно большой опыт биологической борьбы с сорняками. В нашей стране также есть примеры успешного применения гербифагов. Так, для борьбы с заразой используют муху-фитомизу *Phytomya 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 и других сорных растений, проводится оценка их эффективности в природных условиях. Однако в силу ряда причин биологический метод борьбы с сорной растительностью в настоящее время не получил в нашей стране широкого применения. В первую очередь разработка биологического метода борьбы с сорняками и его практическое осуществление требуют 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 борьбы.

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 борьбы пригоден не для всех сорных растений. В первую очередь нужно учитывать возможность перехода фитофага, предназначенного для борьбы с сорняком, 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. Использование биологического метода против сорных растений семейства мятликовых вряд ли вообще когда-либо станет возможным из-за их тесной связи с культурными злаками (Ижевский, 1985).

При выборе сорняка необходимо учитывать не только собственные, но и второстепенные интересы соседних 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, с одной стороны, василек подсолнечный *Centaurea solstitialis* L. засоряет пастбища и посевы культурных злаков в Калифорнии, но с другой — 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 (в Австралии, США, Канаде и др.). Кроме того, он вызывает раздражение слизистой оболочки рта при поедании его сельскохозяйственными животными, в результате чего ухудшается их аппетит, а следовательно, 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, которая под силу только 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 борьбы, 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 борьбе с многолетними корнеотпрысковыми сорняками 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 зверобой продырявленный, первичные корни которого повреждаются златкой (*Agrylus hyperice* Greutz), погибает не в то время, когда насекомое питается на нем, а в течение последующего длительного засушливого 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 его подготовке (разведению в лабораторных условиях или перевозке из другой местности) и выпуску в природных условия. Для этого используют разные способы — внутриареальное переселение, метод сезонной колонизации или разрабатывают мероприятия для улучшения развития местных видов фитофагов. Естественный враг сорняка, завозимый из другой области, страны, континента, должен пройти карантинный досмотр, очистку, чтобы предотвратить случайный завоз других растительноядных 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 гербифагов сдерживают местные энтомофаги: паразиты и хищники, а также энтомопатогенные микроорганизмы.

Все эти факторы необходимо учитывать в ходе биологической борьбы с сорняками.

Эффективность гербифага означает его способность достигать в естественных условиях 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 борьбы с сорняками не может сравниться с биологическим по эффективности и длительности действия. При успешном обосновании специализированных гербифагов в станциях, 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 объекта, его изучения и выпуска (Ижевский, 1985).

Многие исследователи считают более 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 не-

желательными 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 снижение 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, перспективные для борьбы с некоторыми сорняками 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 вьюнка полевого.

Английские специалисты установили возможность использования долгоносика *Smicronyx umbrinus* в борьбе с сорняком стригой (*Striga hermouthisca*), паразитирующим на зерновых культурах. Поражая сорняк, долгоносик уменьшает урожай семян на 95 % и таким образом снижает на 50 % плотность обитания стриги на растениях зерновых культур.

В Канаде ведется разработка биологического метода борьбы с многолетним осотом — злостным сорняком, занесенным в страну из Европы и Азии. Против осота проведена сезонная колонизация галловой мухи *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 астровых). 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, минировав 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 гусени-

цы, вероятно, еще некоторое время питаются влажным корнем, затем окукливаются в войлочном чехле непосредственно в погибшей коре. Горчаковая 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 — полосатый 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 настоящее время в отдельных районах края полосатый листоед стал постоянно действующим биоценотическим фактором, сдерживающим развитие амброзии. Однако необходимы дальнейшие наблюдения за деятельностью этого гербифага, не следует исключать и другие мероприятия по подавлению сорняка (Угрюмов и др., 1996, Оськин, 2002).

Большой интерес в качестве агентов биологической борьбы с астровыми сорняками 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 оригинальной 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), фитофаги уничтожают 35...85 % урожая семян осота желтого. В результате затраты на борьбу с ним снижаются в 1,5...4 раза. В условиях Татарии муха урофора изменчивая (*Urophora variabilis* Lu.) повреждает до 96 % соцветий бодяка шелковис-

того. 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 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 стратегиям биозащиты.

В. А. Захаренко (2000) приводит список применяемых в мире биогербицидов на основе фитопатогенов. В нашей стране это направление пока находится на стадии 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 мес 12 генераций и распространился на площади 320 км², а годовой доход от его применения составил 18 млн долл.

Известно много видов ржавчинных грибов, высоковирулентных в отношении разных видов сорняков. Например, *P. acroptili* Syd., *P. jaceae* Oth. 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 цитрусовыми деревьями. Препарат вносят в почву, действие сохраняется в течение двух лет. Через 2 нед после применения девина погибает около 60 % моррени, к концу вегетации — более 90 %.

Лубао (Китай) и **биомал** (США). Микогербициды на основе *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. используются на посевах сои и

других культур против повилики. Эффективность в среднем составляет 85 %.

Биалофос. Японский биопрепарат на основе метаболитов актиномицета *Streptomyces hydrosopicus*. 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).

Российскими учеными к концу 90-х годов XX в. выявлены различные заболевания сорных растений, наиболее часто встречаются рамуляриоз, церкоспороз, септориоз, альтернариоз. Церкоспороз отмечен на бодяке полевом, мари городской, вьюнке полевом. 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 борьбы с заразихами на овощных культурах были испытаны штаммы гриба *Fusarium oxysporum* f. *orobanchus*, выделенные 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 ВИЗР созданы микологический гербарий и коллекция чистых культур микромицетов, поражающих сорные растения. Коллекция чистых культур грибов включает патогенные и сапротрофные виды, выделенные из пораженных органов сорных и дикорастущих травянистых растений. В настоящее время коллекция насчитывает 218 изолятов 96 видов микромицетов, которые относятся к 33 родам из трех отделов: Ascomycota, Basidiomycota и Deuteromycota. Для ряда изолятов (*Septoria convolvuli*, *S. calystegiae*, *S. longispora*, *Ramularia cynarae*, *Ascochyta* spp., *Colletotrichum gloeosporioides*) оценен микогербицидный потенциал для контроля разных видов сорняков (Гасич, Берестецкий, 2002). 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 лишь уменьшают их репродуктивную способность (Ruppel, 1916). В 1926 г. американский ученый Меллер 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 Книплингом 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* Coquegal 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 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 потен-

циал 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 потомство 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 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 на насекомых может наблюдаться снижение их биологической активности. Вследствие этого облученные насекомые могут оказаться недостаточно конкурентоспособными в поисках самок и при спаривании. Величина оптимальных стерили-

зующих 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 — *хемостерилантов*. Применение химической стерилизации возможно в двух направлениях: выпуск в природную популяцию предварительно выловленных или специально размноженных насекомых, подвергнутых обработке хемостерилантами, или обработка ими насекомых природной популяции в местах их скопления. В качестве хемостерилантов используют:

- производные этиленimina (тэф, тиотэф, афолет и др.);
- антиметаболиты (пурины, пиримидины);
- триазины, фосфамиды.

С 1963 г. в ВИЗР разрабатывали способы химической стерилизации яблонной плодовой мушки, совок, вредной черепашки. Хемостериланты поглощаются либо с кормом, либо через кутикулу насекомых. Как и в случае облучения, необходим выбор оптимальных доз химических мутагенов. Однако использование хемостерилантов ограничено из-за возможной опасности их для окружающей среды (некоторые из них канцерогенны). Правда, в последнее время обнаруживают экологически безопасные вещества, способные стать хемостерилантами. Российскими и зарубежными учеными показана возможность использования в качестве хемостерилантов ингибиторов синтеза хитина (димилина, луфенурина).

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 (яблонной плодовой мушки, капустной совки, амбарного долгоносика, фасолевой зерновки и др.). Большое значение имеет подбор искусственной питательной среды, оптимизация абиотических факторов технобиоценоза.

Процедура стерилизации большого числа 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 хемостерилантом.

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 предложено использовать явление наследуемой стерильности (Proverbs, 1962). Сущность его состоит в том, что особи F_1 оказываются более стерильными, чем обработанные самцы родительского 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 детерминируется *инверсиями* — поворотом участка хромосомы на 180° .

Использование рецессивных летальных мутаций. Вариант генетического метода, альтернативный полной стерилизации осо-

бей, — 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 гни не снижали конкурентоспособности. 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 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.

В последнее время большие надежды возлагают на создание линий насекомых, несущих доминантные условно-летальные гены, методами генетической трансформации. Методы генной инженерии дают возможность вставлять гораздо большее число генов на нескольких локусах по сравнению с классическим методом.

Среди других факторов, которые можно использовать 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 встречающихся 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-го 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. Путем транслокаций получают мутанты 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 относятся использование сцепленных с мужским полом транслокаций; индуцированной наследуемой стерильности у видов с равной или меньшей чувствительностью самок к стерилиантам; 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 стерилиантов, 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 — борьба со средиземноморской плодовой мухой (*Ceratitis capitata* Wied.) путем лучевой стерилизации. На Гавайских островах была построена биофабрика, выпускавшая 10 млн мух в неделю при стоимости 1 млн особей 95 долл.

Особенно масштабным было подавление этого вредителя в США, Италии, Испании и других странах в 70-е годы XX в. Например, в 1975 г. около Лос-Анджелеса 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 мушки (*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 мушки (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, а также 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 200 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 борьбы с этим насекомым, 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 (*Ephesia kuehniella* L.) (Tothova, Marec, 2001). Использование химической стерилизации самцов хлопковой совки в Азербайджане приводило к снижению численности популяции вредителя в среднем на 50 % (Рагимов, Папиян, 1979).

Сотрудники ВИЗР добились успехов в разработке генетического метода снижения численности весенней капустной мухи (*Delia flores* 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 численности самок приводит к снижению численности следующего поколения. В то же время гены, ответственные за уничтожение 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, перспективен способ генетической борьбы — стерилизация природных популяций, основанная на совместном применении половых феромонов и химических стерилиантов — производных этиленimina. Так, в Грузии в конце 70-х годов XX в. успешно использован стерилизатор тиотэф совместно с феромоном капустной совки против этого вредителя капусты, а также совместно с соответствующими феромонами против яблонной плодовой мушки и непарного шелкопряда. Для этого помещали в феромонные ловушки капсулы с феромоном, а их внутреннюю поверхность обрабатывали тиотэфом. При этом концентрация раствора хемостерилианта составляла 3...4 %. Средняя продолжительность пребывания самцов в ловушках на обработанной стерилиантом поверхности варьировала от 8...12 до 14...18 мин в зависимости от температуры и влажности воздуха. При размещении 20...25 ловушек на 1 га поврежденность съёмного урожая яблوك плодовой мушкой снижалась на 78...85 %, а вредоносность непарного шелкопряда в дубовых насаждениях — 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 активных веществ других видов. К биологически активным веществам относятся антибиотики, фитонциды, фитогормоны и гормоны животных (насекомых), феромоны и другие продукты жизнедеятельности живых организмов, которые называют *аллелопатиками*.

10.1. АНТИБИОТИКИ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

Антибиотики — специфические продукты жизнедеятельности организмов, обладающие высокой физиологической активностью по отношению к определенным группам микроорганизмов (вирусам, бактериям, актиномицетам, грибам, водорослям, простейшим) и избирательно задерживающие их рост или полностью подавляющие развитие (Егоров, 1979).

Антибиотики в отличие от других продуктов жизнедеятельности организмов характеризуются двумя основными признаками.

Во-первых, в отличие от органических кислот и спиртов они обладают высокой активностью по отношению к чувствительным к ним организмам, т. е. действуют в очень низких концентрациях. Так, пенициллин оказывает бактерицидное действие на некоторые виды бактерий в концентрации 0,000001 г/мл.

Во-вторых, они обладают выраженной избирательностью действия. Это означает, что каждый антибиотик проявляет свое биологическое действие лишь по отношению к определенным группам организмов, не оказывая влияния на другие. Так, пенициллин *G* подавляет развитие грамположительных бактерий и практически не действует на грамотрицательные бактерии, грибы и другие организмы. Это качество существенно отличает антибиотики от

общебиологических ядов, таких, как сулема, мышьяк, и других соединений, подавляющих жизнедеятельность любого организма, вступившего с ними в контакт (Егоров, 1979).

Биологическую активность антибиотиков обычно выражают в условных единицах, содержащихся в 1 мл раствора (ед/мл) или 1 мг препарата (ед/мг).

За единицу антибиотической активности принимают минимальное количество антибиотика, способное подавить развитие или задержать рост стандартного штамма микроорганизма в определенном объеме питательной среды. Например, за единицу антибиотической активности пенициллина принимают минимальное количество препарата, способное задержать развитие штамма 209 золотистого стафилококка в 50 мл питательного бульона. Для стрептомицина единица активности равна минимальному количеству препарата, задерживающему развитие *Escherichia coli* в 1 мл питательного бульона. После того как многие антибиотики были синтезированы химически, появилась возможность выразить условные единицы биологической активности в единицах массы. Например, известно, что 1 мг чистого основания стрептомицина эквивалентен 1000 единиц биологической активности.

В настоящее время описано свыше 3000 антибиотиков. Их классификация основана на следующих признаках:

- систематическая принадлежность организмов-продуцентов (бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, лишайники, высшие растения, животные);
- механизм биологического действия (ингибирующие синтез клеточной стенки, нарушающие функции мембран, подавляющие синтез нуклеиновых кислот, белка; ингибирующие дыхание, окислительное фосфорилирование и др.);
- химическое строение (хиноны, ароматические соединения, кислородсодержащие гетероциклические соединения, аминокликозиды, полипептиды и др.);
- спектр действия (широко специализированные, антибактериальные, антигрибные и др.).

В аспекте биопрепаратов для защиты растений от болезней целесообразно использовать понятие «антибиотик» в более узком смысле слова. Здесь и далее под антибиотиками мы будем понимать биологически активные вещества, продуцируемые микроорганизмами.

Антибиотики, применяемые в защите растений, помимо высокой активности, избирательного действия и низкой фитотоксичности должны обладать способностью проникать в растения и перемещаться по нему. Антибиотики не только подавляют развитие возбудителей, но и способны к нейтрализации выделяемых ими токсинов и ферментов. Как биологически активные вещества они оказывают сильное влияние на растения, повышая их устойчи-

вость к заболеваниям, стимулируя рост и способствуя повышению урожайности.

Первым антибиотиком, нашедшим применение в защите растений, стал **стрептомицин** на основе *Streptomyces griseus*. Его использовали в США, Англии, Японии, Индии и других странах для борьбы с бактериальными болезнями плодовых и овощных культур, а также картофеля, риса и табака. Этот антибиотик применяют в низких концентрациях (0,01 %), он хорошо проникает в растение через листья при опрыскивании и через корни.

Для защиты от грибных болезней используют **циклогексимид** и **гризеофульвин** (основной продуцент — гриб *Penicillium griseofulvum*).

В связи с тем что Министерство здравоохранения запретило использование в растениеводстве антибиотиков, применяемых в медицинской практике, использование указанных выше антибиотиков для защиты растений от болезней в нашей стране было прекращено. В других странах для этих целей также применяют только антибиотики немедицинского назначения. Так, в Японии с 1961 г. выпускают актиномицетный антибиотик **бластицидин-S** (продуценты — *Streptomyces griseochromogenus* и *S. morookaensis*), который применяют против пирикулярриоза риса. С 1965 г. используют антибиотик **касугамицин-касумин** (*S. kasugaensis*). Его ежегодное производство составляет 20 тыс. т. Он применяется 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. В последние годы японские фирмы выпускают касугамицин в смеси с химическими пестицидами. Это связано с появлением антибиотикоустойчивых штаммов патогенов (Петрухина, 1985).

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. К недостаткам антибиотиков относятся наблюдающаяся в ряде случаев адаптация к ним патогенных микроорганизмов, а иногда и аллергия (Шмыгля, Петриченко, 1993).

Первый отечественный биопрепарат **трихотецин** на основе антибиотика, продуцируемого грибом *Trichotecium roseum* Link., разработан в 70-е годы XX в. во ВНИИбакпрепарат. Смачивающийся порошок содержал 10 % антибиотика. В 1975 г. он был рекомендован против мучной росы на огурце в защищенном грунте в концентрации 0,04...0,2 % при норме расхода 2 кг/га. Обработки проводили многократно, начиная с появления первых симптомов заболевания. Трихотецин, как и некоторые другие антибиотики,

может оказывать фитотоксическое действие, особенно на молодые растения.

Из отечественных антибиотиков для защиты растений наиболее известен **фитобактериомицин (ФБМ)**. Этот 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 ФБМ в настоящее время производят биопрепарат **фитолавин-300, СХП*** (300 тыс. ед. активности в 1 г) (ООО НБЦ «Фармбиомед»). Он разрешен к применению на томатах защищенного грунта против бактериальных болезней (бактериального рака и некроза сердцевины стебля) для предпосевного замачивания семян в 0,2%-ном растворе на 2 ч и опрыскивания рассады, начиная с фазы 1...3 настоящих листьев, 0,2%-ным раствором с интервалом 15 дней (норма расхода 0,2...0,4 кг/га).

Фитолавин-300 применяется также на капусте против бактериозов и черной ножки для протравливания семян (5 г/кг), опрыскивания рассады 0,2%-ным раствором в фазе 2...3 настоящих листьев, обработки корней рассады в болтушке из глины и коровяка с добавлением 0,3...0,4%-ного рабочего раствора (1,2...1,6 кг/га). На семенных посадках фитолавин-300 применяют против сосудистого и слизистого бактериозов путем предпосадочной обработки кочерыг в болтушке из расчета 25 г на 1000 кочерыг.

Следует отметить, что некоторые микробиологические средства защиты растений (бактофит, псевдомонадные препараты) имеют в своем составе антибиотики.

10.2. ФИТОНЦИДЫ И БОТАНИЧЕСКИЕ ПЕСТИЦИДЫ

Фитонциды — продуцируемые растениями летучие вещества, обладающие бактерицидными, фунгицидными, инсектицидными свойствами и являющиеся одним из факторов иммунитета растений. Они были открыты в 20-е годы 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); посадка 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 бактерицидными 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 борьбы с мучнистой росой 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.

В настоящее время возрос интерес к выделению из растений новых веществ и оценке 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 терпеновых кислот, содержащихся в хвое пихты сибирской, новосибирскими учеными разработаны препараты **силк**, **ВЭ*** и **новосил**, **ВЭ***. 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 этими препаратами 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, разработан препарат **биостат**. Он обладает 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, а также 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.

10.3. БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА НАСЕКОМЫХ И ИХ СИНТЕТИЧЕСКИЕ АНАЛОГИ

10.3.1. РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

В эту группу входят выделенные из природных источников и 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 (PPP) — изменение чувствительности к ним регуляторов в зависимости от этапа онтогенеза (Соколов и др., 1994).

Известно несколько групп PPP 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 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 у самок 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 мор-

фогенетические аномалии: появление промежуточных личиночно-куколочных особей, деформированных куколок, личинок неполного возраста; нарушение эмбриогенеза, изменение плодовитости.

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 развития, 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-куколочно-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) зарегистрирован в нашей стране для борьбы на яблоне против яблонной плодовой гнили (0,6 кг/га), на винограде против гроздевой листовертки (0,6 кг/га), на сливе против сливовой плодовой гнили (0,4 кг/га).

Производство препаративной формы **метопрена** с включением антиоксиданта налажено в ИОХ РАН. Опрыскивание препаратом культивационных гряд эффективно против грибного комарика при выращивании шампиньонов. Разработан отечественный препарат **ювемон**, прошедший лабораторную и производственную проверку.

Ингибиторы синтеза хитина (ИСХ). К ним относят соединения, блокирующие завершающие этапы синтеза хитина насекомых, процессов линьки, эмбриогенеза, а также обладающие стерилизующим действием. 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 вре-

дителя. 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 настоящее время 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 (1...2 кг/га), кольчатого шелкопряда, златогузки, боярышницы (0,2 кг/га);
- на капусте против совок, моли, белянок (0,15 кг/га);
- в неплодоносящих садах, городских зеленых насаждениях, лесозащитных полосах против американской белой бабочки (0,1...0,2 кг/га);
- на шампиньонах против грибных мух и комариков для опрыскивания субстрата из расчета 0,003 кг/м³;
- для авиаобработок на лиственных и хвойных породах против листогрызущих вредителей (0,04...0,08 кг/га);
- на пастбищах и дикой растительности против саранчовых в период массового отрождения личинок (0,14 кг/га).

Использование новых технологий (например, барьерных обработок против итальянского пруса) позволяет снижать нормы расхода димилина (50 г/га против итальянского пруса).

Препарат **сонет**, **КЭ*** (гексафлумурон) рекомендован на картофеле против колорадского жука (норма расхода 0,2 л/га). **Ниссоран**, **СП*** (гекситиазокс) используют против паутинных клещей на яблоне, винограде, citrusовых культурах (норма расхода 0,48...3,6 кг/га). **Аполло**, **СК*** (клофентизин) рекомендован для защиты плодово-ягодных культур (яблони, винограда, земляники) от паутинных клещей (норма расхода 0,24...0,6 кг/га).

10.3.2. 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 теплокровных.

В зависимости от назначения различают феромоны агрегации (скупивания), вызывающие концентрацию насекомых (у клопов,

прямокрылых 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, или половые аттрактанты. 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 неплодотворенной 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 настоящее время синтетические половые феромоны используют в защите растений 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 массового вылова самцов (метод самцового вакуума), либо для насыщения окружающей среды синтетическим феромоном, рассчитанного на нарушение коммуникации полов (метод дезориентации самцов).

Половые феромоны используют в основном в форме феромонных ловушек. Современные феромонные препараты обязательно содержат антииспаритель, иначе из-за высокой летучести полезные свойства БАВ могут быть утрачены в течение нескольких дней. Следует также учитывать, что на феромоны реагируют лишь имаго насекомых, в то время как вред посевам часто наносят 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. Работки ВИЗР и ВНИИБЗР позволяют проводить эффективный учет таких вредителей, как яблонная плодожорка, хлопковая и озимая совки, гроздевая листовёртка, 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 лёт бабочек трудно заметить визуально, как в случае яблонной плодожорки. Ловушки с феромоном яблонной плодожорки вывешивают в саду во время цветения яблони, размещая их в верхней части кроны из расчета 1 шт. на 1 га. Началом лёта бабочек считают первое попадание их в феромонные ловушки. Целесообразность обработок против яблонной плодожорки определяют по отлову насекомых, используя следующие пороговые величины: для перезимовавшего поколения пять 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 шелкоу 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-9Е-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 огневок ловушки развешивают в помещениях с температурой не ниже 10 °С из расчета одна ловушка на 700...1000 м³. Ловушки заменяют по мере заполнения, но не реже одного раза в 45 дней. Для массового отлова самцов используют одну ловушку на 150...200 м³.

Феромон короеда-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 и в норме 2...4 ловушки на 1 га для борьбы методом отлова.

Добавление в ничтожных количествах феромона тревоги тлей к афицидам, а феромона агрегации паутинного клеща к акарицидам значительно повышает эффективность защиты сельскохозяйственных культур от этих вредителей.

Новые возможности открывает использование феромонов как **кайромонов** для привлечения энтомофагов с целью повышения ре-

гулирующей 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. 27).

10.4. БИОПРЕПАРАТЫ НА ОСНОВЕ МИКРОБНЫХ ТОКСИНОВ И ФЕРМЕНТОВ

В соответствии с определением биологической защиты растений препараты на основе микробных метаболитов (токсинов, ферментов) относятся к биологическим препаратам. В данном случае имеются в виду природные микробные метаболиты, а не их синтетические аналоги.

Одними из первых выделены и испытаны на инсектицидную активность циклические олигопептиды (деструксин и боверицин) из энтомопатогенных грибов *Metharhizium anisopliae* и *Beauveria bassiana*. В ВИЗР разработаны и прошли испытания препараты на основе токсинов, продуцируемых грибами *Conidiobolus obscurus* и *Verticillium lecanii*. Детальные исследования проведены под руководством Э. Г. Ворониной по созданию ряда 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, паутинных 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

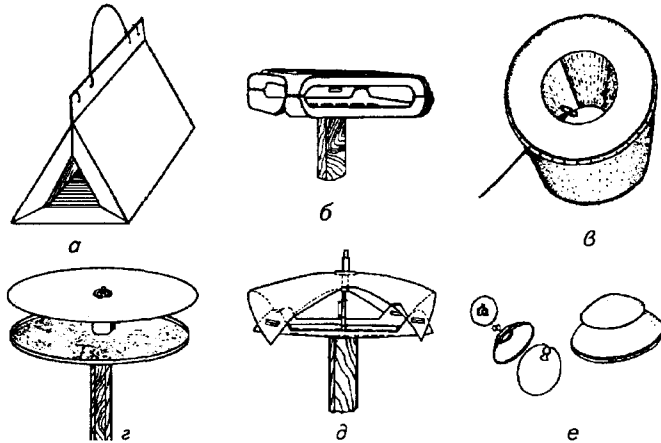


Рис. 27. Типы феромонных ловушек (по Колесовой Д. А. и др., 1991):

а — Аттракон А; б — Аттракон К; в — Феростак-4; г — дисковая; д — шатровидная, е — Эстрон

фосфолипид — триглицеридный фосфоэфир, что указывает на закономерность синтеза фосфолипидов как микробных метаболитов у энтомопатогенных грибов. На основе комплекса инсектицидных фосфолипидов разработан биопрепарат вертициллин-М в форме эмульсии. По данным авторов, биологическая активность препарата в отношении различных видов тлей и белокрылки может достигать 100 %.

Вертициллин М создан на основе токсичных для насекомых фосфолипидов, выделенных из биомассы гриба *Verticillium lecanii*, штамм Р-81. Биологическая эффективность вертициллина М при опрыскивании 0,1...0,5%-ным рабочим раствором в отношении оранжерейной белокрылки и различных видов тлей составляет 59...100 % в широком диапазоне гидротермических условий. Препарат совместим с энтомофагами (Павлюшин, 1998).

Большое число метаболитов, представляющих интерес для защиты растений от вредных организмов, продуцируют актиномицеты *Streptomyces* spp.

Препараты на основе авермектинов. Авермектины — продукты жизнедеятельности актиномицета *Streptomyces avermitilis*, обладающие инсектицидной, акарицидной и нематоцидной активностью, впервые были описаны в конце 70-х годов 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. Основа их химической структуры — макроциклический лактон, связанный с двумя остатками сахаров.

По механизму действия на насекомых авермектины относят к нейротоксинам. Они блокируют передачу нервного импульса γ-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 был разработан фитоверм.

Фитоверм выпускают в трех препаративных формах.

Фитоверм, КЭ* (0,2%-ный). Препарат рекомендован для применения на разных культурах против насекомых различных отрядов и клещей.

Фитоверм, КЭ* (1%-ный). Препарат идентичен по свойствам и спектру действия предыдущему препарату, но имеет большую концентрацию и более удобен для транспортировки.

Фитоверм, П* (0,2%-ный). Препарат предназначен для борьбы с галловыми нематодами при выращивании огурца и томата. Препарат вносят в почву (норма расхода 200...375 г/м²) 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). Действие препарата продолжается в течение по крайней мере 1 мес. Препарат прочно связывается с частицами почвы, не вымывается поливной водой, не оказывает отрицательного воздействия на почвенную микрофлору и нетоксичен для дождевых червей и большинства почвенных беспозвоночных.

Алейцид. Препарат на основе метаболитного комплекса *Streptomyces aurantiacus*, штамм 775. Разработан в ВИЗР. Эффективен против оранжерейной 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 маловосприимчивы (Павлюшин, 1998).

Хризомал. Препарат на основе метаболитного комплекса, продуцируемого *S. chrysomallus* Р-21, перспективен против корневых гнилей и мучнистой росы овощных культур.

Актинин. Действующее начало препарата — метаболиты *Streptomyces* sp. 0234 нонактиновой группы. Он разработан во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии под руководством Н. В. Кандыбина. Актинин эффективен в защищенном грунте против паутинных клещей, вызывая 95...98%-ную гибель вредителя через 1...3 сут (Кандыбин и др. 1995). При опрыскивании пшеницы в Курганской области 0,5%-ным рабочим раствором против пшеничного трипса биологическая эффективность составила 96 %.

Некоторые ферменты, продуцируемые микроорганизмами, могут быть агентами биологической защиты растений. Часто высокоактивную хитиназу продуцируют грибы — антагонисты возбудителей болезней растений. Этот фермент разрушает хитин, со-

держатся в клеточной стенке фитопатогенных грибов. Поэтому можно подобрать штамм микроорганизма — продуцента хитиназы для создания ферментного препарата против возбудителей болезней растений. Эффективным продуцентом хитиназы считается бактерия *Serratia marcescens* Vizio. Препарат хитиназы, полученный в ИЦиГ СО РАН, подавляет развитие фитопатогенных грибов родов *Fusarium*, *Botrytis*, *Didymella*. Ген хитиназы включают также 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 проводить обработки на любой фазе развития растений, даже незадолго до сбора урожая. Микробные метаболиты меньше или вообще не зависят от абиотических факторов окружающей среды (температуры, влажности, УФ). Срок хранения выше, чем у биопрепаратов на основе пропагул. Для них характерен более широкий спектр действия, хотя это может превратиться в недостаток, если речь пойдет о полезных видах. Однако проведенные исследования на энтомофагах установили либо отсутствие их влияния, либо отрицательное воздействие в ограниченном интервале доз. Как правило, эти препараты можно сочетать с выпускном энтомофагов, хотя в каждом конкретном случае следует проявлять осторожность, особенно в отношении авермектиновых препаратов. По имеющимся данным, метаболитные препараты нефитотоксичны.

10.5. БАВ КАК СТИМУЛЯТОРЫ ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ РАСТЕНИЙ

В конце 70-х годов 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 иммуоактиваторов. Идентификация *фитоалексинов* (БАВ, выделяемых растениями в ответ на воздействие патогена) сыграла важную роль в изучении механизма приобретенного активного иммунитета. Оказалось, что среди метаболитов фитопатогенов имеются 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, который содержал смесь полиненасыщенных жирных кислот с высокой долей арахидоновой кислоты, стал **иммуноцитифит (ТАБ, КЭ)***. Арахидоновая кислота выступает как многоцелевой стимулятор защитных реакций, а также 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 иммуноцитифит имеет преимущество, которое состоит в том, что он не содержит супрессоров, отрицательно влияющих на индукцию устойчивости.

Препаративная форма иммуноцитифита 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 иммуноцитифита как элиситора в разных географических зонах России свидетельствует о том, что препарат достаточно эффективен в защите культур от комплекса почвенной, семенной и листостеблевой 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 действия 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*.

Во ВНИИБЗР разработан препарат на основе хитозана и янтарной кислоты **нарцисс, П, ВР***. 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.

К препаратам, повышающим устойчивость растений к болезням, относится **симбионта, Ж***. Предшественниками этого препарата были симбионт-1 и симбионт-2 (никфан).

Симбионт-1 представлял спиртовую настойку продуктов жизнедеятельности эндофитных грибов, выделенных из корней женьшеня, с добавлением других БАВ. Симбионт-2 отличался тем, что использовались эндофитные грибы корней облепихи. Стимулируя развитие микоризных грибов на корнях культурных растений, эти препараты активизируют 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 симбионт 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 агроценологическую регуляцию вредных видов (разные способы пополнения полезными агентами биоценозов) и оперативное сдерживание вредных видов на фоне устойчивых сортов. В совокупности с химическими методами возникает понятие интегрированной защиты растений (ИЗР). Существует несколько формулировок ИЗР, однотипных по сути. Приведем определение ИЗР, разработанное в рамках МОББ (Франц, Криг, 1984): *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*. Хотя в современной интегрированной защите растений главное место занимает химический метод, перспективы использования биологических методов будут неуклонно возрастать в связи с их биоценологической сущностью. Биологические агенты (энтомофаги, энтомопатогены, антагонисты и др.), входя в состав и структуру агроэкосистем, вовлекаются в биоценологический 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 биоценологического равновесия лежит в основе биологического метода защиты растений как компонента интегрированной защиты. В свою очередь, интегрированная защита растений является важнейшим компонентом всей системы ресурсоэнергоэкономного 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 больше места в комплексе мероприятий по защите сельскохозяйственных и лесных культур (т. е. в интегрированной защите растений). 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, под интегрированной защитой огурца в закрытом грунте можно подразумевать биологическую защиту. 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 растений зависит от защищаемой культуры. В современных условиях биологические методы имеют наибольшее значение 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 в последние годы возрастает роль биологической защиты зерновых культур, в основном за счет обработки семян перед посевом препаратами на основе микробов-антагонистов, их метаболитов, а также элиситоров.

Приведем примеры систем защиты некоторых культур, где понятие интегрированной защиты растений приближается к понятию биологической защиты.

11.2. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ В ЗАЩИЩЕННОМ ГРУНТЕ

Система биологической защиты растений в защищенном грунте базируется на экологобиоценотических подходах, включающих:

- фитосанитарный мониторинг фитофагов и возбудителей болезней растений, а также их естественных врагов;
- специализированный комплекс энтомо- и акарифагов;
- блок (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.

В защищенном 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 расхода и способа их использования осуществляют в соответствии с результатами регулярных фитосанитарных обследований и действующими в данной зоне рекомендациями.

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 энтомо- и акарифагов значительно эффективнее и экономичнее в начальных очагах вредителей и при использовании комплекса полезных видов.

На некоторых культурах защищенного 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 защищенного грунта следует рассматривать как уровень, ниже которого нужно снизить плотность популяции вредителя, чтобы избежать потерь урожая, а не как показатель необходимости применения активных мер защиты растений.

Существуют два пути использования биологических агентов в защищенном грунте:

- профилактические выпуски энтомо- и акарифагов и заблаговременное внесение биопрепаратов для предотвращения размножения вредных объектов;
- оперативное использование биологических средств при появлении вредителей и болезней растений.

В таблице 11.1 представлена разработанная ВИЗР на примере огурца система биологической защиты растений в защищенном грунте.

11.1. Мероприятия по биологической защите огурца от вредителей и болезней в закрытом грунте

Продолжение

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни (ЭПВ)	Биологическое средство	Технология применения
Начало нового культурооборота			
Перед посевом (посадкой) растений			Подготовка грунтов, тары и территории тепличного комплекса, включающая их обеззараживание и поддержание оптимального фитосанитарного состояния
Семена	Вирусная инфекция		За 1,5...2 мес до посева прогревание сухих семян при 50...52 °С в течение 72 ч с целью биологического дозирования (если семена не были прогреты). Обработка семян в 15%-ном растворе тринатрийфосфата в течение 1 ч с последующей промывкой проточной водой (50 мин) и подсушиванием
Семена	Грибная и бактериальная инфекции	Бактофит, СП*	Не менее чем за 30 дней до посева (после обработки тринатрийфосфатом) обработка ТМТД с увлажнением (4 г препарата и 10 мл воды на 1 кг семян) Замачивание семян непосредственно перед посевом на 3...6 ч в 0,2%-ной суспензии препарата
На рассаде			
За несколько дней до высадки рассады	Комплекс грибных болезней	Триходермин, Ж Бактофит, СП* Алирин Б Алирин С	Профилактические выпуски хищного клопа до появления вредителя, 2...3 особи на 1 м ²
Рассада	Комплекс вредителей	Макролофус*	Выпуск акарифага при появлении вредителя в соотношении хищник : жертва 1:10, создание для него оптимальных условий влажности (выше 70 %)
При появлении первых очагов	Паутинный клещ	Фитосейлюс*	Опрыскивание в очагах 0,01%-ным рабочим раствором Фитоверма или 0,1%-ным — агравертина
Фаза 1...3 настоящих листьев	Тепличная белокрылка	ЖКЛ Энкарзия*	Применение желтых клеевых ловушек (ЖКЛ) для сигнализации появления вредителя (400 шт/га) Профилактический выпуск два раза в неделю, 1...2 особи на 1 м ²
При появлении первых очагов	Бахчевая и картофельные тли	Галлица афидимиза*	Выпуск афидофага в соотношении хищник : жертва 1:5. Контрольные учеты два раза в неделю

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни (ЭПВ)	Биологическое средство	Технология применения
В период высадки рассады на постоянное место	Комплекс заболеваний		Отбраковка растений с мозаичной окраской листьев, пожелтевшими и деформированными семядолями, изъязвленной усохшей или побуревшей корневой системой
На производственных посадках			
За три дня до высадки рассады	Галловые нематоды	Агравертин, П Фитоверм, П*	Рассыпание препаратов по поверхности почвы (норма расхода 375 г/м ²) с последующим перемешиванием почвы на глубину 25...30 см ротационными машинами
Перед посадкой растений	Корневые гнили	Триходермин, Г Бактофит, СП* Алирин Б Алирин С	Внесение в лунку триходермина в норме 1 г под растение или пролив почвы 0,5...1%-ным триходермином, 0,2%-ным бактофитом, алирином Б, алирином С или их 0,1%-ной смесью
С момента высадки рассады на постоянное место	Комплекс вредителей и болезней		Регулярное обследование растений, направленное на раннее выявление очагов вредителей и болезней
При обнаружении больных растений	Галловые нематоды	Агравертин П Фитоверм П*	Удаление больных растений. Внесение в лунку одного из препаратов 70 г на одну лунку при перемешивании с почвой. При высокой степени пораженности в последующих оборотах выращивать нематоудоустойчивые сорта томата, перец или баклажаны
В период укоренения и вегетации	Вирусные болезни		При появлении больных растений их следует осторожно удалить. Почву в месте удаленных растений пролить 1%-ным раствором КМпО ₄ . После работы тщательно вымыть руки с мылом и инвентарь в 5%-ном растворе тринатрийфосфата. В каждой теплице должны быть сменные халаты
В первых очагах, после приживания рассады	Аскохитоз и другие пятнистости	Триходермин, Ж Алирин Б Алирин С	Снижение относительной влажности воздуха и усиление вентиляции в околземном слое. Фиточистка с удалением зараженных листьев, стеблей растений. Опрыскивание растений 1%-ным триходермином, алирином Б, алирином С или их 0,1...0,3%-ной смесью
После посадки	Комплекс вредителей	Комплекс энтомофагов и акарифагов	Профилактические выпуски многоядных хищников — клопа макролофуса, ориуса, антакориса (4...5 особей на 10 м ²), фитосейлюса (две особи на 1 м ²), энкарзии (два раза в неделю из расчета 1...2 имаго на 1 м ²), циклопеды (5 экз. на 1 м ²)

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни (ЭПВ)	Биологическое средство	Технология применения
При обнаружении первых очагов	Паутинный клещ	Фитосей-люс*	Выпуск акарифага в соотношении хищник : жертва 1 : 25** (влажность воздуха выше 75 %) Опрыскивание одним из препаратов в 0,1%-ной концентрации
При обнаружении первых очагов	Бахчевая и картофельные тли	Фитоверм, КЭ* (2 г/л) Агравертин, КЭ	Галлица афидимиза в соотношении хищник : жертва 1 : 5, лизифлебус — 1 : 15, афидиус матрикария — 1 : 10**. Контрольные учеты два раза в неделю
При увеличении численности	Бахчевая и картофельные тли	Комплекс афидофагов Фитоверм, КЭ* (2 г/л) Агравертин, КЭ	Дополнительный выпуск афидофагов** Опрыскивание в период вегетации одним из препаратов в концентрации рабочего раствора 0,8 % с интервалом 14...20 дней (2...3 обработки)
После посадки	Тепличная белокрылка	ЖКЛ	Применение ЖКЛ для сигнализации о появлении вредителя (400 шт/га)
При обнаружении первых очагов		Энкарзия*	Выпуск имаго паразита (три особи на 1 м ² ** с интервалом 2 нед, до установления соотношения 1 : 10). Контрольные учеты один раз в неделю
При повышении численности		Вертициллин, Ж Боверин, Ж	Краевые обработки по дорожкам и периметру теплицы на ширину 1 м одним из препаратов: 0,1%-ным вертициллином, 1%-ным боверином
		Вертициллин, Ж Боверин, Ж	Сплошные обработки растений с интервалом 7...10 дней: 0,1%-ным вертициллином или 1%-ным боверином
После посадки	Трипсы (табачный, западный цветочный, разноядный и другие виды)	ГКЛ Энтонем-Ф	Применение ГКЛ для сигнализации о появлении вредителя (400 шт/га). Профилактическое внесение препарата (1 млн инвазионных личинок на 1 м ²) путем опрыскивания
При обнаружении первых очагов		Амблисейус*	Внесение хищного клеща до контрольного соотношения хищник : жертва 1 : 1
При повышении численности		Боверин, Ж Фитоверм, КЭ* (2 г/л)	Обработка очагов, грунта или сплошная обработка растений 1%-ными микробиологическими препаратами боверин или фитоверм
При первом появлении	Огуречный комарик	БТБ, П* Энтонем-Ф	Обработка растений, почвы, стеклов 1%-ным рабочим раствором препарата БТБ. Внесение энтонема-Ф (1 млн инвазионных личинок на 1 м ²) путем опрыскивания грунта
При обнаружении поврежденных растений и мест скопле-	Мокрицы, слизни, кивсяки	БТБ, П*	Обработка грунта 1%-ным препаратом в местах скопления вредителей

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни (ЭПВ)	Биологическое средство	Технология применения
ния вредителей			
То же	Сверчки	Энтонем-Ф	Внесение препарата (0,2 млн инвазионных личинок на 1 м ²) путем опрыскивания
По первым признакам заболевания	Мучнистая роса		Создание режимов температуры и влажности, обеспечивающих постоянный медленный воздухообмен на всей площади теплицы. Фиточистки с удалением пораженных листьев
		Бактофит, СП*	Обработка растений в пределах очага 1%-ным микробиологическим препаратом
При массовом развитии инфекции		Бактофит, СП*	Опрыскивание в период вегетации до трех обработок 1%-ным препаратом с интервалом 6...10 дней
По первым признакам заболевания в период плодоношения	Ложная мучнистая роса, аскохитоз (листовая и плодовая формы болезни)		Снижение на 1...2 сут относительной влажности воздуха до 70...75 % путем подъема ночных температур до 20...22 °С в сочетании с постоянной вентиляцией, фиточистка с последующим удалением пораженных частей растений из теплицы
То же	Аскохитоз (стеблевая форма болезни), белая и серая гнили	Фитоспорин-М, П* Бактофит, СП* Триходермин, Ж Алирин Б или алирин С	Обработка растений 0,2%-ной суспензией препарата Усиление проветривания околосеменного слоя воздуха. Усиление контроля за соблюдением технологических режимов выращивания. Прозапка пораженных участков с захватом здоровой ткани одним из препаратов: 5%-ным бактофитом, 10%-ным триходермином, 5%-ным алирином Б или 5%-ным алирином С с мелом и прилипателем
По первым признакам заболевания	Антракноз, бурая, оливковая, угловатая бактериальная и другие пятнистости		Контроль за соблюдением технологических режимов выращивания. Систематические фиточистки в сочетании с внекорневыми подкормками микроэлементами для повышения выносливости растений
При появлении первых признаков	Деформация листьев (хлороз, скручивание, пузыревидность и др.)	Алирин Б Алирин С	Обработка растений в период вегетации 0,1%-ными биопрепаратами Проверить почву и субстраты на загрязнение веществами типа регуляторов роста или гербицидов. Провести проколы грунта до подпочвенного слоя почвы, рыхление междурядий с одновременным проветриванием, ограничение поливов до минимума

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни (ЭПВ)	Биологическое средство	Технология применения
Профилактические мероприятия в конце культурооборота			
Вслед за последним сбором урожая	Комплекс вредных организмов	Профилактические мероприятия	Обработка растений пестицидами (с учетом видов вредных организмов и списка разрешенных препаратов). Удаление растительных остатков. Дезинфекция и дезинсекция конструкций теплиц, стекол, шпалер и т. д. Пропаривание или химическое обеззараживание грунта

* Биологические средства, разрешенные для применения Госкаталогом 2004 г.

** Норма выпуска энтомо- и акарифагов может меняться в зависимости от фазы развития растений, условий микроклимата в теплице, конкретной фитосанитарной ситуации и других условий.

Предложенная система предусматривает использование разнообразных биологических средств защиты культуры от вредных организмов, в том числе новых биопрепаратов, проходящих испытания, что не исключает соблюдение агротехнических и других приемов при возделывании культуры, а также при необходимости химических препаратов, если они не оказывают отрицательного влияния на энтомофагов и биопрепараты.

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 белокачанной 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 на выявление численности вредителей и зараженности возбудителями болезней. Одновременно следует выявлять и численность энтомофагов и зараженность вредителей энтомопатогенами, что необходимо для решения вопроса об отмене обработок при достижении критерия эффективности естественных врагов.

Мероприятия против болезней капусты проводятся 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 больших 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).

11.2. Мероприятия по биологической защите капусты от вредителей и болезней

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
Перед посевом			
Подготовка семян перед болезнью посевом	Комплекс	Фитоспорин-М, П*	Предпосевное замачивание семян в течение 1...2 ч с последующим просушиванием в тени
		(1,2...1,6 г на 1 л воды)	
		Бактофит, СП* (4...5 г/кг)	Предпосевная обработка семян 0,5%-ным рабочим раствором
		Агат-25К, ТПС*	Предпосевное замачивание семян

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
		(40 мг/кг)	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* (0,3...0,45 г/кг)	Предпосевная обработка семян (расход рабочей жидкости 2...3 л/кг)
		Планриз, Ж* (20 мл/кг)	Обработка семян в день посева
		Фитолавин-300, СХП* (5 г/кг)	
На рассаде в теплицах и парниках			
Выращивание рассады в теплицах	Черная ножка, корневые гнили	Триходермин, Г	Внесение в рассадочные гряды (расход 30 г/м ²)
		Фитолавин-300, СХП* (1,2...1,6 кг/га)	Опрыскивание растений 0,2%-ным раствором
Перед высадкой рассады в открытый грунт		Триходермин, Ж	Обработка рассады перед высадкой в грунт (растения помещают на 30 мин в емкость, заполненную на высоту 1,5 см 0,001%-ным раствором)
		Фитолавин-300, СХП*	Обработка корней рассады при посадке в грунт в болтушке из глины и коровяка с добавлением 0,3...0,4%-ного рабочего раствора
В период вегетации			
В период вегетации растений	Бактериозы	Псевдобактерин (0,4 л/га) Азотобактерин (40 л/га) Планриз, Ж* (0,3 л/га)	Опрыскивание растений в период вегетации Опрыскивание в период вегетации 0,1%-ным рабочим раствором при появлении первых признаков болезни (повторная обработка через 20 дней)
		Симбионта, Ж* (1 мл/га) Бактофит, СП* (2 кг/га) Иммуноцитифит, ТАБ* д. в. — 31,2 г/кг (0,3...0,45 г/га) Агат-25 К, ТПС* (40 г/га)	Опрыскивание растений через 3 нед после высадки рассады (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га) Опрыскивание растений в фазе завязывания кочана (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га)
	Кила	Агротехнические мероприятия	Проведение агротехнических мероприятий, обеспечивающих нор-

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
За 2 нед до высадки рассады	Крестоцветные блошки	Метод ловчих культур	мальное физиологическое состояние растений Выбор сортов, характеризующихся устойчивостью к данному заболеванию 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)
Листовая мутовка		Бацикол	Опрыскивание 0,7%-ной суспензией препарата с титром 73 млрд спор в 1 мл
Листовая мутовка	Капустные мухи	Жук алеохара двуполосая Немабакт, ВС*	Разведение и выпуск энтомофага в норме, обеспечивающей соотношение хищник : жертва 1 : 30 Внесение в почву с поливной водой одновременно с высадкой рассады в грунт немабакта в виде водной суспензии, содержащей личинки нематод (норма расхода 125...500 тыс. особей нематод на одно растение)
До завязывания кочана	Крестоцветные клопы	Трисолькус	При заражении первых кладок яиц клопа трисолькусом на 25 % и выше возможна отмена обработок против последующих поколений
Листовая мутовка — завязывание кочана	Капустная моль	Битоксибациллин, П* (1...1,5 кг/га) Бикол, СП* (1 кг/га) Лепидоцид, П, СК* (0,5...1 кг/га)	Опрыскивание в период вегетации одним из рекомендованных бактериальных препаратов на основе <i>Vt</i> против каждого поколения вредителя с интервалом 7...8 дней (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га). Учет численности энтомофага капустной моли — паразита гусениц диалегмы
		Агрвертин, КЭ (2,4...3,2 л/га) Фитоверм, КЭ* д. в. — 2 г/л (1,6...2,4 л/га)	Опрыскивание в период вегетации 0,4%-ным рабочим раствором с интервалом 14...20 дней (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га)
Листовая мутовка — завязывание кочана	Репная и капустная белянки	Препараты и нормы их расхода такие же, как против капустной моли	Из бактериальных препаратов против белянок следует выбирать наиболее щадящие (не содержащие β-экзотоксин), и нормы расхода в данном случае минимальные

Продолжение

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
Листовая мутовка — завязывание кочана	Капустная совка	Апантелес беляночный	При 60...80%-ной заселенности гусениц апантелесом и плотности 4...5 гусениц на одно 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
Во время завязывания кочана	Капустная тля	Микроспоридиоз	Наблюдение за состоянием насекомых (внешний вид и характер откладки яиц, процент строждения 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
		Габробракон*	Обработка препаратами на основе <i>Vt</i> или вирусным препаратом <i>вирина</i> против гусениц капустной совки 1...2-го возрастов. При комплексе листогрызущих вредителей эффективна обработка смесью бактериального препарата с вирусным при сниженных в 1,5 раза нормах расхода. Опрыскивание в период вегетации 0,4%-ным рабочим раствором с интервалом 14...20 дней (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га)
		Битоксибациллин, П* (2 кг/га) Бикол, СП, СК* (1,5 кг/га) Лепидоцид, П, КС* (1,5...2 кг/га) Вирин-ЭКС, Ж (0,1...0,15 л/га) Агравертин, КЭ (2,4...3,2 л/га) Фитоверм, КЭ* д. в. — 2 г/л (1,6...2,4 л/га) Трихограмма*	Обработка препаратами на основе <i>Vt</i> или вирусным препаратом <i>вирина</i> против гусениц капустной совки 1...2-го возрастов. При комплексе листогрызущих вредителей эффективна обработка смесью бактериального препарата с вирусным при сниженных в 1,5 раза нормах расхода. Опрыскивание в период вегетации 0,4%-ным рабочим раствором с интервалом 14...20 дней (норма расхода рабочей жидкости 300...500 л/га)
		Энтомофаги: хищные личинки сирфид, галлиц, кокцинеллиды, диаретиелла	Выпуск трихограммы в период яйцекладки капустной совки (30 тыс. особей на 1 га) Выпуск габробракона в период отрождения гусениц (10 тыс. особей на 1 га) 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 трех 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

Продолжение

Период, фаза развития растения	Вредители, болезни	Биологическое средство	Проводимые мероприятия (содержание, особенности применения, условия, определяющие их необходимость)
		Внекорневая подкормка удобрениями Энтомофтороз	менее 10 % растений обработка нецелесообразна. Для сохранения и размножения энтомофагов необходимо ограничивать применение пестицидов, а также проводить посев нектароносных растений (укропа, фенхеля, аниса, фацелии, тмина, кориандра) в непосредственной близости от посадок капусты Рекомендуют применять 1...4%-ные растворы или вытяжки нитроаммофоса или двойного суперфосфата Своевременное выявление естественной эпизоотии (см. раздел 4.4). При высокой степени заражения тли энтомофторозом и благоприятных погодных условиях отмена химических обработок

ЛИТЕРАТУРА

- Актуальные вопросы биологизации защиты растений / Под ред. М. С. Соколова, Е. П. Угрюмова. — Пушино, 2000. — 177 с.
- Биопрепараты в защите растений. Учебное пособие / М. В. Штерншиц, Ф. С. Джалилов, И. В. Андреева, О. Г. Томилова. — Мин-во сел. хоз-ва РФ. Новосибир. гос. аграр. ун-т, Новосибирск, 2000. — 128 с.
- Бондаренко Н. В. Биологическая защита растений. — М.: Агропромиздат, 1987. — 278 с.
- Вейзер Я. Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми. — М.: Колос, 1972. — 640 с.
- Воронин К. Е., Шапиро В. А., Пукинская Г. А. Биологическая защита зерновых культур от вредителей. — М.: Агропромиздат, 1988. — 198 с.
- Гулий В. В., Иванов Г. М., Штерншиц М. В. Микробиологическая борьба с вредными организмами. — М.: Колос, 1982. — 272 с.
- Влахова А. А. Энтмопатогенные грибы. — Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. — 260 с.
- Защита тепличных и оранжерейных растений от вредителей. Справочник / Под ред. С. С. Ижевского и А. К. Ахатова. — М., 1999. — 399 с.
- Ижевский С. С. Интродукция и применение энтомофагов. — М.: Агропромиздат, 1990. — 223 с.
- Ижевский С. С., Гулий В. В. Словарь по биологической защите растений. — М.: Россельхозиздат, 1986. — 223 с.
- Кандыбин Н. В. Бактериальные средства борьбы с грызунами и вредными насекомыми. — М.: Агропромиздат, 1989. — 176 с.
- Коваль Э. З. Определитель энтомофильных грибов СССР. — Киев: Наук. думка, 1974. — 258 с.
- Леднев Г. Р., Борисов Б. А., Митина Г. В. Возбудители микозов насекомых. Пособие по диагностике. — С.-Пб., 2003. — 79 с.
- Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / Под ред. В. В. Глупова. — М.: Круглый год, 2001. — 763 с.
- Производство экологически безопасной продукции растениеводства / Под ред. М. С. Соколова и Е. П. Угрюмова. — Пушино, 1995. — Вып. 1. — 412 с.; 1996. — Вып. 2. — 253 с.; 1997. — Вып. 3. — 253 с.
- Рекомендации по применению средств биологического происхождения в системе защиты плодово-ягодных, овощных культур и картофеля от вредителей и возбудителей болезней / Д. А. Колесова, Т. А. Рябчинская, Г. Л. Харченко и др. — Рамонь: ВНИИЗР, НБЦ «Фармбиомед», 1999. — 44 с.
- Смирнов В. В., Киприанова Е. А. Бактерии рода *Pseudomonas*. — Киев: Наук. думка, 1990. — 264 с.
- Соколов М. С., Монастырский О. А., Пикушова Э. А. Экологизация защиты растений. — Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. — 462 с.
- Тарасевич Л. М. Вирусы насекомых. — М.: Наука, 1975. — 198 с.
- Твердоков А. П., Никонов П. В., Ющенко Н. П. Биологический метод борьбы с вредителями и болезнями в защищенном грунте. — М.: Колос, 1993. — 160 с.
- Тряпицын В. А., Шапиро В. А., Щепетильникова В. А. Паразиты и хищники вредителей сельскохозяйственных культур. — Л.: Колос, Ленингр. отд-ние, 1982. — 255 с.
- Штерншиц М. В. Микробиологическая борьба с вредителями сельскохозяйственных культур Сибири и Дальнего Востока. — М.: Агропромиздат, 1988. — 128 с.
- Штерншиц М. В. Повышение эффективности микробиологической борьбы с вредными насекомыми. — Новосибирск, 1995. — 194 с.
- Экологически безопасные и бесpestицидные технологии получения растениеводческой продукции / Материалы Всероссийского науч.-пр. совещания. — Пушино, 1994. — Ч. I. — 178 с.; Ч. II. — 271 с.
- Энтомофаги в защите растений. Учебное пособие / А. С. Бабенко, М. В. Штерншиц, И. В. Андреева, О. Г. Томилова, В. А. Коробов. — Новосибирск, 2001. — 205 с.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Авермектины — продукты жизнедеятельности актиномицета *Streptomyces avermitilis*, обладающие инсектицидной, акарицидной и нематодной активностью.

Агент биологической защиты — полезный организм, используемый в биологической защите растений от вредных видов, основа биопрепаратов.

Аклиматизация — 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 популяций 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 других организмов или убивающие их.

Аппрессории — вздутые 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 двухтяжесую ДНК. Вызывают у насекомых ядерные полиэдры 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 активности. 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, либо биологическое средство борьбы с вредителями, фитопатогенами и сорняками, 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 заболеваний.

Вакцинация — обработка растений вакциной.

Вирион — 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 — 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 особей хозяина, при котором численность вредителя снижается ниже порога вредности.

Ксенобистики — 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 темноокрашенная 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 тех паразитических двукрылых и перепончатокрылых насекомых, которым свойствен гиперметаморфоз.

Массовые (наводняющие) выпуски — метод неоднократного применения энтомофагов и акарифагов для быстрого сокращения численности вредителя. Вреди-

теля уничтожают непосредственно выпускаемые особи энтомофага (акарифага), а не их потомки (как при сезонной колонизации).

Метод дезориентации самцов — насыщение окружающей среды синтетическими феромонами с целью нарушения коммуникации полов.

Метод самцового вакуума — массовый вылов самцов путем их привлечения феромонными ловушками.

Микогербицид — препарат на основе фитопатогенного гриба, предназначенный для борьбы с сорняками.

Микозы — заболевания животных (насекомых, грызунов и клещей), вызываемые грибами.

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;

— **одиночный** — 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.).

Параспоровые белковые включения — кристаллы эндотоксина, продуцируемые бактериальной клеткой одновременно с образованием спор.

Партеногенез — девственное размножение. Развитие потомства из яиц, не оплодотворенных мужскими гаметами.

Пассаж — введение патогена через организм восприимчивого хозяина для повышения вирулентности.

Патовариант (патотип) — объединение подвидов *Vt* 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.

Перкутантный путь заражения патогена — заражение через кожные покровы.

Пероральный путь заражения патогена — заражение через пищеварительный тракт (ротовое отверстие) хозяина.

Персистентность — устойчивость организмов к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам.

Пищевая специализация — см. моно-, олиго- и полифаги.

Поисковая способность — способность энтомофагов находить хозяина или жертву.

Покоющиеся 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 грибок 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.

PPP — регуляторы роста, развития и размножения насекомых. К ним относятся ювеноиды, ИСХ, феромоны насекомых.

Сезонная колонизация — искусственное разведение энтомофагов с целью выпуска 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 грибицы.

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 (спор, клеток) 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 I-го возраста у насекомых с гиперметаморфозом (например, у нарывников).

Феромонные ловушки — ловушки для надзора за насекомыми или подавления их численности, 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 лиственной 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.

Хемостерилилянты — химические вещества, с помощью которых проводят стерилизацию насекомых.

Фитофаг — растительноядный организм.

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 борьбы ущерб достигает экономического 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).

Ювенилды — синтетические вещества, обладающие характером действия ювенильного гормона.

β-Экзотоксин — водорастворимый, термостойкий токсин, выделяющийся из клеток *Vt* во внешнюю среду.

δ-Эндотоксин — токсическое параспоральное кристаллическое образование белковой природы внутри клетки *Vt*.

сгу — гены, кодирующие кристаллические инсектицидные белки *Vt*.

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.

Сут-белки — белки кристалла *Vt*, проявляющие гемолитическую активность, или любые белки, имеющие очевидное сходство аминокислотной последовательности с известными Сут-белками.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ЭНТОМОФАГОВ, АКАРИФАГОВ И ГЕРБИФАГОВ

- Агениаспис 30, 102
Алеохара двуполовая 30, 34, 89, 97, 247
— двучечная 34
Амблисейус маккензи 55
Анистис ягодный 45, 109
Антокорис лесной 33
— обыкновенный 33
Апантелес беляночный 94, 103, 248
— Теленги 73
Арма ольховая — см. Арма хищная
— хищная 33, 89
Аскогастер четырехзубчатый 30
Афелинус 11, 38, 104
Афидиус 64
Банкус серповидный 73
Батиплектес 83
Бегунчик блестящий 82
— капля 82
— 4-пятнистый 82
Безглазка толстоусая 37
Бомбардир обыкновенный 88
Верблюдка обыкновенная (тонкоусая) 37
Воробей домовый 51
— полевой 51
Габробракон притупленный 93, 248
Галлица афидимиза 40, 59, 97, 240
Гемеробиус желтоватый 36
— окаймленный 36
— серпокрылый 36
Головач обыкновенный 88
Дакнуза 57
Диадегма 67, 95
Дибрахойдес 83
Диглифус 58
Динармус 81
Диэриетелла репная 38, 96
Жаба ага 50
— зеленая 50
— серая (обыкновенная) 50
Жаворонок лесной 51
— полевой 51
Жужелица зернистая 34
— красноногая 34
— крымская 34
— медная 110
— полевая 34
Зикрона синяя 89
Златоглазка жемчужная 36, 78, 97, 108
— китайская 62
— красивая 36, 78
— обыкновенная 36, 60, 78, 97, 105
— семиточечная 36, 78, 105
Изомера 42, 67
Кальвия 14-точечная 35, 105
Канюк 50
Карабус прикарпатский 87
Коккофагус желтый 38
Коллирия 75
Конвенция 36
Кониоптериксы 36
Коровка 2-точечная 77, 97, 105
— изменчивая 77
— 5-точечная 35, 77, 107
— 7-точечная 35, 77, 91, 97, 107
— 13-точечная 77
— 14-точечная 35, 97
Красотел бронзовый 34
— золототочечный 34, 83, 88
— пахучий 34
— степной 34, 83
Криптолемус 35
Ктенихневмон 73
Ктырь беловатый 41
— желтокрылый 41
— кольчатый 41
Леис димидиата 63
Лизифлебус бобовый 38, 64
Лиссонота 66
Листоед амброзиевый полосатый 18
Лунь болотный 50
— луговой 50
— полевой 50
Лягушка озерная 49
— остромордая 49
— прудовая 49
— травяная 49
Ляфрия горбатая 41
— окаймленная 41
Макролофус 65, 240

Менискус — см. Лиссонота
 Метасейулус западный 54
 Метеорус 103
 Микромус угольчатый 36, 62
 Микроплитис 74
 Муравей красноглазый 39
 — луговой 39
 — малый лесной 39
 — рыжий лесной 39
 — северный лесной 39
 — тонкоголовый 39
 Муха-фитомиза 15
 Набис хищный (охотник серый) 33, 81
 Нарывник пятнистый 35
 — сибирский 35
 — 14-точечный 35
 Нетелия 67
 Овсянка обыкновенная 51
 — садовая 51
 Огневка кактусовая 90
 Опилус блестящий 90
 Ориус черный 33
 Охотник бледный 33
 Охотник серый — см. Набис хищный
 Оэнциртус 102
 Панискус — см. Нетелия
 Пелетиерия 74
 Периллус 26, 33, 84
 Пещилус медный 87
 Пикромерус двузубый 33
 Платигастер 26, 74
 Подизус 26, 33, 85
 Пропилия 14-точечная 35, 63, 78, 91
 Проспальтелла полезная 32
 Псевдафикус 29
 Птеромалус куколочный 39, 95
 Птеростих медный 83
 — обыкновенный 88
 — пестрый 83
 — черный 88
 Родолия 18
 Роптромерис 75
 Синица большая 51
 Сирф лобастый 79
 — окаймленный 42, 96
 — перевязанный 42, 79, 96, 111
 — полудунный 42, 79, 96
 Скворец розовый 51
 Сколия гигантская 40
 — желтолобая 40
 — мохнатая (степная) 40
 — 4-точечная 40
 Скорпионница обыкновенная 37
 Сова болотная 51
 — силуха 51
 — ушастая 51
 Стеторус точечный 7, 35, 106
 Сферофория украшенная 42, 79, 96
 Сцимнус 2-точечный 35

Сцимнус широколобый 35
 Тарантул русский 47
 Тауматомиа голая 91
 — рыжая 91
 Тахина большая 42
 Теленомус зеленый 38, 66
 Тенетник овальный 48
 Тея 22-точечная 91
 Триблиографа 88
 Трипс полосатый 34
 — хищный 34
 Триссолькус большой 68, 100, 247
 Трихацис 74
 Трихограмма бессамцовая 101
 — желтая плодоярочная 101
 Трихомалус 75
 Урофора изменчивая 208
 — казахстанская 209
 — чертополоховая 209
 Ускана 80
 Фазия золотистая 42, 69
 — пестрая 42, 99
 — серая 42, 70
 Фитомиза 15
 Фитосейулус 7, 53, 240, 242
 Хилокорус почковидный 35, 107
 Ценокрепис 89
 Циклонета 63
 Шпанка красноглазая 35
 — черноглазая 35
 Эдовум 86
 Экзетастес 93
 Эласмус 103
 Энкарзия 38, 50, 240, 242
 Эрнестия грубая 42
 Эупелмус 81
 Ястребница рыженогая 41
 Ящерица живородящая 50
 — обыкновенная (прыткая) 50
 — прыткая — см. ящерица обыкновенная

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЭНТОМОФАГОВ, АКАРИФАГОВ И ГЕРБИФАГОВ

Adalia bipunctata L. 77
Adonia variegata Gz. 77
Aeolothrips fasciatus L. 34
 — *intermedius* Bagn 34
Agelene sp. 47
Ageniaspis buscicollis Dalm. 30, 102
Agrilus hyperice (Greutz) 205
Aleochara bilineata Gyll. 34, 89, 97
 — *bipustulata* L. 34

Allotrombium fuliginosum Herm. 45
 — *pulvinus* Ew. 45
Alophora subcoleopterata L. 42, 70
Amara sp. 83
Amblyseius californicus McGregor 54, 56
 — *cucumeris* Oud. 54, 56
 — *fallacis* Garm. 44, 106
 — *finlandicus* Oud. 44
 — *graminis* Chant 44
 — *mckenziei* Sch. et Pr. 44, 54, 55
 — *reductus* Wainst. 111
 — *similis* Koch. 44
 — *tauricus* Livsch. et Kuzn. 44
Anaphes lamae Bakk. 76
Anastoechus nitidulus F. 41
Anthocoris nemoralis F. 33
 — *memorus* L. 33, 106
Anthoseius caudiglans Schust. 44, 106
Anystis agilis Banks 45
 — *baccarum* L. 45, 109
Apanteles glomeratus L. 94
 — *spurius* Wesm. 103
 — *telengai* Tob. 73
Aphelinus mali Hald. 11, 29, 38, 104
 — *transversus* 77
Aphidius avenae Hal. 76
 — *ervi* Hal. 38, 76
 — *matricariae* Hal. 64
Aphidoletes aphidimiza Rond. 40, 59, 97
Apytis sugonjaevi Jasn. 108
Araneus cornutus Cl. 48
Arma custos F. 33, 89
Ascogaster 30
Asilus albiceps Mg. 41
 — *rufinervis* Mg. 41
Askogaster quadridentatus Wesm. 30
Banchus falcatorius F. 73
Bathyplectes (= *Conidia*) *curculionis* Thoms. 83
Bembidion guttula F. 82
 — *lampros* Hbst. 82
 — *quadrimaculatum* L. 82
Bittacus tipularius L. 37
Blaesoxiphella brevicornis Vill. 42
Brachinus crepitans L. 83
Brosicus cephalotes L. 88, 100
Bruchobius laticeps Abh. — см. *Dinarmus laticeps* Ash.
Bufo bufo L. 50
 — *marinus* L. 50
 — *viridis* Laur. 50
Cactoblastis cactorum Berg. 202
Caenocrepis bothynoderes Grom. 89
Callistoma fascipennis Mcq. 41
Calosoma auropunctatum Hbst. 34, 83, 88
 — *denticolle* Gebl. 34, 83
 — *inquisitor* L. 34
 — *sycophanta* L. 34

Calvia quatuordecimguttata L. 35, 105
Carabus campestris F.-W. 34, 83
 — *cancellatus* Ill. 34, 83
 — *granulatus* L. 34, 83
 — *hampei* Kust. 87
 — *regalis* F.-W. 100
 — *scabrosus tauricus* Bon. 34
Cassida rubiginosa Mull. 209
Chilocorus renipustulatus Scr. 35, 107
Chrysopa carnea Steph. 36, 60, 78
 — *formosa* Br. 36, 60, 62, 78
 — *perla* L. 36, 60, 62, 78
 — *septempunctata* Wesm. 36, 60, 61, 78
 — *sinica* T. 62
Clytiomyia helluo F. 42, 69
Coccinella quatuordecimpunctata L. 35
 — *quiquepunctata* L. 35, 77
 — *septempunctata* L. 35, 77
Coccophagus gurnegi Comst. 38
Colliria coxator Vill. 75
Coniopteryx esbenpeterseni Tjed. 36
 — *pugmaea* End. 36
Conidia curculionis Thoms. — см. *Bathyplectes curculionis* Thoms.
Coniopteryx pygmaea End. 36
Conwentzia psociformis Curt. 36
Cryptolaemus montrosieri Muls. 35
Ctenichneumon panceri Wesm. 73
Cycloneda limbifer Casey. 63
Cystiphora sonchi 207
Dacnusa sibirica Tel. 57
Deraeocoris ruber L. 33
 — *trifasciatus* L. 33
 — *zarudni* Kir. 33
Diadegma crassicornis Grav. 67
 — *fenestralis* Holmgr. 95
Diaeretiella rapae Mc Int. 38, 96
Dibrachoides dynastes Forst. 83
Diglyphus isaea Walker 58
Dinarmus (Bruchobius) laticeps Ash. 81
Dioctria rufipes Dey 41
Drepanopteryx phalaenoides L. 36
Ectophasia crassipennis F. — см. *Phasia crassipennis* F.
Edovum puttleri Grissell 86
Elasmus albipennis Thomson 103
Encarsia formosa Gahan. 38, 55
Ephedrus plagiator Ness. 38, 76
Epicauta erythrocephala Pall. 35
 — *megaloccephala* Gebl. 35
Episyrphus balteatus Deg. — см. *Syrphus balteatus* Deg.
Ernestia consobrina Mg. 42, 92
 — *rudis* Fil. 42
Eupelmus microzonus Foerst. 81
Eutrombidium trigonum Herm. 45
Exetastes 93
Formica execta Nub. 39

— *lugubris* Zett. 39
 — *polyctena* Foerst. 39
 — *pratensis* F. 39
 — *rufa* L. 39
 — *truncorum* Retz. 39
Habrabracon hebetor Say 93
Harpalus affinis Schrnk. 88
 — *distinquendus* Duft. 88
 — *rufipes* Deg. 100
Hemerobius lutescens Fabr. 36
 — *marginatus* Steph. 36
Hyppodamia tredecimpunctata L. 77
Inocellia crassicornis Schum. 37
Isomera cinerascens Rd. 42, 67
Lacerta agilis L. 50
 — *vivipara* Jacq. 50
Laphria gibbosa L. 41
 — *marginata* L. 41
Leis dimidiata Fabr. 63
Lemophagus curtus Townes. 76
Leucopis alticeps Cz. 43
 — *glyphinivora* Tanas. 43
Lissonota nitida Grav. 66
Lycosa singorensis Laxm. 47
Lysiphlebus fabarum Marsh. 38, 64
Machimus cingulatus Fl. 41
Macrolophus nubilus H.S. 65
Meniscus agnatus — см. *Lissonota nitida* Grav.
Metaphycus helvolus Comp. 29
Metaseiulus occidentalis Nesb. 44, 54, 106
Meteorius versicolor Wesm. 103
Micromus angulatus Steph. 36, 62
Microplitis spectabilis Hal. 74
Mylabris calida Pall. 35
 — *crocata* Pall. 35
 — *quatuordecimpunctata* Pall. 35
 — *sibirica* F.-W. 35
Nabis ferus L. 33, 61, 88
 — *pseudoferus* Rem. 88
 — *pallifer* Seid. 33
Neoseiulus cucumeris Oud. 111
Netelia fuscicornis Holmgr. 67
Noctuella floralis 207
Oecophylla smaragdina F. 27
Oligota oviformis Cas. 35
Ooencyrtus kuwanae How. 102
 — *tardus* Ratz 102
Ophisaurus apodus Pall. 50
Opius nitidulator Nees. 90
 — *pallipes* Wesm. 57
Orius albidipennis Reut. 33
 — *niger* Wolff 33, 88
Paniscus gracilipes Thoms. — см. *Netelia fuscicornis* Holmgr.
Panorpa communis L. 37
Peletieria nigricornis Mg. 74
Perillus bioculatus F. 33, 84

Phasia (= *Ectophasia*) *crassipennis* F. 42, 99
Philonthus decorus Grav. 110
 — *rotundicollis* Men. 110
Phygadenon fumator Grav. 90
Phytomyia orobanchia 15, 202
Phytoseiulus persimilis Ath.—H. 7, 44, 53
Picromerus bidens L. 33
Platygaster hiemalis Forb. 74
Podisus maculiventris Say. 33, 85
Poecilus cupreum L. 87
Praon volucre Hal. 76, 77
Propylaea quatuordecimpunctata L. 63, 78
Prospaltella perniciosi Town. 38
Pseudaphycus malinus Gah. 29
Pseudosarcophaga mamillata Pan 42
Pteromalus puparum L. 39
Pterostichus cupreus L. 83, 100, 110
 — *melanarius* Ill. 88, 100
 — *niger* Schall. 88
 — *versicolor* Sturm. 83
Rana esculenta L. 49
 — *ridibundae* Pall. 49
 — *temporaria* L. 49
 — *terrestris* Andr. 49
Raphidia ophiopsis Schum. 37
Rhinocyllus conicus 207
Rhoptromeris heptoma Hart. 75
Rodolia cardinalis Muls. 11
Salticus zebraeus Koch. 48
Scaeva pyrastris L. 79
Scolia dejeani Lind. 40
 — *hirta* Schr. 40
 — *maculata* Drury 40
 — *quadripunctata* F. 40
Scymnus bipunctulatus Kug. 35
 — *frontalis* F. 35
Smicronyx umbrinus 207
Sphaerophoria scripta L. 42, 79
Stethoconus cyrtopeltis Fl. 33
Stethorus punctillum Ws. 7, 106
Syrphus balteatus Deg. 35, 42, 79
 — *corollae* F. 42, 79
 — *ribesii* L. 42, 79, 91
 — *vittiger* Zit. 91
Systoechus ctenopterus Mik. 41
Tachina grossa L. 42
Tachinus rufipes Deg. 110
Tarachidia candefacta H. 18, 208
Telenomus chloropus Thoms. 38, 68
 — *laeviusculus* Ratz. 102
 — *lymantriae* Kozl. 38
Tetrastichus eriophyidis 108
Thaumatomyia glabra Meig. 91
 — *rufa* Mcq. 91
Thea vigintiduopunctata L. 91
Theridion linatus Cl. 48
 — *ovatum* Cl. 48
Tiphia femorata F. 40

— *morio* F. 40
Trichacis tristis Nees. 74
Trichogramma cacoeciae pallida Meyer 39, 101
 — *embryophagum* Htg. 39, 161
 — *evanescens* Westw. 39, 70, 92
 — *pintoi* Vog. 39, 70, 92
Tric' malus cristatus Foerst. 75
Trissolcus chloropus Thoms. 68
 — *grandis* Thoms. 38, 68
 — *victorovi* Kozl. 32, 38, 100
Trybliographa rapae Westw. 98
Urophora cardui L. 209
 — *kasachstanica* 209
 — *variabilis* Lu. 208
Uscana senex Grese 80
Zicrona caerulea L. 89
Zigogramma saturalis F. 18, 208

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ МИКРООРГАНИЗМОВ

Adelina 135
Allantomena 140
Ampelomyces quisqualis Ces. (= *Cicinnobolus cesatii*) Ces. et Schlecht. 9, 188, 189
Arthrobotrys conoides Drechsler 149
 — *oligospora* Fres. 149, 172
Aschersonia aleyrodinis Webber. 150
 — *goldiana* Sacc. et ell. 130
Aureobasidium pullulans (De Bary) Arnaud 146
Bacillus cereus Frankl. 120, 186
 — *laterosporus* (Kaubach) Shida et al. 120
 — *mycoides* Fl. 186
 — *sphaericus* Meyer et Meide 120
 — *subtilis* (Ehrenberg) Cohn. 14, 19, 186, 187, 192, 193
 — *thuringiensis* Berl. 12, 120
 — — subsp. *dendrolimus* (sotto) 13, 165
 — — — *galleriae* 13, 165
 — — — *israelensis* 121, 142, 167
 — — — *kurstaki* 121, 165, 166, 168
 — — — *san-diego* 167
 — — — *tenebrionis* (morrisoni) 121, 167
 — — — *thuringiensis* 13, 167, 168
Baculovirus 123, 124, 144, 150, 173
Beauveria bassiana (Bals.) Vuil. 115, 130, 171, 231
 — *tenella* (= *B. brongniartii*) Delacr. 130
Chaetomium cochlioides Kunz 184
 — *globosum* Kunz 184
Clostridium brevifaciens 119
 — *malacosomae* 119
 — *perfringes* 119
Coelomomyces sp. 146

Coelomycidium sp. 146
Colletotrichum gloeosporioides Penz. 210
Conidiobolus obscurus (= *E. thaxteriana*) Rem. et Kell 18, 128, 172, 231
 — *thromboides* (= *E. pyriformis*) Drechler 128, 151, 172
Coniothyrium minitans Campb. 14, 188, 198
 — *piricolum* Pot. 129
Cordyceps eroyli Petch. 129
 — *clavulata* (Schw.) El. et Ev. 129
 — *militaris* (Fr.) Link 129, 147
Urophora cardui L. 209
 — *paludosa* Mains. 129
 — *sinensis* (Berk.) Sacc. 129
 — *superficialis* (Peck) Sacc. 129
Darluca filum Cast. 188
Entomophaga (= *Empusa*, = *Entomophthora*) *grylli* (Fres.) Batko. 128
 — (= *Entomophthora*) *aulicae* Batko 128
 — *adjarica* Cinz., Vart. 128
Gliocladium catenulatum virens Miller et al. 183
Hirsutella 147
Howardula phyllotreta F. 140
 — *oscinetae* G. 140
Lambornella 134
Lecanicillium (= *Cephalosporium* = *Verticillium*) *lecanii* (Zimm) Zare et W. Gams. 130, 147, 172, 231, 232
 — *muscarium* (Petch) Zare et W. Gams. 130, 171
Metharhizium anisopliae (Metsch.) Sor. 12, 115, 131, 147, 172, 231
Nosema 115
 — *brassicae* Paillot 154
 — *locustae* Canning. 175
 — *lymantriae* W. 135
 — *mesnili* Paillot 154
Paecilomyces (= *Spicaria* = *Isaria*) *fari-nosus* (Holm) Brown et Smith. 130, 147
 — *fumoso-roseus* (Wz.) Brown et Smith. 115, 130
Paenibacillus (= *Bacillus*) *lentimorbis* Dut. 120
 — — *popilliae* Dut. 115, 120
Pandora neoaphidis (= *E. aphidis*) (Rem. et Henn.) Humb. 128, 151
Penicillium griseofulvum Dierckx 222
 — *vermiculatum* Dangeard. 198
Phytophthora palmivora Butl. 210
Pleistophora schubergi Zwolf. 135, 154
Pristionchus 140
Pseudomonas aureofaciens Kluyver 14, 119
 — *carnea* 118
 — *fluorescens* Mig. 14, 19, 118, 168, 185, 186
 — *mycophaga* 186
 — *putida* (Trevisan) Migula 185

— *pyrrocinia* (Imanaka et al.) Vandamme et al. 185
 — *syringae* Van Hall 200
Puccinia acroptili Syd. 210
 — *carduorum* 210
 — *chondrillina* 210
 — *expansa* 210
 — *jaceae* 210
Rickettsiella grylli Vago 127
 — *melolonthae* Krieg. 126
 — *popilliae* Dutky 126
Salmonella enteritidis subsp. *issatschenko* 169
 — *enteritidis* subsp. *mereschkovski* 169
Serratia marcescens Bizio. 119, 187, 234
Sorospora uvella (Krass.) Ld. 131, 146
Steinernema (= *Neoalectana*) *carpocapsae* Weis. 141, 176, 177, 187
Steinernema feltiae Filipjev. 177, 188
Streptomyces aurantiacus 233
 — *avermilites* Kim et Goodfellow 232
 — *chrycomallus* 233
 — *griseochromogenus* Fukunaga 222
 — *griseus* (Krainsky) Waksman et Henrici 222

— *hydrospopicus* (Jensen) Waksman et Henrici 211
 — *kasugaensis* Hamada et al. 222
 — *lavendulae* Waksman et Curtis 223
 — *morookaensis* (Locci et Sch.) Witt et Stack 222
Tarichium megaspermum Cohn. 115
Tetrachymena 134
Thelohania hyphanthiae W. 135
 — *mesnili* Paillot. 137, 154
Trichoderma harzianum Rif. 182, 195, 197
 — *koningii* Oud. 182
 — *lignorum* 196
 — *viride* (*lignorum*) Pers. (Fr.) 14, 182, 195, 196
Trichothecium roseum Link. 14, 189, 222
Vairimorpha antheraea 175
Xenorhabdus (*Achromobacter*) *bovienii* Akhurst et Boemare 188
 — *nematophilis* Thomas et Poinar 176, 187
Zoophthora radicans (= *Entomophthora sphaerosperma*) (Brefeld) Batko 128, 151

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
1. Экологические основы биологической защиты растений	5
1.1. Основные формы взаимоотношений организмов	5
1.2. Этапы развития биологической защиты растений	10
1.3. Сущность биологической защиты растений	17
2. Энтомофаги и акарифаги в биологической защите растений	22
2.1. Принципы использования энтомо- и акарифагов в защите растений	22
2.1.1. Критерии эффективности энтомофагов	22
2.1.2. Обогащение биоценозов энтомофагами	23
2.1.3. Повышение эффективности энтомофагов в агроценозах	25
2.2. Классификация энтомо- и акарифагов	27
2.2.1. Хищные и паразитические насекомые	32
2.2.2. Хищные и паразитические паукообразные	43
2.2.3. Позвоночные животные-зоофаги	49
3. Энтомофаги и акарифаги вредителей растений	53
3.1. Энтомофаги и акарифаги, регулирующие численность фитофагов в защищенном грунте	53
3.1.1. Акарифаги паутинного клеща	53
3.1.2. Энтомофаги тепличной белокрылки	55
3.1.3. Энтомофаги табачного трипса	55
3.1.4. Энтомофаги пасленового минера	57
3.1.5. Энтомофаги тлей	59
3.1.6. Многоядные энтомофаги в теплицах	65
3.2. Основные энтомофаги и акарифаги вредителей в открытом грунте	66
3.2.1. Энтомофаги вредителей зерновых культур	66
3.2.2. Энтомофаги вредителей бобовых культур	80
3.2.3. Энтомофаги вредителей картофеля и технических культур	84
3.2.4. Энтомофаги вредителей овощных культур	92
3.2.5. Энтомофаги вредителей плодово-ягодных культур	100
4. Возбудители болезней насекомых как агенты снижения численности хозяина	113
4.1. Основные понятия патологии насекомых	113
4.2. Классификация возбудителей болезней насекомых	118
4.2.1. Характеристика основных групп возбудителей бактериальных болезней насекомых	118
4.2.2. Характеристика основных групп возбудителей вирусозов и риккетсиозов насекомых	122
4.2.3. Характеристика основных групп возбудителей грибных болезней насекомых	127
4.2.4. Энтомопатогенные простейшие	133
4.2.5. Паразитические нематоды	138
4.3. Механизм действия энтомопатогенов, используемых для создания биопрепаратов	141
4.3.1. Механизм действия <i>Vt</i> на насекомых	141
4.3.2. Механизм действия вирусов на насекомых	144
4.3.3. Механизм действия энтомопатогенных грибов на насекомых	145
4.3.4. Механизм взаимодействия хищных грибов с нематодами	148
4.4. Критерии эффективности энтомопатогенов	149

5. Микробиологические препараты против вредителей растений	164
5.1. Бактериальные инсектициды и родентициды	164
5.1.1. Бактериальные препараты против вредных насекомых и клещей	164
5.1.2. Бактериальные препараты против грызунов	169
5.2. Грибные энтомопатогенные препараты	171
5.3. Препараты на основе вирусов и других агентов биологического контроля насекомых	172
5.3.1. Вирусные энтомопатогенные препараты	172
5.3.2. Биопрепараты на основе микроспоридий	175
5.3.3. Препараты на основе энтомопатогенных нематод	176
5.4. Правила применения и пути повышения эффективности биопрепаратов	177
6. Основы биологической защиты растений от болезней	181
6.1. Микроорганизмы — антагонисты фитопатогенов	181
6.1.1. Грибы	181
6.1.2. Бактерии	184
6.2. Гиперпаразиты фитопатогенных микроорганизмов	188
6.3. Использование непатогенных и слабопатогенных видов и штаммов возбудителей для защиты растений от болезней	189
6.3.1. Вакцинация	189
6.3.2. Использование авирулентных штаммов грибов	191
7. Биопрепараты для защиты растений от болезней	192
7.1. Биопрепараты на основе антагонистов возбудителей болезней растений	192
7.1.1. Бактериальные препараты	192
7.1.2. Грибные препараты	195
7.2. Биопрепараты на основе гиперпаразитов	198
7.3. Вирусные биопрепараты против болезней растений	200
8. Биологическая регуляция численности сорняков	201
8.1. Гербифаги	202
8.2. Грибные препараты против сорняков (микогербициды)	210
9. Генетический метод защиты растений от вредителей	212
9.1. Принцип метода	212
9.2. Варианты генетического метода	213
9.3. Примеры практического использования вариантов генетического метода	218
10. Препараты на основе биологически активных веществ (аллелопатиков)	220
10.1. Антибиотики в защите растений от болезней	220
10.2. Фитонциды и ботанические пестициды	223
10.3. Биологически активные вещества насекомых и их синтетические аналоги	225
10.3.1. Регуляторы роста и развития насекомых	225
10.3.2. Феромоны насекомых	227
10.4. Биопрепараты на основе микробных токсинов и ферментов	231
10.5. БАВ как стимуляторы защитных реакций растений	234
11. Биологическая защита сельскохозяйственных культур от вредных организмов	237
11.1. Место биологических методов в интегрированной защите растений	237
11.2. Биологическая защита растений в защищенном грунте	238
11.3. Использование биологических средств в защите сельскохозяйственных культур открытого грунта	244
<i>Литература</i>	250
<i>Словарь терминов</i>	252
<i>Указатель русских названий энтомофагов, акарифагов и гербифагов</i>	257
<i>Указатель латинских названий энтомофагов, акарифагов и гербифагов</i>	258
<i>Указатель латинских названий микроорганизмов</i>	261

ISBN 5-9532-0126-5



9 785953 201261