

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

А. А. Нуржанов

ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ



Издательство «Фан»
Академии наук Республики Узбекистан
Ташкент – 2019

УДК 632.937
ББК 28.691.89
Н 90

Рецензенты:

- Гаппаров Ф. А.** – доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий лабораторией УзНИИЗР;
Лебедева Н. И. – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института Зоологии АН РУз.

Нуржанов, А. А.

Энтомопатогенные микроорганизмы прямокрылых насекомых / А. А. Нуржанов. – Ташкент: Фан, 2019, –192 с.

В книге рассматриваются вопросы изучения и практического применения энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых насекомых. Приводятся сведения о биоэкологических особенностях патогенов саранчовых Узбекистана.

Монография предназначена для экологов, энтомологов, научных сотрудников, студентов и докторантов соответствующих специальностей, а также для специалистов в области защиты растений.

Утверждена к печати Ученым советом Института зоологии АН РУз, протокол № 9 от 5 декабря 2018 года.

ISBN 978-9943-19-492-2

© Нуржанов А., 2019.

© Из-во «Фан» АН РУз., 2019.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время перед человечеством встают серьезные экологические проблемы и ситуации, требующие незамедлительного решения и знания экологии. Экосистемы, которые складывались в течение миллионов лет, теряют свою стабильность. Сельское хозяйство, как никакая другая отрасль, оказывает непосредственное воздействие на экологическую среду. В процессе ведения сельского хозяйства меняются экологические условия окружающей среды. Выращивание одних и тех же видов растений на больших площадях делает их более уязвимыми к заболеваниям, а также создаёт благоприятные условия для развития отдельных видов вредителей.

Воздействие человека и его хозяйственной деятельности на организмы, в том числе на мир насекомых, составляет в настоящее время одну из самых мощных форм экологического воздействия на природу.

Вспашка и освоение целинных земель, раскорчёвка леса, осушение болот, орошение пустынь, выпас скота – всё это изменяет состав фауны насекомых. Изменение природы человеком создаёт в любом биоценотическом комплексе условия, неблагоприятные для размножения одних видов и процветания других. Между видами создаются новые численные отношения, пищевые цепи перестраиваются, возникают приспособления, необходимые для существования организмов в изменённой среде.

Важную роль в жизни насекомых играют их взаимоотношения с различными живыми организмами – животными и растениями в процессе жизнедеятельности. Все эти взаимо-

отношения выступают в качестве биологических факторов среды, воздействующих на каждый отдельный организм и его совокупность, популяцию и вид. Основу биотических взаимоотношений насекомых составляют пищевые или трофические взаимоотношения и связи. Знание состава и распределения местных видов энтомопатогенных микроорганизмов имеет важное значение для оценки потенциала биологического контроля в данной экосистеме.

Энтомопатогенные микроорганизмы, такие как бактерии, грибы, вирусы, нематоды и простейшие, играют важную роль для регулирования популяции насекомых-вредителей и это приводит к использованию этих микроорганизмов в качестве биологических контрольных агентов против видов вредителей в качестве альтернативы химическим веществам-инсектицидам. Энтомопатогены как агенты биоконтроля имеют несколько преимуществ по сравнению с обычными инсектицидами. К ним относятся: высокая эффективность, безопасность для полезных организмов, сокращение остатков в окружающей среде и увеличение биоразнообразия в управляемых человеком экосистемах.

Прямокрылые насекомые-вредители наносят огромные экономические потери, принося ущерб урожаю сельскохозяйственных культур. Среди прямокрылых насекомых одним из наиболее вредных являются саранчовые. Они повреждают зерновые, технические, овощные и бахчевые культуры, объедая надземные части растений и даже зерно молочной спелости. По образу жизни саранчовых делят на стадных и не стадных. К стадным относят тех саранчовых, которые при массовом размножении образуют плотные скопления, так называемые кулиги и образуют стаи, далеко разлетающиеся от мест выплода. В кулигах плотность насекомых достигает 1–2 тыс. особей на 1 кв. м. Кулига личинок или стая крылатой саранчи, насчитывающая миллиарды особей, за день уничтожает посевы на громадной площади.

Излюбленные места обитания и массового размножения этих вредителей – обширные плавни по берегам рек, неосвоенные целинные земли, залежные участки с оптимальными для жизни саранчи условиями – пока ещё сохраняются. На таких участках саранча в силу своих биологических особенностей, в частности, высокой плодовитости и тенденции к склуживанию, способна быстро размножаться и превратиться в агрессивного вредителя. Хотя химические пестициды уже давно используются для их контроля, вредные последствия их неизбирательного использования привели к возникновению тревожных проблем безопасности окружающей среды и безопасности во всём мире. Использование и развитие биологических контрольных агентов рассматривается как экологически устойчивая альтернатива.

Применение инсектицидов на пастбищах и в зарослях тростника, служащих кормовой базой животноводства, также имеет отрицательные для биоценоза последствия. Для сокращения объемов химических обработок необходима разработка безопасных для окружающей среды средств борьбы, в частности, микробиологических, в связи с чем важное значение приобретает выявление и изучение энтопатогенных микроорганизмов, на основе которых могут быть созданы новые средства защиты от саранчовых.

Автор приносит глубокую благодарность доктору биологических наук профессору И. В. Исси за ценные советы, выражает искреннюю признательность профессору А. В. Лачининскому (ФАО), сотрудникам лабораторий Микробиологической защита растений ВИЗР РАСХН, Института Зоологии АН РУз и Уз НИИЗР и всем тем, кто оказал посильную помощь при выполнении работы.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

История исследований возбудителей заболеваний прямокрылых насекомых начинается работой Фрезенса [Fresenius, 1856] по описанию гриба *Entomophthora grylli* у сверчка *Gryllus sp.* Затем публикуются наблюдения за эпизоотии и рассматриваются возможности применения патогенных микроорганизмов в борьбе с саранчовыми [Красильщик, 1886; Росси-ков, 1899; D'Herelle, 1911; Ячевский, 1913; Skeife, 1925; Бенуа, 1928; Наумов, 1931; Винокуров, 1949; Евлахова, 1954, 1961; Lomer et al., 2001].

К настоящему времени как возбудители заболеваний прямокрылых известны микроорганизмы различной природы: вирусы, бактерии, грибы, простейшие, а также нематоды [Christe, 1937; Ватко, 1964; Brand, Kivard, 1964; Bucher, 1966; Евлахова, 1974; Henry et al., 1985; Исси, Крылова, 1987; Нуржанов, 1989; Kleespies et al., 2000; Темрешев, 2003].

Практически применение микроорганизмов против саранчовых началось с попытки использования бактерий [D'Herelle, 1911]. Затем изучались возможности использования грибов, нематод и энтомопатогенных амёб. После выявления микроспоридий у перелетной саранчи [Canning, 1953] основное внимание уделялось их применению [Henry et al., 1974a, 1978, 1985]. В последние годы получением специфических штаммов на основе гриба *Metarrhizium anisopliae* в широких масштабах применяется грибные препараты [Lomer et al., 2001].

1.1. Вирусы

Вирусы, поражающие насекомых, представлены в 13 семействах (таблица 1.1) и их количество достигает больше тыс-

ячи [Бахвалов, 2001]. Полезными энтомопатогенными группами являются вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП), вирусы гранулеза (ВГ) (оба они принадлежат *Vaculoviridae* – бакуловирусы или БВ), вирусы цитоплазматического полиэдроза (ВЦП) (*Reoviridae*: *Cyrovirus*) и энтомопоксвирусы (ЭПВ) (*Poxviridae*: *Entomopoxvirinae*). Бакуловирусы реплицируются в ядрах клеток-хозяев, тогда как ВЦП и ЕПВ реплицируются в цитоплазме клеток-хозяев. Бакуловирусы имеют геномы ДНК и встречаются в основном в личинках бабочек и жуков, которые заражаются, когда они глотают тела включения с пищей. Органы включения растворяются при высоком рН средней кишки насекомых и высвобождают вирионы. Они инфицируют кишечные эпителиальные клетки и обычно распространяются на другие ткани, в частности, на жировое тело. Органы включения ВЯП обычно очень стабильны и могут сохраняться в окружающей среде.

Классификация энтомопатогенного вируса, как и любой другой тип вирусов, следует указаниям Международного комитета по таксономии вирусов (ICTV). Поэтому они следуют тем же критериям для классификации разнообразия вирусных групп, которые поражают насекомых. Для идентификации служат такие показатели, как тип генетического материала (например, одно или двухцепочечная ДНК, одно или двухцепочечная РНК, положительная или отрицательная нить), морфология и размер вириона (например, икосаэдрическая, стержневидная и т. д.), наличие оболочки, окружающей вирион и др. У прямокрылых насекомых, как возбудители заболеваний, были выделены вирусы из 5-ти семейств. Реовирусы – вирусы цитоплазматического полиэдроза (*Reoviridae*), энтомопоксвирусы – вирусы оспы насекомых (*Entomopoxviridae*), Иридовирусы – радужные вирусы (*Iridoviridae*), парвовирусы (*Parvoviridae*), Дицистровирусы (*Dicistroviridae*) из отряда пикорнавирусов (*Picornavirales*).

Таблица 1.1

Специфичность энтомопатогенных вирусов по отношению к насекомым (по Бахвалову, 2001., с дополнением).

№	Семейство (группа) вирусов	Отряды поражаемых насекомых	Стадия развития насекомого, поражаемого вирусом
	Бакуловирусы (Baculoviridae) – Вирусы ядерных полиэдрозов и гранулезов	Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Siphonaptera, Thysanura, Trichoptera	Личинка, реже куколка или имаго
	Реовирусы (Reoviridae) – Вирусы цитоплазматического полиэдроза.	Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка, куколка, имаго
	Поксивирусы (Poxviridae) – Вирусы оспы насекомых	Coleoptera, Diptera, Orthoptera, Hymenoptera, Lepidoptera,	Личинка
	Иридовирусы (Iridoviridae) – Радужные вирусы	Diptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка
	Асковирусы (Ascoviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
	Бирнавирусы (Birnaviridae)	Diptera (Drosophila)	Имаго
	Калицивирусы (Caliciviridae)	Lepidoptera (Noctuidae)	Личинка
	Нодавирусы (Nodaviridae)	Coleoptera, Diptera, Lepidoptera	Личинка, имаго
	Парвовирусы (Parvoviridae)	Diptera, Blattoidea, Odonata, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка, куколка, имаго
	Дидистровирусы (Dicistroviridae) (Пикорнавирусы)	Diptera, Lepidoptera, Orthoptera	Личинка, имаго
	Полиднавирусы (Polydnviridae)	Hymenoptera (паразитоиды)	Имаго

Рабдовирусы (Rhabdoviridae)	Diptera	Имаго
Тетравивирусы (Tetraviridae)	Lepidoptera	Личинка
Бакуловирусы, необразующие включений (Oryctes)	Coleoptera	Личинка, имаго

Реовирусы (Reoviridae) – вирусы цитоплазматического полиэдроза. Реовирусы представляют собой семейство сегментированных (двух спиральный) двухцепочечные РНК-вирусов с 12 родами, некоторые из которых заражают млекопитающих. Вирусы этого семейства, изолированные от насекомых, называются вирусами цитоплазматического полиэдроза или циповирусами (ВЦП) и имеют только один род: *Cypovirus*. Эти вирусы имеют линейные геномы двухцепочечные РНК, разделенные на 10–12 сегментов. Размер и количество фрагментов зависит от вида. Икосаэдрические вирионы, не окутанные, 60–80 нм в диаметре, показывают 12 боковых проекций и закупорены в большом изометрическом кристалле с полиэдрами размером до 10 мкм [Hukuhara and Bonami, 1991]. Вирионы реплицируются в цитоплазме эпителиальных клеток средней кишки. Вирусы цитоплазматического полиэдроза в основном выделены из насекомых отряда бабочек (Lepidoptera), а иногда обнаружены у двукрылых (Diptera), перепончатокрылых (Hymenoptera) и в редких случаях выделены у жесткокорылых (Coleoptera) и прямокрылых (Orthoptera). Вирус цитоплазматического полиэдроза впервые обнаружен в гусеницах тутового шелкопряда и получил название *Bombyx mori*cytoplasmic polyhedrosis или BmCPV. У прямокрылых он выявлен из австралийского саранчового *Caledia captiva captiva* (Fab). Изучены патогенные свойства этого вируса для перелетной саранчи (*Locusta migratoria* L). Вскармливание личинок частями растений, обработанных вирусом, вызвало существенное повышение

ние смертности, вызванной бактериозом. По мнению автора [Colgan, 1986], основная причина гибели заключалась в интенсивной росте бактерии *Enterobacter cloacae* (Jor.) – кишечного симбионта. Предполагается, что вирус все же может использоваться в борьбе с перелетной саранчой.

Поксвирусы (Poxviridae) – разделены на два подсемейства: Entomopoxvirinae, которые включают поксвирусы насекомых и Chordopoxvirinae, которые включают поксвирусы позвоночных. Первое подсемейство или Entomopoxvirus (EPV) состоит из трех родов, основанных на морфологии насекомых-хозяев и вирионов. Вирусные роды обозначаются как Entomopoxvirus A (заражающие только жесткокрылых), Entomopoxvirus B (заражающие чешуекрылых и прямокрылых) и Entomopoxvirus C (заражающие только двукрылых) [Arif and Kurstak, 1991]. Вирионы размером до 400 нм и шириной 250 нм содержат двухцепочечные ДНК размером от 270 до 320. Вирионы реплицируются в цитоплазме восприимчивых клеток. Известно более 27 видов энтомопоксвирусов, поражающих насекомых из отрядов прямокрылых, чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых. Известно о энтомопоксвирусе, инфицирующего жировых клеток египетской саранчи – *Anacridium aegyptium*. Размер от 3 до 8 мкм, содержит вирионы длиной 336–356 нм и шириной 210–217 нм.[Lipa et al. 1994].

Иридовирусы (Iridoviridae) – были выделены из насекомых отрядов – двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых и прямокрылых. Крупные икосаэдрические вирусные частицы диаметром от 120 до 300 нм состоят из центрального ядра нуклеиновой кислоты и белков, вирионов, которые зарождаются от плазматической мембраны и не закупориваются в белковой матрице. Известно два рода иридовирусов, заражающих насекомых: иридовирусы, чьи вирусные частицы колеблются от 120 до 130 нм, а типом является рисовальщик *Chilo suppressalis* и хлориридовирусы с более

крупной вирусной частицей (180 нм), а тип вида был выделен из личинок комаров *Aedes taeniarhynchus*. Геномная ДНК иридовируса представляет собой линейную молекулу. Репликация иридовируса включает в себя ядерную и цитоплазматическую стадии, но сбор вирионов происходит исключительно в цитоплазме. Наиболее отличительной особенностью этого семейства является особая переливация инфицированных тканей, цвет которых варьируется в зависимости от вида. Обнаруженный у сверчков вирус оказался высокопатогенным против наиболее вредных видов саранчовых – *Locusta migratoria* L. [Kleespies et al., 1998; Kleespies et al., 1999.] и *Schistocerca gregaria* (Forsk.).

Парвовирусы (Parvoviridae). Вирусы этого семейства заражают широкий круг хозяев и потому делятся на два подсемейства. Представители подсемейства Parvovirinae содержат вирусы, которые заражают позвоночных. Вирусы подсемейства Densovirinae заражают членистоногих, и делятся на 5 родов и 21 вид. В круг хозяев входят представители таких отрядов насекомых, как Blattodea, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Orthoptera. Некоторые виды дензовирусов размножаются в таких ракообразных, как креветки, раки, морские звезды и заражают их. Размеры дензовирусов небольшие (диаметром 18–26 нанометров) и не покрыты оболочкой. Вирионы имеют икосаэдрическую форму. В настоящее время признано пять родов, которые содержат двадцать видов: из них денсовирус кузнечика *Acheta domestica* специфичен для прямокрылых насекомых.

Геномная структура амбиденсовируса *Acheta domestica*, изолированная от сверчка, напоминает структуру гемофильных дензовирусов от Lepidoptera, но была на 20 % меньше их.

Пикорнавирусы (Picornavirales) – это мелкие, не содержащие липидов вирусы, геном которых представлен однонитевой РНК, который заключен в белковый капсид диаметром

25–30 нм. Пикорнавирусы вызывают распространенные заболевания человека и других млекопитающих, сходные с ними вирусы обнаружены также у насекомых и растений. В последние годы классификация этого семейства претерпела значительные изменения. Одним из важнейших нововведений, содержащихся в IX официальном сообщении Международного комитета по таксономии вирусов (2011), было введение нового отряда Picornavirales, который объединил в себе – помимо прототипного Picornaviridae – еще 4 семейства: Dicistroviridae, Iflaviridae, Marnaviridae и Secoviridae.

Дицистровирусы (Dicistroviridae) в составе двух родов (*Aparavirus* и *Cripavirus*), поражают насекомых, например, вирус острого паралича пчел (ABPV – Acute bee paralysis virus) и ракообразных (Crustacea) (вирус Таурасиндрома – TSV – Taura syndrome virus), который вызывает очаговый некроз хвостового кутикулярного эпителия и смертность до 95 % поголовья креветок (Malacostraca, Penaeoidea).

Ифлавирусы (Iflaviridae; единственный род *Iflavirus*) поражают, главным образом, насекомых, например, вирус мешотчатого расплода пчел (SBV – Sacbrood virus), а также паукообразных (Arachnida), например, вирус клещей-варроа 1 (VDV-1 – Varroa destructor virus 1), имея узкий видовой спектр хозяев [Щелканов и др. 2015].

Вирус паралича сверчков *Cripavirus* (CrPV) был первоначально обнаружен в австралийских полевых сверчках (*Teleogryllus commodus* и *Teleogryllus oceanicus*) Карлом Рейнганом и его коллегами из Викторианского научно-исследовательского института растений (Бернли, Мельбурн, Австралия). Паралитическая болезнь быстро распространилась через колонию разведения, а также через лабораторную популяцию, вызывающую смертность на 95 %. Это был первый зарегистрированный изолят вируса и, чтобы отличить его от последующих изолятов, его обычно называют CrPV.

1.2. Бактерии

Спорообразующие бактерии – возбудители заболеваний насекомых, наиболее перспективны для разработки на их основе микробиологических средств борьбы с вредителями – биопрепаратов. К настоящему времени разработаны и широко применяются несколько бактериальных препаратов на основе *Bacillus thuringiensis* Ber. [Falson, 1971; Кандыбин, 1983; Штерншис, и др., 2018], предназначенные для борьбы с чешуекрылыми и двукрылыми насекомыми.

Известны немногие виды бактерий, вызывающие заболевания саранчовых. Наиболее известен бактериоз, описанный Д'Эррелем в Мексике [D'Herelle, 1910]. В 1910–1912 годах автор наблюдал эпизоотии у мексиканской саранчи *Schistocerca pallens* (Thunb.) в штате Юкатан. До 80 % насекомых погибали от бактериального заболевания, вызываемого, согласно его описанию, бациллой *Coccobaccillus acridiorum*. Эта бацилла, размножающаяся в кишечнике больных насекомых, хорошо развивалась в микробиологических питательных средах. Искусственное заражение личинок саранчи всегда давало положительные результаты. Д'Эррель разработал метод массового размножения возбудителя и в течение 4-х лет успешно применял биопрепарат на основе этой бактерии в Тунисе, Аргентине и Алжире. По данным ряда авторов, этот вид вызывал смертность личинок *Melanoplus bilituratus* (Wlk.), *M. bivittatus* (Say.), [Bucher, 1959] и *Schistocerca gregaria* Forsk. [Stevenson, 1954]. Однако вирулентность *C. acridiorum* при культивировании препарата быстро снизилась, и дальнейшее применение стало нерезультативным. Опыты с *C. acridiorum* также проводились и в Ставропольском крае России. Лабораторное экспериментальное заражение личинок III–V возрастов азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) показало высокие вирулентные свойства бактерии, но в полевых условиях не было получено положительных результатов [Бородин, 1913, 1914]. В дальнейшем,

в поисках *C.acridiorum* промикроскопировано более 20 тысяч особей нескольких североамериканских видов саранчовых, но не было обнаружено ни одного вида бактерии, характеризующего прямую патогенность [Bucher, Stephens, 1959]. Таким образом, несмотря на особое внимание, уделяемое этому заболеванию и его возбудителю, эпизоотология заболевания осталась до конца не выясненной.

Возникло мнение, что *C.acridiorum* – симбионт, в норме обитающий в кишечнике саранчи, проникновение его в гемолимфу и размножение в ней, вызывая болезнь, наблюдается лишь при ухудшении условий жизни саранчи, особенно при понижении температуры и высокой влажности [Мережковский, 1925; Поспелов, 1939]. Исследование вновь выделенных, а также первоначально полученных Д' Эррелем штаммов бактерий показало, что *C.acridiorum* представляет собой бактерию, сходную с кишечной палочкой [Штейнхауз, 1949]. По мнению Э. Штейнхауза, на основании большого сходства этой бактерии с *Aerobacter aerogenes* (Kruse) обозначение её как *Aerobacter aerogenes var. acridiorum* (D'Herelle) comb. nov. более соответствовало правилам номенклатуры, чем прежнее название. Затем этот штамм был идентифицирован с *Cloaca cloacae* Jordan и включен в род *Enterobacter* как *Enterobacter cloacae* Jordan [Lysenko, 1958]. Поскольку этот бактериальный вид тесно связан с штаммами *Enterobacter*, которые, как известно, вызывают заболевание млекопитающих, по гигиеническим соображениям не может рассматриваться как перспективный в биологическом контроле.

Несколько позже описана еще одна бактерия – *Micrococcus acridina* Kuff., вызывающая заболевания у саранчовых в Греции [Kufferath, 1921]. Затем появилось сообщение [Lepesme, 1957] об эпизоотии среди содержащихся в лаборатории особей пустынной саранчи, вызванной *Pseudomonas acriginosa* Schroctar (синоним – *Bacillus pyocyaneus* Gess.). Заражение

представляло собой вторичную инфекцию, сопровождающую заражение саранчи грибом *Aspergillus flavus* Link.

Изучена эпизоотия *Schistocerca gregaria*, вызванная *Serratia marcescens* Bizio [Stevenson, 1959]. Бактериальная инфекция передавалась каннибализмом. *S.marcescens* Bizio. широко распространена в природе и является обычной факультативно патогенной бактерией. Для колонии характерны розовые или красные пигменты продигиозина, но некоторые штаммы производят белые колонии. Это факультативно анаэробная, грамотрицательная бактерия. Поскольку *S. marcescens* Bizio. также является патогенным для человека [Burges, 1981], практическое использование её можно только при обнаружении штамма *Serratia*, специфичной для саранчи или нового абсолютно безопасного вида *Serratia*.

После испытания *Bacterium (Bac.) cohestiae* Met. C. (синоним – *Bacillus thuringiensis*) против кузнечиков сделан вывод, что эти насекомые не восприимчивы к указанному микроорганизму [Метальников, Шорин, 1929]. Было сделано много попыток выделить специфичные для саранчи штаммы *Bacillus thuringiensis* Berl. [Zelazny et al., 1991, 1997], но безуспешно. Возможности использования бактерий группы – *B. thuringiensis* Berl. также рассматривались рядом авторов. При изучении восприимчивости сибирской кобылки (*Gomphocerus sibiricus* L.) к бактериозу и исследовании патогенного воздействия бактерий группы *Bac. thuringiensis* Berl. на организм прямокрылых, показана устойчивость последних к бактериальным заболеваниям [Батурина, 1979]. По мнению автора, к факторам, способствующим устойчивости кобылок к кристаллоформным бациллам, относятся бактерицидные свойства содержимого кишечника, а также антагонистическое воздействие на эпифитную микрофлору, собственно, микрофлору кобылок. В переднем отделе кишечника пустынной саранчи встречаются эпифитные бактерии и грибы, попадающие вместе с пищей, в то время как бактериальная флора среднего отдела собственно

желудка присуща исключительно самой саранче. Предполагается, что попадающая с пищей микрофлора убивается пищеварительной секрецией насекомого [Payne, Davidson, 1974]. Отмечена высокая чувствительность некоторых видов кобылок, распространенных в Сибири, к β -эзотоксину бактерий. Гибель насекомых от него наступала в первые дни после обработки и в большинстве случаев составляла около 50 %. Наблюдалась высокая смертность личинок как при перкутанном, так и при пероральном способе внесения [Неудачина, 1979]. Результаты изучения вновь выделенных в Казахстане штаммов *Bacillus thuringiensis* показали, что они обладают высокой эффективностью против различных видов саранчовых, таких, как *L.migratoria*, *C. italicus*, *Pyrgoderma armata* F.d.W., *Oedipoda caerulescens* (L.), *Chorthippus* spp. [Байжанов и др. 1997; Байжанов и др. 2001]. Аналогичные результаты получены и в условиях Киргизии [Доолоткельдиева, 1999, 2001].

Другой вид бактерии, актиномицеты – *Streptomyces avermitilis* (ex Burg et al.). Kim et Goodfellow оказался более перспективным и на его основе создан препарат «Фитоверм», биологическая эффективность которого составлял 87 %. [Штерншис, Цветкова, 2002].

Риккетсии. У прямокрылых выявлен вид бактерий, относящихся к роду Риккетсия (*Rickettsia* da Rocha-Lima 1916. сем: Rickettsiaceae, порядок: Rickettsiales). Риккетсии – род бактерий внутриклеточных паразитов. Впервые риккетсия *Rickettsiella grylli* была зарегистрирована у кузнечиков, [Vago et Martoja, 1963] которых экспериментально заразили *Schistocerca gregaria* и *Locusta migratoria*. Позже описали *Rickettsiella schistocercae* из пустынной саранчи *Sch.gregaria* и экспериментально заразили *L.migratoria*. Поскольку не было обнаружено различия между двумя видами, их объединили в один *R.grylli* [Henry et al. 1986]. Также предварительно идентифицировали штамм *R. grylli*, заражающий другой вид – *Zonocerus variegatus*. Риккетсии, обнаруженные у кузне-

чиков, являются граммотрицательными бактериальными или дискообразными инфекционными частицами. Инфекционные формы входят в клетку-хозяина путем фагоцитоза. Сильно инфицированные клетки плотно упаковываются с вакуолями, и клетки в конечном итоге разрываются, высвобождая инфекционные частицы в гемоцель. Признаки заболевания проявляются через 25–28 дней после инокуляции. Сообщено [Louis et al., 1986], что сверчки, зараженные *R. grylli*, выживали лучше при повышенных температурах, чем при оптимальной температуре тела зараженных насекомых.

1.3. Грибы

Грибы как возбудители заболеваний насекомых отличаются от других энтомопатогенных микроорганизмов тем, что они способны проникать в организм хозяина через его наружные покровы. В природе некоторые грибы сохраняются вне организма хозяина в виде устойчивых к внешним условиям форм, что приводит к возникновению очагов инфекции.

Впервые в мировой практике опыты по использованию энтомопатогенных грибов были поставлены И. И. Мечниковым и И. М. Красильщиком (1879). В полевых опытах для защиты свеклы от свекловичного долгоносика ими использован гриб *Metarrhizium anisopliae* Sorok.

Этими опытами практически положено начало работам по микробиологическому методу защиты растений от вредных насекомых. Многочисленными работами показано, что в природных условиях кубышки, личинки и имаго прямокрылых сильно поражаются возбудителями грибных заболеваний. Первым поднял вопрос о возможности практического использования грибов в борьбе с саранчовыми И. А. Красильщик (1886). Случаи массовой гибели прямокрылых, описания эпизоотии, вызванных энтомопатогенными грибами, приводятся во многих работах [Видгальм, 1884; Колосов, 1925; Skeife, 1925; Бе-

нуа 1928; Наумов, 1931; Уваров, 1927; Поспелов, 1939; Евлахова, 1954, 1969; Батко, 1957; Akbar, et al., 1958; Abbas et al., 1959; Balfour-Browne, 1960; Balamir, Karahan, 1963; Pickford, Reigert, 1964]. Однако, большинство работ дано в виде кратких сообщений, не содержащих оценок возбудителей микозов как факторов регуляции численности саранчовых, а также теоретических или практических обоснований их применения в защите растений.

Одной из наиболее интересных и полных работ по микозам саранчовых оказалась сводка К. И. Бенуа (1928), суммирующая краткие характеристики известных для того времени грибов, встречающихся у саранчовых или вызывающие у них болезни. Значительно позже были опубликованы еще 2 крупные работы по микозам насекомых вообще. По этим данным [Бенуа, 1928; Евлахова, 1974; Коваль, 1974], из саранчовых выделены энтомопатогенные грибы, относящиеся к отделу энтомофторамикотина (Entomophthoromycotina), типам аскомикота (Ascomycota) и микроспоридий (Microsporidia).

Из отдела Энтомофторамикотина наибольшее число энтомопатогенных грибов выявлено в семействе энтомофторовых (Entomophthoraceae). Представители этого семейства постоянно встречаются в качестве специфических паразитов многих видов насекомых из 12-ти отрядов. Известно свыше 50 видов грибов этого семейства [Евлахова, 1974]. Энтомофторовые грибы представляют группу патогенов, необычайно интересных как в биологическом, так и в практическом отношении, реально их использование в целях уточнения прогнозов массовых размножений насекомых на основе эпизоотологических данных или для создания биопрепаратов [Воронина 1964]. Значение энтомофторовых грибов отмечено ещё А. А. Ячевским. Вид *Entomophthora gryllii* Fress. Watko – высокоспециализированный паразит прямокрылых насекомых. Впервые он обнаружен в Альпах на сверчках *Gryllus* sp. [Fresenius 1885].

Вскоре он отмечен также в Австрии на *Perotettix alpina* Koll [Kunstler, 1864]. Наблюдался энтомофтороз у *Stenobothrus nicromaculatus*. в окрестностях Кишинева [Видгальм, 1884].

Долгое время считалось, что энтомофтороз саранчовых вызывается тремя видами энтомофторовых грибов: *Empusa grylli* Fres., *Entomophthora grylli* Fres., *E. colorata* Sor. После тщательных ревизий этих видов энтомофторовых грибов [Nowakovski, 1882; Thaxter, 1888; Batko, 1964] все они были сведены к одному виду – *Entomophthora grylli* (Fres.) Batko.

Конидии гриба широко грушевидны с хорошо выраженной папиллой. Их размеры 25–30×40 мкм, азигоспоры шаровидные, 35–45 мкм в диаметре. Гифы гриба с места прикрепления к кутикуле проникают в тело хозяина, прорастают в тканях и после определенного периода размножения лизируют сначала жировое тело, а позднее и все остальные органы хозяина.

Энтомофтороз саранчовых впервые в природных условиях был исследован в Юго-Западной Африке [Skeife, 1921, 1925]. В России массовая гибель саранчовых от энтомофтороза отмечена в Сибири [Винокуров, 1949], в Ставропольском крае [Батко, 1955], в Саратовской области [Васильев, 1957]. Она отмечена также в Молдавии [Евлахова 1954], в Казахстане [Насырова, 1995; Темрешев, Чильдебаев 2011]. В течение нескольких лет энтомофтороз был одним из важнейших факторов, вызывающих гибель *Patanga succinate* Yh-a. в период дождей в Таиланде [Roffey, 1968]. Описано течение заболевания, его симптомы, а также морфология возбудителя *Entomophthora grylli* Fress. вызвавшего эпизоотию саранчовых в Аргентине [Fresa, 1971]. Этот гриб в природной популяции саранчовых обнаружен также в Дакоте, США [Daniel, Bals, 1984]. В последнем случае установлено наличие 2-х рас гриба, поражающих либо личинки, либо взрослую саранчу *Melanoplus bivittatus*, *M. femur-rubrum*, *M. differentiales*. Наибольшая гибель насекомых происходила по краям полей пшеницы, ячменя или на пастбищах.

В природных условиях пораженные энтомофторой саранчуки влезают на верхушки стеблей травы, становятся вялыми и погибают в характерной позе – головой кверху, обхватив ногами растение. Небольшое количество особей саранчи иммунно к заболеванию, вызываемому этим грибом [Skeife, 1925]. У некоторых особей заболевание развивается более интенсивно, чем у других. В некоторых случаях на насекомых обнаружены гифы гриба, не получившие дальнейшего развития.

Согласно данным А. А. Евлаховой (1954), гибель насекомых происходит вследствие ферментативного распада клеток крови и мышечной ткани, вызванного размножившимися мигрирующими клетками гриба. Выделение и культивирование *Entomophthora grylli* Fress. в среде связано с большими трудностями, что задерживает применение гриба против саранчовых. Однако опубликованы сведения, подтверждающие возможность культивирования и получения гриба в больших количествах. Так, Г. М. Винокуров (1949) в течение 5-ти лет культивировал *Entomophthora grylli* Fress. в питательной среде из картофельных очисток, глицерина, патоки и использовал его против сибирской, темнокрылой, белополосой, крестовой и других кобылок в условиях Томской области. В лабораторных условиях им получена смертность до 80 %, а в полевых до 40–60 %. Изучается возможность применения *Entomophthora grylli* Fress. против кобылок рода *Melanoplus* в США. В лабораторных условиях после обработки личинок *M. differentialis* Thom. водной суспензией с концентрациями $6,69 \times 10^6$; $1,38 \times 10^6$; $6,20 \times 10^5$; 3×10^5 спор/мл смертность личинок составила при высшей концентрации – 100 %, а при низкой – 85,7 %. Передача инфекции следующему поколению не отмечена [Kaueger, Kamoska, 1985].

К типу аскомицетов относится наибольшее количество видов возбудителей заболеваний прямокрылых насекомых.

Из рода *Cordyceps* Fries (Link.), как возбудители заболеваний у саранчовых, отмечены 3 вида. В сводке К. А. Бенуа

(1928) дано описание *C. locustifila* P. Henn., *C. uleana* P. Henn., *C. amasonica* P. Henn., обнаруженных у *Locusta* sp. в Южной Америке. Однако в работах последних лет эти виды не упоминаются. В Молдавии на яйцах итальянского пруса обнаружен гриб *Gymnoascus reessii* Var. [Евлахова, 1961]. Этот гриб вызывал в течение нескольких лет массовую гибель яиц в весенние периоды года.

На яйцах саранчовых еще в конце XIX века отмечены такие паразиты, как *Fusarium acridiorum* (*Fusarium solani* App. et War.), *Isaria farinose* Fries. [Красильщик, 1886; Бенуа, 1928]. Поражение яиц саранчовых грибом *F. acridiorum* отмечено для пустынной саранчи в Пакистане [Акбар et al., 1958] и в Марокко [Smirnoff, 1956].

В Центральной Азии, при изучении массовой гибели пустынной саранчи в условиях Хорезмской области, из погибших имаго *Schistocerca gregaria* выделены грибы родов *Fusarium*, *Mucor*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Aspergillus* [Наумов, 1931]. Автором сделан вывод, что эти грибы непатогенны в отношении изучаемого насекомого. Часто описывается поражение имаго стадных саранчовых грибами рода *Aspergillus*, в частности, *A. flavus* Link. Наблюдалось образование конидионосцев гриба на поверхности тела и в мышцах груди у живых особей пустынной саранчи [Lepesme, 1937] и восточной саранчи – *Locustana pardalina manilensis* Mev. [Madelin, 1960; Евлахова, Ракитин, 1968]. Гриб также отмечен у *Locustana pardalina* Walk в Южной Африке [Prinsloo, 1960], у пустынной саранчи в Пакистане [Abbas et al., 1959] и в Турции [Balamir, Karachan, 1963].

Характер паразитизма в паразито-хозяйинном отношении грибов рода *Aspergillus* с насекомыми тщательно изучены [Sussman, 1952]. Являясь в основном типичными сапрофитами, эти грибы способны в определенных условиях развиваться и плодоносить на мышечной ткани живых насекомых, выделяя при этом токсины и вызывая глубокие нарушения в организ-

ме хозяина с типичными симптомами и его гибель [Sussman, 1952; Евлахова, 1969].

В Южной Африке описано поражение лабораторной популяции *Locustana pardalina* Walk. грибом *Beauveria bassiana* Vuill. [Prinsloo, 1962]. Отмечено заражение саранчового *Stenobothrus* sp. грибом *Isaria* (*Paecilomyces stcenobothri* Hol. et Mor.) [Hollande, Moreau, 1922].

Постоянно изучается возможность использования грибов против прямокрылых насекомых. Исследуются вирулентные свойства штаммов, выделенных из саранчовых и других насекомых.

При заражении грибами личинок V возраста и имаго восточной саранчи перорально, перкутанно, перстигмально и путем инъекции наблюдалась 100 % гибель насекомых с явлением паралича. С развитием паралича электрическая активность изолированной нервной цепочки снижалась, что объясняется механическим и токсическим действием гриба [Евлахова, Ракитин, 1969]. Изучена специфичность 10-ти выделенных из разных насекомых штаммов гриба *Metarrhizium anisopliae* Sorok. в отношении пустынной саранчи, которая оказалась чувствительной ко всем штаммам [Ferron, Diomande, 1969]. Авторы суммировали список видов семейства Acrididae, экспериментально зараженных данным грибом в США, Египте, Индонезии, Аргентине и других странах.

В Канаде изучена вирулентность гриба *Verticillium lecanii* (Zimm.), изолированного из почвы и выращенного на картофельно-декстрозном агаре [Herrer, Huang, 1986]. Через 10 дней после обработки личинок *Melanoplus sanguinipes* Fab. суспензией с титром $8,4 \times 10^7$ спор/1 мл получена 100 % гибель насекомых.

Лабораторными исследованиями и полевыми экспериментами доказано, что нестадные саранчовые: сибирская (*Gomphocerus sibiricus* L.), белополосая (*Chorthippus albomarginatus* De Geer.), темнокрылая (*Stauroderus scalaris* F.W.) и другие виды кобылок восприимчивы к местному

штамму гриба *B. bassiana* [Огарков и др., 1979]. Отмечена зависимость смертности насекомых, обработанных грибными препаратами, от уровня влажности в изучаемых климатических зонах. Так эффективность сухого препарата с титром 2 млрд спор/г при норме расхода 2–3 кг/га была выше в лесной и лесостепной зонах, чем в степной зоне.

Наряду с полевыми испытаниями грибного препарата на основе *Beauveria bassiana* Vuill. проверяли вирулентность штаммов других грибов *Paecilomyces* sp., СПГ-77-30, *Oospora sajanica* Ogark. 72/77 *Aspergillus* sp., СПГ, *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz. Из них наиболее вирулентным был *Paecilomyces* sp. СПГ-77-30, вызывающий 86,3 % гибель насекомых в течение 7 дней. Отмечена также высокая патогенность *Trichoderma lignorum*, сопровождавшаяся нарушениями способности питания насекомых [Огаркова, 1985].

В результате поиска видов и штаммов энтомопатогенных микроорганизмов, обладающих высокой вирулентностью по отношению к азиатской саранче (*Locusta migratoria migratoria* L.), выявлены сочетания патогенов, вызывающие высокую гибель личинок в короткий промежуток времени. При заражении личинок энтомопатогенными гифомицетами *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill и *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin гибель начиналась на 4–5-ые сутки и достигала 95–100 % на 13–17-ые сутки после инокуляции. При инфицировании личинок бактерией *Pseudomonas* sp. регистрировалась 30–50 % смертность на 3–7-ые сутки эксперимента, после чего гибели не наблюдалось. При синхронном заражении грибом и бактерией отмечена быстрая высокая гибель личинок, при этом в ряде экспериментов показатель LT_{50} составил всего трое суток. Выяснено, что у погибших насекомых могут сосуществовать оба патогена. При изучении антагонизма гифомицетов и бактерии методом блоков установлено, что грибы не влияют на рост бактерии, а бактерия умеренно подавляет рост грибов [Леднёв, и др., 2007]

Многолетние исследования возбудителей заболеваний

прямокрылых насекомых показали, что среди энтомопатогенных грибов наибольшее значение имеют *Entomophthora grylli* Fress. и грибы родов *Beauveria*, *Metarrhizium*, *Paecilomyces* и *Verticillium*. Как стало известно, что штаммы грибов *Metarrhizium anisopliae* и *Beauveria bassiana* наиболее приемлемы для создания микробиологических препаратов, применяемых против вредных видов прямокрылых, проводились множество исследований в разных направлениях по их изучению. Интенсивное исследование по изучению особенности грибов *Metarrhizium anisopliae* и *Beauveria bassiana* было проведено в странах Африки, Южной и Северной Америки, Австралии, Азии, где саранчовые являются серьезными вредителями сельскохозяйственных культур и пастбищ.

Микроспоридии саранчовых. Микроспоридии являются облигатными внутриклеточными паразитами, которые не имеют митохондрий и имеют специфичную форму полярной трубки. Споры при проглатывании подходящим хозяином выдавливают полярную трубку, которая должна проникать в клетку хозяина для инфекции. После проникновения клеток на инфекционной стадии, спороплазма поступает в клетку хозяина, проходя через полярную трубку. Спороплазма обычно претерпевает некоторую форму деления, называемой «шизогонией», образуя меронты, которые продолжают деление до образования споронтов. Затем споронт подвергнется процессу деления, называемому «спорогонией», и вырабатывает споробласты, которые развиваются непосредственно в споры.

К началу 90-х годов прошлого столетия у прямокрылых насекомых были описаны четыре вида микроспоридий. Три вида из рода *Nosema* это *Nosema locustae*, *N. acridophagus* и *N. cuneatum* [Canning, 1953; Henry, 1967, 1971a]. Четвертый вид, *Perezia dichroplusae*, описан из кузнечика *Dichroplus elongatus* [Lange, 1987], вызывающего хронические заболевания насекомого. Большинство исследований по микроспоридным заболеваниям кузнечиков сосредоточены на изучение *N. locustae* и

его потенциал для подавления популяций саранчовых. Наиболее изученными являются виды *N. locustae*, *N. acridophagus* и *N. cuneatum*.

Nosema locustae Canning выделена из саранчи *Locusta migratoria migratorioides* L. при лабораторном разведении [Canning, 1953]. Микроспоридия инвазирует клетки жирового тела насекомого. Для заболевания характерна сильная гипертрофия жирового тела, затем исчезновение жировой ткани и изменение её окраски. Последнее связано, вероятно, с уменьшением содержания каротина и отложением инсекторубина [Canning, 1962]. Взрослые насекомые устойчивы к заражению за исключением недавно перелинявших особей. Наиболее чувствительны личинки III возраста, их смертность доходит до 95 %. Споры паразитического простейшего – широко-яйцевидные, длиной 3,5–5,5 мкм. Инкубационный период заболевания равен к 3 дням.

Nosema acridiophagus Henry, обнаружена у имаго американской саранчи (*Schistocera americana* Drury.). Она развивается в клетках кишечника, гонаде нервной системы и жирового тела [Henry, 1967]. Паразит вызывает образование опухолевидных разрастаний, что значительно увеличивает его патогенность. Жизненный цикл длится 6–8 дней, в конце развития образуются яйцевидные споры размером 4,1×2,6 мкм. После фиксации размеры спор составляют в среднем 3,9×2,5 мкм. Длина полярной трубки доходит до 115 мкм. Микроспоридии этого вида передаются в основном перорально с пищей и при каннибализме. Экспериментально заражаются *Melanoplus sanguinipes* Fab., *M. bivittatus* Say., *M. differentialis* Thom. [Henry, 1967].

Nosema cuneatum Henry выделена из клеток жирового тела, гонад, трахейного матрикса, эпителия средней кишки, мальпигиевых сосудов и нервной системы *Melanoplus confusus* [Henry, 1971a]. Живые споры овальные, часто с одним слегка заостренным концом, размером 4,8×3,4 мкм. Описаны 1–4-ядерные меронты, диплокариотические споронты и споробласты.

Заражение *N.cuneatum* Henry вызывает симптомы заболевания через 18 дней, споры паразита развиваются на 8–9 день при попадании *per os*. Экспериментально заражены *Melanoplus sanguinipes* Fab., *M.bivittatus*, *M.femurrubrum*, *M.differentialis*, *M.infantilis*, *Sch.americana* [Henry, 1971].

Изучены патогенные свойства трех микроспоридий *N.locustae*, *N.acridiophagus*, *N.cuneatum* в отношении саранчовых в лабораторных условиях. Определена вирулентность всех трех видов микроспоридий для *Melanoplus bivittatus* Say. [Henry, Oma, 1974a]. При скармливании личинок III возраста по $5,5 \times 10^3$, $5,5 \times 10^4$, $5,5 \times 10^5$ спор микроспоридий установлено, что *N.acridiophagus* наиболее вирулентна для содержащихся как изолированно, так и группами насекомых, однако в погибших особях образуется небольшое число спор, *Nosema locustae* обладает меньшей вирулентностью, но продуцирует наибольшее количество спор паразита, *N.cuneatum* по этим показателям занимает промежуточное положение. Для борьбы с данным видом саранчовых авторами предложена *N.locustae*.

Затем [Erlandson et al., 1985] были изучены вирулентные свойства *N.acridiophagus* и *N.cuneatum* для *Melanoplus sanguinipes* Fab. Личинки и имаго саранчи были обработаны суспензией, содержащей 1×10^4 , 1×10^5 , 1×10^6 спор/мл. Наиболее высокая смертность личинок и имаго получена при наивысшей дозе спор. LT_{95} для личинок III возраста составило при заражении спорами *N.acridiophagus* 14,3 дня, а *N.cuneatum* 24,2 дня. Авторы для борьбы с *M.sanguinipes* Fab. предложили оба вида микроспоридий, так как, несмотря на сравнительно низкую вирулентность *N.cuneatum*, она при размножении дает в 2–10 раз больше спор, чем второй вид.

Группа профессора И. В. Исси во Всероссийском институте защиты растений РАСХН в течение многих лет изучает микроспоридии прямокрылых и других отрядов насекомых. Им выявлены и описаны новые виды микроспоридий у саранчовых [Исси, Крылова, 1987; Крылова, Нуржанов, 1987;

Issi et. al., 2008] и сверчка [Соколова и др., 1994]. Проведены исследования по изучению ультраструктуры спор для описания новых таксонов микроспоридий [Sokolova et. al., 2003]. Результаты проведенных ими исследований обобщены в ряде диссертационных работах. Изучен микроспоридиоз сверчка *Gryllus bimaculatus*, вызванный *Nosema grylli* [Селезнев, 1997], определены особенности углеводного и энергетического обмена микроспоридий *Nosema grylli* и их патогенного воздействия на организм насекомого-хозяина [Долгих, 1997], исследованы иммунные реакция гемолимфы прямокрылых насекомых при микроспоридиозе [Токарев, 2003], исследованы хромосомный набор и размер генома у микроспоридии *Paranosema grylli* [Насонова, 2007]. Изучены особенности взаимоотношений микроспоридий и насекомых, исследована филогения энтомопатогенных микроспоридий [Tokarev, Sokolova, 2005; Tokarev et. al., 2011., Токарев, 2013]. Изучена морфология и ультраструктура новых видов микроспоридий, выявленных у прямокрылых разных стран [Sokolova, Lange, 2002; Sokolova et. al. 2003; Sokolova et. al. 2006; Sokolova et. al. 2008].

Микроспоридий *Nosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov, 1987 был выделен из марокканской саранчи *Docioštaurus maroccanus* Thunb. в Узбекистане [Крылова и Нуржанов, 1987]. Это было одно из первых исследований видов *Nosema* из прямокрылых насекомых, которые проводились на ультраструктурном уровне [Issi et al., 2008]. Данные об ультраструктуре других видов, как *N. cuneatum*, изолированных от *Melanoplus sanguinipes*, которые были опубликованы [Streett and Henry, 1987] в том же году, что и исследования *N. maroccanus*. и *N. locustae* из *Locusta migratoria* (Huger, 1960), были недостаточны для сравнительного анализа тонкой структуры этих микроспоридий.

Позднее были проведены ряд исследований по выявлению и анализу тонкой структуры микроспоридий. Для таксономического анализа рода *Nosema* достаточно была краткая харак-

теристика спор. Однако, с появлением молекулярных филогенетических и более совершенных методов за последние два десятилетия род *Nosema* был разделен. Наиболее важные морфологические признаки, полученные с использованием улучшенных методов электронной микроскопии, касаются ультраструктуры поверхности клетки. Микроспоридии являются высокоспециализированными внутриклеточными паразитами, и все их жизненные процессы тесно связаны с клетками-хозяевами. Поверхность клеток паразита является границей между микроспоридием и его хозяином, а его ультраструктура отражает специфику их взаимодействия.

Выявленные позже пять других видов микроспоридии из прямокрылых были описаны на ультраструктурном уровне: *Nosema pyrgomorphae* [Toguebaye et al., 1988; Lange et al., 1992], *N. montanae* [Wang et al., 1991], *Tubulinosema acridophagus* (= *N. acridophagus*) [Streett and Henry 1993], *Paranosema grylli* (= *N. grylli*) [Соколова и др., 1994; Sokolova et al., 2003], *P. locustae* (= *N. locustae*) [Sokolova., Lange, 2002]. В настоящее время тонкая структура поверхности клеток микроспоридов, поверхность между паразитом и его хозяином, как правило, признана высокой таксономической ценностью [Исси и др., 1993; Cali et al., 1998; Canning et al., 2002; Slothouber Galbreath et al, 2004; Franzen et al., 2005, 2006].

Наличие структур поверхности клетки паразита (например, микротрубочки, электронно-плотные гранулы, колючие расширения) послужило основой для создания новых родов: *Anncaliia* [Issi et al., 1993, Franzen et al., 2006], *Bryonosema*, *Pseudonosema* и *Trichonosema* [Canning et al., 2002], *Fibrillanosema* [Slothouber Galbreathetal., 2004] и *Tubulinosema* [Franzen et al., 2005, 2006]. Анализ рДНК подтвердил, что эти виды далеки от «истинной» ноземы. У прямокрылых паразитируют представители трех родов мноморфных диплокариотических диспобластических микроспоридий: *Nosema*, *Paranosema* и *Tubulinosema* (Issi et al., 2008).

В последних работах по исследованию микроспоридии

прямокрылых выявлены несколько видов из рода *Liebermannia* в Аргентине и в России [Sokolova et. al. 2009; Ignatieva et. al. 2018]. Таким образом, по литературным данным, к настоящему времени известно 15 видов микроспоридий как паразиты прямокрылых насекомых (таблица 1.2).

1.4. Простейшие

Представители царства одноклеточных животных или простейшие Protozoa широко распространены среди насекомых разных отрядов, часто вызывая у них эпизоотии. К энтомопатогенным простейшим относятся крупные таксоны; амёбы и жгутиконосцы (тип. *Sarcomastigophora*), грегарины, шизогрегарины, кокцидии (тип. *Sporozoa*).

Амёбы. Из паразитирующих энтомопатогенных амёб наиболее известна *Malamoeba locustae* King. et Taylor. В 1936 году в мальпигиевых сосудах кобылок рода *Melanoplus* (*M.differentialis* Thom., *M.mexicanus* Sauss., *M.femurrubrum* Des.) обнаружена паразитическая амёба, которую назвали *Malphighamoeba locustae* [King, Taylor, 1937]. Позже авторы [Taylor, King, 1937] пересмотрели таксономическое положение этого паразита и выделили её в новый род *Malamoeba*. Эта амёба обнаружена также на *Locustana pardalina* Walk. в ЮАР [Prinsloo, 1960].

Трофозоит *Malamoeba locustae* широко-яйцевидный или шаровидный, в поперечнике 5–10 мкм, с одним ядром. Из-за содержимого, выделяемого мальпигиевыми сосудами, амёбы стекловидно-прозрачные, сильно преломляющие свет. Они передвигаются посредством широких языковидных псевдоподий, редко – нитевидных отростков.

В цитоплазме трофозоитов содержится большое количество, до 30, сильно преломляющих свет округлых зернышек, окрашивающихся осмиевой кислотой [Prinsloo, 1960]. В конце развития амёбы инцистируются.

Таблица 1.2

**Микроспоридии прямокрылых насекомых и
их характеристика**

№	Вид микроспоридии	Насекомые - хозяева	Форма и размер споры (мкм) живые; фиксированные	Ссылка
1	<i>Paranosema (Nosema) locustae</i> Canning 1953; Sokolova et al., 2003	<i>Locusta migratoria</i> и более 100 видов	Овальные, 5.2 × 2.8	Canning 1953, 1962; Sokolova, Lange 2002
2	<i>Tubulinoosema (Nosema) acridophagus</i> Henry, 1967; Franzen et al., 2005	<i>Sch.americana</i> , <i>Melanoplus</i> spp.	Яйцевидные 4.1×2.6; 3.9×2.5	Henry 1967, Franzen et al., 2005
3	<i>Nosema cuneatum</i> Henry 1971	<i>Melanoplus</i> spp., <i>Schistocerca americana</i>	Овально-клиновидные 4.8×3.4; 4.4×2.9;	Henry 1971, Henry and Oma 1974
4	<i>Tubulinoosema (Nosema) maroccanus</i> Krilova et Nurzhanov 1987	<i>D.maroccanus</i> , <i>C.italicus</i>	Эллипсоидальные 4.6×3.2; 3.9×2.7	Крылова, Нуржанов 1987.
5	<i>Nosema chorthippi</i> Issi et Krylova 1987	<i>Chorthippus albomarginatus</i>	3.5 × 1.9	Issi, Lipa, 1968; Исси, Крылова, 1987.
6	<i>Nosema pyrgomorphae</i> Toguebaye, Seek et Marchand 1988	<i>Pyrgomorpha conica</i>	Цилиндрические, 3.9 × 2.0	Toguebaye et al., 1988.
7	<i>Nosema montanae</i> Wang, Street et Henry 1991	<i>Melanoplus packardii</i>	Овально-цилиндрические 3.1×1.5; 2.8×1.4	Wang et al., 1991.

8	<i>Paranosema grylli</i> Sokolova et al., 1994, 2003	<i>Gryllus</i> <i>bimaculatus</i>	Овально-ци- линдрические 4.5×2.2; 4.3×2.0	Соколова и др.1994. Sokolova et al., 2003
9	<i>Nosema asiaticus</i> Wen 1996	<i>Oedaleus</i> <i>asiaticus</i>	эллипсоидные 4.2×1.8	Wen, 1996
10	<i>Liebermannia</i> (<i>Perezia</i>) <i>dichroplusae</i> Sokolova et al. (2007)	<i>Dichroplus</i> <i>elongates</i>	Овально-ци- линдрические 1,6–6,7×1,0–2,7	Lange, 1987: Sokolova et. al., 2009.
11	<i>Liebermannia</i> <i>patagonica</i> Sokolova et al. (2006)	<i>Tristira</i> <i>magellanica</i>	Овально-ци- линдрические 1.9–3.9×0.8–1.6	Sokolova et. al., 2009
12	<i>Liebermannia</i> <i>covasacrae</i> Sokolova, Lange, Mariottini, Fuxa.	<i>Covasacris</i> <i>pallidinota</i>	Овально-ци- линдрические 2.2–3.4×1.1–1.7	Sokolova et. al., 2009
13	<i>Liebermannia</i> sp.	<i>Chorthippus</i> <i>loratus</i>	Овально-ци- линдрические 2.6 × 3×1.2	Ignatieva et. al., 2018
14	<i>Heterovesicula</i> <i>cowani</i>	<i>Anabrus</i> <i>simplex</i>	Nosema-подоб- ные 4.7×2.0.	Lange et al., 1995; Sokolova et. al., 2008
15	<i>Microsporidium</i> <i>grylli</i>	<i>Gryllus</i> <i>bimaculatus</i>	овальные 6.3 × 3.7	Tokarev et al., 2018

Шаровидные 1-ядерные цисты заключены в толстую оболочку, в поперечнике 7–10 мкм. Заражение *M.locustae* происходит перорально. Каждое больное взрослое насекомое ежедневно выделяет по 2–4 млн цист. От момента заглатывания цист до развития новых в мальпигиевых сосудах обычно протекает 4–8 дней.

При экспериментальном заражении широкого круга прямокрылых насекомых 37 видов саранчовых (Acridinae-5, Oedipodinae-14, Cyrtacanthracrinae-18 видов) оказались вос-

приимчивыми, и только несколько видов сохранили устойчивость к возбудителю заболевания.

Установлено [Prinsloo, 1961a], что в лабораторной популяции *Locustana pardalina*, зараженной *Malamoeba locustae*, процент диапаузирующих яиц снижается с увеличением возраста самок, в то время как для здоровых самок с увеличением их возраста отмечено возрастание процента диапаузирующих яиц. Автор предлагает прогнозировать численность этого саранчового, устанавливая его зараженность *M.locustae*. В другой работе этого же автора [Prinsloo, 1961b] изучено влияние *M.locustae* на деформацию яиц *L.pardalina*. Сделан вывод, что деформация яиц является следствием вторжения бактериальной инфекции в половые органы, обусловленное амебной инфекцией. Половые органы здоровых самок саранчи содержат практически чистую культуру бактерий гр. *Klebsiella*, а инвазия *M.locustae* угнетающе действует на эту бактерию. Амебоз саранчи – заболевание, экстенсивность которого зависит от плотности популяции хозяина. В природной популяции обычно заражено всего 0,3 % особей [Taylor, King, 1937]. Внесение экскрементов насекомых, искусственно зараженных в садках, в эту природную популяцию повысило экстенсивность болезни на обработанной площади до 4,74 %, что было установлено просмотром 442 особей. В следующем сезоне в этой популяции болезнь не обнаружена.

В лабораторных условиях после экспериментального заражения личинок I возраста *Sch.gregaria* водной суспензией цист *M.locustae* трофозоиты через 12–16 дней начинали быстро размножаться внутри мальпигиевых сосудов [Herry, Finlauson, 1975]. Зараженные амебами мальпигиевые сосуды вздувались и лопались, большое количество цист и трофозоитов попадало в полость тела. Вне мальпигиевых сосудов трофозоиты инкапсулировались гемоцитами, их деления и развития не происходило.

У некоторых других видов саранчовых и у других насекомых обнаружены представители рода *Malamoeba*, парази-

тирующие в мальпигиевых сосудах. Обнаружена *M.locustae* у австралийских видов саранчовых *Chortoicetes ferminifera* и *Austroites cruciata*, дано краткое описание трофозоитов и цист паразита [Davis, 1973]. *Malamoeba indica* найден у прямокрылого *Poecilocera picta* в Индии [Narasimhamurti, Ahmed, 1980].

Кроме прямокрылых насекомых *M.locustae* обнаружена в кишечнике и мальпигиевых сосудах чешуйника *Lepisma saccharina*. (Thysanura) [Larsson, 1976]. Новый вид *Malamoeba scolyti* sp. n. из мальпигиевых сосудов заболотников *Dryocoetes autographus* Katz., *Hylurgops palliatus* Gull. (Coleoptera) найден в Саксонии [Porrini, 1980]. Этот паразит поражает куколок, которые при заражении приобретают коричневый цвет. *M.scolyti* sp. n. имеет трофозоитов размером от 4–17 мкм (молодые) до 17–65 мкм (зрелые). Обычно трофозоиты 1-ядерные, но изредка встречаются 2–4-ядерные. Обнаружены округлые предцистные стадии и цисты размером 7,5×5,2 мкм [Porrini, 1980].

Грегарины. В кишечнике и тканях насекомых развиваются также самые крупные простейшие – грегарины класса Conoidasida (тип Sporozoa). К этому классу относят 2 подотряда – собственно грегариин Eugregarinorida и шизогрегариин Schizogregarinida. Первый содержит обширную группу видов, которые размножаются только путём шизогонии. Простейшие, относящиеся к шизогрегариинам, размножаются путем спорогонии и шизогонии.

Представители подотряда Eugregarinorida не оказывают на насекомых-хозяев сколько-нибудь серьезного отрицательного воздействия. Они размножаются медленно, их численность в кишечнике насекомых обычно относительно невелика, количество первично поврежденных клеток эпителия меньше коэффициента регенерации, т. е. числа клеток кишечника, обновляющихся за счет регенерационных центров. Лишь в тех случаях, когда скорость регенерации уменьшается вследствие отрицательного влияния насекомых токсинов, неблагоприят-

ных жизненных условий, старения и другого, грегарины накапливаются в больших количествах, затрудняя продвижение пищи по кишечнику. Но, и в этих случаях они могут не быть причиной гибели хозяев [Вейзер, 1972].

Представители подотряда Schizogregarinida паразитируют на насекомых, развиваясь в жировом теле, в полости тела, в стенках кишечника или в мальпигиевых сосудах. Шизогрегарины часто вызывают массовую гибель или сокращают продолжительность жизни своих хозяев. Это достоверно снижает их численность, поэтому шизогрегарины относятся к паразитам, перспективным для использования в борьбе с вредными насекомыми [Вейзер, 1972].

По сводке Э. Штейнхауза (1946), у прямокрылых насекомых обнаружено 67 видов грегаринов, большинство которых относится к семейству Gregarinidae Labbe. Грегарины развиваются в кишечнике преимущественно в средней кишке и ее слепых отростках. У саранчовых известно немного видов грегаринов, наиболее распространен *Gregarina acridiorum* Leger. По данным Уотсона [Watson, 1916], личинки саранчовых ранней весной свободны от заражения грегарином, но к осени заражены почти все, количество грегаринов в одной кобылке может достигать до 50. Заражение осуществляется спорами, попадающими в кишечник с пищей; первоначально грегарины прикрепляются к стенке кишечника, позднее они живут свободно в пищевой массе вблизи стенок кишечника. При сильном заражении цисты грегаринов видны в экскрементах как округлые светло-желтые тельца. Выявлен новый вид эугрегаринов у пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* Forsk [Canning, 1956].

1.5. Нематоды

Нематоды или круглые черви [Nematoda Rudolphi, 1808] часто обнаруживаются в полости кишечника или тела насекомых. Насчитывается более 1000 видов нематод, имеющих те

или иные связи с насекомыми, однако, известно около 50 видов подлинно энтомопатогенных нематод [Вейзер, 1972]. Обзор литературы показывает, что к настоящему времени известно большое количества научных публикаций, в том числе капитальные труды авторов и монографий, содержащие информации по биологии, экологии, таксономии и хозяйственному значению энтомопатогенных нематод, [Рубцов, 1974; Poinar, 1975; Randy, Anvar, 2004; Grewal, 2005; Харченко, 2010].

Встречающихся в насекомых нематоды, по их локализации в организме хозяина, разделяют на 3 группы: к первой группе относятся виды, живущие только в пищеварительном тракте; ко второй группе – виды, переходные от свободно-живущих форм к паразитическим, живущие как в кишечнике живых насекомых, так и в трупах погибших насекомых, с чередующимися свободно-живущим и паразитическим поколениями. К третьей группе относятся виды, паразитирующие в тканях и полостных жидкостях организма хозяина [Christie, 1936].

Биология, экологические особенности и возможности применения некоторых видов нематод против саранчовых в прошлом изучались многими авторами [Cobb, 1926; Christie, 1936, 1937; Бугаев, 1982 и др.]. Б. П. Уваров (1927) приводит список из 15-ти видов нематод, паразитирующих в саранчовых.

В результате исследования часто обнаруживаются и описываются новые виды энтомопатогенных нематод. В разных видах кобылок, саранчи и сверчков наиболее часто встречаются нематоды семейства *Mermithidae*. Среди них хорошо изучены *Mermis subnigrescens* Cobb. и *Agamermis decaudata* Cobb, Steiner, Christie. По утверждению Кристи [Christie, 1937], «можно не сомневаться, что как *Mermis subnigrescens*, так и *Agamermis decaudata* являются важными факторами уничтожения саранчовых во всех областях, где распространены эти паразиты» [Christie, 1936, 1937; Brand, Riverd, 1964 Cordon et al., 1973].

В Аргентине выявлен и описан новый вид нематоды *Hexamermis ovisstriata* n. sp. (Nematoda: Mermithidae), парази-

тирующий у саранчового *Staurorhectus longicornis* Giglio-Tos (Orthoptera: Acrididae) [Stocks, Caminon. 1992].

В Австралии выявлено пять новых видов *Amphimermis*, четыре из которых описаны. *A. buraki* n. sp., паразитирует в личинках кузнечика *Conocephalus* sp., *A. acridiorum* n. sp., *A. mirabinda* n. sp. и *A. australoelegans* n. sp., паразитирует в саранчовых, таких как *Phaulacridium vittatum* (Sjöstedt), *Oedaleus australis* (Saussure) и *Chortoicetes terminifera* (Walker). Отмечается, что самцы *A. buraki* n. sp. и *A. acridiorum* n. sp. напоминают *A. avoluta* Rubsov et Koval, но отличаются по размеру, типу кривизны спикул и положению амфидов. Самцы *A. mirabinda* n. sp. напоминают *A. bogongae* Welch, но меньше по размеру. Самцы *A. australoelegans* n. sp; сходны с *A. elegans* (Hagmeier) и *A. tongaensis* (Spiridonov), но они в обоих случаях длиннее и отличаются от *A. elegans* формой хвоста и *A. tongaensis* размером с амфиды. [Baker., Poinar., 1994].

Выявлен новый вид нематоды *Hexameris serenensis* sp. n. (Nematoda: Mermithidae) и описаны все этапы его развития. Отмечается, что естественным хозяевами являются саранчовые: *Dociostaurus maroccanus* (Thunb), *C. italicus* L., *D. genei* (Ocsk.) *Chorthippus bicolor* (Charp.) *Sphingonotus azureus* (Rb.) и *Oedipoda charpentieri* Rtd. [Santiago., 1997.].

В некоторых работах рассматривается связь нематод и волосатиков (Nematomorpha Vejdovsky, 1886) с прямокрылыми, что подчеркивает реальную или потенциальную роль этих паразитов в микробиологической борьбе. Отмечается, что мермитиды, паразитирующие у прямокрылых, считаются важными биологическими контрольными агентами в мире, особенно в некоторых лугопастбищных экосистемах Европы, Северной и Южной Америки, Папуа-Новой Гвинеи, Новой Зеландии и Австралии. Представители типа волосатиков, также широко распространенные, являются необычными паразитами кузнечиковых, и их зависимость от воды и специфичности хозяина считаются недостатками их использования в программах

биологического контроля. Рабдитиды, естественно, не паразитируют на кузнечиков, но последние достижения в методах массового культивирования дали им потенциальную роль в качестве биоинсектицидов для борьбы с саранчовыми. Информации о воздействии волосатиков на сельскохозяйственных вредителей, включая кузнечиков и саранчу, малочисленны. В популяционной динамике прямокрылых очень важны некоторые виды мермитид [Baker, Capinera, 1997].

Мермитиды (Mermithida, Nematoda) – полостные паразиты беспозвоночных животных и, прежде всего, из класса насекомых. Среди последних они обнаруживаются на представителях почти всех отрядов и семейств, что послужило основанием отнести их к группе энтонематод. Чаще всего они встречаются на видах, способных давать периодические вспышки массового размножения, образующих различного уровня локализации с высокой плотностью особей. Обладая высокой интенсивностью и экстенсивностью заражения хозяев, безусловной патогенностью, эти паразитические черви играют нередко решающую роль в естественном подавлении численности многих видов вредных насекомых. Обращает на себя внимание и успешное освоение мермитидами новых хозяев. По данным И. А. Рубцова (1974) в наибольшей степени мермитидами поражаются двукрылые (251 вид хозяев и 69 видов, паразитирующих в них мермитид), за ними следуют жесткокрылые, прямокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, полужесткокрылые [Харченко, 2010].

В 1917 году в популяциях саранчи на северо-западе США наблюдалась естественная эпизоотия, вызванная мермитидами [Glaser, Wilcox, 1918]. В некоторых районах заражение паразитами достигало 76 %, и был сделан вывод, что нематоды сильно снизили численность саранчовых в этой местности. Лессовое обследование популяций саранчовых в США показало, что зараженность насекомых мермитидами колеблется в пределах 12–15 % [Steine, Christie, 1923]. В России, в том числе

в Восточной Сибири, массовые и вредящие виды саранчовых – сибирская, крестовая саранча регулярно поражается мермитидами, что даёт основание считать их последними перспективными агентами в биологической борьбе [Харченко, 2010].

В прямокрылых преобладает паразитизм нескольких видов рода *Mermis* Dujardin, 1842. и рода *Hexamermis* Steiner, 1924.

Род *Mermis* включает 13 видов [Харченко, 2010], из которых, в основном, два вида – *Mermis subnigrescens* и *Mermis nigrescens*, широко распространены в популяции прямокрылых и вызывает у них заболевания. Хозяевами *Mermis subnigrescens* являются различные виды саранчовых. В частности, в Северной Америке он обнаружен на следующих видах прямокрылых: *Arphas ulfurea* (Fab.), *Camnula pellucida* Scud., *Chorthippus curtipennis* (Harris), *Ch.longipennis* Scud., *Chortophaga viridi fasciata* (DeG.), *Encoptolopus sardidus* (Burm.), *Locusta migratoria migratorioides* R-S., *Melanoplus atlantis* (Ril.), *M.bivittatus* (Sau.), *M.differentials* (Thomas), *M.femur - rubrum* (DeG.), *M.luridus* (Dodge), *M.mexicanus* (Sauss.), *M.sanguinipes* (Fab.), *Metrioptera roeselii* Hagenbach., *Orchulella pelidne* (Burm.), *Schistocerca gregaria* (Forsk) *Spharagenom collare* Scudder., *Stenobothrus curtipennis* Harris [Poinar, 1975].

Вид *Mermis nigrescens* также известен как возбудитель заболеваний многих видов насекомых в Европе и является паразитом бабочек и саранчовых [Харченко, 2010]. По данным Poinar G. O. (1975) *M.nigrescens* достаточно хорошо изучен в Северной Америке как паразит прямокрылых насекомых. В сводке автора приводится список саранчовых и кузнечиковых, у которых выявлены различные энтомопатогенные нематоды. А именно, *M.nigrescens* часто встречался у личинок и имаго следующих видов: *Chorthippus albomarginatus* (DeG.), *Ch.biguttulus* L., *Ch.scalararis* F,W., *Ch.paralelus* (Zett), *Ch.viriabilis* Fieb., *Decticus* sp., *Dissosteira crolina* (L.), *Gomphocerus maculatus* Thunb., *Melanoplus bivittatus* (Sau),

Parapleurus alliaceus (Germ)., *Podisma pedestris* (L)., *Psophus stridulus* (L)., *Stenobothrus* sp.

Нематода *Hexameris albicans* Siebold, 1848. (Сем. Paramermithidae. Art., 1971.) встречается в Европе и России на личинках различных бабочек (волнянки, коконопряды, листовертки, пяденицы и др.), жуков (колорадский жук), в том числе и на прямокрылых. Вид также распространен у прямокрылых Америки. Обнаружена: *Camnula pellucida* Scud., *Chorthippus biguttulus* L., *Ch.paralelus* (Zett)., *Ch.scalaris* F,W., *Hesperotetix virides*, *Decticus* sp., *Dissosteira crolina* (L)., DM., *Comphocerippus rufus* (L)., *Melanoplus bivittatus* (Sau)., *M.differentiales* (Thomas)., *M.femur – rubrum* (DeG)., *M.femoratus* (Burm)., *M.mexicanus* (Sauss)., *M.spretus* (Walsh)., *Oedipoda bigittula* A.-S., *O.coerulescens* (L)., *O.germanica* Latr., *Parapleurus alliaceus* (Germ)., *Schistocerca americana* (Drury)., *Sch.paranensis* (Burm)., *Stauroderus scalaris* F,W., *Stenobothrus pratorum* Scud. [Poinar, 1975].

В литературе имеется много сообщений о высоких уровнях паразитизма мермитид у саранчовых. В частности, в Вермонте отмечено заражение мирмитидами *Melanoplus bivittatus* до 76 %, в Мичигане зараженность *Melanoplus femur rubrum* составляла 71 %, в Северной Дакоте *Hesperotettix viridis* заражено 70 %, в Индиане личинки *Melanoplus* sp. заселен до 22 %, другой вид *Melanoplus* sp. в Манитобе заселен нематодами до 36 % и в Квебеке отмечено заражение нематодами смешанных популяций саранчовых до 43 %. Зараженность прямокрылых часто происходит в районах с повышенной влажностью окружающей среды. В Колорадо было обнаружено, что саранчовые до 50 % были заражены на орошаемых пахотных землях, тогда как эти виды не были заражены в соседних засушливых пастбищах [Carinera 1987]. Часто отмечается о подавляющем воздействии на популяции кузнечиков *Mermis nigrescens* в условиях высокой влажности, что оказывает существенное влияние и на продолжительность их жизненного цикла.

Mermis nigrescens Dujardin – относительно крупные нематоды, которые часто встречаются, вылезая из полости тела саранчовых, особенно тех, которые были повреждены. Эти же нематоды можно найти на листве, где они откладывают яйца. Они настолько большие (до 160 мм в длину), что могут привлекать внимание. До сих пор, как известно, среди нематод только один вид *Mermis* spp. травоядный, другие мермитиды откладывают свои яйца в почве, и когда появляются личинки, они перемещаются на поверхность и проникают через кутикулы хозяев. После проглатывания яйца *Mermis nigrescens* быстро вылупляются личинки, а незрелые нематоды прорываются через кишечник и полость тела насекомого-хозяина. Длительность развития *Mermis nigrescens* прямо пропорциональна размеру тела хозяина, но обратно пропорциональна к количеству паразитов в теле хозяина. Инфекция *Mermis nigrescens* ингибирует развитие яичников у кузнечиков, и зараженные особи не откладывают яйца. После выхода из тела хозяина нематоды попадают в почву, где они достигают стадии взросления через два-четыре месяца. Они не являются половозрелыми и могут оставаться в почве до трех лет, хотя двухлетний жизненный цикл является нормальным. *Mermis nigrescens* может развиваться путем откладки яиц после спаривания или партеногенетически [Christie 1937]. *Mermis nigrescens* обычно ассоциируется с прямокрылыми [Poinar 1975]. Он похож по внешнему виду на другие виды *Mermis*, а также на *Amphimermis*, *Longimermis*, *Agameremis* и *Hexameremis*.

В связи с необходимостью определения влияния паразитических свойств нематод на плодовитость и плотность саранчовых, изучена плодовитость *Melanoplus dawsoni* (Scudder), инфицированных и зараженных нематодами в северном Висконсине с 2002 по 2005 год. Распространенность нематод в 2003 году была 15 %, а в 2004 году – 37 %. Плодовитость зараженных нематодами саранчовых сократились на 40 % и 48 %, соответственно. Установлено, что инфекционная нагрузка нематод не влияет на размер тела кузнечика [Laws, 2009].

Взрослые особи коричневого [*Nilaparvata lugens*(Stal.)] и белоснежного кузнечика (*Sogatella furcifera* (Horvath), мигрировавших в Корею из Китая, являются серьезными вредителями риса. В 1987 году против этих видов в Корее использовано 65 000 т инсектицидов на сумму в 18 млн долларов США. Уделено особое внимание как биологического контрольного агента мирмитадам, встречающимся в естественных условиях Кореи, а именно, виду *Agamermis unka*. Естественная популяция нематод паразитировала на 50 % и 25 % саранчи на посевах риса, не обработанных и обработанных инсектицидами, соответственно. В результате паразитизм значительно снизил плодовитость, только 4,2 % самок отложили полноценные яйца. Также отмечено, что нематода преимущественно заражает самок саранчи. Рекомендуются способы использования *Agamermis unka* против этих видов саранчовых [Ho, Harry., 1990.].

Определена эффективность инвазии нематод *Steinernema carpocapsae* Weiser и *Steinernema scapterisci* Nguyen et Smart, на личинки саранчи *Melanoplus sanguinipes* в лабораторных и полевых условиях. Определено, что *S.carpocapsae* был более заразительным, чем *S.scapterisci*. Уровень смертности существенно не менялся в стадии яиц, но нематоды были более инфицированы у личинок старших возрастов. Патогенность особенно усиливалась при высокой влажности на поверхности почвы. Влияние типа почвы было незначительным по сравнению с влажностью почвы [Nicolas et. al.,1995].

Представлены результаты исследования паразитических особенностей паразитов у кузнечиков на лугах Пампейского региона, Аргентина. Личинки *Staurorhectus longicornis* Giglio-Tos, *Laplatacris dispar*, *Dichroplus elongatus* Giglio-Tos, 1894 и *Metaleptea brevicornis* (L.) (Orthoptera: Acrididae) были заражены мермитадами. Зарегистрировано семь видов: *Agamermis decaudata* Christie, 1923 *Amphimermis bonaerensis* Miralles и Camino, 1983 *Amphimermis dichroplusi* Camino и Lange, 1997 *Amphimermis ronderosi* Camino и Lange, 1997 *Hexamermis*

coelhearius Camino, 1992 *Hexameris ovisstriata*, 1992 и *Longimermis acridophila*. Значение паразитизма варьировалось в пределах 1–2 %. Наблюдаемые нематоды проявляли специфичность, один и тот же вид паразита не отмечен у более чем одного вида хозяина. [Caminon, Lange., 1997].

Нематода *Spirura infundibuliformis* McLeod, 1933 (Nematoda: Spiruroidea), обнаруженная в желудке суслика *Spermophilus richardsonii* в Канадской провинции Альберте, развивается при температуре окружающей среды 20–30 °С и вызывает инфекцию у саранчовых, распространенных в прериях (*Melanoplus infantilis*, *Aeropedellus clavatus*, *Aulocara elliotti* и *Camnula pellucida*) и муравья (*Acheta pennsylvanicus*) [Anderson et. al., 1993].

Тип волосатиков (Nematomorpha Vejdovsky, 1886), включает более 320 современных видов и делится на 2 класса: представители класса Nectonematoida, морские, планктонные черви. Известно 4 вида из рода *Nectonema* Verrill, 1873., личинки которых паразитируют на десятиногих ракообразных.

Представители класса Gordioidea Rauther, 1930., пресноводные виды, объединённые в 20 родов. Паразитируют на насекомых, пауках, многоножках и делятся на 2 отряда. Из них с прямокрылыми связаны виды из двух семейств отряда Chordodea.

Вид *Paragordius tricuspidatus* (Dufour, 1828) (сем. Paragordiiidae) имеет способность управлять поведением хозяина – сверчка *Nemobius sylvestris*. На своей личиночной стадии червь является микроскопическим, но превращается в крупного червя (10–15 см) внутри хозяина после проглатывания яиц на краю водоема, где часто встречаются сверчки. Волосатик имеет своеобразное поведение влиять на своего хозяина, которое заставляет его прыгать в воду. Паразитический червь покидает тело своего хозяина после того, как сверчок гибнет. Исследования этого паразита показали, что манипуляционная тактика *Paragordius tricuspidatus* может быть основана на химической коммуникации.

Spinochordodes tellinii (Camerano, 1888) (Сем. Spinochordodidae Verrill, 1873) – паразитический червь-волосатик, личинки которого развиваются у кузнечиков и сверчков. Этот паразит тоже как и *Paragordius tricuspidatus* способен влиять на поведение своего хозяина. Взрослые особи, после питания в теле насекомого, заставляют хозяина кузнечика прыгать в воду, где, вероятно, насекомое утонет. Затем взрослый паразит покидает своего хозяина и живет, воспроизводясь в воде. По литературным данным, точный молекулярный механизм, лежащий в основе модификации поведения хозяина, пока не известен. Исследование, проведенное в 2005 году, указывает на то, что паразит выражает или создает в своем мозгу различные белки по сравнению с неинфицированными кузнечиками. Некоторые из этих белков были связаны с нейротрансактивностью, другие – с геотактической активностью или реакцией организма на изменения силы тяжести. Кроме того, выяснилось, что паразит продуцировал белки того же типа, что является прямым результатом развития нервной системы и аналогично тем, которые известны другим насекомым, что указывает на пример молекулярной мимикрии [ru.wikipedia.org/wiki].

В результатах исследований популяции саранчовых отмечено, что некоторые виды саранчей являются промежуточными хозяевами нематод, относящихся к родам *Aprocta* Linstow и *Diplotriaeana* Henry. Оценена их роль в цикле развития нематод, а также их распространение в популяциях некоторых птиц. Такие прямокрылые – как *Calliptamus italicus italicus*, *Calliptamus turanicus*, *Dociostaurus kraussi* и *Locusta migratoria migratoria* играют роль промежуточных хозяев в процессе циркуляции нематод *Aprocta cylindrica* и *Diplotriaeana isabellina*. Эти виды, являясь биологическими организмами, распространенными в ярусе растений, играют роль пищевого объекта для различных птиц разных экологических групп, также и роль окончательного хозяина нематод, а также обеспечивают формирование системы «паразит-хозяин» [Медетов, 2018].

Таким образом, энтомопатогенные микроорганизмы, известные в борьбе с саранчовыми, относятся к разнообразным систематическим группам, включающих вирусов, бактерий, грибов и простейших; многие из них перспективны для микробиологической защиты растений.

Глава 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

2.1. Методика содержания саранчовых

Для проведения экспериментов, а также для выявления возбудителей заболеваний, в лаборатории необходимо поддерживать культуры прямокрылых насекомых. Поддержание лабораторной популяции азиатской саранчи и итальянского пруса осуществляется по следующей методике. В природе собирают кубышки саранчи. После сбора яйца содержатся при температуре 20–25 °С в течение 30–35 дней для завершения эмбрионального развития, затем диапаузирующие яйца помещаются в холодильник. В таких условиях при оптимальной увлажненности песка, в который отложены кубышки, яйца, не теряя жизнеспособности, могут храниться 5–6 месяцев.

Необходимое для опыта количество яиц снимают из холодильника, помещают в термостат, где первые 2–3 дня поддерживают температуру на уровне 20–25 °С, а в последующие дни – 28–30 °С.

Отродившиеся личинки содержатся в садке размером 70×70×70 см, стенки которого обтягивают мельничным газом для оптимальной вентиляции воздуха. Для молодых личинок азиатской саранчи и для итальянского пруса устанавливают 16-часовой фотопериод и температуру воздуха 28–32 °С. Для старших личинок и имаго азиатской саранчи – 12-часовой фотопериод и 33–35 °С. В качестве корма для азиатской саранчи используют зеленые проростки пшеницы, ячменя, а также

тростник, пшеничные отруби; для итальянского пруса – листья салата, одуванчика, люцерны, донника, пшеницы. Насекомые маточные саранчовые лабораторной популяции содержатся в отдельном помещении.

2.2. Идентификация и определение вирулентных свойств микроорганизмов

Для выделения энтомопатогенных микроорганизмов используются погибшие и живые особи саранчовых на всех стадиях развития, собранные в природных условиях или содержавшиеся в лаборатории.

Идентификация энтомопатогенных грибов. Смотрим под биноклем наружных покровов погибших от микоза саранчовых устанавливаем симптомы заболевания, в случае отсутствия мицелиального налета на поверхности тела насекомых, последних помещают во влажную камеру. Она представляет собой стерильную чашку Петри с положенной на дно смоченной водой фильтровальной бумагой и на ней стерильным предметным стеклом, на которое помещают погибших насекомых. Предварительно насекомых стерилизуют с поверхности, проводя над пламенем спиртовки. Влажную камеру с насекомыми помещают в термостат при температуре 25 °С, через 5–7 дней их микроскопируют.

Если спороношение гриба было хорошо заметно на поверхности насекомого, то налет соскабливается стерильной иглой и соскоб помещается в стерильную пробирку со средой. Пробирки ставят в термостат при температуре 25–27° и просматривают через 2, 4, 6 дней.

Для культивирования грибов используется: среда Чапека (сахароза – 30 г; NaNO_3 – 3 г; KH_2PO_4 – 1 г; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,5 г; FeSO_4 – 0,01 г вода – 1 л, агар-агар – 2 %), среда с пептоном и дрожжевым экстрактом (KH_2PO_4 – 2 г; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 1 г; MgSO_4 – 1 г; глюкоза – 20,0 г дрожжевой экстракт – 1,0 г; вода –

1 л, агар-агар – 2 %) и агаризованное пивное сусло. Сусло, полученное от пивоваренного завода, стерилизуется при 0,8 атм. в течение 20 мин, затем фильтруется через вату, разбавляют водой 2 раза, добавляется 2 % агара и стерилизуется второй раз в автоклаве в том же режиме.

Для изучения морфологии грибы культивируются прямо на стерильных предметных стеклах. На предметное стекло быстро наносят пипеткой небольшую каплю расплавленной агаризованной среды. Капле дают слегка остыть, тут же у горелки сеят гриб по центру капли и быстро накладывают на нее покровное стекло. Затем чашки Петри с предметными стеклами и посевом изучаемых объектов помещаются в термостат при температуре 25–27°. Через определенное время стекла просматривают под микроскопом, отмечая особенности спороношения и морфологию жизненных форм гриба. Для выделения в чистую культуру, микроскопирования и идентификацию грибов рекомендуются: «Определитель энтомофильных грибов» (Коваль, 1974), «Энтомопатогенные грибы» [Евлахова, 1974].

Идентификация микроспоридий. Микроспоридии выявляются путем микроскопирования при больших увеличениях препаратов, приготовленных из зараженных насекомых, двумя способами. При наличии погибших особей кусочек тела насекомого ложат на предметное стекло, раздавливая пинцетом и готовят мазок добавляя воду, а живых насекомых вскрывают и готовят мазки каждого органа. Мазки в течение 1–2 мин. фиксируют в метаноле, затем окрашивают по Романовскому-Гимза. Подготовку материалов для идентификации микроспоридий проводятся по методике В. В. Воронина и И. В. Исси (1974).

Получение спор микроспоридий из зараженных особей. Больных насекомых растирают в фарфоровой ступке с физиологическим раствором (0,85 % NaCl), гомогенат фильтруется через газ и слой ваты. Полученную суспензию центрифугируют при 2000 об/мин, надосадочную жидкость сливают, осадок спор хранят в дистиллированной воде при 0–5 °С.

Определение вирулентности микроорганизмов. Вирулентные свойства энтомопатогенных грибов определяется путем перкутанного заражения насекомых. В качестве инокуума используются водные суспензии спор с добавкой детергента тритон-Х-100. Возраст колоний, от которых берется спорый материал, должен варьировать от 13 до 25 суток. После подсчета титра спор, в камере Горяева путем разведения получают ряд суспензий, содержащих от 1×10^3 до 1×10^8 спор/мл. В контроле используется дистиллированная вода с добавкой детергента тритон-Х-100. Контактное заражение насекомых осуществляется путем мелкого распыла суспензий из ручного распылителя. Вирулентность микроспоридий изучается путем скармливания личинок листьями растений или пшеничных отрубей с добавлением суспензий спор микроспоридий.

Вирулентность микроорганизмов определяется на личинках II–IV возрастов саранчовых. Учет погибших насекомых ведется ежедневно, учитывается при этом количество перелинявших особей.

Методики сбора и изучения мермитид. Сбор насекомых и анализ их на заражённость мермитидами проводится по А. П. Харченко (2010). Мермитиды паразитируют, главным образом, в личинках насекомых, поэтому при сборе возможных хозяев основное внимание обращается на их личиночные стадии. Очервлённость личинок устанавливается при их наружном осмотре методом вскрытий и в процессе по возможности продолжительного содержания в энтомологических садках. При наружном осмотре внимание обращается на отклонения в размерах и форме тела (всевозможные вздутия, изменения цвета, отклонения в размерах тела и т. д.). На последних фазах паразитической стадии мермитиды просматриваются сквозь кутикулу хозяев, возможно рассмотреть даже движение (шевеление) паразита, особенно при ярком освещении на предметном столике (стеклянном) бинокулярной лупой. Вскрытие насекомых осуществляется при помощи пинцета и

препаровальных игл с последующим просмотром под увеличением. Выведение обычно проводится на протяжении определённого времени в «энтомологических садках». Основное требование при этом – сохранение условий, обеспечивающих жизнеспособность собранных насекомых и покидающих их паразитов. Насекомые различных видов, фаз развития, а при возможности и возраста, следует размещать отдельно, так как им могут быть свойственны различные виды паразитов. Это же требование распространяется и на одновременные сборы, а также и на сборы из различных мест (биотопов). В садках не допускается большая скученность собранных насекомых, провоцирующая преждевременный выход мермитид. Не следует спешить с немедленным установлением видового состава мермитид, тем более приступать к описанию новых видов по полученному материалу, даже если проявляются какие-то признаки половозрелых особей. Вышедшим из хозяев постпаразитическим личинкам надо дать возможность перелинять на полово-зрелые особи, а ещё лучше дожидаться составления брачных клубков и яйцекладки. Расходование жирового тела половозрелыми особями в процессе их жизнедеятельности увеличивает возможность наиболее полного просмотра различных органов и оценки признаков исследуемых видов. Целесообразно также параллельно с анализом хозяев на заражённость мермитидами проводить сбор последних в свободном состоянии.

2.3. Методика сбора материала и обследование заселенных саранчовыми площадей

Численность саранчовых определяется по «Методу учета численности саранчовых» [Цыпленков, 1970]. Обследования проводятся: весенние – по месту от рождения личинок; летние – обследование по старшим возрастам личинок и имаго; осенние – обследование кубышек. Одновременно с учетом численно-

сти саранчовых определяется процент больных и погибших особей. Погибшие насекомые хранятся на энтомологических «матрацах», а также индивидуально в специальных пробирках. В районах, где обнаруживаются больные или погибшие особи, собирают живых насекомых, за которыми наблюдают в лабораторных условиях. При плотности саранчи более 1 особи на 1 кв. м пользуются подсчетом их на 1 кв. м, при меньшей плотности – подсчетом в поле зрения. Проходя заселенный участок по определенному намеченному маршруту, подсчитывается на глаз количество выпрыгнувших саранчовых. После окончания яйцекладки итальянского пруса и мароккской саранчи проводятся обследования по кубышкам. Одновременно собирают кубышки для выявления возбудителей заболеваний и проведения лабораторных исследований. Обследование по кубышкам проводится выборочно на станциях, благоприятных для яйцекладки. Для этого лопатой снимается верхний слой земли на глубину 5–10 см, срезанную землю тщательно просматривают, обнаруженные кубышки выбираются.

Глава 3. ЭНТОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ СТАДНЫХ САРАНЧОВЫХ УЗБЕКИСТАНА

В Средней Азии недостаточно изучен видовой состав энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых, также специфичность и патогенные свойства описанных ранее возбудителей, отсутствуют многолетние полные данные по эпизоотологии наиболее часто встречающихся заболеваний саранчовых, которые необходимы как для оценки роли возбудителя в снижении численности саранчовых в природных условиях, так и для биологического обоснования методов и технологии борьбы.

Изучение возбудителей заболеваний прямокрылых в условиях Узбекистана должно позволить оценить значение эн-

томопатогенных микроорганизмов в снижении численности вредителя, выявить наиболее патогенные формы возбудителей заболеваний перспективных для дальнейших разработок микробиологических средств борьбы с саранчовыми и другими насекомыми в пределах региона и, возможно, на других зонах распространения вредных видов насекомых.

С целью выявления комплекса паразитических и патогенных микроорганизмов, вызывающих болезни саранчовых, проведено широкое обследование популяций азиатской, мароккской саранчи и итальянского пруса в условиях Узбекистана. Основное внимание уделялось обследованию тех участков, где в предыдущие годы наблюдалось массовое размножение насекомых. Именно в этих зонах создаются оптимальные условия для накопления популяции насекомого-хозяина паразитических и патогенных микроорганизмов, что облегчает задачу по их выявлению. Развитие инфекционных болезней насекомых в большой степени зависит от плотности популяции, от возможности передачи инфекции при контактах больных и здоровых особей, от частоты таких контактов [Вейзер, 1972].

В полевых условиях не отмечено случаев массовой гибели саранчовых, но в единичных случаях обнаружены, собраны больные и погибшие особи. Кроме того, при лабораторном содержании и разведении собранных насекомых обнаружены микроорганизмы различной природы.

В таблице 3.1 приведён видовой состав выявленных из насекомых микроорганизмов и пораженные ими разные фазы развития саранчовых. Как видно из таблицы, преимущественно выделялись грибы. Наиболее часто встречались грибы рода *Aspergillus* Mich, который был представлен пятью видами: *A. flavus*, *A. ochraceus*, *A. sulphureus*, *A. terreus*, *A. ustus*. Значительно реже встречались представители других родов: *Paecilomyces variotii*, *Scopulariopsis brevicaulis*, *Fusarium oxysporum*, *Beauveria brongniartii*.

Таблица 3.1

**Видовой состав энтомопатогенных микроорганизмов,
выделенных из стадных саранчовых в Узбекистане**

№	Вид и систематическое положение микроорганизмов	Вид насекомого хозяина	Фаза развития насекомых	Зараженность, в %
Тип. Microsporidia: Сем. Nosematidae				
1	<i>Tubulonosema maroccanus</i>	<i>D.maroccanus</i>	Имаго	6,2
Тип.Ascomycota: Класс. Eurotiomycetes: Сем.Trichocomaceae				
2	Род. <i>Aspergillus</i> <i>Aspergillus flavus</i>	<i>Locusta migratoria</i>	Яйца	2,8
			Имаго	12,6
		<i>Calliptamu sitalicus</i>	Личинка	2,2
			Имаго	3,8
		<i>D.maroccanus</i>	Имаго	1,5
3	<i>A.ochraceus</i>	<i>L.migratoria</i>	Имаго	2,2
			<i>C.italicus</i>	Имаго
4	<i>A.sulphureus</i>	<i>C.italicus</i>	Имаго	1,0
5	<i>A.terreus</i>	<i>D.maroccanus</i>	Яйца	20,0
6	<i>A.usŭus</i>	<i>L.migratoria</i>	Имаго	2,4
7	Род. <i>Paecilomyces P.variotii</i>	<i>L.migratoria</i>	Имаго	1,8
8	Род. <i>Penicillium</i> <i>Penicillium</i> sp.	<i>L.migratoria</i>	Имаго	2,0
			<i>C.italicus</i>	Имаго
Класс. Sordariomycetes: Сем.Cordycipitaceae				
9	Род. <i>Beauveria</i> <i>Beauveria bronyniartii</i>	<i>D.maroccanus</i>	Личинка	3,4
		<i>D.maroccanus</i>	Имаго	1,8
Класс.Sordariomycetes: Сем.Nectriaceae				
10	Род. <i>Fusarium</i> <i>Fusarium oxysporum</i>	<i>C.italicus</i>	Личинка	3,0
		<i>C.italicus</i>	Имаго	1,1
Класс. Sordariomycetes: Сем.Microascaceae				
11	Род. <i>Scopulariopsis</i> <i>Scopulariopsis brevicaulis</i>	<i>L.migratoria</i>	Имаго	1,0
		<i>L.migratoria</i>	Имаго	3,0
Тип. Sarcomastigophora:Класс.Sarcodina Сем.Ameobida				
12	<i>Malamoeba</i> sp.	<i>L.migratoria</i>	Личинка	0,8
		<i>C.italicus</i>	Личинка	2,2
		<i>C.italicus</i>	Имаго	1,8
Тип. Sporozoa: Класс. Conoidasida: Сем. Eugregarinida				
13	<i>Gregarina</i> sp.	<i>L.migratoria</i>	Личинка	1,8
		<i>C.italicus</i>	Личинка	1,0
		<i>C.italicus</i>	Имаго	1,9
		<i>D.maroccanus</i>	Имаго	0,6
Тип. Nematoda: Сем. Rhabditida				
14	<i>Rhabditida</i>	<i>L.migratoria</i>	Яйца	0,7

На основе результатов молекулярно-генетических исследований царства Грибов (Fungi), принято разделить его на 7 типов: Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota, Microsporidia, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota [Hibbett, et al., 2007]. По мнению авторов, номенклатурный статус микроспоридий неоднозначен. Он был рассмотрен как тип под зоологическим кодексом (Международная комиссия по зоологической номенклатуре 1999 года). Эта неопределенность возникает, поскольку *Microsporidium* Balbiani, 1884, является более поздним синонимом рода *Nosema* Naegeli, 1857.

Из типа микроспоридии (Microsporidia) в качестве паразита саранчовых выявлен и описан новый для науки вид микроспоридий – *Nosema maroccanus* sp.n. (Крылова, Нуржанов, 1987), поражающий мароккскую саранчу. Позже этот вид описан как *Tubulinosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov [Issi et al., 2008].

Из царства Protozoa обнаружена паразитическая амeba *Malamoeba* sp. (Sarcomastigota) в мальпигиевых сосудах и грегарины *Gregarina* sp. (Sporozoa) в кишечнике саранчовых. При лабораторном разведении азиатской саранчи, на яйцах, собранных в природе, обнаружена нематода из семейства Rhabditidae (тип. Nematoda Diesing, 1861).

3.1. Микозы прямокрылых

Царство: Fungi.

Основные типы грибов были классифицированы главным образом на основе характеристик их половых репродуктивных структур. В настоящее время известно семь типов царств: Microsporidia, Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Neocallimastigomycota, Glomeromycota, Ascomycota и

Basidiomycota. Филогенетический анализ показал, что микроспоридии одноклеточных паразитов животных и простейших являются довольно недавними и высокопродуктивными энбиотическими грибами (обитающими в ткани другого вида). Установлено, что Microsporidia являются родственной группой настоящих грибов. Существует мнение, что этот анализ не противоречит классификации грибов, и хотя Microsporidia повышен до статуса необходимости для дальнейшего анализа выяснения эволюционных отношений внутри этой группы [Hibbett et al.,2007].

Тип: Microsporidia.

Микроспоридии тип простейших, родственных грибам, все представители являются облигатными внутриклеточными паразитами эукариотических организмов. Описано около 1300 видов в 160 родах, что является малой частью реального разнообразия данной группы, так как огромное количество потенциальных хозяев не было исследовано на предмет заражения микроспоридиями. Данные патогены широко распространены среди животных практически всех систематических групп, от простейших до высших позвоночных, включая человека. Наиболее многочисленны и разнообразны микроспоридии ракообразных и насекомых.

У прямокрылых было описано несколько видов микроспоридий рода *Nosema*: *N.locustae* Canning, 1953; *N.acridiophagus* Henry, 1967; *N.cuneatum* Henry, 1971. В России в 1965 г. были найдены две микроспоридии: одна у азиатской саранчи *Locusta migratoria* L., другая у белополосой кобылки *Chorthippus albomarginatus*, собранных в Забайкалье. Обе микроспоридии принадлежат, по определению И. В. Исси, к роду *Nosema*.

В 1985 г. у мароккской саранчи была обнаружена микроспоридия, отличающаяся по морфологии и размерами спор от большинства ранее известных микроспоридий саранчовых,

изучались симптомы заболеваний, патогенность и круг хозяев нового вида микроспоридий. По морфологии стадий развития и спор паразит относится к роду *Nosema* Naegeli, 1857 (сем. *Nosematidae* Labbe, 1899; класс *Microsporidea* Corbiss et Levina, 1963; тип *Microsporidia* Balbiani, 1882).

Основная трудность идентификации микроспоридий заключается в том, что большинство видов этого рода различается между собой по ультраструктурным признакам, а некоторые виды, описанные ранее, не изучались при помощи электронного микроскопа. Описана ультратонкая морфология стадий спорогонии нового вида микроспоридии *Nosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov.

Микроспоридия *Nosema maroccanus* sp.n.
(=*Tubulonosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov)

Хозяин: мароккская саранча *Docioptaurus maroccanus* Thunb, все фазы развития.

Локализация: генерализованная.

Место и время обнаружения: Выявлен в имагинальной стадии развитие мароккской саранчи, собранной В. А. Лачинским в урочище Джанкара Кашкадарьинской области Узбекистана, апрель 1985 г.

Цикл развития: стадии жизненного цикла микроспоридий типичны для рода *Nosema*, для них характерно небольшое число ядер, их диплокариотическое расположение на протяжении развития, образование одиночных спор без панспоробластических оболочек,

В результате фиксации споробласты (рис. 3.1, а) сильно деформируются, приобретая звездчатую форму. Характерны наличие толстой экзоспоры, начало формирования эндоспоры и полярной трубки. Крупные ядра типично диплокариотическо-

го расположения, их размеры равны $0,5 \times 0,3$ мкм при размере клетки $1,8 \times 1,5$ мкм.

По данным световой микроскопии, споры (рис. 3.1. б, д) широкояйцевидной формы с заостренным передним полюсом. Размеры живых спор лежат в пределах $4,4-5 \times 2,5-3,8$ мкм при среднем значении $4,6 \pm 0,3$ мкм; размеры спор после фиксации метанолом и окраски лежат в пределах $3,8-4,4 \times 2,5-3,1$ мкм, при среднем значении $3,9 \pm 0,22$ мкм. По данным электронной микроскопии, размеры спор лежат в пределах $3,2-3,4 \times 1,5-1,9$ мкм. При электронной микроскопии ультратонких срезов инвазированных тканей выявлено сложное строение спор.

В центре споры – 2 ядра (каждое размером $0,7 \times 0,5$ мкм) в типично диплокариотическом расположении. Нуклеоплазма умеренной электронной плотности. Ядра слегка вытянуты поперек споры, окружены тремя рядами рибосом (рис. 3.1, в). Между ядрами и передним полюсом споры лежит поляропласт (рис. 3.1, г).

Он состоит из 2-х морфологически отличающихся участков: переднего пластинчатого и заднего трубчатого. Пластинчатый участок поляропласта образован тонкими мембранами, плотно уложенными в структуру подковообразной формы. Задняя часть поляропласта, лежащая внутри «подковы», имеет трубчатую структуру и почти соприкасается с ядрами споры.

Изофилярная полярная трубка достигает $0,1$ мкм в диаметре у основания и на апикальном конце. Трубка делает 14–15 витков с углом наклона к продольной оси споры, близким к 50° . Витки трубки всегда располагаются в один слой вдоль почти всей боковой стенки споры. Экспериментально выброс полярной трубки вызвать не удалось, но на электронограмме виден передний полюс споры обазальной частью выстрелившей трубки (рис. 3.1, б).

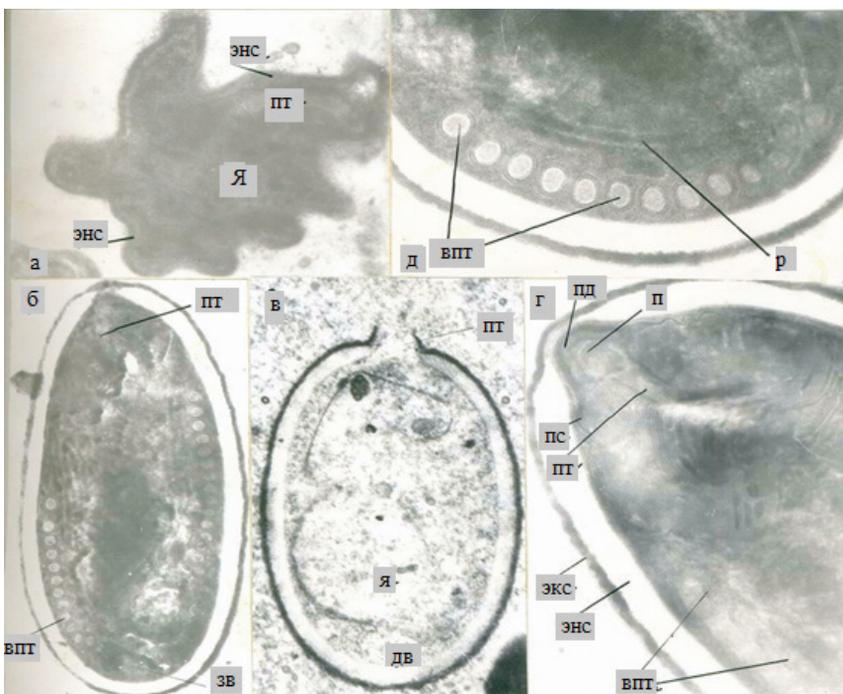


Рис. 3.1. Ультратонкие споробласты и споры микроспоридий *Nosema taroccanus* sp.n.: а – споробласт; б – зрелая спора; в – спора с выброшенной полярной трубкой; г – передний полюс споры; д – задний полюс споры; зв – задняя вакуоль; впт – витки полярной трубки; п – пробка; пд – полярный диск; пп – пластинчатый поляропласт; пс – полярный сак; пт – полярная трубка; р – рибосомы; тп – трубчатый поляропласт; экс – экзоспора; энс – эндоспора; я – ядра диплокариона. Увел.: а – 40000×; б – 23000×; в – 23000×; г – 40000×; д – 50000×.

Трубка состоит из сердцевины умеренной электронной плотности, окруженной 4-мя concentрическими слоями различной электронной плотности (рис. 3.1, д). Сердцевина окружена электронно-прозрачным слоем с субструктурной и 20 маленькими гранулами. Следующий слой, наиболее удаленный от центра – умеренно электронно-плотный, как мембраны эндоплазматической сети, между этими двумя слоями лежит электронно-плотный слой. Полярный якорный диск

небольшой (0,25 мкм в поперечном сечении), грибовидной формы. Он прикрывает основные полярные трубки двумя электронно-плотными и двумя электронно-прозрачными чередующимися слоями. Расширенное основание полярной трубки заполнено структурой умеренной электронной плотности – «пробкой». Латеральные участки полярного сака длинные, тонкие, волнистые.

Задняя вакуоль небольшая, хорошо видна (рис. 3.1 б, в). Оболочка споры трехслойная. Снаружи от плазматической мембраны зародыша расположена сильно развитая эндоспора. Ее толщина у зрелых спор достигает 0,15 мкм, тонкий участок на переднем полюсе не превышает 0,02 мкм. Экзоспора тонкая, в пределах 0,04–0,06 мкм.

Дифференциальный диагноз. Было известно 5 видов микроспоридий рода *Nosema* из прямокрылых. Описания стадий развития всех пяти видов даны только на светооптическом уровне. Поэтому различить новую микроспоридию от ранее известных видов можно только на основании размеров, формы спор и локализации в тканях насекомого-хозяина.

Цикл развития у всех пяти видов одинаков. Две ноземы, выделенные из *L.migratoria* и *Ch. albomarginatus* в Забайкалье, имеют узко-овальные споры значительно меньшего размера. Размеры спор микроспоридий *Nosema locustae* (Canning, 1953) несколько превышают, а у *Nosema cuneatum* (Henry, 1971a) меньше, чем у *N.maroccanus*, к тому же у *N.cuneatum* встречаются редкие крупные споры, которые не отмечена у нового вида. Наибольшее сходство *N.maroccanus* имеет с *N.acridiphagus* (Henry, 1967), выделенной из *Schistocerca americana* в Северной Америке (штат Джорджия). Форма и размеры спор, поражаемые ткани насекомых-хозяев у этих двух микроспоридий одинаковы (табл. 3.2.).

Таблица 3.2

**Сравнительная характеристика микроспоридий из саранчовых
[Исси, Крылова, 1987]**

№	Виды микроспоридий, автор, год	Насекомое-типовой хозяин	Локализация паразитов	Форма и размер спор	Место обнаружения
1	<i>Nosema locustae</i> Canning, 1953	<i>Locusta migratoria</i>	Жировое тело, затем генерализованная инвазия без поражения НС	Овальная. 3,5–5,5×1,5–3,5 мкм, в среднем 5,2×2,8 мкм	Англия, лабораторные условия
2	<i>Nosema acridiophagus</i> Henry, 1967	<i>Schistocerca americana</i>	Кишечник, гонады, перикард, нервная система, жировое тело	Яйцевидная. Живые: 3,5–5,0×2,2–3,0 мкм. В среднем 4,1×2,5 мкм; фиксированные: 3,1–4,8×2,0–3,0 мкм, в среднем 3,9×2,5 мкм	Сев.Америка, лабораторные условия после сбора в штате Джорджия
3	<i>Nosema cuneatum</i> Henry, 1917	<i>Melanoplus confusus</i>	Перикард, жировое тело	Яйцевидная, передний полюс заострен. Живые: 3,5–4×2,5–3,0 мкм, в среднем 4,8×3,4 мкм. Мегаспоры: 5,4×3,1 мкм. Фиксированные: 4,5–5,0×2,5–3,5 мкм. Мегаспоры 5,5–7,0×3,0–4,5 мкм	Сев. Америка, штат Монтана
4.	<i>Nosema maroccanus</i> Крылова, Нуржанов, 1987	<i>Doclostaurus maroccanus</i>	генерализованная инвазия	Овальная. Живые: 4,4–5,0×2,5–3,8 мкм, в среднем 4,6±0,3 мкм. Фиксированные: 3,8–4,4×2,5–3,1 мкм, в среднем 3,9±0,22 мкм	Азия, Узбекистан

В отличие от *N.maroccanus*, *N.acridiphagus* вызывает у своего насекомого-хозяина в местах инвазии образование опухолей. Кроме того, отличаются и хозяева этих микроспоридий: мароккская саранча *D.maroccanus* относится к подсемейству Acridinae, а *Sch.americana* – к подсемейству Cyrtacanthacridinae семейства Acrididae. Ареалы обоих видов прямокрылых соприкасаются, зоны обитания их – эфемеровые пустыни и полупустыни. Дополнительные доказательства видовой самостоятельности или идентичности этих видов микроспоридий могут быть получены на основании сравнения ультраструктурных признаков нашего и американского видов.

Симптомы заболевания. Яркий признак заболевания – изменение окраски брюшка саранчуков: оно темнеет, под кутикулой проступают красно-бурые пятна, что свойственно разным видам прямокрылых при микроспоридиозе, вызванном *N.locustae* (Canning, 1962). Больные имаго малоактивны, перестают летать.

Патогенность. *N. maroccanus* высокопатогенна в отношении своего хозяина – мароккской саранчи. При вскрытии двух самок саранчи обнаружена сильная инвазия всей ткани; споры микроспоридий были найдены даже в глазах и антеннах саранчуков. Обе самки были готовы к откладке яиц, но погибли от микроспоридиоза.

Небольшое количество спор найдено в яйцах саранчи. Этот факт говорит о возможности трансовариальной передачи патогена.

Круг хозяев микроспоридий. Специфичность новой микроспоридии в отношении к другим насекомым определялась экспериментально.

В лабораторных условиях *N.maroccanus* легко заражает итальянского пруса, но при этом инвазирует только кишечник пруса. Азиатская саранча *L.migratoria* оказалась устойчивой к заражению этим видом.

Эпизоотология. Из 9-ти особей мароккской саранчи двое оказались зараженными микроспоридией *Nosema maroccanus*. Интенсивность инвазии высокая.

После повторного исследования *Nosema maroccanus*, выявленного у мароккской саранчи в Узбекистане, стало известно, что она отличается от *Nosema* и *Paranosema*, описанных у других видов следующими важными признаками: наличием слегка анизофилярной полярной трубки и наличием микротрубочек на поверхности клеток паразита и везикулах в клетке-хозяине цитоплазма, окружающая поздние меронты, спорогонияльные стадии и споры (рис.3. 2). Эти признаки типичны для *Tubulinoosema*. Поэтому предложено перенести *N. maroccanus* в род *Tubulinoosema* [Issi et. al, 2008].

Тип: Ascomycota.

Аскомицеты или сумчатые грибы, отдел в царстве грибов, объединяющий организмы с септированным (разделённым на части) мицелием специфическими органами полового спороношения – сумками (асками), содержащими чаще всего по 8 аскоспор. Имеют и бесполое спороношение, во многих случаях половой процесс утрачивается (такие виды грибов традиционно относили к несовершенным грибам). К аскомицетам относят примерно 6 400 родов, включающих более 64 000 видов [<https://ru.wikipedia.org/wiki>].

Класс: Eurotiomycetes.

Эуроциомицеты (Eurotiomycetes) класса аскомицетовых грибов из подтипа Pezizomycotina. Некоторые представители ранее входили в состав класса Plectomycetes. Плодовые тела-клейстотеции с беспорядочно расположенными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное.

Семейство: Trichosomaceae.

Trichosomaceae – это семейство грибов порядка Eurotiales. Таксоны являются сапрофитами с агрессивными стратегиями колонизации, адаптируемыми к экстремальным условиям окружающей среды. Представители семейства являются кос-

мополитами в распределении, повсеместно распространенными в почве и обычными соучастниками разлагающегося растительного и пищевого материала. В семействе содержатся некоторые из наиболее известных родов грибов, таких как *Penicillium* Link и *Aspergillus* Link.

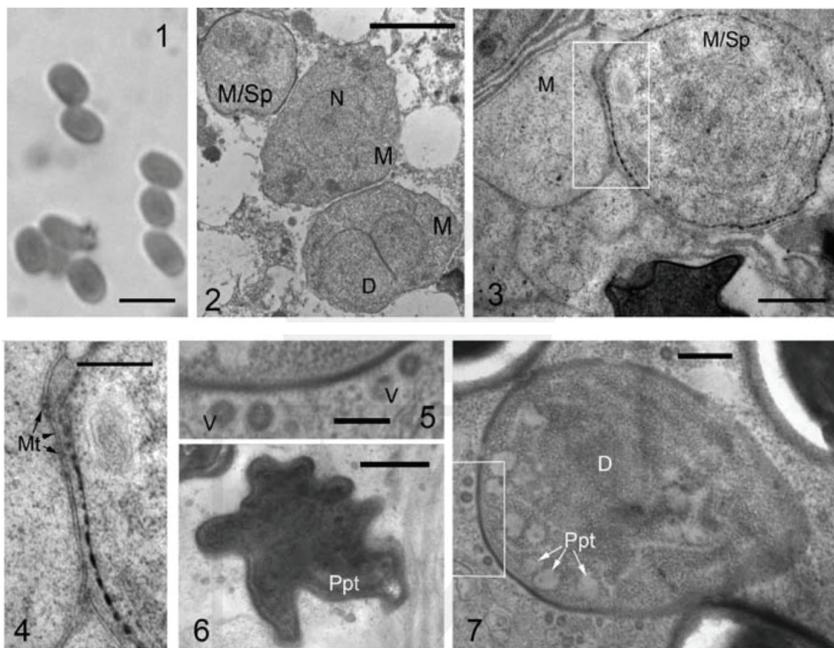


Рис. 3.2. Морфология и ультраструктура *Tubulinosema maroccanus* (по Issi et al., 2008). Световая микроскопия: 1. Гимза – мазок со спорами. 2. ПЭМ (просвечивающий электронный микроскоп). Мерогонияльные и спорогонияльные стадии; 2 – цепь меронтов; 3 – меронт и переходная ступень мерон/споронт; 4 – увеличенная деталь на (3). Поперечное сечение микротрубочек (стрелок) на поверхности мера; 5 – увеличенная деталь на (7). Везикулы с электронно-плотными ядрами в цитоплазме клеток-хозяев, окружающие клетку паразита; 6 – споробласт. Стрелки указывают на зачаток полярной трубки; 7 – молодая спора с первичной полярной трубкой. D – диплокарион, M – меронт, M/Sp – переходная ступень мерон/споронт, Mt – микротрубочки, N – ядро, V – везикулы с электронно-плотными ядрами.

Род *Aspergillus* Link

Конидиеносцы простые, на верхушке с характерным шаровидным, полушаровидным или булавовидным вздутием, на котором расположены в один или два ряда стригмы, каждая из них образует цепочку конидий. Конидии одноклеточные.

A. flavus Link (рис. 3.3)

Насекомые-хозяева: азиатская саранча, имаго; итальянский прус, личинка и имаго; мароккская саранча, имаго. Отмечен на многих видах насекомых, в том числе на саранчовых в условиях Центральной Азии и впервые отмечен на итальянском прусе.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: найдены также на *Apis mellifera* L., *Euura atra* (Hymenoptera), *Eurygaster integriceps* Put., *Culex blectilarius* L. (Heteroptera), *Pseudococcus citri* Risso, *P.boninsis* Kuw., *Edwardsiana prunicola* Edw. (Homoptera), *Pectinophora malvella* Hb. (Lepidoptera), на разных видах клещей (*Acarina*). Зарегистрирован как возбудитель микозов птиц, млекопитающих, а также человека [Евлахова, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Порлатау, Караджар, Аспантай Республики Каракалпакстан; урочище Джанкара Кашкадарьинской области весна и лето 1985–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности. Колонии на агаризованной среде (среда Чапека, сусло-агар, полная среда) растут быстро. Мицелий обильный, белый, с образованием конидиеносцев, позднее приобретает лимонно-желтый, иногда желтовато-зеленый оттенок. Образует стригмы. Конидии яйцевидные, 3–6×2–5 мкм, в цепочках.

Эпизоотология. Средь проанализированных особей азиатской саранчи в имагинальной фазе было поражена 12,6 %, в

фазе яйца – 2,8 %. Пораженность итальянского пруса составила: в имагинальной фазе – 3,8 %, в личиночной – 2,2 %. Отмечено 1,5 % больных особей мароккской саранчи, интенсивность инвазии высокая (табл. 3.2).

***A. ochraceus* Wilhelm (рис. 3.5)**

Насекомые-хозяева: азиатская саранча-имаго, итальянский прус-имаго. На саранчовых впервые обнаружена экспериментально установленная вирулентность для личинок итальянского пруса.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: гусеницы капустной совки *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera) [Евлахова, 1974], медоносная пчела *Apis mellifera* в Калифорнии, США [Charles, 1941].

Место и время обнаружения: урочище Аспантай, Башир-шиел, Порлатау, Караджар Республики Каракалпакстан, лето 1985–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности. Колонии на агаризованной среде Чапека и в сусло-агаре растут очень быстро, с обильным воздушным мицелием, сначала бесцветным, а потом изменяется от желтого до коричневого цвета. Стригмы расположены длинными цепочками, образующими шаровидную головку. Конидии шаровидные 4,5×5 мкм, не гладкие.

Эпизоотология. Поражение имаго азиатской саранчи достигло 2,2 %, имаго итальянского пруса – 2,7. Интенсивность инвазии была слабая.

***A. sulphureus* (Frees), Thom et Church (рис. 3.4)**

Насекомые-хозяева: азиатская саранча-имаго; итальянский прус-имаго. На саранчовых отмечены впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: пчела медоносная *Apis mellifera*, кукурузный мотылек *Pyrausta nubilalis* Нв. [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Аспантай, Башир-шиал, Караджар, Порлатау Республики Каракалпакстан, лето 1985–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности, Колонии на агаризованной среде Чапека растут быстро, образуется обильный мицелий, сначала белый, потом желтый с пурпурным оттенком. Конидии маленькие, шаровидные 2,8×3,0 мкм, гладкие, тонкостенные, в длинных цепочках.

Эпизоотология: на имагинальной фазе развития итальянского пруса поражено до 1,1 % особей. Интенсивность инвазии слабая.

A. terreus Thom

Насекомое-хозяин: мароккская саранча, яйца. Из саранчовых выделен впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: гусеницы чешуекрылых (Lepidoptera) в верхнем горизонте почвы, на Украине [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: Дехканабадский район Кашкадарьинской области, Байсунский район Сурхандарьинской области, весной 1986 г.

При экспериментальном заражении в полевых условиях вызвал невысокую смертность личинок итальянского пруса [Нуржанов, Лачининский, 1987].

Культурально-морфологические особенности: Колонии на агаризованной среде растут хорошо, желто-коричневые, бархатистые, мицелий почти незаметный, изредка более обильный, в центре колонии с белым оттенком.

Конидии шаровидные, мелкие, гладкие, 2,5×2,2 мкм в цепочках.

Эпизоотология. Из 16-ти кубышек, собранных в природных условиях, 4 оказались пораженными. При откладке кубы-

шек саранчой в лабораторных условиях они до 15 % были поражены грибом. Интенсивность инвазии высокая.

A. ustus (Beinier) Thom et Church

Насекомое-хозяин: азиатская саранча-имаго. На саранчовых отмечен впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: шмели *Bombus lapidarius* L, (отр. Нуменоптера в Центрально-Черноземной области России [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Порлатау, Караджар Республики Каракалпакстан, лето 1985–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности. Колонии в агаризованной среде Чапека гладкие, сначала белые, потом оливково-серые; конидии шаровидные, 3,5–5 мкм в диаметре, в массе оливково-серые.

Эпизоотология. Зараженность собранных насекомых была 2,4 %, интенсивность инвазии низкая.

Род *Paecilomyces* Samson

Конидиеносцы поднимаются прямо из ползучих воздушных гиф или их отростков. Часто спороношение возникает непосредственно на отростках гиф. Конидии в цепочках, одноклеточные.

P. variotii Bainier (рис. 3.7)

Насекомые-хозяева: азиатская, мароккская саранча, итальянский прус, имаго.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: ранее найдена на различных насекомых в подстилке [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: Кашкадарьинская область и Каракалпакстан, лето 1985–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности. Колонии на агаре Чапека растут хорошо. В центре более пушистые, мучнистые с узеньким или широким паутинистым краем, позже становятся бледно-желтыми по краям, а потом принимающие грязно-желтую до коричневой окраску. На поверхности колонии выступают прозрачные капельки воды. Спороносные гифы ползучие. Конидии гладкие, эллиптические, 4–5×2–3 мкм.

Эпизоотология. Установлено поражение 1,8 % взрослых особей азиатской, 2,2 % особей мароккской саранчи и 2,2 % особей итальянского пруса. Интенсивность инвазии невысокая.

Род. *Penicillium* Link

Один из наиболее широко распространённых в мире родов грибов, представители которого обнаруживаются в самых различных местах – в почве, на растениях, в воздухе, в помещениях, на пищевых продуктах, в морях. С эколого-трофической точки зрения, виды рода – сапротрофы и слабые паразиты.

Penicillium sp.

Насекомое-хозяин: азиатская саранча, итальянский прус, имаго.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: ранее найдено на различных насекомых в подстилке [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: На погибших особях саранчи в лабораторных условиях и в природе. Каракалпакстан, лето 1985–1989 гг.

Эпизоотология. Установлено поражение 2,0 % взрослых особей азиатской саранчи, 1,0 % особей итальянского пруса. Интенсивность инвазии невысокая.

Класс: Sordariomycetes.

Порядок: Нурочреалес.

Семейство: Кордусципитасеае.

Род *Beauveria* Vuillemin

Конидиеносцы простые, расположены вдоль гиф единично или парами, друг против друга, или чаще в мутовках, бутылкевидные, у основания расширены, к вершине зигзагообразные. Конидии одноклеточные, яйцевидные.

Beauveria brongniartii (Sacc.) Petch. (син. *B. tenella* (Delacr) Siem) (рис. 3.6)

Насекомое-хозяин: мароккская саранча, личинки и имаго. Известно поражение других саранчовых. На мароккской саранче обнаружены впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: личинки и имаго жуков: майский, июньский хрущ, кокценнилиды, картофельная коровка и др. (Coleoptera) [Ferron, 1967; Ключко, 1969; Эрская, 1971; Евлахова, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Джанкара Гузарского района Кашкадарьинской области, весна 1985 г.

Экспериментально установлены патогенные свойства данного гриба для саранчовых и других насекомых.

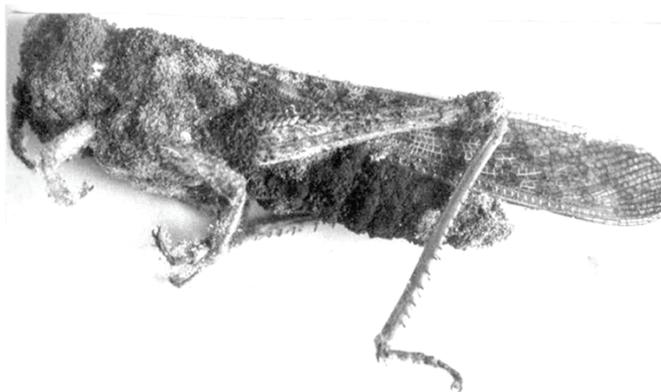


Рис. 3.3. Имаго азиатской саранчи, пораженное грибом *Aspergillus flavus*



Рис. 3.4. Имаго азиатской саранчи, пораженное грибом *Aspergillus sulphureus*

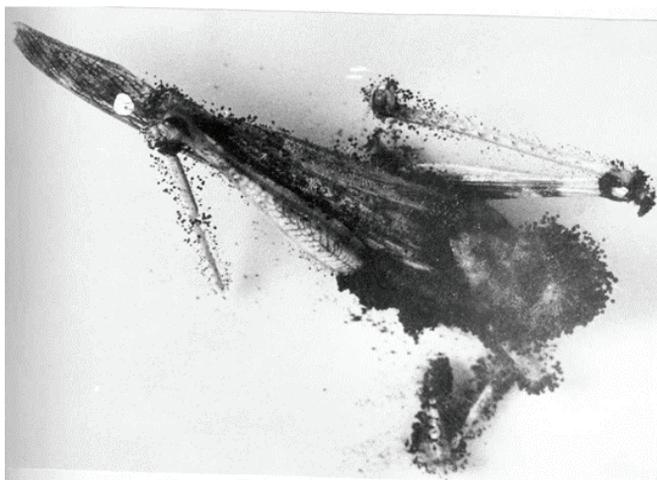


Рис. 3.5. Имаго азиатской саранчи, пораженное грибом *Aspergillus ochraceus*

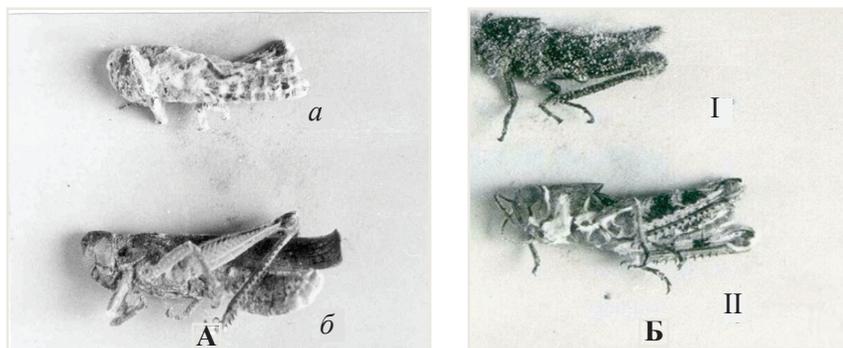


Рис. 3.6. А – мароккская саранча, пораженная грибом *B.brongniartii*: а – личинка; б – имаго; Б – налет гриба *A.flavus* (I), *B.brongniartii* (II) на теле личинок итальянского пруса.



Рис. 3.7. Имаго мароккской саранчи, пораженное грибом: а – *A.flavus*; б – *P.variotii*.

Культурально-морфологические особенности. В агаризованной среде Чапека образует хлопьевидные колонии, окрашивает агар в пурпурный цвет. Мицелий белый, распростертый, колонии пушистые, колосковидные, гифы септиро-

ванные, разветвленные, 1,5–2,0 мкм в поперечнике. Конидиеносцы приподнятые, многократно разветвленные, бесцветные. Конидии яйцевидные, бесцветные, 2,4–3,0×1,5–2,0 мкм, собраны в головки.

Эпизоотология: Из 200 проанализированных особей поражены грибом 3,4 % личинок и до 1,8 % имаго. Отмечена массовая гибель личинок и постепенное поражение имаго мароккской саранчи в лабораторных условиях. Интенсивность инвазии невысокая.

Порядок: Nurocreales

Семейства: Nectriaceae

Nectriaceae содержат семейство грибов в порядке Nurocreales. Описано братьями Чарльзом и Луи Рене Туланом в 1865 году. Известно более 50 родов. [<https://en.wikipedia.org/wiki/>].

Род: *Fusarium* Link

Представители рода имеют существенное значение как грибы, приносящие вред народному хозяйству и патогены, вызывающие заболевания или токсикозы у растений и животных, в том числе человека. Заболевания растений, вызываемые этими грибами, имеют название фузариозы.

***F. oxysporum* Schlecht**

Преобладающая роль *F. oxysporum* в почвах является безвредной или даже полезной растительной эндофитом или сапрофитами почвы, многие штаммы в комплексе являются патогенными для растений, особенно в сельскохозяйственных условиях. Некоторые разновидности известны как возбудители заболеваний насекомых или связаны с ними.

Насекомое-хозяин: итальянский прус-яйца, имаго. На итальянском прусе отмечается впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: в Средней Азии на *Schistocerca gregaria* Frosk [Наумов, 1931]. Личинки *Heliothis obsoleta* (Lepidoptera) [Евлахова, 1974]; личинка и жука свекловичного долгоносика *Bothynoderes punctiventris* Germ [Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Аспантай, Алиаул Каракалпакстан, лето 1985 г., осень 1986–1989 гг.

Культурально-морфологические особенности. Воздушный мицелий пленчато-паутинистый, невысокий, розового цвета, макроконидии в воздушном мицелии, реже в спородохиях, почти прямые к основанию более суженные, с 3–5 перегородками 30–50×3–5 мкм.

Эпизоотология. Пораженность яиц в кубышках до 3,0 %, личинок до 1,45 %, имаго до 1,1 %. Интенсивность инвазий невысокая.

Класс: Sordariomycetes.

Порядок: Microascales.

Микроасковые (Microascales) – порядок аскомицетовых грибов класса Sordariomycetes. Это грибы-сапрофиты, живущие в почве, гниющей растительности и испражнениях. Некоторые виды являются патогенными по отношению к растениям, например, *Ceratocystis fimbriata*, который передаётся живому дереву посредством жуков и вызывает увядание какао, а также много других серьёзных заболеваний. Виды рода *Pseudallescheria*, из семейства Microascaceae являются патогенными для человека, к примеру, *Pseudallescheria boydii*, который может вызвать бронхолёгочные заболевания [<https://ru.wikipedia.org/wiki/>].

Семейства: Microascaceae.

Microascaceae представляют собой семейство грибов в классе Sordariomycetes, подкласса Нурocreomycetidae. Семейство было описано Дэвидом Маллохом в 1970 году.

Род *Scopulariopsis* Bain

Scopulariopsis – род анаморфных грибов, которые являются сапрофитными и патогенными для животных. Широко распространенный род содержит 22 вида. Эти виды обычно встречаются в почве, разлагающейся древесине и в различных других растительных и животных продуктах. Во внутренней среде *Scopulariopsis* находится на сухих стенах, целлюлозной доске, обоях, дереве и матрасевой пыли. Виды *Scopulariopsis* также были изъятые от ковровых покрытий, больничных полов, бассейнов, деревянной пищевой упаковки, обуви и древесной массы. Иногда встречаются виды *Scopulariopsis*, растущие в мясе на хранении.

Конидиеносцы кисточковидные или разнообразно разветвлены. Конидии округлые или грушевидные, одноклеточные.

S.brevicaulis (Sacc) Bain

Насекомые-хозяева: азиатская саранча, имаго; мароккская саранча, личинки. На саранчовых отмечен впервые.

Насекомые-хозяева по данным других авторов: найден на личинках и имаго многих видов насекомых: *Anisoplia austriaca liebsft* (Coleoptera), *Coccoecia crataegata* Hb., *Phalera bucephala* L., *Porthetria dispar* L., *Arctia villica* L., *Euprocyis chrysorrhoea* L., *Dendrolimus sibiricus* (Lepidoptera) и на других насекомых из отрядов Diptera и Hymenoptera [Евлахова, 1974; Коваль, 1974].

Место и время обнаружения: урочище Джанкара Кашкадарьинской области, весна 1985 г., урочище Караджар Каракалпакстана, лето 1985 г.

Культурально-морфологические особенности. Колонии на сусло-агаре сначала белые, потом дельтоватые с широким белым краем, конидии лимоновидные, гладкие, 5×7 мкм.

Эпизоотология. Пораженность имаго азиатской саранчи 1,0 %, личинок мароккской саранчи – 3,0 %. Интенсивность инвазии невысокая.

На разных фазах развития саранчовых выделены 11 видов грибов, из которых 5 относятся к роду *Aspergillus*. Роды *Beauveria*, *Paecilomyces*, *Scopulariopsis* и *Fusarium* представлены каждый одним видом.

Поражение грибом *B.brongniartii* прямокрылых насекомых отмечается впервые в условиях Средней Азии. Впервые выделены при исследовании стадных видов саранчовых грибы: *A.ochraceus*, *A.sulphureus*, *A.terreus*, *A.usstus*, *P.variotii*, *S.brevicaulis*. Поражение итальянской саранчи *A.flavus* и *F.oxysporum* также отмечается впервые.

3.1.2. Проявление микозов в лабораторных и природных популяциях саранчовых

На примере итальянского пруса изучена поражаемость саранчовых микозом на различных фазах развития в зависимости от климатических факторов в условиях Республики Каракалпакстан.

Паразито-хозяевые взаимоотношения между энтомопатогенными грибами и насекомыми довольно разнообразны. Грибы могут развиваться на покровах и внутри тела насекомых. Некоторые виды или штаммы грибов показывают высокую степень специализации, развиваясь только за счет живых тканей, другие, наоборот, растут также на различных мертвых субстратах. Возбудителями болезней могут быть как первые – облигатные паразиты, так и вторые, к которым относят факультативных паразитов и факультативных сапрофитов.

Энтомофтороз. У прямокрылых насекомых к типичным облигатным паразитам относится *Entomophthora grylli* Nowak. широко распространенный в природе. По литературным данным, заболевание, вызываемое этим возбудителем, проявля-

ется при высокой относительной влажности воздуха и при наличии капельной влаги (росы, туманы) в виде эпизоотии в огромных масштабах [Skeife, 1925; Бенуа, 1928; Винокуров, 1949; Roffei, 1968]. В Средней Азии гриб *E.grylly* в природной популяции 3 видов на стадных саранчовых не обнаружен.

Микозы, вызываемые аскомицетами. В работах ряда авторов отмечается широкое распространение грибов, принадлежащих к родам *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, в воде, воздухе, почве, на различных частях растений, а также на живых и мертвых особях насекомых [Наумов, 1931; Штейнхауз, 1952; Полтев, 1950; Коваль, 1974].

Как видно из таблицы 3.1, подавляющее большинство микроорганизмов, выявленных у саранчовых, относится к грибам-аскомицетам. Все его представители в основном факультативные паразиты, имеющие более широкий круг хозяев, чем облигатные, и сапрофитную фазу развития на трупах насекомых, на растительных остатках, в почве. Они поражают преимущественно физиологически ослабленных насекомых, причем в более широких диапазонах температуры и влажности, чем энтомофторовые грибы [Штейнхауз, 1952; Евлахова, 1974].

Уже при первых исследованиях микозов пустынной саранчи были выделены изоляты гриба *Fusarium sp.* Они выделялись из живых и мертвых особей саранчи и других насекомых, а также из почвы, причем морфологически существенно не отличались друг от друга [Наумов, 1931]. Данные таблиц 3.1 и 3.3 показывают, что гриб *F.oxysporum* выделен только из итальянского пруса на разных фазах его развития. Наиболее сильное поражение насекомого отмечено в фазе яйца и имаго, пораженные особи покрываются розовым налетом. Выделенные из погибших особей саранчовых грибы *Paecilomyces variotti*, *Penicillium sp.*, а также *Aspergillus ustus* и *A.sulphureus*, вероятно, широко распространены в природных условиях.

Присутствие их на теле насекомого существенно не влияет на жизнеспособность последних. Поражение саранчовых *Scopulariopsis brevicaulis* отмечается редко, а сам гриб в искусственных питательных средах растет медленно, что говорит о большей специализации данного изолята в отношении саранчовых.

При содержании личинок мароккской саранчи в садках, установленных как в природных, так и в лабораторных условиях, отмечалось сильное заражение личинок V возраста и имаго грибом *Beauveria brongniartii*. При этом в течение 5-ти дней после появления первого случая микоза погибло до 90 % особей. Такая же картина наблюдалась при содержании в лабораторных условиях имаго мароккской саранчи, собранной в условиях Узбекистана в том же году. Причиной эпизоотии микоза может быть, во-первых, наличие зараженных грибом особей в выборке насекомых, содержащихся в садке, и быстрая передача инфекции при скоплении личинок имаго. Во-вторых, ослабление насекомых при переносе из природы в садок и, в-третьих, создание оптимальных для развития гриба температуры и влажности воздуха.

Аспергиллез. В работе Э. З. Коваль (1974) дано описание 25 видов грибов рода *Aspergillus* как энтомофильных сапрофитов. Большинство их развивается не только на погибших особях, но и поражает многие виды живых насекомых, входящих в 7 отрядов. Очень часто отмечается аспергиллез саранчовых [Abbas et al., 1959; Balamir, Karachan, 1963; Евлахова, 1965, 1969].

В условиях Средней Азии гриб *A. flavus* ранее отмечен как возбудитель заболевания гусениц озимой совки *Agrotis (Scotia) segetum* Schiff [Агзамова, 1974] и яблонной плодоярки *Carpocapsa pomonella* [Гафурова, 1977].

При проведении исследований очень часто встречались случаи гибели имаго всех трех видов стадных саранчовых от

аспергиллеза, вызванного *A. flavus*. При этом наиболее сильно поражались имаго азиатской саранчи, содержащиеся после сбора их в природе в лабораторных условиях. В имагинальной фазе были поражены азиатская – 12,6 %, мароккская саранча – 1,5 % и итальянский прус – 3,8 % из всех проанализированных особей. Кроме того, от микоза, вызываемого *A. flavus*, погибло до 2,2 % личинок итальянского пруса. Были выявлены поражения яиц данным видом гриба. Так, в лабораторных условиях 2,8 % кубышек азиатской саранчи оказались полностью уничтоженными этим грибом. В полевых условиях заражение яиц азиатской саранчи наблюдалось нами в случае откладки кубышек в песок при высокой температуре (выше 30 °С) атмосферного воздуха. Установлено, что микоз, вызываемый грибом *A. flavus*, у имаго азиатской саранчи начинается с поражения грудного отдела тела, что согласуется с литературными данными [Lepesme, 1958; Евлахова, 1969], в которых говорится, что заражение грибом пустынной саранчи и восточной саранчи происходит через грудные дыхальца. Высказано также мнение [Lepesme, 1938], что *A. flavus* не способен заразить насекомых через наружные покровы. Микроскопический анализ пораженных грибом *A. flavus* имаго азиатской саранчи показал, что такие проявления заболевания, как явное ослабление больных особей, наблюдаются только после сильного развития мицелия в грудных дыхальцах насекомых.

Таким образом, исследования подтвердили мнение авторов о проникновении гриба через дыхальца. Вероятно, не все пораженные грибом особи погибают до спаривания и откладки яиц, так как микоз в основном начинается у насекомых, развившихся до зрелой имагинальной фазы. В этом случае заболевание, вызываемое *A. flavus*, не играет никакой роли в регуляции численности азиатской саранчи в природных условиях.

Вторым по встречаемости видом рода *Aspergillus* в условиях Узбекистана стал *A. ochraceus*, также поражающий взрослые особи саранчовых, третьим стал патоген яиц мароккской

саранчи *A. terreus*. В отличие от *A. flavus*, гриб *A. ochraceus* не вызывал заболевания у насекомых лабораторной популяции, *A. terreus* был специфичен только для яиц мароккской саранчи. Почти 20 % из всех собранных в природных условиях, а также отложенных в лаборатории кубышек было поражено грибом. Однако нельзя утверждать, что *A. terreus* участвует в регуляции численности мароккской саранчи, однако, он несомненно сильно ее снижает в благоприятные для своего развития годы. Роль грибов усиливается в годы с повышенной влажностью, когда не только кубышки, откладываемые в почву, но и личинки имаго саранчовых поражаются микозом [Поспелов, 1939].

Показатели средней температуры воздуха за 1985–1988 годы существенно не различались. Относительная влажность воздуха и сумма осадков в 1987 году в сравнении с другими годами была выше. Так, влажность воздуха за изучаемый период в 1987 году в среднем была 53,31 % против 48,28 % за 1986 год и 43,81 % за 1985 год. Сумма осадков в 1987 году была в 4 и 3,66 раза больше, чем в 1985 и 1986 гг., соответственно. По данным табл. 3.3, пораженность пруса на разных фазах развития в 1987 году была в 1,31 раза и 1,29 раза выше, чем в 1985 и 1986 гг., соответственно. Таким образом, более широкое распространение микозов в природной популяции итальянского пруса наблюдалось в 1987 году.

В условиях Узбекистана в природной и лабораторной популяциях 3-х видов стадных саранчовых выявлены энтомопатогенные грибы – представители родов *Aspergillus*, *Beauveria*, *Paecilomyces*, *Fusarium*, *Scopulariopsis*. Три вида грибов: *Aspergillus flavus*, *A. terreus* и *B. brongniartii* встречаются и в природной и в лабораторной популяциях саранчовых. *Aspergillus ustus*, *A. sulphureus*, *Fusarium oxysporum*, *Paecilomyces variotii*, *Scopulariopsis brevicaulis* выявлены только в природных популяциях саранчовых [Нуржанов и др. 1986; Нуржанов, Лачининский, 1987; Нуржанов, Шамуратов, 1988; Нуржанов, 1988; Нуржанов, 1989; Нуржанов, 2010].

Таблица 3.3

Поражаемость итальянского пруса на разных фазах развития энтопатогенных грибами

Год	Фаза развития саранчового	Плотность, шт/кв. м	Кол-во собранных особей	Пораженность (%) разными видами грибов						Всего %
				<i>A. flavus</i>	<i>A. sulphureus</i>	<i>A. ochraceus</i>	<i>F. oxysporum</i>	<i>P. variotti</i>	<i>Penicillium</i> sp	
1985	Имаго	8-12	247	33	8	20	12	18	10	13,5
	Яйца	22-23	200	0	0	0	100	0	0	5,0
	Личинки	35-40	580	48	0	7	18	27	0	4,4
1986	Имаго	3-4	320	27	7	19	18	15	15	12,0
	Яйца	20	200	0	0	0	100	0	0	0,3
	Личинки	60-70	300	30	4	23	26	18	0	8,0
1987	Имаго	5-8	150	26	8	20	22	15	8	14,5
	Яйца	16-20	160	0	0	0	100	0	0	1,8
	Личинки	50-55	880	37	2	17	23	22	0	6,0
За 3 г.	Имаго	6-7	717	32	8	22	9	18	12	12,0
	Яйца	20	560	0	0	0	100	0	0	3,0

3.2. Протозоозы саранчовых

В Узбекистане энтомопатогенные простейшие прямокрылых насекомых практически не изучались.

3.2.1. Видовой состав простейших

Царство: Protozoa.

Подцарства: Sarcomastigota.

Саркомастигофоры – полифилетическая группа в некоторых системах рассматривалась в качестве типа свободно живущих и паразитических простейших, которые передвигаются с помощью особых временных выростов цитоплазмы (псевдоподий) или бичевидных выростов (жгутиков). Насчитывают около 18 000 видов.

Тип: Amoebozoa.

Подтип: Lobosa.

Класс: Tubulinea.

Порядок: Euamoebida.

По морфологии клетки и размерам вегетативной формы (трофозонта) выявленный паразитический простейший относится к семейству Amoebidae.

Семейства: Amoebidae.

Род: *Malpighamoeba* Prell.

Амеба: *Malamoeba* sp.

Насекомые-хозяева. Итальянский прус – личинки и имаго; азиатская саранча – личинки.

Место и время обнаружения. Лабораторные разведения Каракалпакской популяции азиатской саранчи и итальянского пруса, 1987 г.

Локализация – мальпигиевы сосуды.

Патология: зараженные мальпигиевы сосуды обычно разбухают, становятся белыми и сплошь набиты цистами амёб (рис. 3.8 и 3.9). Разбухшие мальпигиевы сосуды, переполненные массой паразитов, разрываются, цисты амёб попадают в гемоцель, где окружаются гемоцитами. В большинстве случаев цисты вместе с экскрементами выводятся из мальпигиевых сосудов в кишечник, а затем – во внешнюю среду. Заражение нового хозяина происходит при заглатывании пищи, зараженной цистами [Taylor, King, 1937].

В наибольшей степени заражены амёбой были личинки и имаго итальянского пруса. Зараженные особи прекращали питаться. Смерть наступала от голодания насекомых и вследствие паразитирования амёб.

Эпизоотология. Зараженность итальянского пруса: личинки 2,9 %, имаго 1,8 %; азиатской саранчи – личинок 0,8 %, интенсивность инвазии невысокая.

Тип: Apicomplexa (синоним Sporozoa).

Апикомплексы (Apicomplexa) или споровики (Sporozoa) – тип простейших из группы альвеолят (Alveolata). Все представители типа являются облигатными паразитами позвоночных и беспозвоночных животных. Обширность плана строения апикомплекс наиболее отчетливо проявляется на стадии зоита и выражается в наличии специфического комплекса органелл – апикального комплекса. Покровы представлены характерной для альвеолят-пелликулой. В жизненном цикле большинства представителей типа обнаружен половой процесс. У многих апикомплекс (кокцидий, гемоспоридий, пироплазмид, некоторых грегарин), по крайней мере, часть жизненного цикла проходит внутри клеток хозяев.

Тип включает более 5000 видов, среди которых встречаются возбудители заболеваний человека и животных (малярийный плазмодий, токсоплазма, криптоспоридии).

Класс: Conoidasida.

Подкласс: Gregarinasina.

Представители этого класса споровиков как энтомопатогенные микроорганизмы вообще изучены очень слабо.

При лабораторном разведении азиатской саранчи и итальянского пруса выявлено заражение личинок и имаго этих насекомых грегариной *Gregarina* sp. Единичные случаи нахождения грегариин отмечены также у имаго мароккской саранчи, собранных в природных условиях. По морфологическим признакам обнаруженные у 3-х видов саранчовых грегарины относятся к семейству Eugregarinidae Leger, 1900, роду *Gregarina* Dufour, 1828.

Семейство: Eugregarinidae.

Род: *Gregarina* Dufour, 1828. (рис. 3.10, 3.11.)

Насекомые-хозяева: азиатская саранча, личинки; итальянский прус, личинки; мароккская саранча, имаго.

Локализация: кишечный эпителий и полость кишечника.

Место и время обнаружения: лабораторное разведение Каракалпакской популяции азиатской саранчи и итальянского пруса, 1987 г.

Цикл развития. При микроскопировании зараженных особей обнаружены споронты грегарины. В некоторых случаях наблюдались споронты, сильно различающиеся по морфологии и размерам. Это позволяет предположить наличие нескольких видов. По литературным данным [Штейнхауз, 1952; Lira, 1967], споры грегариин, попадая в кишечник насекомого, образуют спорозоиты, давая начало жизненному циклу грегариин в кишечнике зараженных особей. В процессе развития грегарины образуют следующие жизненные формы: спорозоит-трофозоит-споронт-гамета-зигота-спора-спорозоит.

Эпизоотология. Зараженность итальянского пруса: личинок 1,0 %, имаго 1,9 %; мароккской саранчи: имаго 0,6 %; азиатской саранчи 1,8 %. Интенсивность инвазии невысокая.

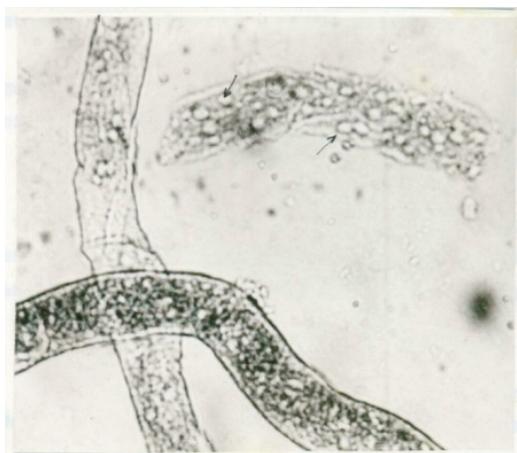


Рис. 3.8. Часть мальпигиевых сосудов итальянского пруса, инвазированная паразитической амёбой

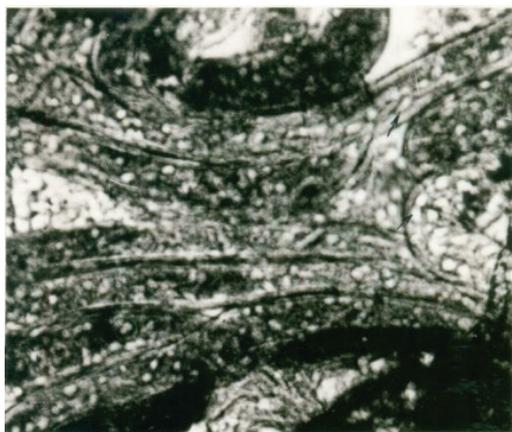


Рис. 3.9. Мальпигиевы сосуды итальянского пруса, инвазированные паразитической амёбой

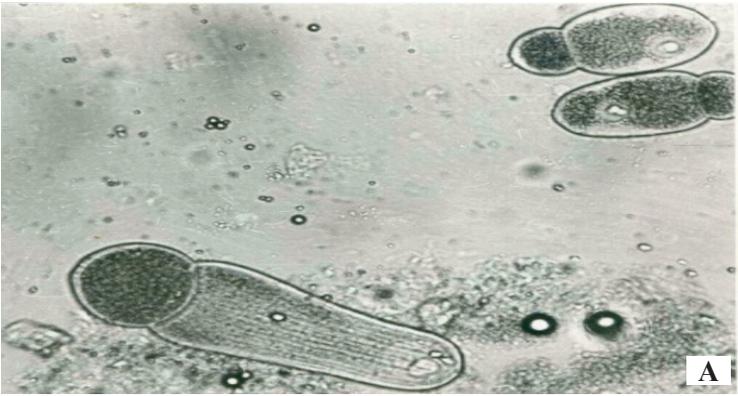


Рис. 3.10. Грегарина рода грегарина из кишечника: из итальянского пруса (А), видно 2 разных трофозоида и из мароккской саранчи (Б) (оба увелич. 400×).



Рис. 3.11. Грегарина рода грегарина из кишечника итальянского пруса: *а* – сизигии (увел. 500×); *б* – споронт (увел. 1250×).

3.3. Оценка вирулентных свойств грибов, выявленных у саранчовых

Вирулентность возбудителя заболеваний, используемая в качестве основы биопрепарата, является одним из решающих условий в активности микробиологического метода. Для оценки выделенных микроорганизмов и отбора из них наиболее патогенных форм проведены лабораторные и полевые эксперименты.

3.3.1. Вирулентность микроспоридий

Изучена восприимчивость саранчовых к 2-м видам микроспоридий – *N.maroccanus*, выделенной из мароккской саранчи и к *Vairimorpha antheraeae* – возбудители заболеваний чешуекрылых насекомых. В опытах использованы споры *N.maroccanus*, выделенные из естественно зараженных особей мароккской саранчи, из экспериментально зараженных личинок итальянского пруса, а также из гусениц нескольких

видов совок, экспериментально зараженных *N.maroccanus* и *V.antheraeae*. С целью наблюдения за развитием микроспориоза проанализировали перорально зараженных насекомых путем микроскопирования 1–2 особей через каждые 5–6 дней. В результате экспериментов получены данные, что пероральное введение спор микроспоридий *N.maroccanus* и *V.antheraeae* не вызывало симптомов заболевания у личинок азиатской саранчи в течение 30–55 дней, что говорит об устойчивости этого вида к возбудителю микроспориоза *N.maroccanus* и *V.antheraeae*. Также наблюдалась устойчивость личинок разных возрастов итальянского пруса к *V.antheraeae*. Аналогичные данные получены в полевых экспериментах при изучении восприимчивости личинок мароккской саранчи к микроспориозу. В опытах использовалась суспензия *V.antheraeae* с титром 2×10^7 спор/мл и смешанная суспензия спор *V.antheraeae* и *N.maroccanus*, полученная после заражения гусениц хлопковой совки двумя видами микроспоридий одновременно, титр которой составлял 5×10^6 спор/мл с соотношением спор видов 3:1, соответственно. Личинки в течение 30 дней развивались нормально. Из погибших насекомых в редких случаях был выделен гриб *B.brongniartii*. При скармливании личинок II возраста итальянского пруса листьев одуванчика, обработанных суспензией *N.maroccanus* с титром 6×10^5 спор/мл, произошло заражение и наблюдалось заболевание насекомых (табл. 3.4). Наиболее характерным для заболевания было то, что зараженные особи развивались медленнее здоровых. Из погибших личинок старших возрастов через 25–27 дней выделены споры *Nosema maroccanus*.

В предварительных исследованиях [Крылова, Нуржанов, 1987] получены данные, говорящие о высокопатогенных свойствах *N.maroccanus*. Однако в экспериментах, проведенных через 7–8 месяцев после заражения, отмечалось снижение или утрата патогенных свойств.

В литературе отмечается, что патогенные свойства микроспоридий и их утрата часто связаны с условиями хранения

[Weiser, 1957b] и что для долго хранящимся спорам микроспоридий характерно снижение вирулентности [Henry, Oma, 1974a]. Вероятно, снижение вирулентности спор *N.maroccanus* вызвано условиями хранения спор в лаборатории. Таким образом, выделенный из мароккской саранчи микроспоридий *N.maroccanus* оказался вирулентным в отношении личинок итальянского пруса и мало вирулентным в отношении азиатской саранчи.

Считается целесообразным дальнейшее изучение вида в целях его применения в микробиологической защите растений. Необходимо решение таких проблем, как разработка способов ее разведения, хранения спор и внесения их в природу.

Таблица 3.4

Вирулентные свойства микроспоридий *Nosema maroccanus* в отношении разных видов саранчи (личинки II возраста)

№	Характеристика инвазионного материала – спор	Вид заражаемого саранчового	Количество личинок	Титр суспензии (спор/мл)	Условия заражения	День снятия опыта	Результат
1	Из естественно зараженных особей мароккской саранчи	Азиатская саранча	15 15	7×10^5 3×10^6	0,3 г пшеничных отрубей + 1 мл суспензии	30 30	Отрицательный тоже
2	Хранившиеся в трупах 7–8 месяцев	Итальянский прус	30 30 20 20	6×10^4 5×10^5 9×10^5 6×10^4 6×10^5	Листья одуванчика + 0,5 мл суспензии Листья одуванчика + 0,8 мл суспензии	40 27	тоже Зараженность 100 %

3	Из экспериментально зараженных личинок итальянского пруса	Азиатская саранча	10 10	9×10^4 $2,6 \times 10^6$	0,3 г пшеничные отруби + 0,5 мл суспензии, 0,3 г пшеничные отруби + 1 мл суспензии	50	Отрицательный тоже
4	Хранившиеся в трупах 7–8 месяцев	Итальянский прус	30	2×10^5	По 0,1г пшеничные отруби + 0,5 мл суспензии 0,5 мл суспензии	48	тоже
			35	7×10^5			
			20	6×10^3	Листья одуванчика + 0,6 мл суспензии	55	тоже

3.3.2. Вирулентность мицелиальных грибов

Определение вирулентных свойств выделенных грибов в большинстве случаев проводилось для личинок итальянского пруса как вида, наиболее восприимчивого к микозам по сравнению с другими массовыми видами саранчовых. В лабораторных условиях изучалась вирулентность грибов *P. variotii*, *F. oxysporum*, а в полевых экспериментах – грибов рода *Aspergillus*.

Основное внимание было уделено грибу *Beauveria brongniartii*, вирулентные свойства которого изучались в отношении личинок итальянского пруса в лабораторных и полевых условиях, а также проводилась первая оценка его вирулентных свойств для личинок и яиц других видов саранчовых.

Результаты исследований сведены в таблице 3.5, где приводится смертность личинок итальянского пруса через 3, 7, 10 дней после опрыскивания их суспензией спор грибов. Высокая смертность насекомых в лабораторных ($95,8 \pm 4,1$ %) и полевых ($77,6 \pm 4,1$ %) условиях отмечена через двое суток в варианте

с использованием гриба *B. brongniartii*. Грибы *Paecilomyces variotii* и *Fusarium oxysporum* вызывали невысокую гибель личинок в лабораторных условиях. Необходимо отметить высокопатогенные свойства грибов *Aspergillus flavus* и *Aspergillus ochraceus*, которые вызывали в природных условиях $70,0 \pm 3\%$ и $68,0 \pm 3,1\%$ смертность личинок, соответственно. Выделенные из яиц саранчовых *A.flavus* и *F.oxysporum* не были патогенными в отношении яиц саранчовых в лабораторном эксперименте.

Таблица 3.5

Первичная оценка вирулентных свойства энтомопатогенных грибов в отношении личинок II возраста итальянского пруса

Виды грибов	Количество насекомых	Т и т р суспензии	% смертности личинок на:		
			3 день	7 день	10 день
Лабораторные опыты					
<i>B. brongniartii</i> .	25	1×10^7	4.2 ± 1.7	79.0 ± 4.0	95.8 ± 4.2
<i>F.oxysporum</i>	30	2×10^7	3.3 ± 1.9	23.3 ± 1.9	43.3 ± 5.1
<i>P.variotii</i>	30	2×10^7	0	3.3 ± 1.9	13.3 ± 1.9
Контроль	25	–	4.2 ± 1.7	4.2 ± 1.7	4.2 ± 1.7
Полевые опыты					
<i>B. brongniartii</i> .	500	1×10^7	4.6 ± 2.1	48.9 ± 3.4	77.6 ± 4.1
<i>A.flavus</i>	150	1×10^8	13.3 ± 2.5	36.7 ± 2.7	70.0 ± 2.3
<i>A.ochraceus</i>	150	1×10^8	7.3 ± 2.3	30.0 ± 2.4	68.0 ± 3.1
<i>A.terreus</i>	150	1×10^8	3.3 ± 0.4	4.7 ± 0.8	19.0 ± 2.6
Контроль	150	–	2.0 ± 0.8	4.7 ± 0.8	7.3 ± 0.8

Несмотря на успешное заражение саранчовых грибами родов *Aspergillus* и *Fusarium* из-за высокой патогенности этих грибов для растений, теплокровных животных и для человека их использование в борьбе с вредными насекомыми запрещено медицинскими учреждениями.

Таким образом, первичная оценка энтомопатогенных микроорганизмов, выделенных из саранчовых, позволила на-

звать виды, перспективные для дальнейших разработок биологического препарата *B. brongniartii* и *N.maroccanus*

Глава 4. БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВИРУЛЕНТНЫЕ СВОЙСТВА ГРИБА *BEAUVERIA BRONGNIARTII* (SACC.) RETSCH, ВЫДЕЛЕННОГО ИЗ МАРОККСКОЙ САРАНЧИ В УЗБЕКИСТАНЕ

Впервые гриб *Beauveria brongniartii* Delacr. (синоним, *B. tenella*) обнаружен на личинках майского хруща *Melelontha melolontha* L. [Le Moul, 1880; Giard, 1891]. История изучения вида описана Мак-Лаудом (Mac Leod, 1954), автор провел ревизию видов рода *Beauveria* Vuill и на основании различий в форме спор объединил известные 14 видов в 2 – *B.bassiana* и *B. tenella*. У вида *B. bassiana* преобладают шаровидные споры, а у *B. tenella* – овально-продолговатые [Mac Leod, 1954; Ключко, 1969а]. Позже гриб *B. tenella* назван как *Beauveria brongniartii*. Заражение прямокрылых в природе грибом *B. brongniartii* отмечено впервые нами [Нуржанов и др, 1986]. Предварительные опыты выявили высокую вирулентность гриба. Но для оценки возможности применения патогена в защите растений необходимо изучить биоэкологические особенности и вирулентные свойства изучаемого штамма гриба в отношении саранчовых и вредителей из других отрядов.

Биоэкологические и физиологические особенности, а также энтомопатогенные свойства других штаммов гриба *B. brongniartii* хорошо изучены [Schaerffenberg, 1941, 1965; Müller-Kögler, 1960; Cordon, Schwartz, 1962; Ferron, 1967, 1972; Ключко, 1969а; Catroux et al., 1970; Эрская, 1970; Аверкаев, Эрская, 1970; Огарков и др., 1979]. Также разработаны приемы микробиологической борьбы с применением грибного препарата на основе штаммов *B. brongniartii* против майского хруща [Ferron, 1967; Эрская, 1970] и картофельной коровки [Ключко, 1969б].

4.1. Биоэкологические особенности гриба *B. brongniartii*

Изучены биоэкологические особенности штамма, служащие показателями вирулентности гриба и раскрывающие патогенез микоза у саранчовых. Вирулентные свойства энтомопатогенных грибов определяются многими факторами: инфективностью (способностью проникать в тело хозяина); устойчивостью паразита к реакциям организма-хозяина; токсигенностью патогена и пищевой полноценностью для гриба насекомого-хозяина, условиями внешней среды [Müller-Kögler, 1965; Lysenko, Kucera 1971; Евлахова, 1974; Павлюшин, 1978].

Ферментативная и токсигенная активность. Многие энтомопатогенные грибы синтезируют биологически активные вещества, усиливающие и углубляющие патогенез, повышающий вирулентность паразита. Установлено, что среди ферментов этих грибов наибольшее значение имеют хитиназа, протеаза, липаза и амилаза. Токсигенность грибов связана с выделением ими химических соединений, обладающих инсектицидной активностью. Четкая зависимость между липазной активностью и вирулентностью обнаружена у *B. brongniartii* – возбудителя микоза майского жука [Paris, Segretain, 1975; Paris et al., 1975]. Экстракцией спиртом из мицелия и бластоспор *B. brongniartii* выделен «бовелид» ($C_{29}H_{15}O_5N_3$) – циклодепептид, токсичный в отношении ряда насекомых [Frappier et al., 1975].

Изучена ферментативная и токсигенная активность штамма гриба *B. brongniartii*, выделенного из саранчовых, с целью сравнения его с другими известными штаммами грибов этого вида и рода. Протеолитическая активность определена в питательной среде с молочный обратом [Ерохина и др., 1976], а амилолитическая активность – по гидролизу крахмала [Лескова и др., 1984]. Отношение диаметра прозрачной зоны вокруг колоний гриба к диаметру его колоний на 9-ые сутки роста

при температуре 28 °С служило показателем ферментативной активности. Токсичные метаболиты получены путем экстракции их спиртом из мицелия гриба и оценивали их путем перкутанной обработки личинок средних возрастов персиковой тли. Установлено, что гриб *B. brongniartii* продуцирует *in vitro* внеклеточные амилазы и протеазы в таких количествах, когда отношение диаметров зон активности ферментов к диаметрам колонии в среднем до протеазы равно 1,35 (табл. 4.1) (рис. 4.1.), что близко к показателям протеазной активности высоковирулентных штаммов Гриба *B. bassiana* [Павлюшин, 1978].

Таблица 4.1

Ферментативная активность штамма ВД-85 гриба *B. brongniartii*

Протеолитическая активность			Амилолитическая активность		
Диаметры		ø зон/ колоний	Диаметры		ø зон/ колоний
колоний	зон		колоний	зон	
29.7±4.8	39.1±5.1	1.31	21.9±0.5	30.2±0.2	1.4
21.0±0.6	27.6±0.6	1.35	22.7±0.5	32.7±0.5	1.4
23.7±0.9	33.0±0.8	1.38	24.6±0.3	33.5±0.3	1.4

Кроме того, из биомассы гриба спиртом экстрагировано токсические вещества, вызвавшие высокую смертность личинок средних возрастов персиковой тли при перкутанной обработке (табл. 4.2).

Скармливание личинок II возраста итальянского пруса листьев, обработанных 0,0615, 0,125, 0,25, 0,5 и 1,0 % концентрацией экстракта, не повлияло на жизнеспособность насекомых в течение 24 часов. Таким образом, гриб *B. brongniartii* синтезирует биологически активные вещества – ферменты и токсины, повышающие его вирулентность, метаболиты, продуцируемые грибом, высокотоксичный для персиковой тли и слаботоксичный для итальянского пруса.

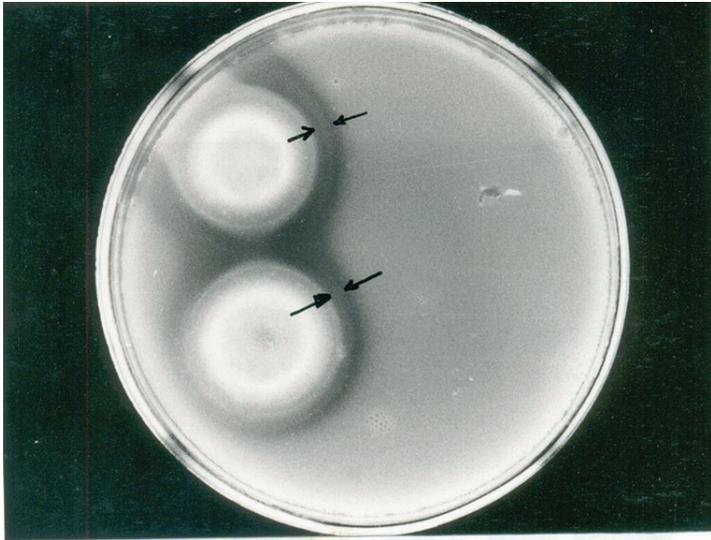


Рис. 4.1. Зоны протеолитической и амилолитической активности гриба *B. brongniartii*

Таблица 4.2

Смертность (%) личинок персиковой тли от токсических веществ гриба *B.brongniartii* (штамм ВД-85)

Часы после обработки	Смертность (%) при концентрации экстракта			Смертность в контроле
	0,1	0,5	1,0	
2	9,3±2,6	46,5±6,8	100	6,8±1,4
4	25,5±5,9	53,4±9,4	-	6,8±1,4

4.1.2. Влияние температуры на мицелиальный рост гриба

Анализ литературы показал, что оптимальная температура для роста разных штаммов гриба *B. brongniartii* существенно различается. Так, оптимальной температурой для штамма гриба, выделенного из *Heris brassica* L., является 22 °С [Arnaud, 1927]; для штамма из *Epilacna vigintioctomaculata* – 20 °С [Коваль, 1960], а для штамма из других насекомых – 26 °С [Cordon, Schwartz, 1962]. Температура также существенно влияет на восприимчивость самих насекомых. Личинки майского хруща [Ferron, 1967] и картофельной коровки [Клочко, 1969] наиболее восприимчивы к заражению при 20–23 °С. При 8–10 °С заражение насекомых грибом сильно тормозится [Schaerffeaberg, 1957]. Штамм *B.brongniartii* из картофельной коровки растет в пределах 8–30 °С, при 8 °С рост колоний заметен лишь на 50-й день [Клочко, 1969].

Оптимальные температуры для роста гриба *B.brongniartii*, выделенного из саранчовых, определен путем выращивания культур гриба в камерах термостата при 18–19 °С, 23–24 °С, 28–29 °С и 32 °С. Питательной средой служили сусло-агар и среда с пептоном. Диаметр колонии измеряли на 6, 9, 11, 15 сутки (рис. 4.2)

Результаты исследований (табл. 4.3.) показали, что в пределах 18–32 °С наблюдается нормальный рост гриба. В среде

с пептоном на 6-й день учета при 18–19 °С и 32 °С рост гриба не наблюдается, а при 23–24 °С и 28–29 °С диаметр колонии 1,9 мм и 1,7 мм, соответственно.

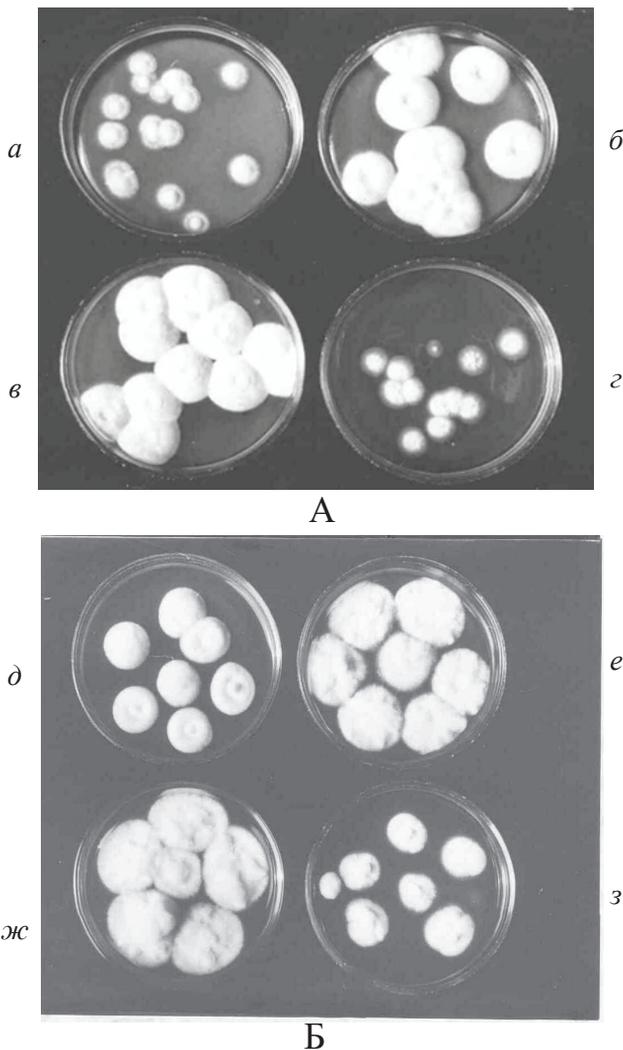


Рис. 4.2. Влияние разных температур на мицелиальный рост гриба *B. brongniartii* (А) в среде с пептоном, (Б) на сусло-агаре: а, д – 18–19 °С; б, е – 23–24 °С; в, ж – 28–29 °С; г, з – 32 °С.

На 9-й день учета диаметр колоний гриба существенно не различается, что говорит о широком температурном оптимуме роста данного штамма. При 18–19 °С и 32 °С наблюдается замедленный рост колоний. Однако даже 32 °С нельзя считать максимальным для роста штамма, выделенного из саранчовых, поскольку рост колоний в этих условиях происходит и через 8–9 дней после посева. Это отличает наш штамм от штамма, выделенного из картофельной коровки, где максимальной для роста является 30 °С [Клочко, 1969].

Таким образом, штамм гриба *B.brongniartii*, выделенный из саранчовых, имеет самый высокий оптимум температур для роста в сравнении с другими штаммами. Это объясняется адаптацией паразита к климатическим условиям зоны распространения его природного хозяина – мароккской саранчи.

Таблица 4.3

**Влияние разных температур на рост колоний гриба
*B.brongniartii***

Температура °С	Диаметр колоний в мм на:			
	6 день	9 день	11 день	15 день
18–19	–	7,5±1,3	15,9±0,7	23,8±0,4
23–24	–	18,7±0,2	28,4±0,4	34,0±0,3
28–29	–	8,8±0,3	14,6±0,3	22,5±0,3
Среда с пептоном				
18–19	0,0	3,0±0,2	13,5±0,3	–
23–24	1,9±0,2	16,5±0,6	26,2±0,5	–
28–29	1,7±0,2	16,7±0,2	25,4±0,4	–
32	0,0	1,9±0,1	12,7±0,2	–

**4.1.3. Патогенез и симптоматика микоза у личинок
саранчовых**

Познание патогенеза и симптоматики микоза важно для понимания особенностей паразито-хозяинных отношений и необходимо для диагностики заболеваний. Развитие мико-

за – сложный процесс, состоящий из 3-х основных этапов: 1 – проникновение гриба, 2 – его развитие в насекомом до гибели хозяина – паразитическая фаза и 3 – рост и развитие гриба после гибели насекомого – сапрофитическая фаза [MacLeod, 1953; Modelin, 1963; Müller-Kögler, 1965; Евлахова, 1969, 1974]. Проникновение и развитие грибов рода *Beauveria* в насекомых, а также симптоматика микоза изучались многими авторами [Paillot, 1933; Gabriel, 1959; Шехурина, 1964; Евлахова, 1969; Павлюшин, 1978].

Экспериментально установлено, что цикл развития *B.brongniartii* по данным, состоит из следующих этапов:

- разбухания конидий (спор) и образование проростков гриба на кутикуле саранчовых;
- внедрение проростков гриба в тело насекомого;
- разрастание гиф и выделение ими токсических метаболитов, вызывающих гибель насекомых;
- развитие мицелия на поверхности тела погибшего насекомого – спороношение гриба.

Разбухание конидий гриба при температуре 24–28 °С начинается с момента приготовления суспензии, образование проростков происходит после попадания их на кутикулу насекомого. Экспериментально показано (табл. 4.13), что период времени между приготовлением суспензии спор и ее попаданием на насекомое влияет на образование проростков, а затем и на срок отмирания зараженных насекомых.

Проростки гриба внедряются в тело насекомого через кутикулу под давлением, а при перфорации экзокутикулы основную роль играет энзиматическая активность [Robinson, 1966]. Внедрение проростков гриба *B.brongniartii* в тело личинок саранчовых при температуре 23–24 °С наблюдается в течение 1–2 суток после обработки, в это время ускоряется процесс линьки зараженных особей как защитной реакции на микоз.

Проросший гриб, проникнув через кутикулу, образует на концах мицелиальных нитей цилиндрические сильно вакуоли-

зированные клетки-бластоспоры. Они, отделяясь от мицелия и циркулируя в гемолимфе, интенсивно размножаются. Установлено, что гибель больных особей происходит вследствие выделения токсических метаболитов до разрушения тканей растущим мицелием [Шехурина, 1964; Горшкова, 1967].

Микроскопирование пораженных особей показало, что при появлении первых бластоспор гриба в гемолимфе симптомов заболевания еще нет. Постепенное увеличение размеров и количества бластоспор в гемолимфе, а также усиление токсического действия, вызывает у насекомых первые симптомы заболевания. Перед их гибелью в гемолимфе появляются более крупные гифальные тела гриба (рис. 4.3, А.). У личинок итальянского пруса появление паралича мицелий гриба в органах и тканях не обнаружено.

Картина патогенеза гемолимфы личинок итальянского пруса на начальном и конечном этапах микоза, вызванного *V.brongniartii* (рис. 4.3, Б.), показывает взаимоотношение клеток гемолимфы насекомого и гифальных тел гриба. Наблюдается фагоцитоз – поглощение непроросших бластоспор фагоцитами. Защитная реакция гемолимфы не прекращается даже при сильном развитии гифальных тел гриба. Известно [Павлюшин, 1978], что фагоцитоз может сдерживать развитие гриба *V.bassiana*, но не уничтожает патогена. Низкая эффективность гемоцитарной реакции объясняется быстрым размножением гриба в циркулирующей гемолимфе и его антифагоцитарной активностью.

Гибель саранчовых начинается через 3–4 суток после обработки спорами гриба, в массе происходит на 7–10-е сутки.

При микозе у личинок за 1–2, реже за 3 суток до гибели возникают следующие симптомы заболевания:

- ингибируется или совсем прекращается питание;
- нарушается координация движений, прыжки слабые, короткие;
- начинаются судороги, тремор и паралич передней пары конечностей, затем полное обездвиживание;
- начинается покраснение кутикулы;

- брюшко погибших особей становится твердым и уменьшается в размерах;
- тело погибшего насекомого покрывается белым налетом.

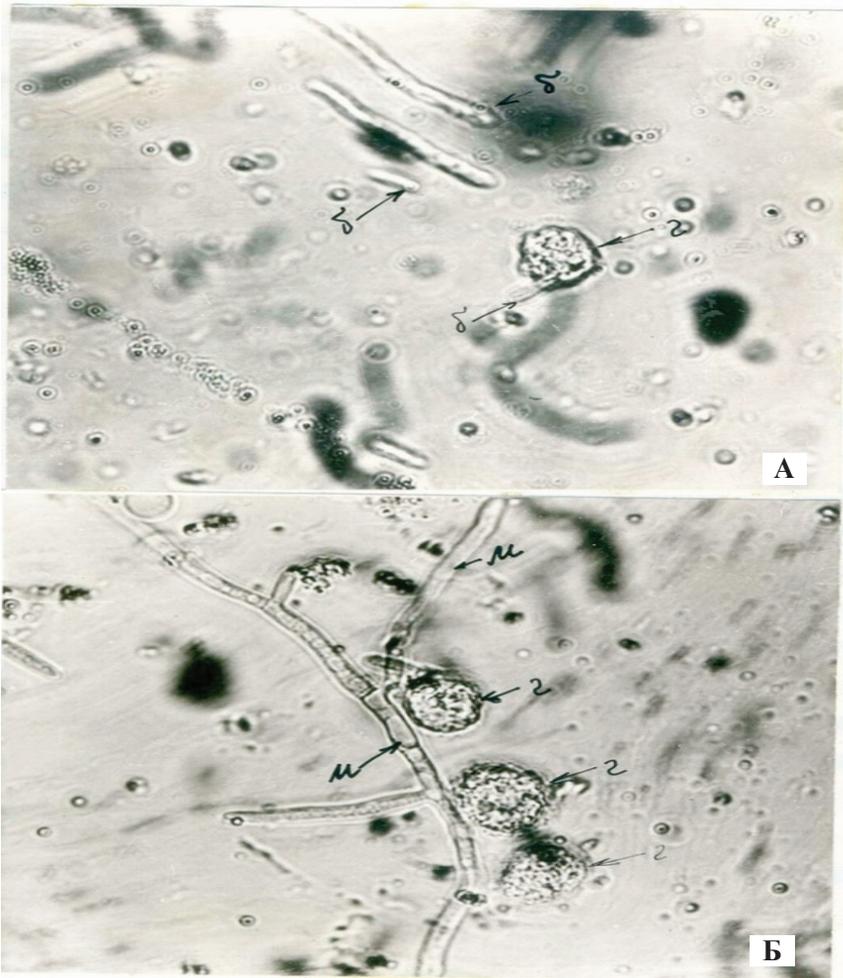


Рис. 4.3. Картина патогенеза гемолимфы, вызванного *B. brongniartii* у личинок итальянского пруса (А) на начальном и (Б) конечном этапах: б – бластоспор; г – гемецит; м – мицелий (увел. 2000×).

Сведения о развитии гриба *B.brongniartii* после гибели насекомых отсутствуют. В целях изучения сапрофитической фазы развития гриба *B.brongniartii* личинок итальянского пруса, погибших от микоза после обработки суспензиями с титрами 1×10^5 и 1×10^7 спор/мл, содержали при температуре 27–29 °С и насыщенной влажности (в чашках Петри с обильно увлажненной фильтровальной бумагой), а также при умеренной (в чашках Петри со слабо увлажненной фильтровальной бумагой) и при низкой влажности (в чашках Петри с сухой фильтровальной бумагой) субстрата.

В варианте с умеренной влажностью грибной налет на покровах насекомых появился в первые сутки и через 10–12 дней независимо от инфекционной нагрузки началось интенсивное спорообразование. В вариантах с обильным и низким увлажнением на теле насекомых грибной налет не образовался.

Таким образом, для развития гриба на поверхности погибшего насекомого необходима умеренная влажность субстрата и высокая влажность воздуха. При этих условиях и оптимальной температуре мумифицированные склероции увеличиваются в размерах, на теле насекомых начинается спороношение гриба.

4.1.4. Влияние микоза на вес личинок саранчовых

Данных о влиянии микозов на массу насекомых немного, и они противоречивы. Так, введение куколкам павлиноглазки *Platysamia cecropia* L. инъекцией спор гриба *Aspergillus flavus* привело к снижению массы [Sussman, 1951], в то же время масса колорадского жука, зараженного спорами *Beauveria bassiana*, увеличилась до 6-го дня, а затем снизилась до первоначального уровня. Отмечено увеличение массы личинок V возраста вредной черепашки после опыливания спорами грибов *A.flavus* и *B.bassiana* [Евлахова, 1969].

Поэтому изучено влияние микоза, вызванного *B.brongniartii*, на массу личинок итальянского пруса. Личинок II возраста за-

раженных суспензией с титрами 1×10^3 , 1×10^5 , 1×10^7 спор/мл и содержали при температурах 18–24 °С и 23–29 °С. Произвели взвешивание через день по 1–3 особи 3-х кратными повторами со второго дня заражения.

В течение 3–10 дней масса личинок постепенно увеличивалась во всех вариантах. В вариантах, где применялось 1×10^7 спор/мл при 23–29 °С, 1×10^3 спор/мл и 1×10^5 спор/мл при 18–24 °С на вторые сутки наблюдалось снижение массы, которая в последующие дни начала нарастать (табл. 4.4 и 4.5).

Таблица 4.4

Изменение массы тела личинок итальянского пруса при заражении во II возрасте спорами штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* (18–24 °С, по 36 особей в варианте)

Варианты	Средний живой вес (мг) личинок и % к исходному				
	В день заражения	После заражения на:			
		2 день	4 день	6 день	8 день
Контроль (здоровые личинки)	28,1±0,5	29,5±1,7	35,2±3,1	36,3±2,0	37,6±1,9
	100	105,1	125,3	129,2	133,8
Зараженные суспензией спор					
1×10^3	30,1±1,9	29,6±2,3	34,1±4,7	37,4±4,8	38,7±4,3
	100	98,4	113,4	124,4	128,7
1×10^5	30,7±0,1	29,9±1,4	36,0±3,1	39,1±1,0	41,5±1,2
	100	99,4	119,7	127,3	135,3
1×10^7	28,8±1,7	29,6±1,9	32,2±1,2	34,0±1,3	0,0
	100	102,8	111,8	118,2	

Это говорит о том, что характер влияния микоза на массу личинок итальянского пруса зависит не только от инфекционной нагрузки патогена, но и от температуры. Так, при более низких температурах угнетающее действие патогена прояви-

лось только при наибольшей инфекционной нагрузке. В то время как при более низких температурах по мере увеличения инфекционной нагрузки при росте массы по отношению к контролю снижался. Превышение массы у зараженных особей наблюдалось лишь в тех вариантах, где грибок не вызывал высокую смертность в течение 5–7 дней.

Средний прирост массы особей, зараженных суспензией с титрами 1×10^3 и 1×10^5 спор/мл, при 18–24 °С существенно не отличается от такового здорового. Это объясняется тем, что, с одной стороны, микоз при таких температурах протекает медленно, а, с другой стороны, устойчивость личинок итальянского пруса повышается.

Таким образом, влияние микоза на массу личинок итальянского пруса может быть различным в зависимости от температуры и от инфекционной нагрузки.

Таблица 4.5

Изменение массы тела личинок итальянского пруса при заражении во II возрасте спорами штамма ВД-85 гриба *B. brongniartii* (23–29 °С)

Варианты	Средний живой вес (мг) личинок и % к исходному					
	В день заражения	После заражения на:				
		2 день	4 день	6 день	8 день	10 день
Контроль (здоровые личинки)	36,8±1,9 100	44,4±1,2 120,6	42,7±4,0 116,0	53,2±4,6 144,6	58,2±3,6 158,1	59,7±1,1 162,3
Зараженные суспензией спор						
1×10^3	32,1±0,8 100	41,5±0,9 129,3	43,9±3,7 136,8	45,3±0,9 141,1	48,9±3,8 152,3	53,0±2,6 165,1
1×10^5	35,0±1,6 100	48,1±3,9 137,4	42,9±1,2 122,0	49,5±1,3 141,4	52,5±4,8 150	50,1±2,5 143,3
1×10^7	36,9±3,7 100	36,1±4,6 97,8	39,0±0,0 105,7	0,0	–	–

4.1.5. Влияние микоза на линьки саранчовых

Патологами насекомых линька рассматривается как одна из защитных реакций на заражение грибами [Müller-Kögler, 1965]. Такая реакция отмечена и у саранчовых – ускорение линьки способствует освобождению насекомых от прорастающих спор гриба, сбрасываемых с личиночной шкурой [Ogloblin, Jauch, 1949]. Известно, что процессы линьки у вредной черепашки нарушаются под влиянием гриба *B. bassiana* и *Aspergillus flavus* [Евлахова, 1969].

Основываясь на том, что заражение насекомых грибами происходит в основном через кутикулу, необходимо обратить особое внимание на линьку при микозе как на один из элементов устойчивости насекомых.

Поэтому, изучено влияние микоза на линьку личинок азиатской саранчи и итальянского пруса при температурах 18–24 °С, 23–29 °С и 32–33 °С. Насекомых обрабатывали суспензией гриба *B. brongniartii* с титрами 1×10^3 , 1×10^5 , 1×10^7 спор/мл. Учеты вели через день со 2-го дня заражения.

Изучение влияния титра и суспензии спор гриба на скорость прохождения линек личинками II и III возрастов азиатской саранчи при 32–33 °С показало (табл. 4.6), что разные инфекционные нагрузки не влияли на процессы линек личинок: насекомые поголовно перелиняли на третьем возрасте на 6-й день учета, и на V возрасте 90 % насекомых на 12-й день учета. На 3-й день учета в варианте с титром 1×10^7 спор/мл наблюдалась небольшая смертность личинок (8,33 %). А при оптимальных для гриба условиях 25–29 °С при такой же инфекционной нагрузке наблюдалась массовая гибель личинок азиатской саранчи. Исходя из результатов наблюдений, можно подтвердить мнение, что высокая температура воздуха способствует ускорению линек личинок и освобождению кутикулы насекомых от прорастающих спор. Кроме того, эти температуры уже сдерживают рост гриба и снижают, таким образом, их биологическую активность.

Таблица 4.6

Влияние штамма ВД-85 гриба *V. brongniartii* на линьки личинок II–III возрастов азиатской саранчи (31–33 °С)

Инфекционные дозы спор/мл	Кол-во личинок, шт.	Линьки личинок (%) к исходному количеству на:			
		3 день	6 день	8 день	12 день
1×10^3	34	50,2±4,3	85,3±2,8	6,1±3,0	83,1±4,5
1×10^5	30	53,3±3,3	100	10,0	86,6±6,6
1×10^7	34	44,2±5,4	88,4±5,8	8,8±0,2	88,4±5,8
Контроль	22	45,0±2,5	100	18,4±5,1	91,1±4,2

Однако в оптимальных для патогена условиях (25–29 °С) под влиянием прорастания спор гриба, при слабой инфекционной нагрузке, линька зараженных особей ускоряется, а при больших дозах 1×10^7 спор/мл – резко сокращается за счет погибших и больных особей.

Интенсивные линьки личинок отмечены в варианте с наименьшей дозой спор гриба. Они начинаются на 3-ие сутки заражения и к концу эксперимента охватывают 57,1 % особей, что на 17,0 % больше, чем на контроле, одновременно количество погибших особей в контроле было на 10,0 % меньше.

Изучено влияние микоза на линьку саранчовых при невысокой температуре (18–24 °С) и повышенной влажности (60–75 %) воздуха. Установлено, что ни в одном варианте, не зависимо от титра суспензии спор, не происходит интенсивной линьки личинок. В варианте, где использован наибольший титр (1×10^7 спор/мл), линьки продолжались 8 суток и составляли 15,38 %, а гибель насекомых за это время достигала 97,43 %. При такой же дозе, но при 25–28 °С, линька личинок наблюдалась всего 2-ое суток.

Таким образом, при 18–24 °С начальная инфекционная нагрузка гриба не влияет на линьку личинок, а при 23–29 °С под влиянием заражения повышенными инфекционными дозами линька насекомых задерживается, а при низком (1×10^3 спор/мл), линьки личинок итальянского пруса ускоряется (таблица 4.7).

Таблица 4.7

**Влияние штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* на линьки личинок
II возраста итальянского пруса (23–29 °С)**

Инфекционные дозы спор/мл	Кол-во личинок, шт.	Линьки личинок (%) к исходному количеству на:			
		2 день	4 день	6 день	8 день
Контроль	40	17,7±5,3	20,1±2,9	30,1±4,9	40,1±3,1
1×10 ³	42	14,2±4,1	23,8±2,4	46,2±6,2	57,1±4,1
1×10 ⁵	42	7,2±0,6	7,2±0,6	10,0±3,3	10,0±3,3
1×10 ⁷	39	7,7±0,5	0	–	–

4.2. Вирулентные свойства гриба для саранчовых

Гриб *B.brongniartii*, выделенный из мароккской саранчи, был высокопатогенен по отношению к личинкам итальянского пруса. Кроме того, установлена токсичность его метаболитов для персиковой тли. Это позволило предположить возможность применения данного вида микроорганизма в биологической защите растений от достаточно широкого круга вредителей. Для определения его необходимо было изучить патогенные свойства гриба по отношению к насекомым-вредителям разных отрядов: прямокрылых (азиатская саранча, итальянский прус), чешуекрылых (хлопковая и озимая совки, капустная моль), равнокрылых (тепличная белокрылка), жуков (рапсовый листоед).

4.2.1. Вирулентность гриба для саранчовых

Первичная оценка показала, что личинки итальянского пруса наиболее чувствительны, а личинки азиатской саранчи наиболее устойчивы к заболеванию, вызываемому *B.brongniartii* [Нуржанов, Лачининский, 1987]. Дальнейшими исследованиями установлено, что восприимчивость азиатской саранчи к этому микозу в сильной степени зависит от условий температуры и влажности. Так, при высоких температурах окружа-

ющей среды (30–33 °С) гибель зараженных особей не происходит из-за: быстрого роста и линьки личинок; задерживания прорастания спор гриба; медленного сбрасывания прорастающих спор с личиночной шкуркой.

При оптимальных температурах вирулентность гриба по отношению к личинкам азиатской саранчи четвертого возраста зависит от влажности воздуха. Так, личинки азиатской саранчи, содержащиеся в стеклянных сосудах с повышенной влажностью воздуха, более чувствительны к микозу (табл. 4.8). К десятому дню смертность составляет в этом случае 95 %, в то время как доля погибших личинок, содержащихся в марлевых садках с более низкой влажностью воздуха, лишь 41,1 %.

Таблица 4.8

Вирулентность штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* для личинок IV возраста азиатской саранчи при разной влажности воздуха

Условия содержания	Кол-во личинок	Относительная влажность воздуха (%)	Гибель личинок (%) на:			
			2 день	6 день	10 день	15 день
Марлевые садки	40(10× ⁴)	60-75	0	0	41,1±3,2	70,6±4,1
Стеклянные сосуды	80 (10× ⁸)	80-85	2,5±1,6	27,5±7,5	95,0±3,8	95±3,8

Изучение зависимости между смертностью личинок азиатской саранчи 2-го возраста и инфекционной дозой спор гриба показало, что с повышением титра от 2×10^5 до 2×10^7 спор/мл увеличивается доля погибших особей, инсектицидная активность гриба на 3-й день не наблюдается, но на 6-й день в варианте с высоким титром (2×10^7 спор/мл) смертность личинок достигала 100 %. Не отмечена равномерность повышения смертности личинок при увеличении титров суспензии от 2×10^3 до 2×10^7 спор/мл (рис. 4.4).

Большая разница между вариантами в конечных учетах говорит о том, что личинки прямокрылых устойчивы к низким

дозам заражения (2×10^3 до 2×10^4), повышение этих доз (2×10^5 и 2×10^6) приводит к довольно быстрому развитию заболевания, а еще более высокие дозы (до 2×10^7) повышают эффективность гриба почти вдвое. Инсектицидная активность гриба на 3-ие сутки еще не проявляется.

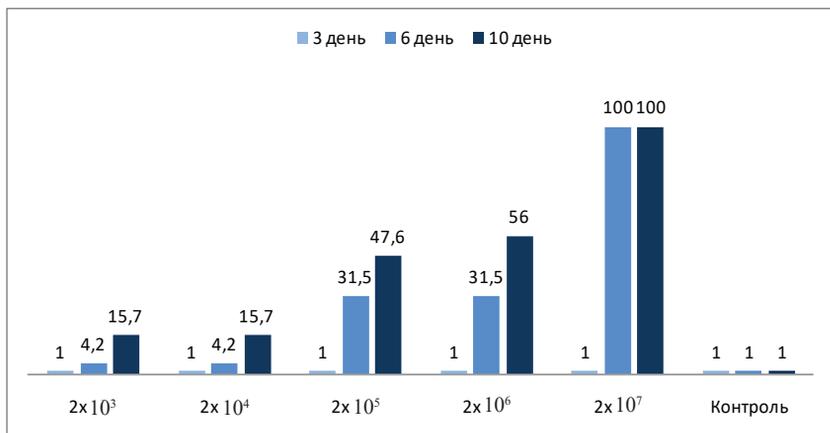


Рис. 4.4. Смертность личинок азиатской саранчи, обработанных во II возрасте (штамм ВД-85; 28–29 °С, влажность 80–85 % по 25 особей в варианте)

Выявлена также возрастная устойчивость личинок азиатской саранчи к заболеванию, вызываемому *B. brongniartii*. Так, при повышенной влажности воздуха на 6-й день учета гибель личинок IV возраста составляет 27,5 % (табл. 4.8), а смертность личинок II возраста уже равна 100 % (рис. 4.4).

Таким образом, для успешного применения грибных препаратов против личинок азиатской саранчи необходимо учитывать их возраст, а также температуру и относительную влажность воздуха.

Данные по смертности личинок II возраста итальянского пруса, обработанных суспензиями с разными титрами спор гриба, говорят о том, что инсектицидная активность гриба в этом случае отмечается уже на 3 сутки, а на 7-й день учета на-

блюдается массовое отмирание личинок. По мере увеличения инфекционной нагрузки возрастает скорость отмирания насекомых и конечный процент гибели. Резко, в 2–3 раза возрастает отмирание насекомых при повышении титра до 1×10^6 и 1×10^7 спор/мл (рис. 4.5).

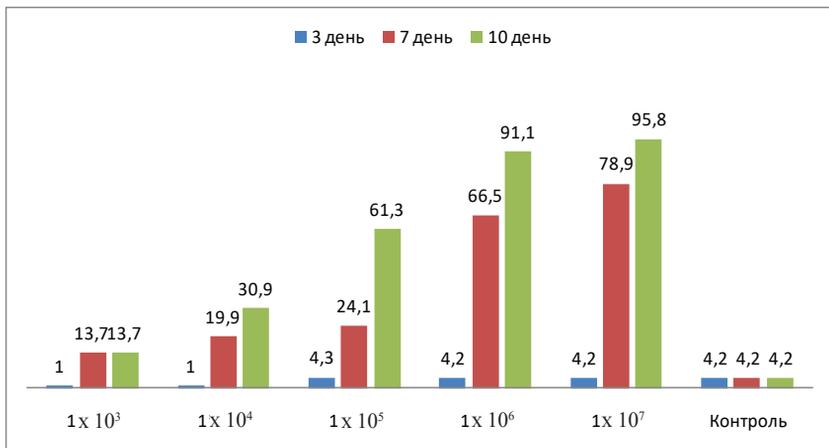


Рис. 4.5. Смертность итальянского пруса при обработке личинок II возраста с разными титрами спор штамма ВД-85 (лаб. опыты, по 25 особей в варианте)

Обработка личинок IV возраста суспензией 3×10^3 – 3×10^7 спор/мл показала, что смертность личинок старших возрастов была выше, чем смертность личинок II возраста (рис. 4.6). В первые дни зараженные личинки IV возраста более чувствительны к патогену, чем личинки II возраста, LK_{50} соответственно $6,3 \times 10^6$ спор/мл и $10,8 \times 10^6$ спор/мл. К концу эксперимента повышалась смертность личинок II возраста. Так, на 10-й день LK_{50} гриба для личинок II возраста составляла $1,7 \times 10^5$ спор/мл, а для IV возраста – $2,3 \times 10^5$ спор/мл.

После обработки личинок II возраста суспензиями с титрами 1×10^3 и 1×10^4 спор/мл через 20 дней живыми остались 54,16 % и 49,16 % насекомых соответственно, часть из них развивалась до имаго. Отмечено снижение среднего веса боль-

ных особей по сравнению со здоровыми. В тоже время гибель насекомых, обработанных на стадии личинок IV возраста суспензией спор с минимальной концентрацией, продолжалась и в фазе имаго.

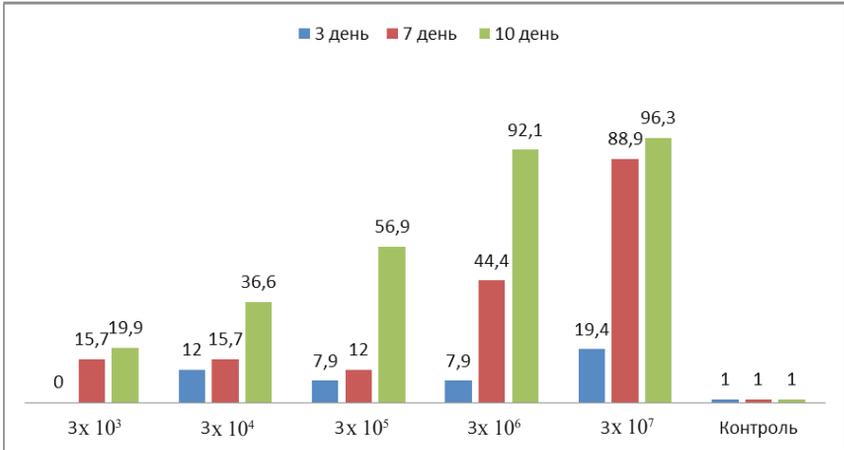


Рис. 4.6. Смертность итальянского пруса при обработке личинок IV возраста с разными титрами спор штамма ВД-85 (лаб. опыты, по 25 особей в варианте)

Таким образом, лабораторными опытами подтверждены высоковирулентные свойства *B. brongniartii* в отношении личинок II и IV возрастов итальянского пруса. Возрастная устойчивость личинок к патогену не наблюдается. Зараженные особи в зависимости от титра суспензии спор гриба погибают в течение 10–15 дней, начиная со второго дня после обработки.

Установлено, что яйца итальянского пруса и азиатской саранчи не поражаются грибом *B. brongniartii*, однако отрождение из них личинок замедляется (табл. 4.9.). Так, после обработки яиц суспензией гриба с титром 1×10^7 спор/мл отрождение личинок началось только на 6-й день. В контрольном варианте на 6–7-ые дни отродилось уже 48,6 % личинок. В то время как из обработанных яиц отродились 27,12 % личинок. Под влиянием гриба наблюдалась небольшая смертность (1,2 %) яиц.

Установлено также, что яйца азиатской саранчи устойчивы к *B.brongniartii* при откладке кубышек в песок, обработанный суспензией спор гриба (табл. 4.16).

Таблица 4.9

Влияние штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* на жизнеспособность яиц и отрождение личинок итальянского пруса (25–28 °С)

Варианты опыта	Кол.	Отрождение личинок (%) после обработки через:			
		6 дней	7 дней	8 дней	9 дней
Яйца, обработанные суспензией спор гриба + тритон-Х-100	81	7,5±4,8	27,2±5,2	71,0±9,5	97,8±1,4
Яйца, обработанные чистой водой + тритон-Х-100	54	36,9±13,7	48,6±11,0	82,7±11,9	100

4.2.2. Возможности применения гриба *B.brongniartii* против итальянского пруса

Несмотря на большое количество публикаций по микозам прямокрылых насекомых, результаты применения грибов рода *Beauveria* против саранчовых в полевых условиях обсуждается немногими авторами (Винокуров, 1949; Огаркова, 1985; Огарков., Огаркова 2000; Успанов 2013). Полученные результаты позволяют им утверждать, что энтомопатогенные грибы рода *Beauveria* перспективны для биологической защиты растений от вредных насекомых, в том числе и от саранчовых. Большое внимание уделяется изучению и применению грибов *Beauveria bassiana*, *Verticillium lecanii*, *Metarrhizium anisopliae.*, *Entomophthora thaxteriana* [Теленга и др., 1959; Ferron, 1967,1969; Евлахова, 1969; Павлюшин, 1978; Воронина, 1965, 1968], отвечающих основным требованиям, предъявляемым к микроорганизмам как основе биопрепаратов.

Успех применения энтомопатогенных грибов зависит от многих факторов, например, использование *B.brongniartii*

против майского хруща считается перспективным при: применении высоковирулентного штамма; использовании биопрепаратов с высокой концентрацией спор (10^8 спор/г субстр.); наличии благоприятной для развития болезни температуры [Ferron, 1967].

Не менее важен для эффективного применения грибного препарата оптимальный срок внесения инфекционного материала, когда восприимчивость насекомых наиболее высокая, а погодные условия обеспечивают развитие болезни [Евлахова, 1974].

Саранчовые развиваются в условиях жаркого климата, с пониженной влажностью воздуха. Для нормального развития азиатской саранчи необходимы температуры в пределах 30–35 °С. В то же время многие виды нестадных саранчовых, а также итальянский прус и мароккская саранча развиваются на участках с умеренной температурой и влажностью воздуха. В различных очагах средней Азии отрождение личинок мароккской саранчи начинается с середины марта до начала апреля. Для дружного отрождения требуется относительная влажность почвы 60–70 % и температура на поверхности почвы 25–30 °С [Цыпленков, 1970], отрождение личинок итальянского пруса наблюдается в середине мая, они обитают в хорошо увлажненных местах.

Исходя из этого и учитывая результаты лабораторных исследований, в качестве тест-насекомого для лабораторно-полевых опытов по применению штамма вд-85 гриба *B.brongnartii* в биологической защите был выбран итальянский прус.

В лабораторных, лабораторно-полевых и полевых условиях изучены следующие факторы, влияющие на инсектицидную активность гриба: возрастная восприимчивость личинок II и IV возрастов к патогену, зависимость вирулентности гриба от температуры, относительной влажности воздуха и от срока приготовления суспензии спор; передача заболевания от боль-

ных к здоровым особям, а также эффективность биомассы гриба, наработанной в лаборатории, при применении ее в полевых условиях.

Эксперименты, проведенные в лабораторно-полевых условиях, подтверждают данные лабораторных опытов. Личинки I и II возрастов в соотношении 1:4, содержащихся в марлевых садках, обработали суспензией с титрами от $0,5 \times 10^6$ до $2,5 \times 10^7$ спор/мл (рис. 4.7). Сравнительная оценка лабораторных и лабораторно-полевых экспериментов показывает, что чувствительность личинок к патогену в полевых условиях снижается. Так, LK_{50} на 7-й день в полевых условиях для личинок I и II возрастов составила $1,1 \times 10^7$ спор/мл, тогда как в лабораторных опытах LK_{50} для личинок II возраста в тот же срок была $6,3 \times 10^6$ спор/мл, что вдвое меньше. Лабораторно-полевые и полевые эксперименты показали также, что использование суспензии с титрами выше $1,5 \times 10^7$ нецелесообразно, так как увеличение титра до 2×10^7 и $2,5 \times 10^7$ не вызывает увеличения показателя смертности более чем до 70,2 %, что достигается при применении $1,5 \times 10^7$ спор/мл на 7-й день учета. На 7-ые сутки наблюдается высокая смертность личинок во всех вариантах.

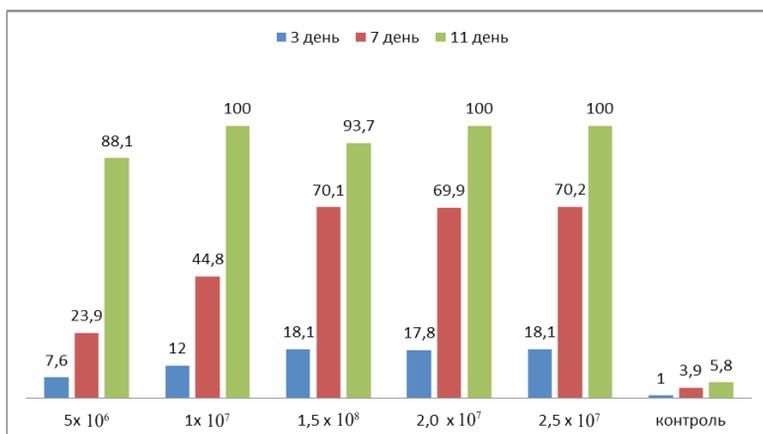


Рис. 4.7. Смертность личинок итальянского пруса, обработанных во II возрасте (лабораторно-полевые опыты, по 150 особей в варианте)

Как известно, вирулентные свойства энтомопатогенных грибов проявляются наиболее полно при определенных параметрах влажности воздуха, почвы и температуры окружающей среды. Получены данные по изменениям температуры и влажности воздуха в условиях Республики Каракалпакстан в период отрождения и развития личинок I–IV возрастов итальянского пруса. Так, по многолетним данным Каракалпакской экспедиции по борьбе с саранчовыми, отрождение личинок вредителя начинается в середине мая, следовательно, личинки разных возрастов встречаются до 10–15 июня. В это время года в условиях низовья реки Амударья средняя температура воздуха составляет 20–30 °С, что близко к показателям оптимальных температур развития гриба *B.brongniartii*, в конце мая и в начале июня она находится в пределах 25–30 °С. Однако, средняя влажность воздуха в некоторые годы снижается до 50 % и ниже. Но для большинства сроков 2-й декады мая средняя влажность воздуха составляет 50–55 %. В утренние часы отмечается гораздо более высокая влажность воздуха (60–70 %), которая снижается к 16 часам дня. Сочетание повышенной влажности и температуры воздуха, оптимальные для развития гриба *B.brongniartii*, наблюдается в утренние часы. В лабораторных условиях изучено влияние температур и влажности воздуха, близких к существующим в условиях Каракалпакии, на вирулентность *B.brongniartii*. Обработанные суспензиями гриба с титрами 1×10^3 ; 1×10^5 ; 1×10^7 спор/мл, личинки содержались в условиях, оптимальных для грибов пределов температур (23–29 %) и пониженной влажности воздуха (50–58 %) или более низких, чем оптимальные для гриба температур (18–24 °С), но более высокой влажности воздуха (60–75 %).

Результаты опыта (табл. 4.10) позволяют говорить о том, что вирулентность гриба при использовании суспензии с титром 1×10^7 спор/мл значительно выше в условиях пониженной влажности воздуха, но при оптимальных температурах, чем

при более высокой влажности, но при температуре ниже оптимума. Так, в первом варианте гибель личинок на 6-й день учета составляла уже 100 %, тогда как во втором – только 56,6 %. При оценке вирулентности по летальной концентрации спор гриба в суспензии было получено, что LK_{50} на 6 и 8 дни при 23–29 °С и 53–58 % влажности равна 2×10^5 спор/мл и 5×10^4 спор/мл соответственно, при 18–24 °С и 60–75 % влажности – 7×10^6 и 8×10^4 спор/мл соответственно.

Таблица 4.10

Смертность личинок итальянского пруса, обработанных во II возрасте при разных температурах и влажности воздуха (лабораторные опыты, 36–42 особи в варианте)

Титр суспензии спор, спор/мл	Дни учета	Гибель личинок (%) при температуре и влажности воздуха:	
		18–24 °С, 60–75 %	23–29 °С, 50–58 %
1×10^7	2	10,2±2,5	23,9±5,8
	4	33,3±6,7	74,4±0,5
	6	56,6±2,5	100
	8	97,4±2,5	–
1×10^5	2	10,2±2,5	5,1±2,6
	4	17,9±2,5	19,6±3,7
	6	35,9±5,1	38,6±3,7
	8	52,9±7,7	73,8±1,2
1×10^3	2	10,2±2,5	7,1±4,1
	4	17,9±2,5	7,1±4,1
	6	28,2±5,1	14,3±4,1
	8	30,7±4,4	26,2±4,8
Контроль	2	2,6±0,2	5,1±2,6
	4	7,9±0,3	7,7±4,4
	6	13,1±2,3	10,2±2,5
	8	20,7±2,4	10,2±2,5

Снижение титра суспензии до 1×10^5 спор/мл привело к тому, что условия содержания насекомых перестали суще-

ственно влиять на вирулентность гриба, но время отмирания при оптимальных температурах было на сутки меньше. При уменьшении дозы до 1×10^5 спор/мл время отмирания 25 % личинок увеличилось в варианте с повышенной влажностью воздуха (табл. 4.11).

Таким образом, при высокой концентрационной нагрузке спор снижение влажности воздуха до 50–58 % при оптимальной для гриба температуре не влияет отрицательно на вирулентность *B.brongniartii*. Однако, в результате быстрого роста и развития личинок итальянского пруса при 23–29 °С заметно снижение вирулентности гриба при использовании суспензий с низким титром 1×10^3 спор/мл. Оно объясняется ускорением линек и нормального роста насекомых.

Таблица 4.11

Влияние титра суспензии спор *B.brongniartii* и условий содержания насекомых на сроки отмирания личинок

Титр суспензии, спор/мл	Сравнительное время (в сутках) при условиях:	
	18–24 °С, влажность 60–75 %	23–29 °С, влажность 50–58 %
1×10^3	$LT_{25}=5,3$	$LT_{25}=7,8$
1×10^5	$LT_{50}=7,6$	$LT_{50}=6,6$
1×10^7	$LT_{50}=5,4$	$LT_{50}=3,08$

Результаты изучения взаимоотношений гриба *B.brongniartii* с насекомыми позволяют перейти к решению некоторых теоретических проблем применения грибных препаратов в борьбе с вредными насекомыми, низкая эффективность которых часто является следствием слабой изученности именно этих вопро-

сов. Одними из способов повышения эффективности применения грибных препаратов в условиях пониженной влажности воздуха могут быть, во-первых, уменьшение зависимости патогена от влажности, во-вторых, ускорение инсектицидного воздействия гриба на насекомых.

С целью поисков путей усиления инсектицидной активности гриба *B. brongniartii* было поставлено несколько лабораторных и лабораторно-полевых экспериментов, оценивающих влияние способов приготовления суспензии спор на активность препарата.

Для этого суспензия гриба с титром 1×10^7 спор/мл после приготовления содержалась при 25–29 °С в течение 1; 18; 24; 48 или 96 часов. Затем этими суспензиями обрабатывали гусениц IV возраста вошинной моли и личинок итальянского пруса, либо путем опрыскивания, либо путем кратковременного погружения. Обработанных насекомых содержали в полевых (в садках) и лабораторных условиях.

Полученные данные (табл. 4.12) говорят о том, что с увеличением срока между приготовлением суспензии спор и обработкой насекомых повышается инсектицидная активность гриба. Коэффициент корреляции между гибелью насекомых на 6-й день после опрыскивания и сроком приготовления суспензии равен $R=0,829$, а на 8-й день $R=0,800$ после обработки путем кратковременного погружения на 6-й день коэффициент корреляции между этими показателями равен $R=0,478$, а на 8-й день – $R=0,923$. Это служит доказательством высокой зависимости гибели гусениц от времени приготовления суспензии. Приготовленная за 24 часа до обработки суспензия вызывает 87,3%, по мере сокращения этого времени уменьшается показатели смертности. Точно такая же картина наблюдается при кратковременном погружении гусениц моли в суспензию спор гриба (табл. 4.12).

Таблица 4.12

Смертность гусениц вощиной моли, обработанных суспензией спор гриба *B.brongniartii* разных сроков приготовления (1×10^7 спор/мл, 28–29 °С)

Время приготовления суспензии до обработки, часы	Дни учета	Смертность насекомых при разных способах обработки:			
		Кол-во шт.	Опрыскивание	Кол-во шт.	Кратковременное погружение
1	6	47	25,7±4,2	47	27,5±5,0
	8		49,0±2,8		53,4±9,7
18	6	57	34,6±4,9	59	45,2±3,9
	8		55,2±11,4		65,9±4,8
24	6	57	31,6±1,9	50	31,7±2,7
	8		87,3±4,7		85,3±2,7
Вода без спор	6	39	0	41	2,4
	8		2,5		2,4

Затем содержащихся в природных условиях личинки итальянского пруса подвергали обработке способом кратковременного погружения их в суспензию спор гриба с титрами 5×10^6 ; 1×10^7 ; $1,5 \times 10^7$; 2×10^7 ; $2,5 \times 10^7$ спор/мл. Поскольку в полевых условиях невозможно было содержать суспензию в определенных пределах температур (25–29 °С), мы использовали суспензии спор гриба, приготовленные за 1, 48, 96 часов до обработки. Полученные данные подтвердили результаты лабораторных исследований, на второй день учета наибольшая смертность личинок наблюдалась в варианте, где использовали суспензию, приготовленную за 48 часов до обработки, а в следующие 4-й и 6-й дни учета наибольшая смертность насекомых отмечена в варианте, где использована суспензия, приготовленная за 96 часов до обработки (таб. 4.13). В этом случае смертность личинок уже на 6-й день достигала 100 %.

Было показано, что токсические метаболиты, выделенные грибом *B.brongniartii* при пероральном введении личинкам итальянского пруса, не вызывают их гибели. Исходя из этого, токсины, выделяемые в водную среду суспензией во время об-

разования проростков спор, не могут вызывать гибель у обработанных способом кратковременного погружения личинок. Однако при этом способе возможность попадания прорастающих спор на поверхность тела насекомых значительно выше, чем при опрыскивании.

Таблица 4.13

Смертность личинок итальянского пруса, обработанных суспензией спор гриба *B. brongniartii* разных сроков приготовления во II возрасте (лабораторно-полевые опыты, Муйнак)

Время приготовления суспензии до обработки (час)	Титр суспензии спор / мл	Кол-во насекомых, шт.	Гибель личинок (%) на:			
			2 день	4 день	6 день	8 день
1	$5,0 \times 10^6$	50	3,9±2,0	11,6±2,6	23,7±1,9	89,5±4,7
	$1,5 \times 10^7$	50	13,8±1,4	24,1±0,9	71,1±1,8	94,2±3,2
	$2,5 \times 10^7$	50	9,8±1,6	23,5±1,6	69,5±4,9	100
48	$5,0 \times 10^7$	60	51,6±1,6	55,5±0,3	68,3±1,6	100
	$2,5 \times 10^7$	60	58,3±1,2	63,3±1,6	90,0±2,9	100
	$2,5 \times 10^7$	60	68,3±1,6	71,6±1,6	86,6±1,6	100
96	$5,0 \times 10^6$	30	40,0±5,8	73,3±3,3	100	
	$1,5 \times 10^7$	30	53,0±3,3	95,0±2,9	100	
	$2,5 \times 10^7$	30	48,5±1,5	85,0±2,5	100	

Таким образом, получены данные, свидетельствующие о том, что сроки приготовления суспензии спор гриба перед его применением существенно влияют на инсектицидную активность гриба в отношении личинок итальянского пруса. Коэффициент корреляции на 4-й день учета равен $R = 0,860$.

Наиболее оптимальными сроками между приготовлением и использованием суспензии спор гриба в природных условиях считается 24–48 часов, так как при этом достигается наибольшая эффективность уже на второй день после обработки насекомых. Повышение срока выдерживания суспензии более 48 часов не целесообразно из-за риска потери инсектицидной

активности гриба при повышении температуры для оптимальной жизнедеятельности патогена.

Применение такого способа приготовления суспензии для активации грибов обосновывается тем, что в этом случае споры грибов начинают образовывать проростки уже перед попаданием на тело насекомого еще в суспензии. После попадания таких «проклюнувшихся» спор на кутикулу личинок они за относительно короткие сроки внедряются внутрь насекомого. При этом уменьшается длительность того времени, в течение которого споры гриба подвергаются воздействию высушивания. При этом применение грибных препаратов против итальянского пруса рано утром должно быть более эффективным, чем при использовании свежеприготовленной суспензии.

Для определения зависимости между показателями полной смертности личинок и различной исходной зараженности особей, выраженных в процентах, был поставлен лабораторно-полевой опыт, в марлевые садки помещали насекомых, не обработанных и обработанных суспензией спор гриба с титром 1×10^7 спор/мл, причем, суспензией обрабатывали только определенную долю насекомых. Доля зараженных особей в разных вариантах составляла 10, 25, 50 и 75 % от общего числа личинок (табл. 4.14).

Таблица 4.14

Смертность личинок итальянского пруса при различной исходной зараженности особей во II возрасте

Количество личинок II возраста		Гибель личинок (%) на:		
Всего	Обработано, %	3 день	5 день	8 день
225	10	7,5±1,9	13,3±4,2	33,3±4,1
225	25	18,6±1,3	29,3±1,5	45,7±1,6
225	50	21,8±2,5	33,8±3,2	59,9±0,8
225	75	32,4±4,6	52,0±2,8	76,9±4,2

Результаты исследований четко показали, что микоз саранчовых может передаваться от больных особей к здоровым.

Так, при 10 % исходной зараженности, гибель личинок на 8-й день была 33,3 % и по мере увеличения начальной роли зараженных, она все увеличивалась. Статистически подтверждено наличие существенной корреляционной связи между показателями исходной зараженности личинок и их смертностью на 8-й день ($R=0,988$), при статистической обработке данных получено уравнение логистических кривых смертности при различных процентах исходной зараженности особей.

$$y = 24,594 - 0,107x + 1,850;$$

где: y – % погибших личинок; x – % изначально зараженных личинок. Из уравнения следует, что 100 % гибель насекомых при начальном заражении 10 % особей наступает через 22 дня, при 25 % – через 27 дней, при 50 % – через 19 дней, при 75 % – через 16,2 дня.

Результаты этих опытов позволяют надеяться на то, что при высокой исходной плотности саранчовых в природных условиях также можно получить эффект перезаражения особей друг от друга, что должно повысить эффективность применения биопрепарата.

Для определения биологической эффективности гриба в полевых условиях проведены эксперименты на территории Али-аульского участка Каракалпакской экспедицией по борьбе с саранчовыми.

На старом заброшенном люцерновом поле из сорной растительности встречались лебеда, тростник, верблюжья колючка, пырей ползучий и др.

В качестве биопрепарата использована биомасса гриба *V.brongniartii*, наработанная на сусло-агаре (350 г биомассы, содержащие $1-2 \times 10^9$ спор/г), а также на ячменном отваре (120 г, содержащие 5×10^9 спор/г).

В 1987 г. обработано 0,03 га при норме расхода препарата 2 кг/га и рабочей суспензия 110 г/га. В 1988 г. обработано 0,07 га с нормой расхода 5 кг/га препарата и 240 л/га рабочей суспензии. Биологическую эффективность проведенной обра-

ботки определяли по численности личинок на 1 кв. м до обработки и в течение 12-ти дней после обработки. Смертность насекомых определяли по Фишеру.

Плотность насекомых на экспериментальном поле до обработки равнялась 35–42 особям на 1 кв. м. Снижение плотности и гибель личинок в первые дни после обработки учитывались. На 8-й день эффективность грибного препарата, оцениваемая по снижению плотности личинок, составляла в 1987 г. – 45,3 %, а в 1988 г. – 35,1 % (табл. 4.15), с увеличением возраста личинок размеры площадей их обитания соответственно расширялась. Вследствие этого снижается плотность насекомых на 1 кв. м. Так, в контроле в сравнении с первым днем учета численность насекомых снизилась на 12-й день на 5,0 и 12,9 %, соответственно.

Как видно из табл. 4.15, повышение норм расхода как препарата, так и рабочей суспензии существенно не влияет на эффективность обработки. На 8-й день учета эффективность применения биомассы гриба была выше там, где норма расхода равнялась 200 л/га, достигая 63,1 % смертности на 12-й день учета, и в обоих вариантах биологическая эффективность была около 60 %. Полевые опыты показали, что вирулентность гриба *B.brongniartii* в полевых условиях в большой степени зависит от условий окружающей среды. Повышенная температура (более 32°) и пониженная влажность воздуха в период применения гриба в 1988 г. существенно сказались на его эффективности, о чем можно судить по гибели насекомых в дни обработки, поэтому увеличение инфекционной дозы в 2,5 раза не привело к повышению эффекта от применения патогена, попавшего в неблагоприятные для него условия.

Таким образом, в результате применения гриба *B.brongniartii* против личинок II возраста итальянского пруса в полевых условиях Республики Каракалпакстан получена максимальная смертность 60–63 %. Увеличение нормы расхода от 2 кг/га (5×10^6 спор/мл) до 5 кг/га ($1,8 \times 10^8$ спор/мл) в годы исследований, особенно засушливый и жаркий 1988 г.,

не привело к повышению смертности личинок. Следовательно, для обеспечения устойчивого эффекта применения гриба *B.brongniartii* более целесообразны условия поливного земледелия, где создаются наиболее благоприятные условия для развития грибного заболевания.

Таблица 4.15

Снижение плотности итальянского пруса после обработки грибом *B.brongniartii* личинок II возраста (полевые опыты)

Обра- ботан- ная пло- щадь	Ва- ри- анты	Норма расхода рабочей суспензии и препара- та на 1 га	Численность личинок, экз/кв.м			Снижение плот- ности личинок (%) на:	
			До обра- ботки	После обработ- ки на		8 день	12 день
				8 день	12 день		
0,03 га	Опыт	110л/га 2 кг/га	96,7	17,5	13,4	45,3±1,3	63,1±1,0
	К		35	30,3	30,3	12,9	12,9
0,07 га	Опыт	240 л/га 5 кг/га	37,8	35,2	15,3	35,1±5,8	60,2±2,4
	К		40	40	37,6	0	5,0

Гриб *B.brongniartii* можно использовать как возбудитель заболеваний личинок итальянского пруса в комплексе биологического, химического и других методов борьбы с саранчовыми с целью сокращения численности насекомых и снижения их жизнеспособности.

4.3. Вирулентные свойства других энтомопатогенных грибов и организмов в отношении саранчовых

Проведена оценка возможности использования против саранчовых тех микроорганизмов, которые были выделены из

других насекомых, а оценены как перспективные продуценты биопрепаратов.

Были изучены вирулентные свойства штаммов энтомопатогенных грибов: *Beauveria bassiana* В-52, *Metharrhizium anisopliae*-М-200, *Verticillium lecani*-U-1, *Paecilomyces farinosus*-Р 66 в отношении личинок II возраста итальянского пруса и мароккской саранчи. Насекомых содержали в садках в естественных условиях и заражали суспензией с титрами 1×10^8 и 2×10^8 . Полученные результаты (рис. 4.8; 4.9) говорят о том, что штаммы В-52 и М-200 оказались наиболее вирулентными в отношении личинок итальянского пруса. Так на II-й день учета М-200 вызвал 72,2 %, а в-52–68,2 % смертности личинок. Смертность личинок от штаммов U-1 и Р-66 была до 28,9 % и 24,3 %, соответственно, при титре суспензии 1×10^8 спор/мл. Сравнительные данные показывают, что восприимчивость личинок изучаемых видов саранчовых неодинакова (рис. 4.8; 4.9).

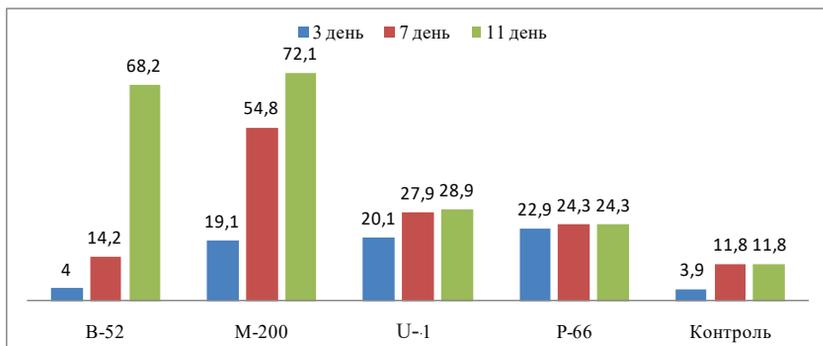


Рис. 4.8. Смертность итальянского пруса при обработке личинок II возраста различными энтомопатогенными грибами (250 особей, лабораторно-полевой эксперимент, Муйнак)

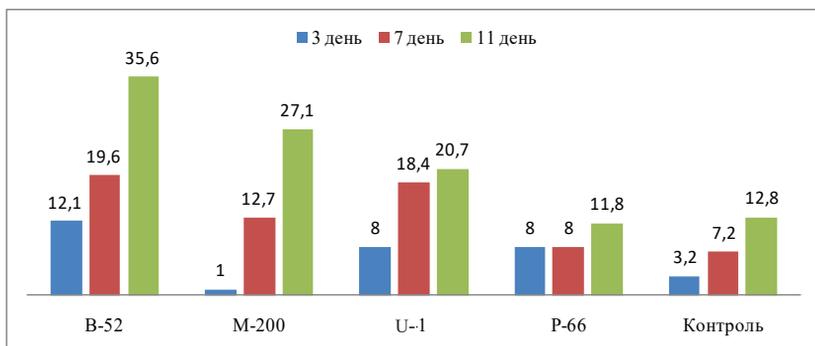


Рис. 4.9. Смертность мароккской саранчи при обработке личинок II возраста различными штаммами энтомопатогенных грибов (125 особей в варианте, Карши)

Высоковирулентные для личинок итальянского пруса штаммы M-200 и B-52 у личинок мароккской саранчи на II-й день вызвали гибель только 27,1 % и 35,6 % особей соответственно.

При оценке восприимчивости личиночных стадий разведения изучаемых видов саранчовых к микозам на основе анализа условий их развития, можно заключить, что наиболее устойчивыми к заболеваниям, вызываемым грибами, будут личинки азиатской саранчи. Наиболее восприимчивыми – личинки итальянского пруса, а личиночная стадия мароккской саранчи будет занимать промежуточное положение.

Изучение вирулентных свойств энтомопатогенных грибов в отношении яиц азиатской саранчи подтвердило мнение об устойчивости саранчовых к микозам на фазе яйца. Так, в лабораторных условиях не отмечено гибели яиц азиатской саранчи после откладки в песок с разной инфекционной нагрузкой грибов *A.flavus*, *B.brongniartii*, *F.oxysporum*. Яйца насекомых развивались нормально в течение 3-х месяцев и проходили процесс реактивации в холодильнике. Фон инфекционной нагрузки не

повлиял и на отрождение личинок при температуре 28–30 °С (табл. 4.16).

Таблица 4.16

Влияние внесения энтомопатогенных грибов в почву на жизнеспособность яиц и отрождение личинок азиатской саранчи

Вид гриба	Титр, спор/мл	Дата		Кол-во яиц в кубыш. шт.	От рождения личинок, %
		Отклад-ки яиц	От рождения личинок		
<i>Beauveria brongniartii</i>	1×10 ⁴	12,04,87	21,07,87	50	100
	1×10 ⁵	06,04	22,07	30	96,7
	1×10 ⁶	05,05	19,07	44	100
	1×10 ⁷	05,04	20,07	17	100
<i>Fusarium oxysporum</i>	1×10 ³	12,04	21,07	14	100
	1×10 ⁴	05,04	19,07	31	96,7
	1×10 ⁵	12,04	20,07	44	95,0
	1×10 ⁶	12,04	21,07	35	100
<i>A. flavus</i>	1×10 ⁸	5,04	19,07	16	100
	Контроль	5,04	19,07	20	100
	Контроль	5,04	20,07	40	100

Но, как отмечалось, зафиксировано поражение яиц азиатской саранчи грибом *A.flavus* в природных условиях при повышенной температуре 30–35 °С. Яйца саранчовых поражаются только при нарушении условий их развития, а кубышка саранчовых защищает и сами яйца, и личинок в процессе отрождения от грибной инфекции.

Таким образом, при благоприятных условиях для эмбрионального развития саранчовых поражение грибами жизнеспособных яиц не отмечается, в основном гибель яиц вызывается сильными отклонениями условий окружающей среды или нарушениями целостности стенок кубышки.

Изучение вирулентных свойств продуцентов бактериального препарата битоксибациллина и других энтомопатогенных

микроорганизмов – микроспоридий *Vairimorpha antheraeae*, вируса из чешуекрылого *Autogramma californica* показало, что эти возбудители заболеваний насекомых других отрядов непатогенны в отношении личинок II возраста азиатской саранчи и итальянского пруса. Высоковирулентной для личинок саранчовых оказалась нематода *Neoplectana carpocapsa*. Насекомые, обработанные суспензией личинок нематод, погибали в течение 3–4 дней как в лабораторных, так и в полевых условиях.

Таким образом, исходя из приведенных результатов исследований, можно сказать, что среди несовершенных грибов, выделенных из других насекомых, наиболее вирулентны в отношении личинок саранчовых представители родов *Beauveria*, и *Metharrizium*. Среди саранчовых наиболее восприимчивы к микозу личинки младших возрастов итальянского пруса, затем мароккской и азиатской саранчи.

4.4. Вирулентность гриба для насекомых других отрядов

Результаты исследования показали также, что *B. brongniartii* обладает высокой вирулентностью в отношении личинок I–III возрастов тепличной белокрылки. После обработки личинок, находящихся на листьях растений огурца, суспензией с титром 1×10^7 спор/мл, их помещали во влажную камеру. На 3-й день учета погибали отдельные личинки III возраста. Массовая гибель насекомых началась на 4-й день. На 5–8 день смертность личинок I–III возрастов достигла 94 % (табл. 4.17). Отмирание личинок III возраста началось раньше и на 4-й день составляло 45 %, в то время как смертность личинок I возраста не превышала 5 %. Вероятно, это объясняется возрастной устойчивостью насекомых, при этом большое значение может иметь размер тела личинок. Некоторые личинки (примерно 30–40 %) приобретали интенсивную малиновую окраску либо вслед-

ствие образования грибом пигмента, либо вследствие развития бактериальной флоры. При снижении влажности воздуха через 4–5 суток после обработки до 50–70 % (путем изъятия листьев из влажной камеры) эти личинки длительно сохраняли малиновую окраску и не обрастали мицелием. Остальные личинки во влажной камере через 7–8 дней покрывались белым спороносящим мицелием *B.brongniartii*. Таким образом, штамм *B.brongniartii* из мароккской саранчи высоко вирулентен для личинок тепличной белокрылки и вызывает их быструю гибель.

Таблица 4.17

Смертность личинок тепличной белокрылки от штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* (титр 1×10^7 , 24–25 °С)

Возраст и состояние насекомых	Гибель личинок (%) на:		
	3 день	4 день	5 день
Здоровые личинки I–III возраста	0	0	6,7±0,9
Зараженные личинки			
I возраста	0	4,9±0,1	94,6±0,8
III возраста	6,7±1,7	45,0±1,2	94,6±0,6

Вирулентность для чешуекрылых насекомых. Обработка суспензией спор гусениц различных чешуекрылых показала, что разные виды по-разному реагируют на обработку. Так, гусеницы II–IV возрастов хлопковой и озимой совок были невосприимчивы к микозу, вызываемому *B.brongniartii*. Обработанные суспензией с титром 1×10^7 спор/мл насекомые развивались нормально, признаки заболевания у них не возникали. Из окуклившихся особей вылетали полноценные бабочки. Однако *B.brongniartii* оказалась высокопатогенной в отношении гусениц старших возрастов капустной моли (табл. 4.18). Ее гусеницы были обработаны суспензией 4×10^6 и 4×10^7 спор/мл, что вызвало их гибель на фазах гусениц и куколок. В варианте с низкой концентрацией спор гриба (4×10^5 спор/мл) гибель насекомых на фазе куколок не наблюдались. Но при инфекцион-

ной нагрузке 4×10^6 спор/мл к 7-му дню учета погибло 66,7 % гусениц и 21,7 % куколок. В этих вариантах из окуклившихся насекомых вылетели здоровые бабочки, что не наблюдалось при обработке гусениц суспензией с максимальной нагрузкой гриба 4×10^7 спор/мл. В этом случае в течение 5-ти дней происходила полная гибель насекомых, из которых 73,7 % погибло на фазе гусениц и 20,6 % на фазе куколок. В контроле все гусеницы окукливались, и на последний день учета из них вылетело 60,0 % бабочек, а остальные еще находились в стадии куколок. Гусеницы вошинной моли также были восприимчивы к заболеванию, вызываемому грибом *B.brongniartii*.

Этот штамм оказался вирулентным для жесткокрылых (табл 4.19). Однако личинки рапсового листоеда были более устойчивы, гибель насекомых началась на 5-й день после обработки и к 9-му дню при максимальной инфекционной нагрузке 4×10^7 спор/мл достигала 87,0 %.

Таблица 4.18

**Смертность капустной моли от штамма ВД 85 гриба
*B.brongniartii***

Титр (спор/мл)	Кол. нас-ых	Стадия разви-тие	Гибель насекомых % на:			Живых насе-комых, % к концу
			3 день	5 день	7 день	
4×10^5	48	Гусеница	15,3±5,3	49,0±4,9	67,2±4,3	15,4±3,1
		Куколка	0,0	0,0	0,0	14,2±3,4
4×10^6	42	Гусеница	14,5±4,3	50,1±3,7	66,7±5,9	7,1±0,3
		Куколка	14,3±0,6	21,9±4,8	21,6±4,8	4,4±2,2
4×10^7	53	Гусеница	51,1±6,7	73,7±8,6	73,7±8,6	0,0
		Куколка	20,6±5,7	20,6±5,7	20,6±5,7	0,0
Конт.	38	Гусеница	0,0	0,0	7,0±0,4	32,9±3,8
		Куколка	0,0	0,0	0,0	60,0±5,2

Динамика гибели насекомых при заражении их суспензией с титрами 1×10^5 и 1×10^7 спор/мл. Гусеницы капустной моли и личинки тепличной белокрылки наиболее восприимчивы к микозу. Гибель личинок около 100 % наблюдается уже на 5-й день после обработки, 78,99 % гибели личинок II возраста итальянского пруса отмечена на 7-й день учета, в тот же срок наблюдается около 45 % гибели личинок V возраста азиатской саранчи и 65,83 % гибели гусениц рапсового листоеда.

Таблица 4.19

Смертность личинок рапсового листоеда после обработки спорами гриба *B.brongniartii* (штамм ВД-85)

Титр суспензии, спор/мл	Кол-во насекомых	Гибель (%) насекомых на:		
		5 день	7 день	9 день
4×10^5	76	$16,1 \pm 6,5$	$31,2 \pm 4,4$	$60,9 \pm 5,1$
4×10^6	93	$4,2 \pm 0,8$	$25,9 \pm 2,4$	$62,5 \pm 1,4$
4×10^7	91	$16,7 \pm 4,1$	$65,8 \pm 3,5$	$87,1 \pm 3,2$
Контроль	46	0,0	0,0	$5,8 \pm 0,4$

По литературным данным, высокопатогенные штаммы *B.bassiana* у личинок *Gallaria mellonella* в течение 8 суток вызывают около 20 % гибели насекомых при перкутанном заражении последних. При заражении 1V возраста гусениц *G. mellonella* титром суспензии 1×10^7 спор/мл в инокулюме отмечено 49,02 % гибели насекомых, что подтверждает высокую вирулентность *B.brongniartii* в отношении изучаемых насекомых.

Изучение биологических особенностей гриба, способствующих его вирулентным свойствам, показало, что штамм гриба *B.brongniartii*, выделенный из саранчовых» синтезирует биологически активные вещества – ферменты и токсины, расширяющие его возможность как паразита.

Наиболее оптимальными для мицелиального данного штамма являются температуры в пределах 23–29 °С, наиболее

высокие в сравнении с другими ранее изученными штаммами. Это может давать ему определенные преимущества при использовании в условиях Средней Азии.

Патогенез и симптоматика микоза *B.brongniartii* сходны с патогенезом других мускардинозов и существенным отличием служит малиновая окраска насекомых. Масса, линьки и смертность зараженных грибом *B.brongniartii* личинок итальянского пруса зависят от температуры и инфекционной нагрузки патогена. Процессы гибели, линек и прироста массы зараженных насекомых замедляются при их содержании при 18–24 °С. Повышение температуры до 23–29 °С ускоряет рост и усиливает активность гриба, а также убыстряет развитие насекомого-хозяина, что ускоряет процесса гибели и линек личинок. Отмечено слабое увеличение массы зараженных насекомых в сравнении со здоровыми особями при низких дозах заражения.

Кроме саранчовых, *B.brongniartii* обладает высокой вирулентностью в отношении личинок белокрылки и капустной моли, умеренной вирулентностью для рапсового листоеда и вошинной моли, почти не вирулентна для яиц саранчовых и гусениц совок – озимой и хлопковой.

Результаты исследования последних лет показали, что штамм ВД-85 гриба *B.brongniartii* высоко вирулентна в отношении вредней черепашки (*Eurygaster integriceps*), термитов, распространенных в Узбекистане (*Anachanthotermes ahngerianus*, *A. turkistanicus*), колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) и клеща паразита животных [Nurzhanov et al., 2005; Нуржанов и др. 2011; Халиллаев и др., 2012].

Многолетние исследования по изучению патогенности штамма ВД-85 гриба *B.brongniartii* в отношении термитов оценили возможности использования его против них. При финансовой поддержке фирмы «ООО Агроким» разработана технология получения образца микробиологического препарата «Альфа-Нур», предназначенного для борьбы с саранчовыми, препарата «ОКС» и брикета «БАРХАН» для применения в борьбе с термитами.

Глава 5. ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ПРОТИВ ВРЕДНЫХ САРАНЧОВЫХ

Многолетний опыт борьбы с саранчовыми свидетельствует, что инсектициды в местах их применения обеспечивают лишь временное снижение численности и вредоносности насекомых. При этом тотальная обработка сельскохозяйственных земель химикатами дестабилизирует экологическую ситуацию за счет истребления естественных врагов саранчовых, что удлиняет периоды массового размножения на несколько лет. Практическое использование их в борьбе с саранчовыми началось с применения бактерий [D.Herelle, 1911], затем грибов, нематод, энтомопатогенных амёб [Skeife, 1925; King, Taylor, 1937; Винокуров, 1949]. Успешное применение в огромных масштабах химического метода заметно задержало развитие микробиометода. Объективная необходимость в разработке микробиологических методов возникла вновь в связи с отрицательными генетическими и токсикологическими последствиями интенсивного использования пестицидов. Основные успехи микробиологической защиты от саранчовых достигнуты при применении микроспоридий [Henry et al., 1974, 1978, 1985], энтомопатогенных грибов [Огарков, 1979, 2000; Огаркова, 1985; Herrer Huang, 1986; Lomer et al., 2001; Faria., Wraight, 2007], изучается возможность применения вирусов [Colgan, 1986].

5.1. Препараты на основе энтомопатогенных микроспоридий

Энтомопатогенные микроспоридии – важные регуляторы численности насекомых, что обуславливает значительный интерес к данной группе паразитов как к потенциальным агентам биологического метода борьбы с насекомыми-вредителями. Микроспоридии существенно ограничивают численность

многих опасных вредителей. Они периодически вызывают массовую гибель таких серьезных вредителей, как кукурузный мотылек, майский хрущ, американская белая бабочка, непарный и кольчатый шелкопряд, златогузка и других. Микроспоридий обычно вызывает хронические заболевания, принимающие характер эпизоотии в критические для популяции хозяина периоды существования. Известны также микроспоридии, заражение которыми приводит к быстрому летальному исходу. Изучение микроспоридии как возбудителей заболевания насекомых началось в середине XIX века. Л. Пастер и А.Е. Бальбиани при исследовании причин болезни тутового шелкопряда впервые обнаружили у больных особей споры микроспоридий. После первого описания микроспоридий из тутового шелкопряда началось интенсивное исследование представителей этой группы.

В середине XX века впервые возникла идея их практического использования. Так, Холл [Hall, 1954] впервые на североамериканском континенте попытался использовать микроспоридии для борьбы с чешуекрылыми вредителями кустарников. Он получил споры *Nosema infesta* на экспериментально зараженных гусеницах выемчатокрылой моли, использовал их для подавления численности основного хозяина этих микроспоридий чешуекрылого *Crambus bonifatellus*. Результаты опыта были неудачными, вероятно из-за разведения микроспоридий на насекомом, которого они обычно не поражают. Затем в Чехии против гусениц американской белой бабочки *Hyphantria cunea* L. были проведены полевые опыты – обработка гнезд суспензией, содержащей в 1 мл воды 3×10^6 спор микроспоридий *Thelohania hyphantriae* [Weiser, 1958]. В результате, через 2 недели погибло 25 % вредителей, а через 4 недели – 100 %. Это была первая успешная попытка применения микроспоридий против вредителей древесных культур. Однако передачи микроспоридий следующему поколению вредителей не произошло.

В последние годы разработки по практическому использованию микроспоридий в биологической борьбе с вредными беспозвоночными широко ведутся в двух направлениях: прогнозирование эпизодической обстановки в популяциях вредителей с целью обмена обработок инсектицидами и создание биопрепаратов на основе микроспоридий.

Так, на основе прогнозирования развития микроспориоза в популяции такого вредителя, как капустная белянка *Pieris brassicae* L., почти ежегодно можно ограничивать или отменять химические обработки, что уменьшает загрязнение окружающей среды и расходы на борьбу с вредными организмами.

Основным способом массового разведения микроспоридий пока остается их культивирование в живом насекомом, что усложняет и удорожает накопление спор как основы биопрепаратов. Однако, несмотря на эти сложности массового разведения микроспоридий, в США создан первый промышленный препарат, предназначенный для борьбы с прямокрылыми на пастбищах [Henry et al., 1978].

Для использования спор микроспоридий в качестве основы биопрепарата для защиты от вредных насекомых необходимо иметь достаточное количество спор паразитов. Однако быстрая потеря жизнеспособности спорами микроспоридий при нахождении во внешней среде не позволяет хранить их длительное время. По данным Вейзера [Weiser, 1957b], оптимальная температура при хранении спор некоторых видов микроспоридий находится в пределах 0...+5 °С, при этом споры сохраняют жизнеспособность 13 месяцев и более, нагревание спор выше 38 °С или резкие смены температур очень быстро убивают их. Сухие споры еще быстрее теряют жизнеспособность.

Для определения влияния длительности хранения спор *N. locustae* на их вирулентность были проведены опыты [Henry, Ota, 1974a], в которых использовали свежие споры, а также споры, хранившиеся в воде от 8 месяцев до 3 лет при темпе-

ратуре -10°C или в трупах хозяина до 1 года. После внесения свежих спор наблюдалось снижение плотности популяции ниже экономического порога вредоносности, в других случаях заметного сокращения численности популяции вредителя не произошло.

Длительное сохранение и передача микроспоридий от поколения к поколению в природных популяциях влияет на численность вредителя. Считается [Modax, 1973], что сохраняемость микроспоридий в природе обеспечивается устойчивостью спор во внешней среде, широким кругом хозяев, низким пределом инвазионности, толерантностью хозяев к заражению высокими дозами спор, трансвариальной передачей и возможностью заражения с пищей, непродолжительностью цикла развития простейшего, возможностью пассажа спор через дополнительных хозяев в течение длительного времени, продукцией большого числа спор.

За 17 лет изучения *Nosema locustae* в лабораторных и в полевых условиях как хозяева этой микроспоридии зарегистрированы 58 видов саранчовых. Каждая особь саранчи, получившая споры *N.locustae*, через 32 дня накапливает 4 миллиона спор. Этого количества спор микроспоридий достаточно, чтобы через 4–5 недель после обработки 1,6 га уменьшить число саранчовых на 50 %. Полевые испытания *Nosema locustae* против *Melanoplus sanguinipes*, *M.differentialis*, *M.pachardii*, *M.infantalis*, *Camnula pellucida*, *Aeropedellus clavatus*, в Соскачеване дали хорошие результаты [Ewen et al., 1979]. Внесение 5×10^9 спор в 1,68 кг отрубей, рассыпаемых на одном га, через неделю дало признаки заболевания у *M.sanguinipes* и *M.infantalis*. Через 5–6 недель после обработки было заражено 50–60 % особей *Melanoplus spp.*, 65 % *C.pellucida*, 20 % *A.clavatus*. Отмечена передача микроспоридий на следующий год, но в количестве, не оказывающем сильного влияния на численность популяции.

Результаты полевых испытаний показали, что стандартная обработка в дозе $2,5 \times 10^9$ спор на 1,7 кг отрубей на 1 га,

проведенная при наличии личинок 1 возраста раннелетних видов, снизила численность популяции в течение 4 недель на 50–65 %, 35–50 % выживших насекомых имели степень заражения, достаточную для снижения плодовитости.

Использование приманок с пшеничными отрубями в дальнейшем сравнивалось с методом мелкодисперсного опрыскивания водной суспензией спор *N.locustae* (Henry et al., 1978). Применение приманок было более эффективным по сравнению с опрыскиванием самыми высокими дозами спор. Несмотря на то, что внесение пшеничных отрубей – экстенсивный и громоздкий метод для проведения обработок в широких масштабах, подсчет стоимости производства больших количеств спор, достаточных для мелкодисперсного опрыскивания, при сравнении результатов показал, что он экономически выгоднее. Широкомасштабная предохранительная обработка 19 000 га пастбищ, проведенная в США определила долгосрочное действие биопрепарата на основе *N.locustae* (Henry, 1978.) Приманку распыляли по воздуху, и поля находились под нападением состояния популяции кобылок в течение 3-х лет. Общий результат применения *N.locustae* был достаточно обнадеживающим, чтобы рекомендовать микроспоридии против саранчовых в Канаде и Аргентине.

На основе этих микроспоридий выпущен первый промышленный препарат – «Нолок», предназначенный для борьбы с прямокрылыми на пастбищах, который получил высокую экономическую оценку: при затратах, равных 1,86 доллара на производство препарата и обработку им одного га многолетних трав, стоимость сохраненной продукции оценена в 1200 долларов [Henry et al., 1978].

На основе микроспоридий *Paranosema (Nosema) locustae* создан другой промышленный биопрепарат «Нолобайт», успешно применявшийся в борьбе с саранчовыми [Henry et al., 1974; 1978; 1981]. В США против саранчовых рекомендован препарат «Нолобайт» в виде гранул, содержащих паразитиче-

ских простейших из отряда микроспоридий *Nosema locustae* и пшеничные отруби. Препарат рассеивают на посевах, сенокосах и пастбищах с самолета в норме 1,1 кг/га (около 2,5 млрд спор). Он сохраняет патогенные свойства при температуре 20–22 °С в течение 3–4 месяцев, а при 3–5 °С – в течение 3-х лет. Через 3–4 недели после применения препарата погибает 70–80 % особей. Личинки и имаго в процессе питания потребляют препарат и заболевают. Основным недостатком препарата – его высокая стоимость [Лачининский и др., 2002].

«Нолобайт» может обеспечить подавление кузнечиков и популяций саранчи на посевах сельскохозяйственных культур и на пастбищах. «Нолобайт» заражает жировое тела большинства видов кузнечиков и некоторых сверчков. Инфекция и болезнь для саранчовых возбудителей насекомых начинается с приёма приманки. Смерть саранчового начнется через 3–6 недель. Патоген насекомых размножается в инфицированных кузнечиках и перейдет от зараженных к другим особям и может остаться в популяции саранчовых в течение нескольких лет после применения.

Препарат «Нолобайт» используется, когда плотность достигает девяти или более саранчи на квадратный метр. Личинки младших возрастов более чувствительны к действию препарата и соответственно эффективность применения выше на полях, где встречается насекомые более младших возрастов. Для достижения наилучших результатов применения, «Нолобайт» нужно использовать, когда большинство личинок находится в третьем возрасте (от 12 до 19 мм). Кроме того, на эффективность препарата могут влиять такие факторы, как погодные условия местности (например, дождь после обработки, температура), плотность популяции кузнечиков и миграция насекомых. Норма расхода «Нолобайт» для посева на пастбищные угодия 1,12 кг на гектар. Потребление высокого количества спор личинкой повысит эффективность продукта и уменьшит времени действия.

Таким образом, в течение 25-ти лет основное внимание в микробиологическом контроле саранчовых уделялись применению *N. locustae* благодаря высокой скорости ее развития, вирулентности для широкого круга хозяев и возможности массового производства этих микроспоридий.

По изучению последствий использования микроспоридий также были проведены много исследований. В Национальном заповеднике природы в Максвелле, что в штате Нью-Мексико, в 1988 году были внесены споры микроспоридий *Nosema locustae* на шесть участков и проведена трехлетняя оценка результатов биологического контроля саранчовых. В 1988 году плотность кузнечиков значительно сократилась в течение нескольких недель, а до конца сезона – до 50 %. Инфекции были самыми высокими от 6 до 8 недель после внесения. Показатели инфицирования значительно различались на этапах развития и подсемействах. Виды подсем. Melanoplinae были наиболее сильно инфицированы и отличались наибольшей смертностью. Три вида были добавлены в список новых хозяев *N. locustae*. На обработанных участках в 1988 году плотность птиц была значительно выше, а паразитизм *Scelio opacus* (Provancher) в кубышках была значительно часто. Споры *N. locustae* встречались в яйцах и младших возрастах личинок, но споры не были обнаружены на кубышках. В июне 1989 года плотность насекомых на обработанных площадях была аналогична, но с середины июля по середину августа плотность населения была значительно ниже на обработанных участках. Основываясь на данных о зараженности и плотности, подавление популяции в течение второго года, по-видимому, было результатом влияния *N. locustae*. В 1990 году обработанные и контрольные популяции существенно не различались, и оба они были ниже стандартного порога вредоносности – 9,6 саранчи на квадратный метр [Bomar, et. al., 1993].

В Аргентине также, в течение двух лет (1994 и 1995 гг.), была обследована местность в провинции Ла-Пампа и Буэ-

нос-Айресе для обнаружения микроспоридий *Nosema locustae*, патогена саранчовых, введенный несколько раз в 1978–1982 годах для борьбы с вредными видами. Всего собрано 7 535 особей саранчовых из 13-ти участков. Были обнаружены зараженные кузнечики на 4-х участках, 2 из которых в 75 км от ближайшего места применения. Инфекция была обнаружена в 10-ти видах. Семь видов саранчовых подсем. Melanoplinae (*Baeacris punctulatus*, *Dichroplus elongatus*, *D.pratensis*, *D.vittatus*, *Neopedies brunneri*, *Scotussa daguerrei* и *S. lemniscata*) определены как носители патогена. Два вида из подсем. Gomphocerinae (*Staurorhectus longicornis* и *Rhammatocerus pictus*) и один вид из сем. Romaleidae (*Diponthus argentinus*) также были заражены. Распространенность инфекции варьировалась от 0,7 % у *D.pratensis* до 33,3% у *R.pictus* и в среднем 7,9 %. *B.punctulatus* проявился как наиболее восприимчивый вид к инфекции *N.locustae* в популяции саранчовых центральной Аргентины [Lange et al., 1996].

В результате изучения истории применения микроспоридий против стадных саранчовых в Африке установлено, что потенциал *N.locustae* был в конечном итоге не очень достаточным для преодоления комплекса факторов успешного применения его в широком масштабе. К таким факторам можно отнести: эффективность препарата (скорость и степень смертности были относительно низкими), узкоспецифичность для видов (не все виды вредителей были восприимчивыми), форма препарата (приманка из отрубей пшеницы исключала кормление с некоторыми вредителями), стоимость (цена препарата была чрезмерной), хранение (организм не обладал долговременной стабильностью), комплексное применение (препарат приходилось применять при узком наборе экологических и логистических параметров) и производство (использование системы производства *in vivo* затрудняет производство большого объема). Некоторые из наиболее значительных ограни-

чений, которые привели к провалу применение *N. locustae*, были преодолены путем работы с другими патогенами, включая проблемы формулирования, хранения, эффективности и производства. Однако, по крайней мере, четыре соответствующих урока можно извлечь из истории *N. locustae* и принимать во внимание в текущей работе с биологическим контролем миграции саранчи. Во-первых, неустойчивая динамика популяции саранчи требует, чтобы производство, хранение и распределение дополнительного биологического контрольного агента определялось циклом развитие и вспышек. Во-вторых, огромный пространственный масштаб и низкая стоимость защищаемых от вредителя ресурсов (пастбищных угодий) создают ряд проблем, связанных с внесением и транспортировкой применяемого средства борьбы. В-третьих, контроль саранчовых включает в себя управление вредителем местных насекомых, встроенным в сложные природные экосистемы, что предполагает, что наши вмешательства должны проводиться с большой осторожностью, контролем и, в конечном счете, смирением. В-четвертых, хотя патогены могут использоваться в качестве «биоинсектицидов», биологический контроль требует образования конечных пользователей в отношении более сложного подхода к борьбе с вредителями [Lockwood et al., 1999.].

5.1. Препараты на основе мицелиальных энтомопатогенных грибов

Во всем мире с начала 1960-х годов было разработано значительное количество микробиологических препаратов на основе энтомопатогенных грибов. В качестве активных ингредиентов использовали 12 видов или подвидов (разновидностей) грибов микоинсектицидов и микоакарицидов для индуцированных и инокулирующих применений. Препараты на осно-

ве штаммов гриба *Beauveria bassiana* (33,9%), *Metarrhizium anisopliae* (33,9%), *Isaria fumosorosea* (5,8%) и *B. brongniartii* (4,1%) являются наиболее часто используемыми среди 171 продуктов [Faria., Wraight, 2007].

Исследования последних лет позволяют расценивать грибные патогены в качестве наиболее вероятных кандидатов для создания микробиологических препаратов для борьбы с саранчой. Два вида метаризиума – *M. flavoviride* и *M. anisopliae* – оказались очень эффективными против саранчовых тропических и субтропических регионов [Лачининский и др. 2002].

Виды энтомопатогенных грибов рода *Metarrhizium* Sorokĭn, 1879 заражает более 200 видов насекомых. Таксономия рода *Metarrhizium* была пересмотрена. Из признанных видов (*M. anisopliae*, *M. flavoviride*, *M. album*), проанализировано 123 изолятов и между ними обнаружен высокий уровень генетического разнообразия, который разрешен путем филогенетического анализа ДНК. *Metarrhizium acridum* – новое название вида данной группы, который, как известно, является вирулентным и специфичным для саранчовых (Acrididea). Ранее этот вид имел определение как *Metarrhizium anisopliae* (var. *acridum*), до этого была сделана ссылка на *M. flavoviride* или *Metarrhizium* sp. [Driver et al., 2000].

Различные исследовательские группы, в том числе международная программа LUBILOSA (которая разработала продукт «Зеленый мускул»), выявили и рассмотрели основные технические проблемы для микробиологического контроля численности саранчи, включая выделение изолятов, штаммов и массовое производство препарата. LUBILOSA – название исследовательской программы, направленной на разработку микробиологического метода контроля популяции вредных саранчовых в Африке. Она является сокращенной формой французского названия программы: Lutte Biologique contre les Locustes et les Sauteriaux (биологический контроль над са-

ранчой и кузнечиками). В течение 13-летней исследовательской работы (с ноября 1989 г. по декабрь 2002 г.) программа выявила африканского изолята энтомопатогенного гриба из саранчового, принадлежащего к роду *Metarrhizium* и создала специфичного и высоковирулентного штамма и выполнила все исследовательские работы для разработки коммерческого биопестицидного продукта Green Muscle на основе его споры. Контроль численности насекомых является одним из важных направлений с использованием споры гриба выявленного насекомого хозяина. Масляные формы препарата позволяют применять споры гриба в сухих условиях и совместимы с существующими методами применения ультрамалобъемных опрыскиваний (УМО) для борьбы с саранчой [Bateman et al., 2017]

M. acridum рассматривается Министерством сельского хозяйства США для выпуска в Западном штате США для контроля местных кузнечиков и сверчков.

На основе австралийского штамма метаризиума создана препаративная форма микоинсектицида, «Green guard®». В Австралии биопрепарат «Green guard®», в котором используется особо вирулентный для саранчовых местный штамм *M. anisopliae* var. *acridum*, внедрён в производство. Он был применён в 2000–2001 гг. для контроля саранчи *Chortoicetes terminifera* на площади 25 тысяч га. Эффективность обработок превысила 90 % через 8–14 дней после внесения. Подобный противосаранчовый препарат на основе *B. bassiana* существует в США. В отличие от узко специфичного гриба *E. grylli*, метаризиум и боверия могут поражать широкий круг насекомых, например, для боверии известно свыше 700 видов насекомых-хозяев [Лачининский и др., 2002].

В Мексике разработаны стратегии биологического контроля для саранчей и кузнечиков. Основные виды деятельности включают в себя: обследования энтомопатогенных грибов,

лабораторный скрининг изолятов, тестирование методов массового производства, составление и полевую оценку вирулентных штаммов. Из коллекции энтомопатогенного гриба *Metarrhizium* spp. изучено 40 изолятов, полученные из американской саранчи (*Schistocerca piceifrons*). Изоляты МааPL16, МааPL25 и МаPL40 являются одними из самых вирулентных. Сравнительный анализ случайных амплифицированных полиморфных образцов ДНК между двумя мексиканскими изолятами *Metarrhizium*, МаPL40 и МаPL32 и австралийским изолятом *Metarrhizium anisopliae* var. *acridum* (FI-985) показали, что мексиканские изоляты и австралийский изолят имеют аналогичные отпечатки ДНК, предполагая, что они могут принадлежать к одному и тому же штамму. Полевые испытания с использованием масляных составов изолятов МаPL40 и МаPL32 против личинок *S. piceifrons*, применяемых со нагрузкой 50 г конидий в масле, 1 л га, обеспечивали более 90 % уменьшения численности насекомых в течение 10 дней после обработки. Сравнительные исследования между мексиканскими и австралийскими изолятами проводились в диапазоне разных температур [V́ictor, et al., 2002].

Разработка эффективных рецептур спор *Metarrhizium anisopliae* в Африке, Австралии и Бразилии открывает новые возможности для экологически безопасных операций по контролю. Биопестицид убивает 70–90 % обработанной саранчи в течение 14-20 дней без какого-либо измеримого воздействия на нецелевые организмы. Интегрированная стратегия борьбы с вредителями с акцентом на использование *Metarrhizium*, который включает использование химических пестицидов с биологическими вариантами, такими как микроспоридия саранчовых *Nosema* и паразитоиды яичных яиц *Scelio* spp., стал реалистичным вариантом [Lomer et al., 2001; Hunter et al., 2001].

В России отобраны высокоэффективные штаммы энтомопатогенных гифомицетов *Metarrhizium anisopliae* (Sorok.)-МАК 1,

Beauveria bassiana (Bals.) Vuill. – ББК-1, перспективных для создания на их основе биопрепаратов для контроля численности саранчовых. Проведена первичная оценка методов их наработки в поверхностной и глубинной культуре. Подобраны оптимальные титры рабочей суспензии для проведения испытаний в полевых условиях. Показана перспективность использования смешанных инфекций (микроспорициально-грибных и бактериально-грибных) для подавления численности вредных саранчовых [Левченко, 2007].

В последние годы в Казахстане интенсивно изучается видовой состав энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых, определяется их практическое значение, а также разрабатывается технологии получения и применения микробиологических препаратов против вредных саранчовых [Насырова. 1995; Сагитов, Темрешев 2000; Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004; Temreshev, Sagitov 2005; Темрешев, Чильдебаев 2011; Дуйсембеков и др., 2011; Успанов и др., 2012; Успанов, 2013]. В результате проведенных исследований была проведена предварительная оценка казахстанских штаммов гриба, показавших высокую вирулентность в отношении личинок саранчовых. Отобран перспективный штамм BVes3-06 для создания на его основе нового микоинсектицида [Дуйсембеков и др., 2011]. На большой выборке штаммов, выделенных на территории Казахстана, показана высокая гетерогенность *Beauveria bassiana* по признаку вирулентности в отношении саранчовых. Выявлено шесть штаммов гриба *B.bassiana*, обладающих высокой биологической активностью для представителей данной группы вредителей. Для них подобраны оптимальные титры рабочей суспензии. Показано, что отобранные культуры обладают высокой вирулентностью и на насекомых других систематических групп. Для данных культур гриба определены температурные предпочтения и отработаны лабораторные методы глубинной и твердофазной ферментации.

В качестве перспективных штаммов-продуцентов для создания новых биологических препаратов отобраны два новых местных штамма гриба *Beauveria bassiana*, обладающие высокой вирулентностью в отношении различных видов саранчовых, продуктивностью и термотолерантностью. Разработаны лабораторные регламенты их производства и подобрана препаративная форма [Успанов, 2013]. Применение препаративной формы масляной суспензии, полученной на основе местного штамма энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals) Vuill., вызывало смертность 71,0–97,5 % вредителя, что было достаточно для эффективного контроля численности саранчовых [Успанов и др., 2012; Леднёв и др., 2013].

В результате проведенного трехступенчатого скрининга были отобраны штаммы *B.bassiana* и *M.anisopliae* высокоэффективные против стадных и нестадных саранчовых в условиях аридных стаций. На их основе разработаны два препарата: Миколар В и Миколар М (в форме масляной суспензии), биологическая эффективность которых на фоне жестких гидротермических условий степной зоны Казахстана (влажность ниже 50 %, температура выше 30 °С) на личинках итальянского пруса и мароккской саранчи составляет 75–100 %. Указанные препараты прошли государственную регистрацию в Республике Казахстан [Леднёв и др., 2018].

По литературным данным, к настоящему времени производится более 20 разных форм микробиологических препаратов, предназначенных для борьбы с вредными видами прямокрылых [Faria, Wraight 2007]. Из них 10 препаратов выпускается на основе разных штаммов гриба *B.bassiana*. На основе штаммов гриба *M.anisopliae* и специфичного для саранчовых штамма *M.anisopliae* var. *acridum* также производится еще 10 микробиологических препаратов. Наиболее известными и широкоприменяемыми являются препараты на основе специфичных штаммов (Таблица 5.1).

Таблица 5.1

**Сведения о микоинсектицидных препаратах предназначенных
для борьбы с вредными видами прямокрылых
[по Faria., Wraight 2007, с дополнением]**

№	Торговые названия	Форма и основа препарата	Производитель
На основе гриба <i>Beauveria bassiana</i>			
1	Bio-Fung	С/НИ	CESAVEG, Мексика
2	Mycotrol ES	ВК/МД	Laverlam International, США Mycotech Corp., США
3	Mycotrol-O	ВК/МД	Laverlam International США Mycotech Corp., США
4	Mycotrol OF	ВК / СУ	Mycotech Corp., США
5	Mycotrol OF	ВК/МД /УМО	Mycotech Corp., США
6	Mycotrol WP	ВК / СП	Emerald BioAgriculture Corp., США Mycotech Corp., США
7	Naturalis	ВК/МД	Troy Biosciences Inc., США
8	Naturalis	ВК/МД	Troy Biosciences Inc., США
9	Organigard	ВК/МД	Emerald BioAgriculture Corp., США Mycotech Corp., США
10	Миколар-В	МС	Казахстан
На основе гриба <i>Metarrhizium anisopliae</i>			
11	Fitosan-M	С / НИ	CESAVEG, Мексика
12	Meta-Sin	ВК / СП	Agrobionsa, Мексика
13	Meta-Sin	ВК /МД	Agrobionsa, Мексика
14	Ago Biocontrol Metarrhizium	ВК / НИ	Ago Biocontrol, Колумбия
15	Миколар-М	МС	Казахстан
16	Kiloca	МС	Китай
На основе гриба <i>Metarrhizium anisopliae</i> var. <i>acidum</i>			
17	Green Muscle OF	ВК / МК	Biological Control Products SA (Pty) Ltd, ЮАР
18	Green Guard U	ВК/МК УМО	БАСФ, Германия
19	Green Guard SC	С / ПВА	БАСФ, Германия
20	NOVACRID	С	Elphant vert. Швейцария

Примечание: Препаративные формы: СП – смачиваемый порошок; МК – маслосмешаемый текучий (суспензион) концентрат; УМО СУ – ультратрамалообъемная суспензия; СУ – суспензия; МД – масляная дисперсия, МС – масляная суспензия. Действующая форма грибов: ВК – воздушные конидии; С – споры; НИ – нет информации.

Концерн БАСФ (Германия) выпускает микробиологический инсектицид «Green Guard SC Premium», который специально разработан для применения в сельском хозяйстве, на пастбищах и несельскохозяйственных площадях. Препарат содержит 100 г/л *Metarrhizium anisopliae* var *acridum*. (4×10^{10} спор/г.). Рекомендуются применять против саранчовых и кузнечиков в стадии личинок младших возрастов в норме 500 мл га. Норма рабочей жидкости 75–225 л воды на 1 га. Гибель личинок происходит в течение 8–12 дней, при температуре 25–35 °С. Насекомые заражаются перкутанно и через корм.

Компания «Groupe Elephant vert.» (Швейцария) выпускает микробиологический препарат «NOVACRID», предназначенный для борьбы с саранчовыми. Он изготовлен на основе штамма *Metarrhizium acridum* Strain EVCH077 (ранее *Metarrhizium acridum*). Действует против саранчовых как естественных хозяев. Активное вещество: штамм гриба, концентрация: 5×10^{10} КОЕ/г высушенных спор.

Саранча и кузнечики являются основными экономическими вредителями в Китае и контролируются стратегией профилактического управления, где ежегодно обрабатывается около 1,5 млн га. Система профилактического управления направлена на то, чтобы сохранить саранчу и кузнечиков в более низкой плотности, они уже не являются общими, а урожай и пастбищные повреждения сведены к минимуму. Существует значительный совершенный контроль, в том числе сохранение естественных врагов и сокращение площади благоприятных мест обитания путем изменения среды обитания. Даже при этом саранчовые все еще широко распространены. На 127 полевых станциях в

мониторинге и контроле саранчовых участвует более 2 000 технических специалистов. Эти специалисты контролируют и обрабатывают вредителей саранчи и кузнечиков, а собранные данные интегрируются в национальную компьютерную платформу. Эти данные анализируются и публикуются бюллетени новостей о том, где и когда наиболее плотные заражения, вероятно, будут иметь возможность предоставлять дополнительные ресурсы, когда это необходимо, в рамках координации эффективной программы управления саранчовыми. Раньше борьба с ними осуществлялась только с помощью химических пестицидов, но в последние годы все чаще используется биопестициды, разработанные на основе штамма гриба *Metarrhizium acridum* и микроспоридий *Paranosema locustae*. С каждым годом увеличивается объем применение микробиологических препаратов. Если в 2004 году такие продукты использовались только в 5 % обработках, их использование в последние годы увеличилось более чем на 30 %, что превышает 100 000 га в год. Применение биопестицидов против саранчей и кузнечиков в таком размере составляет большую долю, чем все остальные по всему миру вместе взятые.

В условиях Узбекистана также проведено испытание двух препаратов, выпускаемых на основе *Metarrhizium acridum*. В 2010 и 2011 годах проводились испытания микробиологического инсектицида «Green Guard SC Premium» против личинок итальянской саранчи – *Calliptamus italicus*. Норма расхода препарата (содержащей 50 г спор) – 500 г/га. На 7-й день опыта наблюдалось снижение численности личинок. В течение 14 дней эффективность препарата составляла 69–76 %. В 2011 году использование препарата при норме расхода 500 мл/га приводила к сокращению численности личинок в течение 10 дней на 78 %. Через 16 дней эффективность доходила до 90 %. Эффективность Green Guard SC Premium в норме 250 мл/га (содержащая 25 г спор) в течение 10 и 16 дней составила 69 % и 71 %, соответственно (Hunter et al., 2016). Основываясь на

проведенные исследования по испытанию препарата против саранчовых в условиях Узбекистана рекомендуется применение «Green Guard SC Premium» [Гаппаров и др., 2011., Гаппаров и др., 2013].

Исследование по определению эффективности микробиологического препарата «NOVACRID», предназначенного для борьбы с саранчовыми, проведено в 2017 и 2018 годах. Изучена биологическая эффективность микробиологического препарата «NOVACRID» относительно личинок итальянской саранчи в ранней стадии развития в лабораторных и полевых условиях и получена высокая эффективность – на 10 день эксперимента она составила 100 %. В 2017 году в день начала полевых экспериментов плотность личинок в среднем составила $30,3 \pm 2,6$ экз. на каждый квадратный метр. В течение 7 дней после обработки препаратом в норме 50 г/га их плотность (количество) уменьшилась до $20,8 \pm 0,5$ экз., а биологическая эффективность препарата составила $30,8 \pm 0,9$ %, через 10 дней показатель эффективности составил $62,7 \pm 0,7$ %, а на 15 день – $89,9 \pm 0,7$ %. В 2018 году в условиях Джизакской области против личинок средних и старших возрастов итальянской саранчи препарат показал высокий биологический эффект. При норме расхода 25 г/га эффективность препарата в 7-й день учета составляла 40,2 %, а в 11-й день 89,1 % и на 15-й день после обработки 96,7 %. [Медетов, 2018., Гаппаров и др., 2013.].

В результате многолетних исследований изучены и выявлены патогенные микроорганизмы прямокрылых насекомых. На основе микроспоридий и грибов созданы микробиологические препараты, которые используются в борьбе с вредными видами саранчовых и других видов прямокрылых. Использование экологически безвредных и безопасных микробиологических препаратов в регуляции численности вредных видов прямокрылых позволяет снизить пестицидную нагрузку на окружающую среду и, таким образом, способствовать сохранению биоразнообразия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прямокрылые широко распространены в природе и считаются одной из самых известных групп насекомых, они участвуют в биологическом круговороте веществ и в почвообразовательных процессах, являются объектами биологических исследований. Среди них есть виды, которые приносят вред сельскому хозяйству. Еще с древних рукописей известно о губительной деятельности саранчи, которая уничтожала большие площади посевов. И сегодня саранча представляет огромную проблему для человека. Она очень быстро размножается. В поисках пищи большие стаи этих насекомых мигрирует с места на место. На своем пути они уничтожают абсолютно все растительности. Для контролирования их численности применяются инсектициды на больших площадях. Чтобы сократить объемов и снизить отрицательные последствия химических обработок, необходимо разработать безопасные для окружающей среды средства борьбы, в частности, микробиологические.

Основными направлениями научных исследований в области микробиологической защиты растений являются поиск и выявление специфичных штаммов микроорганизмов, изучение механизмов взаимодействия с целевыми объектами, влияние факторов окружающей среды, поиск подходов к совершенствованию производства, применение и оптимизация форм биопрепаратов.

По литературным данным, изучение энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых продолжается уже более 150 лет. Однако, интенсивные поиски начались только после определения вредных последствий применения инсектицидов и возникновения тревожных проблем безопасности окружающей среды и безопасности во всём мире. Изучены эпизоотии, определены значения микроорганизмов в естественной регуляции численности популяции массовых видов саранчовых. Из-

вестно более 100 видов микроорганизмов – вирусов, бактерий, грибов, простейших, и микроскопических нематод как возбудители заболеваний прямокрылых. Исследованы механизмы действия энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых с их хозяевами. Выявлены виды микроорганизмов, на основе которых созданы различные формулировки биопрепаратов.

Использование биопрепаратов, созданных на основе микроспоридий, не всегда оказалось надежным. Получение дорогостоящих специфичных штаммов грибов и производство препаратов на их основе на более дешевых субстратах позволило внедрить в практику микоинсектицидных препаратов. Наряду с достигнутыми успехами еще существует и ряд задач, без решения которых невозможно обеспечить экологически безопасные методы борьбы с саранчовыми. Важным фактором является создание научно обоснованную технологию использования микробиологических препаратов в борьбе с каждым видом саранчовых, учитывая условия окружающей среды и ареалов их распространения. Необходимо выявить и изучить местных штаммов микроорганизмов, определить последствия использования микробиологических препаратов, полученных на основе штаммов из других регионов. Изучение биоэкологических особенностей, выявленных в условиях Узбекистана энтомопатогенных микроорганизмах, показало, что лишь немногие виды микроорганизмов могут быть пригодными для использования их в биологическом контроле. Чтобы получить высокие результаты научных достижений разработки микробиологических методов борьбы с саранчовыми, необходимо повысить уровень экологических знаний специалистов, работающих в области борьбы с саранчой. Внедрение в практику биологического контроля саранчовых, помимо использования микроорганизмов, паразитов энтомофагов, требует привлечения ГИС технологию и создать на их основе интегрированной системы борьбы.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Сведения о энтомопатогенных микроорганизмах, выявленных у прямокрылых насекомых

№	Микроорганизм	Насекомые-хозяева	Страна	Источник информации
Вирусы				
Сем: Reoviridae				
1.	<i>Cyrovirus VCP</i>	<i>Caledia captiva capitiva Locusta migratoria</i>		Colgan, 1986.
Сем: Poxviridae				
2.	<i>Entomopoxvirus</i>	<i>Calliptamus italicus</i>	Китай	Li et al., 1998.
3.	<i>Entomopoxvirus</i>	<i>Melanoplus sanguinipes</i>	США	Henry., Jutila 1966.
4.	<i>Entomopoxvirus</i>	<i>Locusta migratoria</i>	Танзания	Purrini et al. 1988.
5.	<i>Entomopoxvirus</i>	<i>Schistocerca gregaria</i>	Йемен	Purrini., Rhode 1988.
6.	<i>Entomopoxvirus</i>	<i>Anacridium aegyptium</i>	Франция	Meunadier et al. 1992.
Сем: Iridoviridae				
7.	<i>Cricket iridovirus</i>	<i>Gryllus campestris</i>	Голландия	Kleespies et al. 1999.
Сем: Parvoviridae				
8.	<i>Ambidensovirus</i>	<i>Acheta domesticus</i>		Szelei., et al. 2011.
Сем: Dicistroviridae				
9.	<i>Crystalline Array Virus</i>	<i>Melanoplus bivittatus</i>	США	Jutila et al. 1970.
10.	<i>Cripavirus</i>	<i>Teleogryllus commodus</i> <i>Teleogryllus oceanicus</i>	Австралия	Reinganum, et. all, 1970.
Bacteria				

11.	<i>Pseudomonas acridinosa</i> (Schroeter) Migula	<i>Schistoscerogregaria</i>		Lepesme, 1957.
Cytophagales				
Micrococaceae				
12.	<i>Micrococcus acridina</i> Kuff	<i>Dociostaurus maroccanus</i>	Греция	Kufferat (по Уварову, 1927); Поспелов, 1939.
13.	<i>Serratia marcescens</i> Bizio	<i>Schistoscerca gregaria</i>	США	Stevenson, 1959.
Neisocriaceae				
14.	<i>Coccobacillus acridiorum</i> D'Herelle	<i>Schistoscerca pallens</i> <i>Dociostaurus maroccanus</i>	Мексика	D'Herelle, 1910; Штейнхауз, 1952.
Bacilli				
Bacillales				
Bacillaceae				
15.	<i>Bacillus thuringiensis</i> Berl.	<i>Calliptamus italicus</i>	Казахстан Киргизстан	Байжанов, Бугаев, Семенченко, 1997; Доолоткельдиева, 1999, 2001.
Actinobacteria				
Actinomycetales				
Streptomycetaceae				
16.	<i>Streptomyces avermitilis</i> (Burg et al.) Kim et Good- fellow	<i>Calliptamus italicus</i>	Россия	Штерншис, Цветкова, 2002

Rickettsiae		
17.	<i>Rickettsiella grylli</i>	<i>Gryllus bimaculatus</i> , G. <i>capitatus</i>
		Франция Vago, Martoja 1963.
Fungi		
Отдел: Entomophthoromycotina		
Семейства: Entomophthoraceae		
18.	<i>Entomophthora grylli</i> (Fres.) A. Batko	<i>Calliptamus italicus</i> <i>Parapodisma</i> sp.
		Россия, Казахстан Уваров, 1927; Бедуа, 1928; Штейнхауз, 1952; Васильев, 1962; Евлахова, Швецова, 1965; Вейзер, 1972; Кальвиш, 1973; Токтаев, 1972; Евлахова, 1974; Коваль, 1974; Насырова, 1995; Лачининский и др., 2002; Штерншис, Цветкова, 2002; Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004; Темрешев, Чильдебаев, 2011
Тип: Ascomycota		
Класс: Eurotiomycetes		
Порядок: Eurotiales		
Семейство: Trichosomaceae		
19.	<i>Aspergillus flavus</i> Link.	<i>Schizosera gregaria</i> <i>Calliptamus italicus</i> <i>Dociosphaerus maroccanus</i>
		Россия Узбекистан Казахстан Евлахова, 1974; Нуржанов, 1989; Темрешев, 2003; Темре- шев, Хасенов, 2004

20.	<i>A. ochraceus</i> Wilhelm.	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан Казахстан	Нуржанов, 1989; Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004
21.	<i>A. sulphureus</i> Thom et Church	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан Казахстан	Нуржанов, 1989; Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004
22.	<i>Penicillium</i> sp.	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан Казахстан	Нуржанов, 1989; Темрешев, 2003
23.	<i>Aspergillus terreus</i> Thom.	<i>D.maroccamus</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989.
24.	<i>Aspergillus ustus</i> (Beimier) Thom et Churek	<i>Locusta migratoria</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989.
25	<i>Raecilomyces variotii</i> Bainier	<i>Calliptamus italicus</i> ., <i>D.maroccamus</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989.
26.	<i>Raecilomyces farinosus</i> Brown et Smith.	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан Казахстан	Нуржанов, 1989; Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004
Порядок: Onygenales				
Семейство: Gymnoascaceae				
27.	<i>Gymnoascus reesi</i> Baran.	<i>Calliptamus italicus</i>	Молдова Туркменистан	Евлахова, Швецова, 1965; Токтаев, 1972; Евлахова, 1974.
Класс: Sordariomycetes				
Порядок: Microascales				
Семейства: Mucroascaceae				
28.	<i>Scopulariopsis brevicaulis</i> (Sacc.) Bein.	<i>Docioblaureus maroccamus</i>	Узбекистан	Нуржанов 1989.

29.	<i>Scopulariopsis sp.</i>	<i>Dociostaurus tarossanus</i>	Узбекистан	Нуржанов., Шамуратов, 1988.,
Порядок: Eurotiales				
Семейства: Nectriaceae				
30.	<i>Fusarium acridiorum</i> Brongn.et De lacr.	<i>Calliptamus italicus</i>	Казахстан	Темрешев, Хасенов, 2004
31.	<i>F. oxysporum</i> Schlecht.	<i>Dociostaurus tarossanus</i> <i>Calliptamus italicus</i>	Россия Узбекистан Казахстан	Поспелов, 1939. Нуржанов 1989., Темрешев, 2003; Темрешев, Хасенов, 2004
32.	<i>Fusarium sp.</i>	<i>Dociostaurus tarossanus</i>	Россия	Бей-Биенко, 1934, Захваткин, 1934.
Семейство: Corduscipitaceae				
33.	<i>Beauveria bassiana</i> Vuill.	<i>Calliptamus italicus.</i> , <i>Locusta migratoria</i>	Россия Казахстан И другие страны	Евлахова, Швецова, 1965; Токгаев, 1972; Евлахова, 1974; Нуржанов, 1989; Штерншис,- Цветкова, 2002; Темре- шев, 2003; Темрешев, Хасе- нов, 2004; Левченко, 2007.
34.	<i>B. brongniartii</i>	<i>Locusta migratoria</i> <i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан Россия	Нуржанов, 1989; Огарков, Огаркова, 2000; Лачининский др., 2002.
35.		<i>Dociostaurus tarossanus</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989;
36.	<i>Beauveria sp.</i>	<i>Dociostaurus tarossanus</i>	Узбекистан	Нуржанов и др. 1986., Нуржа- нов., Шамуратов, 1988.
37.	<i>Isaria sp.</i>	<i>Dociostaurus tarossanus</i>	Россия	Поспелов, 1939.

38.	<i>Isaria stenobothi</i> Hollande et Moreau	<i>Calliptamus italicus</i>	Россия	Уваров, 1927
39.	<i>Cordyceps amasonica</i> P.Henn	<i>Locusta</i> sp.	Юж. Америка	Бенуа, 1928.
40.	<i>Cordyceps locustifila</i> P.Henn	<i>Locusta</i> sp.	Юж. Америка	Бенуа, 1928.
41.	<i>Cordyceps uleana</i> P.Henn	<i>Locusta</i> sp.	Юж. Америка	Бенуа, 1928.
Семейство: Clavicipitaceae				
42.	<i>Metarrhizium anisopliae</i> (Metsch.) Sorok.	<i>Schistocerca gregaria</i> <i>Calliptamus italicus</i>		Balfour – Browne, 1960. Нуржанов, 1988; Штерншис, Цветкова, 2002; Темрешев, 2003; Левченко, 2007; Temrshchev, Sagitov, 2005; Evans, Samson, 1982.
43	<i>Metarrhizium flavoviride</i> Gams and Rozspal	<i>Zonocerus elegans</i>	Танзания	
44.	<i>Sorospora</i> sp.	<i>Melanoplus</i> sp., <i>Locusta migratoria migratoides</i> .	Мадагаскар	Welling et. all. 1995.
45.	<i>Verticillium lecanii</i> Zimm	<i>Melanoplus</i> sp.,	США	Jonson et. all., 1988.
Тип. Microsporidia				
Класс: Microsporeae				
Семейство: Nosematidae				
46.	<i>Tubulosema acridophagus</i> Henry 1967.Franzen et al. 2005	<i>Schistocerca americana</i> . <i>Melanoplus</i> spp.	США	Henry 1967, Henry and Oma 1974,

47.	<i>Tubulimosema maroccamis</i> Krilova et Nurzhanov, 1987	<i>D. maroccamis</i> , <i>C. italicus</i>	Узбекистан	Крылова, Нуржанов, 1987, 1989; Issi et al., 2008.
48.	<i>Paranosema grylli</i> Sokolova et al. 1994.2003	<i>Gryllus bimaculatus</i>	Россия	Sokolova et al. 1994.2003
49.	<i>Paranosema locustae</i> Canning 1953; Sokolova et al. 2003	<i>L. migratorian</i> более 100 видов <i>Calliptamus italicus</i>	США Казахстан	Canning 1953, 1962; Sokolova and Lange 2002 Лачининский и др., 2002; Темрешев, 2003
50.	<i>Nosema cuneatum</i> Henry 1971	<i>Melanoplus spp. Schistocerca americana</i>	США	Henry 1971, Henry and Oma 1974,
51.	<i>Nosema chorthippi</i> Issi et Krylova 1987	<i>Chorthippus albomar ginatus</i>	Россия	Issi and Krylova 1987
52.	<i>Nosema pygomorphae</i> Togebaye, Seek et March- and 1988	<i>Pygomorpha conica</i>		Togebaye et al. 1988
53.	<i>Nosema montanae</i> Wang, Street et Henry 1991	<i>Melanoplus packardii</i>	США	Wang et al. 1991
54.	<i>Paranosema grylli</i>	<i>Gryllus bimaculatus</i>	Россия	Sokolova et al. 1994, 2003
55.	<i>Nosema asiaticus</i> Wen 1996	<i>Oedaleus asiaticus</i>	Китай	Wen 1996
56.	<i>Liebermannia (Perezia) dichroplussae</i> Sokolova et al. (2007)	<i>Dichroplus elongatus</i>	Аргентина	Lange, 1987; Sokolova et. al. 2009.

57.	<i>Liebermannia patagonica</i> Sokolova et al. (2006)	<i>Trispira magellanica</i>	Аргентина	Sokolova et. al. 2009
58.	<i>Liebermannia Covasacrae</i> Sokolova, Lange, Mariottini, Fuxa.	<i>Covasacris pallidinota</i>	Аргентина	Sokolova et. al. 2009
59.	<i>Liebermannia</i> sp.	<i>Chorthippus loratus</i>	Аргентина	Ignatieva et. al. 2018
60.	<i>Heterovesicula cowani</i>	<i>Anabrus simplex</i>	Аргентина	Lange et al., 1995; Sokolova et. al. 2009
61.	<i>Microsporidium grylli</i>	<i>Gryllus bimaculatus</i>		Токарев et al., 2018
62.	<i>Nosema</i> sp.	<i>Calliptamus italicus</i>	Казахстан	Темрешев, 2003
Семейство: Glugeidae				
63.	<i>Johennea locustae</i>	<i>Locusta migratoria capito</i>	Мадагаскар	Lange et al. 1996.
Царство: Protozoa				
Тип: Амобозоа				
Класс: Tubulinea				
Семейства: Амобидеа				
64.	<i>Malamoeba locustae</i> King. et Taylor	<i>M. differentialis</i>		King, Taylor, 1937
		<i>M. mexicanus</i>		
		<i>M. femur-rubrum</i>		
		<i>Locustana pardalina</i>	ЮАР	Prinsloo, 1960
		<i>Chortoicetes ferminifera</i> <i>Austroites cruciata,</i>		Davis, 1973

65.	<i>Malatoeba sp.</i>	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989; Нуржонов, Нуржанов, 2010
		<i>Locusta migratoria</i>	Узбекистан	Нуржанов, 1989.
66.	<i>Malatoeba indica</i>	<i>Pocillosera picha</i>	Индия	Narasimhamurti, Ahmed, 1980
Тип: Apicomplexa				
Класс: Conoidasida				
Отряд: Eugregarinorida				
Семейства: Gregarinidae				
67.	<i>Gregarina acridiorum</i> Leger	<i>Calliptamus italicus</i>		Semans, 1939; Lira, Hernandez-Crespo, Santiago-Alvarez, 1996
68.	<i>Gregarina sp.</i>	<i>Calliptamus italicus</i>	Узбекистан	Нуржонов, Нуржанов, 2010
69.	<i>Gregarina sp.</i>	<i>Calliptamus italicus</i>		Нуржанов 1989.
70.	<i>Schezogregarine sp.</i>	<i>Melanoplus bivittatus</i> , <i>M. sanguinipes</i> , <i>M. bilituratus</i>		Bucher 1966.
71.	<i>Gregarina gamhami</i>	<i>Schisocerca gregaria</i>		Canning 1956.
Тип: Nematoda				
Класс: Eupleura Inglis, 1983				
Отряд: Mermithida Нуман, 1951				
Семейства: Mermithidae Braun, 1883				
72.	<i>Mermis subnigrescens</i> Cobb	Виды прямокрылых Северной Америки.	Северная Америка	Roigar, 1975

73.	<i>Mermis nigrescens</i> Dujardin	Виды прямокрылых Северной Америки.	Северная Америка	Poinar, 1975
74.	<i>Hexameris albicans</i> Siebold, 1848	Виды прямокрылых Северной Америки.	Северная Америка	Poinar, 1975
75.	<i>Hexameris ovistriata</i> n. sp	<i>Staurorhectus longicornis</i>	Аргентина	Stocks., Caminon. 1992
76.	<i>Agameris decaudata</i> C.S. et Ch	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metalepthea brevicornis</i>		
77.	<i>Agameris unka</i>	<i>Nilaparvata lugens</i> <i>Sogatella furcifera</i>	Корея	Но., Harry., 1990.
78.	<i>Amphimermis buraki</i>	<i>Conosephalus</i> sp	Австралия	Вакер., Poinar., 1994.
79.	<i>Amphimermis acridiorum</i> n. sp.	<i>Phaulacridium vittatum</i> <i>Oedaleus australis</i> <i>Chortoicetes terminata</i>	Австралия	Вакер., Poinar., 1994.
80.	<i>Amphimermis mirabinda</i> n. sp	<i>Phaulacridium vittatum</i> <i>Oedaleus australis</i> <i>Chortoicetes terminata</i>	Австралия	Вакер., Poinar., 1994.
81.	<i>Amphimermis australoellean</i> n. sp	<i>Phaulacridium vittatum</i> <i>Oedaleus australis</i> <i>Chortoicetes terminata</i>	Австралия	Вакер., Poinar., 1994.

82.	<i>Amphimermis</i> n. sp	<i>Phaulacridium vittatum</i> <i>Oedaleus australis</i> <i>Chortoicetes terminata</i>	Австралия	Вакер, Poinar, 1994.
83.	<i>Hexameris serenensis</i> sp. n.	<i>Docioflaurus maroccanus</i> <i>Calliptamus italicus</i> <i>Dociosflaurus genei</i> <i>Chorthippus bicolor</i> <i>Sphingonotus azureus</i> <i>Oedipoda charpentieri</i>	Испания	Santiago., 1997
84.	<i>Amphimermis bonaerensis</i> Miralles	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997
85.	<i>Amphimermis dichroplusi</i> Camino и Lange,	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997
86.	<i>Amphimermis ronderosi</i> Camino и Lange, 1997	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997

87.	<i>Hexameris cochlearius</i> Camino, 1992	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997
88.	<i>Hexameris ovistriata</i> , 1992	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997
89.	<i>Longimeris acridophila</i> Camino and Stoc	<i>Staurorhectus longicornis</i> <i>Laplatacris dispar</i> , <i>Dichroplus elongates</i> <i>Metaleptea brevicornis</i>	Аргентина	Camino., Langes., 1997
Тип: Nematomorpha				
Класс: Gordioidea				
Семейства: Paragordiidae				
90.	<i>Paragordius tricuspidatus</i> (Dufour, 1828)	<i>Nemobius sylvestris</i>		https://en.wikipedia.org/wiki/
Семейства: Spinochordodidae Verrill, 1873				
91.	<i>Spinochordo desbellinii</i> (Camerano, 1888)	<i>Nemobius sylvestris</i>		https://en.wikipedia.org/wiki/

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Микроорганизмы и нематоды

- Acute bee paralysis virus – [12]
Aerobacter aerogenes – [14, 151]
Agamerms – [40, 41]
Agamerms decaudata – [35, 41, 158]
Agamerms unka – [41, 159]
Alternaria – [74, 21]
Alveolata – [80]
Amoebozoa – [79, 157]
Amphimerms – [36, 40]
Amphimerms acridiorum.n. sp – [36, 159]
Amphimerms australoelegans n. sp – [36, 159]
Amphimerms avoluta – [36]
Amphimerms bogongae – [36]
Amphimerms bonaerensis – [41, 160]
Amphimerms buraki n. sp – [36, 159]
Amphimerms dichroplusi – [41, 160]
Amphimerms elegans – [36]
Amphimerms mirabinda n. sp – [36, 159]
Amphimerms ronderosi – [41, 160]
Amphimerms tongaensis – [36]
Anncaliia – [28]
Aparavirus – [12]
Apicomplexa – [80, 157]
Aprocta cylindrical – [43]
Ascomycota – [18, 51, 52, 60, 152]
Ascoviridae – [8]
Aspergillus – [21, 50, 51, 61, 62, 73, 74, 75, 76, 77, 87, 88]
Aspergillus flavus – [15, 21, 50, 51, 60, 62, 67, 69, 73, 75, 76, 77, 88, 99, 102, 152]
Aspergillus ochraceus – [50, 51, 63, 68, 73, 76, 77, 78, 88, 153]
Aspergillus sp – [23]
Aspergillus sulphureus – [50, 51, 63, 68, 73, 74, 77, 78, 153]
Aspergillus terreus – [50, 51, 64, 73, 77, 88, 153]
Aspergillus ustus – [50, 51, 65, 73, 74, 77]
Bacillus pyocyaneus – [14]
Bacillus thuringiensis – [13, 15, 16, 151]
Bacterium (Bac.) cohestiae – [15]

Baculoviridae – [7, 8]
Basidiomycota – [52, 53]
Beauveria brongniartii – [51, 67, 73, 75, 77, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96,
97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 108, 109, 110, 112, 114,
115, 116, 117, 120, 120, 121, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 139, 154]
Beauveria tenella – [67, 89]
Beauveria – [24, 51, 67, 73, 75, 77, 89, 96, 125,]
Beauveria bassiana – [22, 23, 24, 89, 91, 97, 99, 102, 109, 122, 128, 139, 140,
142, 143, 144, 154]
Birnaviridae – [8]
Blastocladiomycota – [52]
Bombyx mori cytoplasmic polyhedrosis – [9]
Bryonosema – [28]
Caliciviridae – [8]
Ceratocystis fimbriata – [71]
Chordopoxvirinae – [10]
Chytridiomycota – [52]
Cladosporium – [21, 74]
Coccobaccillus acridiorum – [13, 14]
Conoidasida – [80]
Cordyceps – [20]
Cordyceps amasonica – [21]
Cordyceps locustifila – [21]
Cordyceps uleana – [21]
Cordycipitaceae – [51, 66]
Cripavirus – [12]
Cypovirus – [7, 9, 150]
Densovirinae – [11]
Dicistroviridae – [7, 8, 12]
Diplotriaena isabellina – [43]
Echinodermata – [11]
Empusa grylli – [19]
Enterobacter – [14]
Enterobacter cloacae – [10, 14]
Entomophthora grylli – [6, 18, 19, 20, 24, 73, 74, 140]
Entomophthora thaxterlana – [109]
Entomophthoraceae – [18]
Entomophthoromycotina – [18]
Entomophthora colorata – [19]
Entomopoxvirinae – [7, 10]
Entomopoxvirus – [10, 150]
Euamoebida – [79]
Eugregarinidae – [81]

Eurotiales – [60]
Eurotiomycetes – [60]
Fibrillanosema – [28]
Fungi – [52]
Fusarium – [21, 51, 70, 73, 74, 77, 88]
Fusarium acridiorum – [21]
Fusarium oxysporum – [50, 51, 70, 73, 74, 77, 78, 88, 124]
Fusarium solani – [21]
Fusarium sp – [74]
Glomeromycota – [52]
Gregarina – [81]
Gregarina acridiorum – [34]
Gregarina sp – [52, 51, 81]
Gregarinasina – [80]
Gregarinida – [33]
Gregarinidae – [34]
Gymnoascus reessii – [21]
Helminthosporium – [21]
Heterovesicula cowani – [31]
Hexameris – [38, 40]
Hexameris albicans – [39]
Hexameris cochlearius – [41]
Hexameris ovistriata – [35, 42]
Hexameris serenensis – [36]
Hypocreales – [66, 70]
Hypocreomycetidae – [71]
Iflaviridae – [12]
Iflavirus – [12]
Iridoviridae – [7, 8, 10]
Isaria – [22]
Isaria farinose – [21]
Isaria fumusorosea – [139]
Klebsiella – [32]
Liebermannia – [29]
Liebermannia covasacrae – [31]
Liebermannia dichropluseae – [31]
Liebermannia patagonica – [31]
Liebermannia sp – [31]
Lobosa – [79]
Longimeris – [40]
Longimeris acridophila – [42]
Malamoeba – [29, 32]
Malamoeba indica – [33]

Malamoeba locustaе – [29, 32, 33]
Malamoeba scolyti sp – [33]
Malamoeba sp – [51, 52, 79]
Malpighamoeba locustaе – [29]
Malpighamoeba – [79]
Marnaviridae – [12]
Melanoplinae – [136, 137]
Mermis – [38, 40]
Mermis nigrescens – [40]
Mermis subnigrescens – [35, 38]
Mermithida – [37]
Mermithidae – [35, 36]
Metarrhizium – [24, 139, 140, 141]
Metarrhizium acridum – [139, 140, 145, 146]
Metarrhizium album – [139]
Metarrhizium anisopliae – [6, 17, 22, 23, 24, 122, 109, 139, 141, 143, 144]
Metarrhizium anisopliae var. acridum – [139, 140, 141, 143, 144, 145]
Metarrhizium flavoviride – [139]
Metarrhizium sp. – [139, 141]
Microascaceae – [71]
Microascales – [71]
Micrococcus acridina – [14]
Microsporidea – [54]
Microsporidia – [18, 51, 52, 53, 54]
Microsporidium – [52]
Microsporidium grylli – [31]
Mucor – [21, 74]
Nectriaceae – [51, 70]
Nematoda – [34]
Nematomorpha – [36, 42]
Neocallimaстиgomycota – [52]
Nodaviridae – [8]
Nosema – [24, 27, 28, 52, 53, 54, 57, 141]
Nosema acridophagus – [24, 25, 26, 28, 30, 52, 53, 58, 59]
Nosema asiaticus – [31]
Nosema chorthippi – [30]
Nosema cuneatum – [24, 25, 26, 27, 30, 52, 53, 57]
Nosema grylli – [27]
Nosema infesta – [131]
Nosema locustaе – [24, 25, 26, 27, 28, 30, 53, 57, 58, 59, 132, 133, 134, 135, 136, 137]
Nosema maroccanus – [27, 30, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 84, 85, 86]
Nosema montanae – [28, 30]

Nosema pyrgomorphae – [28, 30]
Nosematidae – [51, 54]
Oospora sajanica – [23]
Oryctes – [9]
Paecilomyces stcenobothi – [22]
Paecilomyces – [23, 24, 65, 73]
Paecilomyces farinosus – [122]
Paecilomyces sp. – [23]
Paecilomyces variotii – [50, 65, 69, 73, 74, 77, 87, 88]
Paragordius tricuspидatus – [42, 43]
Paranosema – [60]
Paranosema grylli – [27, 28, 31]
Paranosema locustae – [28, 30, 134, 146]
Parvoviridae – [7, 8, 11]
Parvovirinae – [11]
Penicillium – [51, 61, 66, 74]
Penicillium sp – [51, 66, 74, 78]
Perezia dichroplusae – [24, 31]
Pezizomycotina – [60]
Picornavirales – [7, 11, 12]
Picornaviridae – [12]
Plectomycetes – [60]
Polydnviridae – [8]
Poxviridae – [7, 8, 10]
Protozoa – [29, 52, 79]
Pseudallescheria – [71]
Pseudallescheria boydii – [71]
Pseudomonas acriginosa – [14]
Pseudomonas sp – [23]
Pseudonosema – [28]
Reoviridae – [7, 8, 9]
Rhabditidae – [52]
Rhabdoviridae – [9]
Rickettsia – [16]
Rickettsiaceae – [16]
Rickettsiales – [16]
Rickettsiella schistocercae – [16]
Rickettsiella grylli – [16]
Sacbrood virus – [12]
Sarcomaſtigophora – [29]
Sarcomaſtigota – [79]
Scelio opacus – [136]
Scelio spp. – [141]

Schizogregarina – [33, 34]
Scopulariopsis – [72, 73, 77]
Scopulariopsis brevicaulis – [50, 51, 72, 73, 75]
Secoviridae – [12]
Serratia – [15]
Serratia marcescens – [15]
Sordariomycetes – [51, 66, 71]
Spinochondodes tellinii – [43]
Spiruda infundibuliformis – [42]
Sporozoa – [29, 33, 51, 80]
Steinernema carpocapsae – [41]
Steinernema scapterisci – [41]
Streptomyces avermitilis – [16]
Taura syndrome virus – [12]
Tetraviridae – [9]
Thelohania hyphanthiae – [131]
Trichocomaceae – [51, 60]
Trichoderma lignorum – [23]
Trichonosema – [28]
Tubulinea – [79]
Tubulinosema – [28, 60]
Tubulinosema acridophagus – [28, 30]
Tubulinosema maroccanus – [30, 52, 61]
Vairimorpha antheracae – [84, 125]
Varroa destructor virus – [12]
Verticillium – [24]
Verticillium lecanii – [22, 109, 122]
Eugregarina – [33]

Насекомые и клещи

Acarina – [62]
Acheta pennsylvanicus – [42]
Acheta domesticus – [11]
Acrididae – [22, 36, 59, 139]
Acridoidea – [4]
Acridinae – [31, 59]
Aedes taeniarhynchus – [11]
Aeropedellus clavatus – [42, 133]
Agrotis (Scotia) segetum – [75]
Anabrus simplex – [31]
Anacanthotermes ahngerianus – [129]
Anacanthotermes turkistanicus – [129]

Anacridium aegyptium – [10]
Anisoplia austriaca liebst – [72]
Apis mellifera – [62, 63, 64]
Arachnida – [12]
Arctia villica – [72]
Arphas ulfurea – [38]
Aulocara elliotti – [42]
Austroites cruciata – [33]
Autogramma californica – [125]
Baeacris punctulatus – [137]
Barathra brassicae – [63]
Blattoidea – [8, 11]
Bombus lapidarius – [65]
Bothynoderes punctiventris – [71]
Caledia captiva captiva – [9]
Calliptamus italicus – [16, 30, 36, 51, 146]
Calliptamus italicus italicus – [43]
Calliptamus turanicus – [43]
Camnula pellucida – [38, 39, 42, 133]
Chorthippus paralelus – [38, 39]
Chilo suppressalis – [10]
Chorthippus spp – [16]
Chorthippus albomarginatus – [22, 30, 38, 53, 57]
Chorthippus bicolor – [36]
Chorthippus biguttulus L. – [38, 39]
Chorthippus curtipennis – [38]
Chorthippus longipennis – [38]
Chorthippus loratus – [31]
Chorthippus scalaris – [38, 39]
Chorthippus viriabilis – [38]
Chortoicetes terminifera – [33, 36, 140]
Chortophaga viridi fasciata – [38]
Cloaca cloacae – [14]
Coccoecia crataegata – [72]
Coleoptera – [8, 9, 33, 72]
Comphocerippus rufus – [39]
Conocephalus sp – [36]
Covasacris pallidinota – [31]
Crambus bonifatellus – [131]
Crustacea – [12]
Culex blechilarius – [62]
Cyrtacanthacidinae – [59]
Decticus sp., – [38, 39]

Dendrolimus sibiricus – [72]
Dichroplus elongatus – [24, 31, 137, 41]
Dichroplus pratensis – [137]
Dichroplus vittatus – [137]
Diptera – [8, 9, 11, 72]
Dissosteira crolina – [38, 39]
Docioſtaurus genei – [36]
Docioſtaurus kraussi – [43]
Docioſtaurus maroccanus – [27, 30, 36, 51, 54, 58, 59]
Drosophila – [8]
Dryocoetes autographus – [33]
Edwardsiana prunicola – [62]
Epilacna vigintloctomaculata – [93]
Encoptolopus sardidus – [38]
Euprocycis chrysorrhoea – [72]
Eurygaster integriceps – [62, 129]
Euura atra – [62]
Gomphocerus maculatus – [38]
Gomphocerus sibiricus – [15, 22]
Gryllus bimaculatus – [27, 31]
Gryllus sp. – [6, 18]
Heliothis obsoleta – [71]
Hemiptera – [11]
Heris brassica – [93]
Hesperotetix viridespradetsis – [39]
Hesperotetix viridis – [39]
Heteropetra – [62]
Homoptera – [62]
Hylurgops palliatus – [33]
Hymenoptera – [8, 9, 11, 62, 65, 72]
Laplatacris dispar – [41]
Lepidoptera – [8, 9, 11, 62, 63, 64, 71]
Lepisma saccharina – [33]
Leptinotarsa decemlineata – [129]
Locuſta migratoria – [9, 11, 13, 16, 27, 30, 51, 53, 57, 58, 59]
Locuſta migratoria migratoria – [8, 16, 23, 43]
Locuſta migratoria migratorioides – [25, 38]
Locuſta sp – [21]
Locuſtana pardalina – [21, 22, 29, 32]
Locuſtana pardalina manilensis – [21]
Malacoſtraca – [12]
Melanoplus – [20, 29]
Melanoplus bilituratus – [13]

Melanoplus differentiales. – [19, 20, 25, 26, 29, 133]
Melanoplus infantilis – [26, 42, 133]
Melanoplus bivittatus – [13, 19, 25, 26, 38, 39]
Melanoplus confusus – [25, 58]
Melanoplus packardii – [30]
Melanoplus atlanis – [38]
Melanoplus dawsoni – [40]
Melanoplus femoratus – [39]
Melanoplus femurrubrum – [19, 26, 29, 38, 39]
Melanoplus luridus – [38]
Melanoplus mexicanus – [29, 38, 39]
Melanoplus sanguinipes – [22, 25, 26, 27, 38, 133]
Melanoplus sp. – [30, 39, 133]
Melanoplus spretus – [39]
Melelontha melolontha – [89]
Metaleptea brevicornis (L.) – [41]
Metrioptera roeselii – [38]
Nectonema – [42]
Nemobius sylvestris – [42]
Neopedies brunneri – [137]
Neuroptera – [8]
Nilaparvata lugens – [41]
Noctuidae – [8]
Odonata – [8]
Oedaleus asiaticus – [31]
Oedaleus australis – [36]
Oedipoda bigittula – [39]
Oedipoda charpentieri – [36]
Oedipoda coerulescens – [16, 39]
Oedipoda germanica – [39]
Oedipodinae – [31]
Orchulella pelidne – [38]
Orthoptera – [8, 9, 11]
Parapleurus alliaceus – [39]
Parapleurus odismapedestris – [39]
Patanga succinate – [19]
Pectinophora malvella – [62]
Penaeoidea – [12]
Perotettix alpine – [19]
Phalera bucephala – [72]
Phaulacridium vittatum – [36]
Pieris brassicae – [132]
Platysamia cecropia – [99]
Pyrgodera armata – [16]

Podisma pedestris – [39]
Poecilocera picta – [33]
Porthetria dispar – [72]
Pseudococcus citri – [62]
Pseudococcus boninsis – [62]
Psophus stridulus – [39]
Pyrausta nubilalus – [64]
Pyrgomorpha conica – [30]
Schistocera americana – [25, 26, 30, 39, 57, 59]
Schistocerca gregaria – [11, 13, 15, 16, 21, 32, 34, 38, 71]
Schistocerca pallens – [13]
Schistocerca paranensis – [39]
Schistocerca piceifrons – [141]
Scotussa daguerrei – [137]
Scotussa lemniscata – [137]
Siphonaptera – [8]
Sogatella furcifera – [41]
Spermophilus richardsonii – [42]
Spharagenom collare – [38]
Sphingonotus azureus – [36]
Stauroderus scalaris – [22, 39]
Staurorhynchus longicornis – [36, 41, 137]
Stenobothrus curtispennis – [38]
Pseudococcus citri – [62]
Pseudococcus boninsis – [62]
Scopulariopsis – [51, 72, 73, 77]
Scopulariopsis brevicaulis – [50, 51, 72, 75, 77, 153]
Scopulariopsis sp [153]
Stenobothrus pratorum – [39]
Stenobothrus nicromaculatus – [19]
Stenobothris sp. – [22, 39]
Teleogryllus commodus – [12]
Teleogryllus oceanicus – [12]
Thysanura – [8]
Trichoptera – [8]
Tristira magellanica – [31]
Zonocerus variegatus – [16]
Pseudococcus boninsis – [62]
Pseudococcus citri – [62]
Carpocapsa pomonella – [75]
Comphocerus sibiricus – [15]

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев И. С., Эрская Г. Г. Применение гриба *Beauveria tenella* (Delacr) Siem против восточного майского хруща (*Melolantha hippocastani* Fabr.) // материалы Итог. научн. конф. зоологов Волжского-Камского края. – Казань, 1970. – С. 111-118.

Агзамова Х. Грибные заболевания озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff) в Ташкентской области и их перспектива в биологической борьбе: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Ташкент, 1978. 20 с.

Байжанов М. Х., Батуев С. Л., Семенченко Г. В. Оценка эффективности вновь выделенных штаммов *Bacillus thuringiensis* на саранчовых // Биотехнология. Теория и практика. 1997. № 2. С. 53–56.

Байжанов М. Х., Березина Н. Э., Батуев С. Л. Лабораторные испытания новых изолятов бактерий *Bacillus thuringiensis* на итальянском прусе. Биотехнология. Теория и практика. 2001. № 3–4.

Батко А. В. Случай массовой гибели итальянской саранчи от грибной болезни в степях Саратовской области в 1955 г. // Биология и почвоведение: Сб. науч. студен. работ МГУ. – М., 1957 – С. 74-79.

Батурина Л. И. Экспериментальное изучение воздействия кристаллофорных бактерий на сибирскую кобылку // Изучение микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. – Иркутск, 1979. – С. 86-95.

Бахвалов С. Л. Вирозы насекомых. // В кн. Патогены насекомых: структурные функциональные аспекты. Под редакцией В.В. Глупова. Издательский дом «Круглый год». Москва 2001. 702 С.

Бенуа К. А. Грибные болезни саранчи // Сводка лит. данных и отчет. Изд. ГИОЛ. 1928. – 1928. – С. 1-50.

Бородин И. Д. Железные шиты при борьбе с саранчой. – Тифлис. 1913. – С. 1-18.

Бородин И. Д. Действие бактерии Д'Эрреля на перелетную саранчу. – Киев, 1914.

Бугаев Г. С. Мермитиды саранчовых в Заилийском Алатау // Фауна и биология патогенов и хищных организмов – регуляторов численности вредных беспозвоночных. Алма-Ата, 1982. – С. 83-93.

Васильев К. А. 1957. Случай массовой гибели итальянской саранчи от грибной болезни в степях Саратовской области в 1955 г. Сборник студенческих научных работ МГУ. Биология и почвоведение. С. 74–79.

Вейзер Я. Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми. – М., 1972. 639 с.

Видгальм И. М. О возможности заражения настоящей саранчи грибными болезнями и о грибной эпидемии итальянской саранчи // Труды 4 энг. Съезда. – Одесса, 1884.

Винокуров Г. М. Обеспложивание саранчовых при помощи микробов // Труды Алтайск. СТАЗР. – Барнаул, 1949. – С. 35-51.

Воронина Э. Г. Культивирование энтомофторовых грибов на питательных средах // Исследование по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. – Новосибирск, 1964. – С. 27-30.

Воронина Э. Г. Энтомофтороз тлей // Тр. ВИЗР. – Вып. 24. – 1965. С. 190-195.

Воронина Э. Г. Патогенез энтомофторозов гороховой тли // Микология и фитопатология. – 1968. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 250-251.

Гаппаров Ф. А., Нуржанов А. А., Медетов М. Ж., Эшжанов Б. Р. Эффективность микробиологического препарата «Green Guard SC Premium» для личинок итальянской саранчи (*Calliptamus italicus*) в Узбекистане. Вестник Каракалпакского отделения Академии наук Республики Узбекистан. 2011. № 2. С. 27–29.

Гаппаров Ф. А., Агзамова Х. К., Нуржанов А. А., Туфлиев Н. Х., Медетов М. Ж., Нуржонов Ф. А. Новые биологические препараты против вредителей в Узбекистане. Защита и карантин растений. Москва. 2013. № 6. С. 28.

Гафурова В. Л. Использование болезней яблонной плодовой гнили в борьбе с ней. – Душанбе, 1977. – 147 с.

Горшкова Г. И. Гистологическая картина поражения личинок *Ixodes ricinus*. штаммами гриба *Beauveria bassiana* (Bals) Vuill. (// Вестн. ЛГУ. -1967. - №9. – вып. 2. – С. 25-32.

Долгих В. В. Особенности углеводного и энергетического обмена микроспоридий *Nosema grylli* и их патогенного воздействия на организм насекомого-хозяина. Автореф. дисс.к.б.н., ВИЗР, Санкт-Петербург, 1997.19с.

Доолоткельдиева Т. Д. Энтомопатогенные бактерии Кыргызстана и использование их в защите растений от болезней и вредителей: Автореф. докт. дис. Бишкек. 1999. 37 с.

Доолоткельдиева Т. Д. О проблемах микробиологической защиты сельхозрастений от вредителей в Кыргызстане. // Тезисы докладов Международной конференции «Научные основы развития сельского хозяйства». Ташкент. 2001. С. 191–192.

Дүйсембеков Б. А., Успанов А. М., Утепов Д. К., Каменова А. С., Нусинбекова А. А., Алимкулова М. К. Оценка биологической активности отечественных штаммов энтомопатогенных грибов для регуляции численности вредных саранчовых в Казахстане. Вестник Каз НУ. 2011. Том 50 № 4 С 125 – 129. Серия биологическая.

Евлахова А. А. Развития гриба *Empusa grylli* (Fres.) в теле итальянской саранчи // Микробиология. – 1954. - Т. 2. - Вып. 2. - С. 185-189.

Евлахова А. А. Гриб *Gytnoascus reessii* Var. как паразит яиц саранчовых // Бот. журнал. -1961. № 1. –С. 134-135.

Евлахова А. А. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. – Л., 1969.

Евлахова А. А. Энтомопатогенные грибы. – Л., 1974. – 260 с.

Евлахова А. А., Ракитин А. А. Электрическая активность нервной цепочки восточной саранчи *Locusta migratoria manilensis* Meу. в условиях экспериментального микоза. // Докл. АН СССР. 1969. – Т. 178. – № 2. – С. 485-488.

Исси И. В., Воронин В. Н. О методиках работы с микроспоридиями // Паразитология. Л., 1974. – Т. 8. Вып. 3. – с 272-273.

Исси И. В., Крылова С. В. Микроспоридии саранчовых // Сб. научных трудов. Саранчовые. Экология и меры борьбы. – Л., ВИЗР, 1987.

Исси И. В., Крылова С. В., Николаева В. М. Строение микроспоридии *Nosema meligethi* и выделение нового рода *Anncaliia*. Паразитология, 27, 2, 1993. С. 129-138.

Кандибин Н. В., Шехурина Т. А. Технология применения микробиологических средств защиты растений и задачи по ее совершенствованию // Инф.бюл. ВПС. – МОББ. – 1983. - № 6. – С. 27-40.

Ключко М. Д. Биологические обоснования использования гриба *Beauveria tenella* (Delacr) Siem для борьбы с картофельной коровкой в приморском крае: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Владивосток, 1969а. – 19 с.

Ключко М. Д. Применение энтомопатогенных грибов в борьбе с картофельной коровкой // Бюл. ВНИИ Защиты растений. – 1969б. – Вып. 1 (13). – С. 26-31.

Коваль Э. З. Биометод борьбы с картофельной коровкой // Защита растений от вредителей и болезней. – 1960. - № 12.

Коваль Э. З. Определитель энтомофильных грибов СССР. – Киев, 1974. – С. 258.

Колосов Ю. М. Грибная болезнь кобылки, наблюдавшаяся на южном Урале // Изв. Энт. и фитоп. Бюро Урал. Об-ва любит. Естест. 1925. - № 2.

Красильщик И. М. О грибных болезнях у насекомых // Записки Новороссийского об-ва естествоиспытателей. – Одесса, 1886. – Т.11. – С. 74-171. (цитир. По К. А. Бенуа, 1928).

Крылова С. В. Нуржанов А. А. Микроспоридия *Nosema sp.n.* (Nosematidae) из мароккской саранчи *Dociošaurus maroccanus* Thunb (Orthoptera). // Бюллетень ВИЗР. – 1987. - № 68. – С. 10-15.

Лачининский А. В., Сергеев М. Г., Чильдебаяв М. К., Черняховский М. Е., Локвуд Дж. А., Камбулин В. Е., Гаппаров Ф. А. Саранчовые Казахстана, Средней Азии и сопредельных территорий. Ларами: Университет Вайоминга. 2002. 387 с.

Левченко М. В. Биологическое обоснование использования энтомопатогенных гифомицетов для подавления численности вредных саранчовых: Автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.09 / Левченко Максим Владимирович. СПб, 2007, - 20 с.

Леднёв Г. Р., Успанов А. М., Левченко М. В., Баймагамбетов Е. Ж., Макаров Е. М., Сагитов А. О. Биологическая эффективность масляной конидиальной суспензии гриба *Beauveria bassiana* s.l. в отношении саранчовых в полевых

условиях. Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. 2013. Т. II. СПб. С. 358–361.

Леднёв Г. Р., Левченко М. В., Успанов А. М., Сагитов А. О., Павлюшин В. А. Микоинсектициды для контроля численности саранчовых – теоретические и прикладные аспекты. // «Современные технологии и средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России». Материалы конференции 8–12 октября 2018 г., СПб – Пушкин. С. 95-98

Леднёв Г. Р., Крюков В. Ю., Ходырев В. П., Левченко М. В., Сагитов А. О., Глунов В. В. Динамика гибели азиатской саранчи при синхронном заражении энтомопатогенными грибами (*Metarhizium anisoplae*, *Beauveria bassiana*) и бактерией *Pseudomonas* sp. // Сибирский экологический журнал. 2007. № 4. с.527-531.

Лескова и др., 1984 Лескова А. Я., Рыбина Л. М., Строева И. А. Идентификация культур *Bacillus thuringiensis* и оценка их патогенных свойств. 1984. с. 21.

Медетов М. Ж. Прямокрылые (Insecta: Orthoptera) аридных зон Узбекистана. // Автореферат диссертации на соискании ученой степени DSc. 2018. 61 с.

Мережковский С. С. О бацилле (*Coccobacillus acridiorum*), предложенной D’Herrell для истребления саранчи // Изв. Гос. инс. Опыт. Агрономии. – 1925. – Т. 3. - № 1. – С. 7-13.

Метальников С., Шорин В. On the Infection of the gypsy moth and certain other insects with *Bacterium thuringiensis* // A preliminary report, intern. Corn. Borer. Invest., Sci. Rept. – 1929, 2. – С. 60-61. (Цит. по Штенхаузу 1952).

Насонова Е. С. Хромосомный набор и размер генома у микроспоридии *Paranosema grylli*. Автореф. дисс.к.б.н., ВИЗР, Санкт-Петербург, 2007. 19с.

Насырова С. Р. 1995. Эпизоотия энтомофтороза в Западном Казахстане. Зоологический журнал. Т. 74, № 8. С. 155–158.

Наумов Н. А. Результаты работ по изучению грибной болезни саранчи *Schistocerca gregaria* в Средней Азии летом 1929 г. // Материалы по микологии и фитопатологии. – Л., 1929-1931. – 82 с.

Неудачина Э. И. Патогенность Бета-эксзотоксина для насекомых // Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. – Иркутск, 1979. – С. 49-55.

Нуржанов А. А., Лачининский А. В., Исси И. В. Возбудители заболеваний саранчовых в Средней Азии. X Конференция Украинского общества паразитологов. Материалы конференции - част 2. Киев Наука думка 1986 г. Стр. 74.

Нуржанов А. А. Микозы саранчовых в Каракалпакии. // Защита сельскохозяйственных культур от основных вредителей и сорняков в Каракалпакской АССР. Нукус. 1988. С. 130– 134.

Нуржанов А. А. 1989. Энтомопатогенные микроорганизмы стадных саранчовых Узбекистана и перспективы их использования в биологической защите растений: Автореф. канд. дис. Л. 18 с.

Нуржанов А. А., Лачининский А. В. 1987. Энтомопатогенные микроорганизмы стадных саранчовых в Узбекистане. Саранчовые – экология и меры борьбы. Л.: изд. ВИЗР. С.62–69.

Нуржанов А. А., Павлюшин В. А. 1990. Вирулентность энтомопатогенных грибов для личинок итальянского пруса. Экологические проблемы защиты растений. Тезисы докладов. Л. С. 246.

Нуржанов А. А., Шамуратов Г. Ш. 1988. Новые данные о патогенах мароккской саранчи в Узбекистане. Защита сельскохозяйственных культур от основных вредителей и сорняков в Каракалпакской ССР. Нукус. С. 107–111.

Нуржонов Ф. А., Нуржанов А. А. 2010. Простейшие как возбудители заболеваний саранчовых Узбекистана. Биология – наука 21 века. 14 международная школа- конференция молодых ученых. Сборник тезисов. Т. 2. С. 64.

Нуржанов А. А. Гифомицеты как возбудители заболеваний стадных саранчовых Узбекистана. Вестник ККО АН РУз. 2010. № 1. С. 52-54.

Нуржанов А. А. Ганиева З. А. Хашимова М. Х. Особенности передачи инфекции вызываемой грибом *Beauveria tenella* у термита (*Anacanthotermes Jacobs*). Биология наука 21 века. 15 международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. Пущино 2011. С. 336

Огарков Б. Н., Огаркова Г. Р., Голубых Е. Т., Кальтышев М. К. Использование микроорганизмов и их метаболитов против вредителей и болезней сельскохозяйственных растений в Восточной сибире // Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. Иркутск, 1979. – С. 115-122.

Огарков Б. Н., Огаркова Г. Р. 2000. Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та. 134 с.

Огаркова Г. Ф. Использование грибных препаратов против нестатных саранчовых // энтомопатогенные грибы и бактерии в защите растений. – Иркутск, 1985. – С. 118-127.

Павлюшин В. А. Ферментативная активность и вирулентность энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* Vuill. //Микология и фитопатология. – Л., 1977. – Т. 40. – Вып. 4. – С. 283-288.

Павлюшин В. А. Диссертационная работа на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Л., 1978.

Полтев В. И. Болезни пчел. – М.Л., 1950. -320 с.

Поселов В. П. Роль и значение паразитов и болезней мароккской саранчи *Dociostaurus maroccanus* Thunb. // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. – Л., 1939. – С. 9-18.

Россигов К. Н. Перелетная или азиатская саранча // Причины гибели саранчи в ее гнездилищах и новый способ ее уничтожения. – С.Петербург, 1899. – 37 с. (цитир.По К.А.Бенуа, 1928).

Рубцов И. А. Мермитиды. Класификация, значение, использование. «Наука», 1978. 207 с.

Сагитов А. О., Темрешев И. И. Перспективы биоэкологических методов борьбы свредными прямокрылыми (Insecta, Orthoptera) в Казахстане с помощью энтомопатогенных микроорганизмов и простейших. Исследования, результаты. 2000. № 4 С. 64–71.

Селезнев К. В. Микроспоридиоз сверчка *Gryllus bimaculatus*, вызванный *Nosema grylli* // Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб 1997. С 19.

Соколова Ю. Я., Селезнев К. В., Долгих В. В., Иссу И. В. Микроспоридия *Nosema grylli* n. sp. из сверчка *Gryllus bimaculatus*. Паразитология, 1994. 28, 6: 488-493.

Таленга Н. А., Дядечко Н. П., Жигаев Г. Н., Федотова К. М. Применение гриба белой мускардины (*Beauveria bassiana* (Bals) Vuill.) для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур // Науч.тр.Укр.НИИ защиты растений. – 1959. – Т. 8. – С. 16-42.

Темрешев И. И. Биологическое обоснование использования энтомопатогенных микроорганизмов против саранчовых вредителей в Казахстане: автореф. дис. канд. биол. наук: 06.01.11 / Темрешев Избасар Исатаевич. А., 2003. -23 с.

Темрешев И. И., Хасенов С. С. 2004. Насекомые и микроорганизмы – паразиты итальянского пруса (*Calliptamus italicus italicus* L.) в Северном Казахстане. «Валихановские чтения-9». Сборник материалов Международной научно- практической конференции: Биология и МПБ, т. 5. Кокшетау. С. 252–255.

Темрешев И. И., Чильдебаев М. К. 2011. Эпизоотии энтомофтороза саранчовых в Казахстане. Материалы Международной научной конференции «Зоологические исследования за 20 лет независимости Республики Казахстан». Алматы. С. 161–162.

Токарев, Ю. С. Иммуные реакции гемолимфы прямокрылых насекомых при микроспориidioзе. Автореф. дисс.к.б.н., ВИЗР, Санкт-Петербург, 2003.19 с.

Токарев Ю. С. Филогения и паразитические свойства энтомопатогенных микроспоридий. // Автореферат диссертации на соискание учёной степени доктора биологических наук Санкт-Петербург, 2013. Уваров Б.П. Саранча и кобылки // Библиотека хлопкового дела. – М.: Пром. Издат., 1927. – Кн. 8.

Успанов А. М., Динасилов А. С., Леднев Г. Р., Ниязбеков Ж. Б. Биологическая эффективность химических препаратов и препаративной формы энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (bals.) vuill. Вестник КазНУ. Серия биологическая. 2012. №3 (55).

Успанов, А. М. Биологическое обоснование отбора штаммов гриба *Beauveria bassiana* S.L. для снижения численности саранчовых в Казахстане: Автореф. дис. канд. биол. наук: 06.01.11.2013- 23 с.

Халиллаев Ш. А. Нуржонов Ф. А Нуржанов А. А Вирулентность энтомопатогенного гриба *Beauveria brongniartii* в отношении имаго вредной черепашки

(*Eurygaster integriceps* Put.). 16-я международная Пушкинская школа-конференция молодых ученых. Пушкино, 2012 г. С 375.

Харченко Н. А. Мермитиды – полостные паразиты беспозвоночных животных. Воронеж, 2010. – 476 с

Цыпленков Е. П. Вредные саранчовые насекомые в СССР. – Л., 1970. -271 с.

Шехурина Т. А. Патогенез белой мускардины вредной черепашки // Докл. ВАСХНИЛ. – 1964. - № 7. – С. 16-18.

Штейнхауз Э. Микробиология насекомых.– М., 1949. – 716 с

Штейнхауз Э. Патология насекомых. – М., 1952. – 836 с.

Штерншис М. В. Микробиологический метод контроля саранчовых / М. В. Штерншис, В. П. Цветкова // Защита и карантин растений. 2002. - № 6. - С. 26-27.

Щелканов М. Ю., Сунайкин А. Б., Коваленко Т. С., Львов Д. К. Современная таксономия пикорнавирусов (Picornavirales, Picornaviridae). Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение. 2015. 3 (12) С. 56-68.

Эрская Г. Г. Биологическое обоснование испытания гриба *Beauveria tenella* (Delacr.) Siemaszko для борьбы с восточным майским хрущом *Melolontha hippocastani* Fabr [Текст] : В условиях Марийской АССР : Автореферат дис. на соискание ученой степени кандидата биологических наук. 1970.

Ячевский А. А. О новом способе борьбы с саранчой // Вестник садоводства. – 1913. - № 3. – С. 169-171.

* * *

Abbas H.M., Hasan S.F., Hague H., Hashir M. *Aspergillus flafus* Link - a fungus parasite of desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) // Agr. Pakistan. - 1959. - N 10. - P. 195-206.

Akbar K., Hague H., Abbas H.M. *Fusarium acridiorum*, a parasite of desert locust // Fao Plant Protection Bull. - 1958. - V. VI. - N 4. - P. 59.

Anderson R.C., Barnese.T. Barlett., Restudy of *Spirura infundibuliformis* McLeod, 1933 (Nematoda: Spiruroidea) from *Spermophilus richardsonii*, with observation on its development in insects. – Canadian Journal of Zoology, 1993.– 71(9) : 1869-1873.

Arif, B.M., Kurstak, E. The Entomopoxviruses. 1991. Pages 179 - 195 (Vol. 6) // in Kurstak, E. (editor). Viruses of Invertebrates. New York. Marcel Dekker.

Bakerg L., Poinar J.R., Studies on the genus *Amphimermis* (Nematoda :Mermithidae): five new species, including four from Orthoptera in southeastern Australia. – Fundamental and Applied Nematology.1994. 17(4): 303-321.

Baker G. L. Capinera J. L. Nematodes and nematomorphs as control agents of grasshoppers and locusts. The Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1997. V. 129 pp. 157-211

Balamir S., Karahan O. Studies on the pathogenicity and symptoms of the disease caused by the fungus *A. flavus* in different biological stages of the desert locust (*S.gregaria*) // Bitki Koruma Bulteni. - 1963. - V. 3. - N 4. - P. 247-256.

Balfour-Browne F.L. The green muscardine disease of insects, with special reference of an epidemic in swarm of locusts in Eritrea // Proc. Roy. Entom. Soc. London, ser. H 35, 1960. - P. 65-74.

Bateman R., Jenkins N., Kooyman C., Moore D., Prior C. LUBILOSA: The Development of an Acridid-Specific Mycoinsecticide. // In Microbial Control of Insect and Mite Pests. From Theory to Practice. Edited by. Lawrence A. Lacey. 2017.P. 343 -352.

Batko A. Some new combinations in the fungus family Entomophthoraceae (Phycomycetes) // Bull. Acad. Polon. Sci. - 1964. - V. 12. - N 9. - P. 403-406.

Bomar C.R., Lockwood J.A., Pomerinke M.A. French J.D. Multiyear evaluation of the effects of *Nosema locustae* (Microsporidia : Nosematidae) on Rangeland grasshopper (Orthoptera : Acrididae) population density and natural biological controls. – Environmental Entomology, 1993.22(2) : 489-497.

Brand L. J., Rivard I. Observation sur *Mermis subnigrescens* Cobb (Mermithidae) nematode parasite des criquets au Quebec // Phytoprotection Quebec. - 1964. - Y. 45. - N 2. - P. 73-76.

Bucher, G. E. Stephens, J. M. Bacteria of grasshoppers of Western Canada: II. The Pseudomonadaceae, Achromobacteriaceae, Micrococcaceae, Brevibacteriaceae, Lactobacillaceae and less important families. // J. Inv. Path. 1959. 1, P. 374-390.

Bucher, G. E. The bacterium *Coccobacillus acridiorum* D'Herelle: its taxonomic position and status as a pathogen of locusts and grasshoppers. J. Inv. Path. 1959. 1, P. 331-346.

Bucher G.E. Schizogregarina infection in grasshoppers // J. of Invertebr. Pathol. - New York-London, 1966. - V. 8. - N 1. - P. 127-129.

Burges, H. D. Microbial Control of Pests and Plant Diseases (1970-1980). New York: Academic Press, 1981. 949 pp.

Cali A., Takvorian P. M., Lewin S., Rendel M., Sian C. S., Wittner M., Tanowitz H. B., Keohane E. and Weiss L. M. *Brachiola vesicularum*, n.g., n. sp., a new microsporidium associated with AIDS and myositis. J. Eukaryot. Microbiol. 1998. 45: 240–251

Camino N.B. Lange C.E., – Two new species of the genus *Amphimermis* Kaburaki and Imamura, 1932 (Nematoda :Mermithidae) from Argentine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). – Fundamental and Applied Nematology, 1997. 20(3) : 239-242.

Canning, E. U. A new microsporidian, *Nosema locustae* n. sp., from the fat body of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. Parasitology -1953.- 43, P. 287- 290.

Canning, E. U. A new eugregarine of locusts, *Gregarina garnhami* n. sp., parasitic in *Schistocerca gregaria* Forsk. J. Protozool. 1956. – 3. P. 50-62.

Canning E.U. The life cycle of *Nosema locustae* Canning in *Locusta migratorioides* (Reiche and Fair) and its infactivity to other hosts // J. Insect. Pathol. - 1962. - V. 4. - N 2. - P. 237-247.

Canning E.U. The pathogenicity of *Nosema locustae* Canning // J. Insect. Pathol. - 1962. - V. 4. - N 2. - P. 243-256. Canning E.U. A new microsporidian *Nosema locustae* n. sp. from the fat body of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. // Parasitology. - 2002 V. 43. - P. 287-290.

Canning E. U., Refardt D., Vossbrinck C. R., Okamura B., Curry A. New diplokaryotic microsporidia (Phylum Microsporidia) from freshwater bryozoans (Bryozoa, Phylactolaemata). Europ. J. Protistol. 2002. 38: 247-265

Catroux G., Calvez J., Ferron P., Blachere H. Mise au point d'une preparation entomopathogene a base de blastospores de *Beauveria tenella* (Delacr.) Siemaszko pour la lutte microbiologique contre le ver blanc (*Melolontha melolontha* L.) // Ann. Zool. Ecol. anim. - 1970. - N 2 (2). - P. 281-294.

Charles V.K. A preliminary check list of the entomogenous fungi of North America // U.S. Bull. Ent. and Plant Quart., Insect Pest Survey 21. - 1941. - P. 707-725.

Christe J.R. Life history of *Agamermis decaudata*, a nematode parasite of grasshoppers and of her insects // J. of Agric. Research. Washington. - 1936. - V. 52. - N 3. - P.161-198.

Christe J.R. *Mermis subnigrescens*, a nematode parasite of grasshoppers // J. of Agric. Res. Washington. - 1937. - V. 55. -N 5. - P. 353-364.

Cobb N.A. the species of *Mermis*, a group of very remarkable nemas infesting insects // J. Parasitol. - 1926. - V. 13. - P. 66-72 (цитир. поЭ.Штейнхаузу, 1952).

Colgan, D. J. Studies of the mortality of *Locusta migratoria* (L.) treated with a polyhedrosis virus from the grasshopper *Caledia captiva* (F.) (Orthoptera: Acrididae). Bull. Entomol. Res. 1986. 76. P. 539-544.

Cordon R., Webster J., Haslop T. Mermithid parasitism protein turnover and vitellogenesis in the desert locust *Sch. gregaria* Forsk // Comp. Biochem. and Physiol. - 1973. - V. 4. - N 3. - P. 573-593.

Cordon T.C., Schwartz J.H. The fungus *Beauveria tenella* // Science. - 1962. - V. 138. - P. 1265-1266.

Daniel B., Bahls R. The distribution and host range of *Entomophaga gryllii* (Fresenius) a fungal parasite of grasshoppers in South Dacota // Proc. Entomol. Moc. Wasch. - 1984. V. 86. - N 4. - P. 864-868.

Davies K.A. Observations on *Malamoeba locustae* from *Chortoicetes ferminifera* cultures in Australia // J.Invertebr. Pathol. - 1973. - V. 22. - N 3. - P. 475.

Driver F. Milner R. J., Trueman W. H. A taxonomic revision of *Metarhizium* based on a phylogenetic analysis of rDNA sequence data. Mycological Research. Volume 104, Issue 2, February 2000, P. 134-150

D'Herelle F. Sur la propagation dans la Republique Argentine de l'epizootie des sauterelles du Mexique // Comptes rendues hebdomadaires des séances de

l'Academie des Sciences. -Paris. 1910- T. 154. - P. 623-625 (цитр. поК.А.Бенуа, 1928).

D'Herelle F. Sur une epizootie de nature bacterienne sevrissant sur les sauterelles au Mexique // Coptes rendues hebdomadaires des seances de l'Academie des Sciences. - Paris, 1911. - T. 152. - P. 1413-1415 (цитр. поК.А.Бенуа, 1928).

Erlandson M., Mykerji., Ewen A., Gibott. Comparative Pathogenicity of *N.acridophagus* Henry and *N.cuneatum* Henry for *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) // Canad. Entomol -1985. - V. 117. - N 10. - P. 1167-1175.

Ewen A.B. Mikeji M.K. Susceptibility of five species of Saskatchewan grasshoppers to field applications of *Nosema locustae* (Microsporidia) // Can. Entomol. - 1979. - V. 111. - N 8. - P. 973-974.

Falson L.A. Use of bacteria for microbial control // Microbial control of insect and mites. – London: Academic Press, 1971. –P. 67-95.

Faria M., Wraight S.P. Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. // Biological Control. 2007. P. 237-256.

Ferron P. Les possibilites de lutte microbiologique contre *Melolontha melolontha* L. au moyen de la mycose a *Beauveria tenella* (Delacr.) Siemaszko // Insect Pathology and Microbiol. Control. North-Holland Publish Co., Amsterdam, 1967,- P. 204-209.

Ferron P., Diomonde T. Sur la specificite a legard des insectes *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sorok. en fonction de l'origine des Souches de ce champignon // C.r. Acad. Sci. - 1969. - D. 268. - N 2. - P. 331-332.

Ferron P. Methods de multiplication et d'application des preparations de *Beauveria* sp. (Fungi imperfect) pour la lutte microbiologique contre les insectes // Microbiological control of insects. Seminar in Helsinki. - 1972. - P. 1-31.

Franzen C., Fischer S., Schroeder J., Schölmerich J., Schneuwly S. Morphological and molecular investigations of *Tubulinoosema ratisbonensis* gen. nov., sp. nov. (Microsporidia: Tubulinoosematidae fam. nov.), a parasite infecting a laboratory colony of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). J. Eukaryot. Microbiol. 2005. 52: 1–12.

Franzen C., Nassonova E. S., Schölmerich J., Issi I. V. Transfer of the members of the genus *Brachiola* (Microsporidia) to the genus *Anncaliia* based on ultrastructural and molecular data. J. Eukaryot. Microbiol. 2006. 53: 1–10

Fresa R. El tango *Entomophthora grylli* en tucuras // Rev. invest. agropecuar. - 1971. - 5. 8. - N 2. - P. 83-88.

Fresenius G. Notiz, Insekten-Pilze betreffend // Bot. Ztg. - 1856. - Bd. 14. - S. 882-883.(цитр. По К.А.Бенуа, 1928).

Gabriel B.P. Fungus infection of insects via the alimentary tract // Invert. Pathol. - 1959. - V. 11. - N 1. - P. 70-81.

Giard A. L. *Isaria densa* (Link.) Fires, champignon parasite du Hanneton commun (*Melolontha vulgaris* L.) // Bull.Sciv Nord France et Belg. - 1891. - V. 24. - P. 1-112 (цитр. По М.Д.Ключко, 1969).

Grewal, P. S., Ralf-Udo. E. Shapiro-Ilan, David I. Nematodes as Biological Control Agents. Wallingford, UK ; Cambridge, MA : CABI Pub., 2005. 505

Hall M. Studies of microorganisms pathogenic to the Sod Webworm *Hilgardia*. - 1954. - V. 22. - P. 456-535.

Hunter, D., Milner, R., Spurgin, P., 2001. Aerial treatment of the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera* (Orthoptera: Acrididae) with *Metarrhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes). Bull. Entomol. Res. 91, 93–100.

Hunter, D.M., Latchininsky A.V., Abashidze E., Gapparov F.A., Nurzhanov A.A., Medetov M.Z., Tufiev N.X. The Efficacy of *Metarhizium acridum* Against Nymphs of the Italian Locust, *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Acrididae) in Uzbekistan and Georgia. Journal of Orthoptera Research 2016 : Volume 25 Issue 2. p 61–65.

Henry, J. E. Jutila, J. W. The isolation of polyhedrosis virus from a grasshopper. J. Inv. Path. 1966. 8, 417-418.

Harry O.G., Finlayson L.H. Histopathology of secondary infections of *Malpighamoeba locustae* (Protozoa, Amoebidae) in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera, Acrididae) // J. Invertebr. Pathol. - 1975. - V. 25. - N 1. - P.25-33.

Henry J.E. *Nosema acridophagus* sp. n., a microsporidian isolated from grasshoppers. J. Inv. Path. 1967. 9. P. 331-341.

Henry J.E. *Nosema cuneatum* sp. n. (Microsporidia: Nosematidae) in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // J. Invertebr. Pathol. – 1971a. - V. 17. - N 2. - P. 164-171.

Henry J.E. Experimental application of *Nosema locustae* for control of grasshoppers // J. Invertebr. Pathol. – 1971b. - V. 18. - N 3. - P. 389-394.

Henry J.E., Oma E.A. Effect of prolonged storage of spores on field applications of *Nosema locustae* (Microsporidia) against grasshoppers // J. Invertebr. Pathol. – 1974a. - V. 23. - N 3. - P. 371-377.

Henry J.E., Oma E.A. Effects of infections by *Nosema locustae* Canning, *Nosema acridophagus* Henry, and *N.cuneatum* Henry (Microsporidia: Nosematidae) in *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera: Acrididae) // Acrida. – 1974b. - V. 3. - N 4.p. 223-231.

Henry J.E., Oma E.A., Onsager J.A. Relative effectiveness of ULV spray application of spores of *Nosema locustae* against grasshoppers // J. Econ. Entomol. - 1978. - V. 71. -N 4. - P. 629-632.

Henry, J.E. Oma, E. A. Pest control by *Nosema locustae*, a pathogen of grasshoppers and crickets. In Microbial Control of Pests and Plant Diseases 1970-1980 (ed. Burges, H. D.). London: Academic Press, 1981. pp. 573-586.

Henry J.E., Wilson M.C., Oma E.A., Fowles J.L. Pathogenic microorganisms isolated from West African grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // Trop. Pest. Monog. - 1985. - V. 31. N 3. - P. 192-195.

Henry, J. E.; Streett, D. A.; Oma, E. A. Goodwin, R. H. Ultrastructure of an isolate of *Rickettsiella* from the African grasshopper *Zonocerus variegatus*. J. Inv. Path. 1986. 47, P. 203-213.

Herrer A., Huang H. Evaluation of the entomophagous fungus *V. lecanii* as a control agent for insects // Environm. Entomol. - 1986. - V. 15. - N 2. - P. 281-284.

Hibbett D S, Binder M, Bischoff J.F, Blackwell M, Cannon P. F, Eriksson O.E., // «A higher-level phylogenetic classification of the Fungi» (PDF). Mycological Research. 2007. 111 (Pt 5): P. 509–47.

Ho Yul Choo ., Harry K. Kaya., Parasitism of Brown Planthopper and Whitebacked Planthopper by *Agamermis unka* in Korea. Journal of Nematology. 1990. 22(4):513-517.

Hollande A.Ch., Moreau F. Presence des formes levures bourgeonnantes dans le sang des *Stenobothrus* (Orthopteres); leur evolution par culture en un champignon entomophyte: *Isaria stenobothri* n.sp. // Arch.zool. Eaxper. generale. - 1922. -V. 61. -N 3. - P. 59-74.

Huger A. Electron microscopy study of the cytology of a microsporidian spore by means of ultrathin sectioning. J. Insect Pathol. 1960. 2: P. 84–105.

Hukuhara, T., Bonami, J. R. The Reoviridae. In Atlas of Invertebrate Viruses. 1991.

Ignatieva A.N., Gerus A.V., Senderskiy I. V., Malyshev S. M., Dolzhenko V. I., Tokarev Y. S. Infection of *Chorthippus loratus* (Orthoptera: Acrididae) with *Liebermannia* sp. (Microsporidia) in South-Western Russia. The of jorنال eukaryotik microbiology. 2018. 30.

Johnson, D. L.; Huang, H. C. Harper, A. M. Mortality of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) inoculated with a Canadian isolate of the fungus *Verticillium lecanii*. J. Inv. Path. 1988 52, 335-342.

Jutila, J. W.; Henry, J. E.; Anacker, R. L. Browne W. R. Some properties of a crystalline-array virus (CAV) isolated from the grasshopper *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae). J. Inv. Path. 1970. 15, 225-231.

Issi I. V. and Lipa J. J. Report on identification of Protozoa pathogenic for insects in the Soviet Union (1961-1966), with descriptions of some new species. Acta Protozool. 1968. 6: 281-290 and plates I–III

Issi I. V., Tokarev Y. S., Seliverstova E. V., Nassonova E. S. Specified ultrastructural data on *Tubulinosema maroccanus* comb. nov. (*Nosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov, 1987) (Microsporidia) from the Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus* (Orthoptera). Acta Protozoologica. 2008. Vol. 47. P. 125–133.

Kaueger S., Ramoska W. Purification and inactivity of *Entomophaga grylli* (Fres.) Batko Pathotype 2 against *Melanoplus differentialis* (Thomas) (Orth.) // Entomophaga. - 1985. - Y. 30. - N 3. - P. 293-302.

King R.L., Taylor A.B. *Malpighamoeba locustae* n.sp. (Amoebidae) a protozoan parasitic in the Malpighian tubes of grasshoppers // Trans. Amer. Microscop. Soc. - 1937. - V. 55. P. 6-10.

Kleespies, R. G.; Tidona, C. A. Darai, G. A new iridovirus isolated from crickets: biochemical characterization and investigations on the host range. IOBC/WPRS Working Group «Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes «6th European Meeting «Microbial Control of Pests in Sustainable Agriculture», Copenhagen, 10-15. August, Bulletin. 1998. 21 (4), P. 249-253.

Kleespies, R. G.; Tidona, C. A., Darai, G. Characterization of a new iridovirus isolated from crickets and investigations on the host range. // J. Inv. Path. 1999. 73, P. 84-90.

Kleespies, R. G.; Huger A. M., Stefan. Diagnosis and pathology of diseases from locusts and other orthoptres. 2000. P.43.

Kufferath M.H. Microbe pathogene pour les sauterelles et d'autres insectes *Micrococcus (Staphylosossus) aoridicida* Kufferath nov. spec. // Annales de Gembloux. - 1921. - V. 27. - P. 253-257 (цитр. по К. А. Бенуа, 1928).

Kunstler G. Uber Heuschreckenfrass ver haudlungen der Zoologisch - botanischen gesellschaft in Wien 1864. - P. 771 (цитр. по К. А. Бенуа, 1928).

Lange C.E. A New Species of *Perezia* (Microsporida: Pereziiidae) from the Argentine Grasshopper *Dichroplus elongatus* (Orthoptera: Acrididae). Journal of Eukaryotic Microbiology 1987. 34(1). P. 34 – 39.

Lange C. E., Brito J. M., Henry J. E. Characteristics of a Microsporidium (Protozoa: Microspora) infecting grasshoppers (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Cape Verde, Africa. J. Protozool. 1992. 39: 494–498

*Lange C.E., Becnel J.J., Razafindrati E., Przybyszewski J., Razafindrafara H., Johenrea locusta*n.g., n.sp. (Microspora: Glugeidae): A Pathogen of Migratory Locusts (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) from Madagascar. Journal of Invertebrate Pathology V.68, 11, 1996, P. 28-40.

Lange C.E. Dewysiecki M.L. The fate of *Nosema locustae* (Microsporida : Nosematidae) in Argentine grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). – Biological Control. 1996. 777. 7(1) : 24-29.

Larason R. Insect pathological investigations on Swedisch Thysenura. I. Observations on *Malamoeba locustae* (Protozoa, Amoebidae) from *Lepisma saccharina*. (Thysanura, Lepismatidae) // J. Invertebr. Pathol. - 1976. - V. 28. - N 1. - P.43-46.

Le Moul. Le Parasite de Hanneton // C.R.Acad.Sc. -1890. - V. 111. - P. 635-655. (цитр.по М.Д.Ключко, 1969).

Lepesme P. Recherches sur une aspergillose des Acridiens // Bull. Soc. Hišt. Nat. Afr. Nord. - 1937. - V. 19. -P. 372-384.

Li Yongdan, Wang Liying, Arbudo-Waili, Yu Xiaoguang, Aryijiamali, Bahetiyaer. 1998. Some characteristics of *Calliptamus italicus* entomopoxvirus in Xinjiang Uygur autonomous region. Acta Entomologica Sinica. Vol. 41. P. 105–110.

Lipa J.J. Acta Protozoologica. - 1967. - V. V. - Warszawa. - S. 97-176.

Lipa J.J., González-Reyes J. A., Crespo P.H., Alvarez C. S.A Newly Recorded Entomopoxvirus B in *Anacridium aegyptium* (Orthoptera: Acrididae). Biocontrol Science and Technology 1994 4(3):343-345

Laws, Angela Nardoni. Density-Dependent Reductions in Grasshopper Fecundity in Response to Nematode Parasitism. The Canadian Entomologist. 2009. 141 (4): 415-421).

Lomer, C.J. R.P. Bateman, D.L. Johnson, J. Langewald, M.B. Thomas Biological control of locusts and grasshoppers // Ann. Review Entomol. 2001. -V. 46. - P. 667-702.

Lockwood J A. Bomar Ch., R. Ewen A. B. The History of Biological Control with *Nosema locustae*: Lessons for Locust Management International Journal of Tropical Insect Science 1999 Volume 19, Issue 4 December, pp. 333-350

Louis, C, Jourdan, M., and Cabanac, M. (). Behaviour fever and therapy in a rickettsia-infected Orthopter // American Journal of Physiology 1986 250, P 991-95.

Lysenko O. Prispěvek k systematické přislusnosti mikroorganismu *Coccobacillus acridiorum* d'Herelle // Cz. Microbiol. - 1958. -N 3. - P. 306-312.

Lysenko O., Kucera M. Microbial control of insects and mites edited by London-New York, 1971.

MacLeod. The virulence of the parasitic fungi *Beauveria* spp. // Canada Dep. Agric. Sci. Serv. Div. Forest Biol., Bi-Monthly Progr. Rept., 9, 2 (N 1). 1953.

MacLeod. Investigations on the genera *Beauveria* Vuill. and *Tritirachium* Limber // Canad. J. Bot. - 1954. - V. 32. - P. 818-890.

Madelin M.F. Diseases caused by Hyphomycetous fungi // Insect Pathology. An Advanced treatise (ed. by E.A.Steinhaus). Acad. Press. N.Y.-London. - 1963. - V. 2. - P. 233-271.

Meynadier, G.; Amargier, A.; Gierardie, J.Vago, C. Une entomopoxvirose chez l'orthoptere *Anacridium aegyptium*. Entomophaga 1992. 37, 453-464.

Modax J.V. the parasitence of the Microsporidia in the environment // Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer. - 1973. - V. 9. -N 2. - P. 99-104.

Muller-Kogler E. Niedrige Kieaprozente der Sporen in sektenpathogener Pilze: eine mogliche Fehlerqueffe bei ihrer Anwendung // Ztsch. Pflanzenkrankh. - 1960. - Bd. 67. - H. 11/12. - S. 663-668.

Muller-Kogler E. Pilz krankheiten bei Insekten // Anwendung zur biologischen Schädlingsbekämpfung und Grundlagen der Insektenmykologie. - Berlin, 1965. - 446 s.

Narasimhamurti C.C., Ahmed S.N. *Malamoeba indica* n. sp. From the Malpighian tubules of *Poecilocerca picta* // Proc. Indian Acad. Sci. - 1980. - V. 89. - N 2. - P. 141-145.

Nowakowski L. Uber die Entomophthoreen // Bot. Ztg. - 1882. - Bd. 33. - S. 560 (цитр. по А.А. Евлаховой, 1974).

Nurzhanov A.A., Khamraev A.Sh., Eschanov R.A., Lebedeva N.I., Zhuginisov T.I. Use of the fungus *Beauveria tenella* (Delacr) Siem. strain BD-85 in baits against

termites (на рус. и англ. яз.). Abstracts of reports International Workshop "Termites of central Asia: Biology, Ecology and control" 16-22 October 2005. P. 51-52

Ogloblin A., Jauch C. Reacciones patologicas de los acridios atacados por *Aspergillus parasiticus* // Rev. Arg. agron. - 1949. - N 10. - P. 256-267.

Paillet A. L'infection chez les insectes. Immunité et symbiose // Imprim. de Trevoux G. Patissier. - Paris, 1933. - 530 P.

Paris S., Bizzini B., Segretain G. Purification d'une proteine caracteristique des souches pathogéennes de *Beauveria tenella* // Ann. microbiol. - 1975. - N 2. - P. 193.201.

Payne D.W., Davidson L.M. Cellulose digestion in the locust *Schistocerca gregaria* // J. Entomol. - 1974. - V. 48. - N 2.

Pickford R., Reigert F.W. The fungus disease caused by *Entomophthora grylli* Res., and its effects on grasshopper populations in Saskatchewan in 1963 // Canad. Entom. - 1964. - V. 96. - P. 1158-1166.

Poinar G. O. Entomogenous Nematodes: A Manual and Host List of Insect-nematode Associations. Leiden. E.J. Brill. 1975. P. 321.,

Porrini K. *Malamoeba scolyti* sp. n. (Amoebidae, Rhizopoda, Protozoa) parasitizing the bark beetles, *Dryocoetes autographua* Katz., and *Hylurgops palliatus* Guill. (Scolytidae, Coleoptera) // Arch. Protistenk. - 1980. - V. 123. - N 3. - P. 358-365.

Prinsloo, H. Parasitiese mikroorganismes by die bruinsprinkaan *Locustana pardalina* (Walk.). Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Landbouwetenskap. 1960. 3 (4), p. 551-560.

Prinsloo H.E. Die invloed van 'n amebiese parasiet van die bruinsprinkaan op die voorhams van diapouae in die eiers // S.-Afrik. Tydsh. Landbouwetensk. - 1961a. - V. 4. - N 2. - P. 225-230.

Prinsloo H.E. Nopname van bakterieë in die bruinsprinkaan, *Locustana pardalina* (Walk.) // S.-Afrik. Tydsh. Landbouwetensk. - 1961b. - V. 4. - N 3. - P. 357-362.

Prinsloo H.E. The incidence of *B. bassiana* (Bals.) Vuill. in laboratory populations of the brown locust // S.-Afrik. Tydsh. Landbouwetensk. - 1962. - V. 5. - R 3. - P. 331.

Randy C. Anvar L. B., Nematode Behaviors. CABI Publishing. 2004., P. 419 .

Robinson R.K. Studies on penetration of insect integument by fungi // PANS (Sect. B). - 1966. -V. 12. -B. 2-3. - P. 131-142.

Roffey J. The occurrence of the fungus *Entomophthora grylli* Fresenius on locusts and grasshoppers in Thailand // J. Invertebr. Pathol. - 1968. - V. 11. - N 2. - P. 237-241.

Santiago Alvarezc. Description of *Hexameris serenensis* sp. n. (Nematoda :Mermithidae), a parasite of *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg) (Orthoptera : Acrididae) in Spain. - Fundamental and Applied Nematology, 1997. 20 (1) : 37-42.

Stocks P., Caminon B. *Hexameris ovisiriata* new-species (Nematoda :Mermithidae) : a parasite of the grasshopper *Staurorhectus longicornis* Gigliotos

(Orthoptera : Acridiidae) in Argentina. – Fundamental and Applied Nematology, 1992. 15(1) : 15-18.

Schaerffenberg B. Die biologische Becamapfung des Maikafers und seiner Larva mit *Beauveria densa* // Anz. Schadlingskunde. - 1941. - H. 17. s. 53-55.

Schaerffenberg B. Beitrage zur Biologie und Chemie der insekten totenden Beauveria - Pilze. 2. Der natuerliche-Anto gonismus // Nova Hedwigia. - 1965. - Bd. 10. - S. 97-104.

Skeife S.H. Notes on some South African Entomophthoraceae // Trans, Roy. Soc. South Afric. - 1921. - N 9. - P.77-89.

Skeife S.H. The locust fungus *Empusa grylli* and its effect on its host // S. African J. Sci. - 1925. - V. 22. - P. 298-306.

Slothouber Galbreath J. G., Smith J. E., Terry R. S., Becnel J. J., Dunn A. M. Invasion success of *Fibrillanosema crangonycis*, n.sp., n.g.: a novel vertically transmitted microsporidian parasite from the invasive amphipod host *Crangonyx pseudogracilis*. Int. J. Parasitol. 2004. 34: P. 235–244

Sokolova Y.Y., Lange C.E. An ultrastructural study of *Nosema locustae* Canning (Microsporidia) from three species of Acrididae (Orthoptera). Acta Protozoologica, Polska Akademia Nauk (Poland). 2002. 41, № 3, p. 229-237.

Sokolova Y.Y., Dolgikh V.V., Morzhina E.V., Nassonova E.S., Issi I.V., Terry R.S., Ironside J.E., Smith J.E., Vossbrinck C.R. Establishment of the new genus *Paranosema* based on the ultrastructure and molecular phylogeny of the type species *Paranosema grylli* Gen. Nov., Comb. Nov (Sokolova, Seleznirov, Dolgikh, Issi 1994), from the cricket *Gryllus bimaculatus* Deg. Journal of Invertebrate Pathology, Academic Press (United States), 2003. Tom 84, №3, c.159-172.

Sokolova Y.Y., Lange C.E., Fuxa J.R. Development, ultrastructure, natural occurrence, and molecular characterization of *Liebermannia patagonica* n. g., n. sp., a microsporidian parasite of the grasshopper *Trisitia magellanica* (Orthoptera : Tristiridae) Journal of Invertebrate Pathology, Academic Press (United States), 2006. 91, № 3, p. 168-182

Sokolova Y. Y., Lange C. E., Fuxa J. R. Phylogenetic relationships of *Heterovesicula cowani*, a microsporidian pathogen of Mormon crickets, *Anabrus simplex* (Orthoptera : Tettigoniidae), based on SSU rDNA-sequence analyses. Journal of Invertebrate Pathology, Academic Press (United States), 2008. 99, № 1,

Sokolova Y.Y., Lange C. E., Mariottini Y., Fuxa J.R. Morphology and taxonomy of the microsporidium *Liebermannia covasacrae* n. sp from the grasshopper *Covasacris pallidinota* (Orthoptera, Acrididae). Journal of Invertebrate Pathology. Academic Press (United States), 2009. том 101, № 1, p. 34-42.

Stevenson, J. P. An epizootic among laboratory stocks of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. Nature 1954. 174, P.222.

Stevenson, J. P. Epizootiology of a disease of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) caused by a nonchromogenic strain of *Serratia marcescens* Bizio. J. Inv. Path. 1959. 1, P. 232-244.

Streett D. A., Henry J. E. Ultrastructural investigation of the microsporidium *Nosema cuneatum* (Microspora: Nosematidae) in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) with emphasis on mitosis. Europ. J. Protistol. 1987. 23: 18–27.

Streett D. A., Henry J. E. Ultrastructural study of *Nosema acridophagus* Henry (Microspora: Nosematidae) from a grasshopper. Parasitol. Res. 1993. 79: 173–177.

Streett, D. A., Henry, J. E. Microbial control of locusts and grasshoppers in the semiarid tropics. Bol. San. Veg. Piagas (Fuera De Serie). 1990. 20, 21-27.

Sussman A.S. Studies of an insect mycosis. IV. The physiology of the host parasitic relationship of *Platysamia cecropia* and *Aspergillus flavus* // Mycologia. - 1951. - V. 44.N 4. - P. 493-505.

Stocks.P., Caminon B. *Hexameris ovistriata* new-species (Nematoda :Mermithidae) : a parasite of the grasshopper *Staurorhectus longicornis* Gigiotos (Orthoptera : Acridiidae) in Argentina. – Fundamental and Applied Nematology, 1992. 15(1) : 15-18.

Taylor A.B., King R.L. Further studies on the parasitic amebae found in grasshoppers // Trans. Amer. Microscop. soc. - 1937. - V. 56. - P. 172-176.

Temreshev I. I., Sagitov A. O. 2005. Estimation of biological efficiency entomopathogen fungus *Metarrhizium anisopliae* Sorok. on different species harmful locusts and grasshoppers. Сборник материалов Международной научно-практической конференции «Современные проблемы защиты и карантина растений». Алматы. С. 166–169.

Thaxter R. The Entomophthoraceae of the United States // Memoirs Boston Soc. Nat. Hist. - 1888. - N 4. - P. 133-201. (цитир. по А.А. Евлаховой, 1974).

Togebaye B. S., Marchand B., Seck A., Histopathology and Ultrastructure of *Nosema pyrgomorphae* n. sp.(Microspora, Nosematidae) Parasite of *Pyrgomorpha conica tereticornis* (Orthoptera, Pyrgomorphidae). Archiv fü Protistenkunde., 1988. 136(3): P. 283-292

Tokarev, Y.S. Sokolova Y. Y. Cellular immune reactions of orthopteran insect host to microsporidia // Folia Parasitol. – 2005. – V. 52. – P. 12-13.

Tokarev, Y.S. M.V. Levchenko, A.M. Naumov, I.V. Senderskiy, G.R. Lednev Interactions of two insect pathogens, *Paranosema locustae* (Protista: Microsporidia) and *Metarrhizium acridum* (Fungi: Hypocreales), during a mixed infection of *Locusta migratoria* (Insecta: Orthoptera) nymphs // J. Invertebr. Pathol. – 2011. – V. 106. – P. 336-338.

Tokarev Y.S, Peat K.M, Malysh J.M, Senderskiy I.V. Discovery of a novel microsporidium in laboratory colonies of Mediterranean cricket *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae): *Microsporidium grylli* sp. nov.Parasitol Res. 2018 Sep;117 (9):2823-2829.

Vago, C., Martoja, R. Une rickettsiose chez les Gryllidae (Orthoptera). C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. 1963. 256, P. 1045–1047.

Victor M. Hernández-Velázquez, Richard J. Milner, David M. Hunter Advances in biological control of locuſts and grasshoppers in Mexico. Journal of Orthoptera Research 2002. 11(1):77-82.

Watson M.E. Stuies on gregarines // Illinois Biol. Monogr., Univ. Illinois. Press Urbana. – 1916. – V. 2. – 258 p. (цитир. По А.А.Евлаховой, 1974).

Wang L-Y., Strcctt D. A., Henry J. E. *Nosema montanae* n. sp. (Microsporida: Nosematoidae), a parasite from the grasshopper *Melanoplus packardii* (Orthoptera: Acrididae). J. Inverted: Pathol. 1991.58: 211-218.

Weiser J. Cs. parasitologie. IV. – 1957a. - S. 359-367 (цитир по Вейзеру, 1972).

Weiser J. Microsporiden des Schwammspinners und der Goldaffer // Z. eng. Ent. – 1957b. - Bd. 40. - S. 509-525.

Weiser J., Veber J. Die Microsporidie *Thelohania hyphantriae* Weiser des Weissen Barenspinners und anderer Mittglieder sliner Bioconose // Z. Angev. Entomol. - 1958. - Bd. 40. - S. 55-70.

Welling, M.; Zelazny, Scherer, R. Zimmermann, G. Firſt record of the entomopathogenic fungus *Sorosporella* sp. (Deuteromycotina: Hyphomycetes) in *Locuſta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) from Madagascar: Symptoms of infection, morphology änd infectivity. Biocontrol Science and Technology. 1995. 5, 465-474.

Wen J. Note on *Nosema asiaticus* sp. nov. (Microspora: Nosematidac). Acta Zootaxon. Sinica .1996. 21: 385-38

Zelazny, B., Kleespies, R., Zimmermann, G., Welling, M., Keller, B., Huger, A. M. Suche nach geeigneten Krankheitserregern zur biologischen Heuschreckenbekämpfung. BBA-Jahresber. 1991. p. 92.

Zelazny, B., Goettel, M. S., Keller, B. The potential of bacteria for microbial control of grasshoppers and locuſts In Microbial Control of Grasshoppers and Locuſts (ed. Goettel, M. S., Johnson, D. J.). Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1997. 171, 147-156.

* * *

<https://en.wikipedia.org/wiki/>

<https://ru.wikipedia.org/wiki>

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
----------------	---

Глава I. История изучения энтомопатогенных микроорганизмов прямокрылых насекомых

1.1. Вирусы	6
1.2. Бактерии	13
1.3. Грибы	17
1.4. Простейшие	29
1.5. Нематоды	34

Глава 2. Методы исследования энтомопатогенных микроорганизмов

2.1. Методика содержания прямокрылых	44
2.2. Идентификация и определение вирулентных свойств микроорганизмов	45
2.3. Методика сбора материала и обследование заселенных саранчовыми площадей	48

Глава 3. Энтомопатогенные микроорганизмы стадных саранчовых Узбекистана

3.1. Микозы прямокрылых	49
3.1.2. Проявление микозов в лабораторных и природных популяциях саранчовых	73
3.2. Протозоозы саранчовых	79
3.2.1. Видовой состав простейших	79
3.3. Оценка вирулентных свойств грибов, выявленных у саранчовых	84
3.3.1. Вирулентность микроспоридий	84
3.3.2. Вирулентность мицелиальных грибов	87

Глава 4. Биоэкологические особенности и вирулентные свойства гриба *Beauveria brongniartii* (Sacc) Retch, выделенного из мароккской саранчи в Узбекистане

4.1. Биоэкологические особенности гриба <i>B. brongniartii</i>	89
4.1.2. Влияние температуры на мицелиальный рост гриба	93
4.1.3. Патогенез и симптоматика микоза у личинок саранчовых	95
4.1.4. Влияние микоза на вес личинок саранчовых	99
4.1.5. Влияние микоза на линьки саранчовых	102
4.2. Вирулентные свойства гриба для саранчовых	104
4.2.1. Вирулентность гриба для саранчовых	104
4.2.2. Возможности применения гриба <i>B. brongniartii</i> против итальянского пруса	109
4.3. Вирулентные свойства других энтомопатогенных грибов и организмов в отношении саранчовых	121
4.4. Вирулентность гриба для насекомых других отрядов	125

Глава 5. Использование микробиологических препаратов против вредных саранчовых

5.1. Препараты на основе энтомопатогенных микроспоридий	130
5.2. Препараты на основе мицелиальных энтомопатогенных грибов	138
Заключение	148
Приложение	150
Указатель латинских названий	162
Микроорганизмы и нематоды	162
Насекомые и клещи	167
Список использованной литературы	172

Научное издание

Нуржанов Аллаберген Абдалязович

**ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ
ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ**

Монография

Издательство «Фан» Академии наук
Республики Узбекистан
Ташкент – 2019

Редактор *А. Зултихаров*
Худ. редактор *У. Сапаев*
Верстка *Х. Максудов*

Лицензия АИ № 266, 15.07.2015 г.
Подписано в печать 15.02.2019 г.
Формат 60×84 $\frac{1}{16}$. Гарнитура «Times New Roman». Кегель 12.
Усл. п. л. 11,16. Уч. изд. л. 8,5. Тираж 100. Заказ номера 48.
Цена договорная.

Оригинал-макет изготовлен в издательстве «Фан» АН РУз.
100047, г. Ташкент, ул. Я. Гулямова, д. 70.

Издано в типографии государственного учреждения
издательства «Фан» Академии наук Республики Узбекистан.
100047, г. Ташкент, ул. Я. Гулямова, дом 70.