

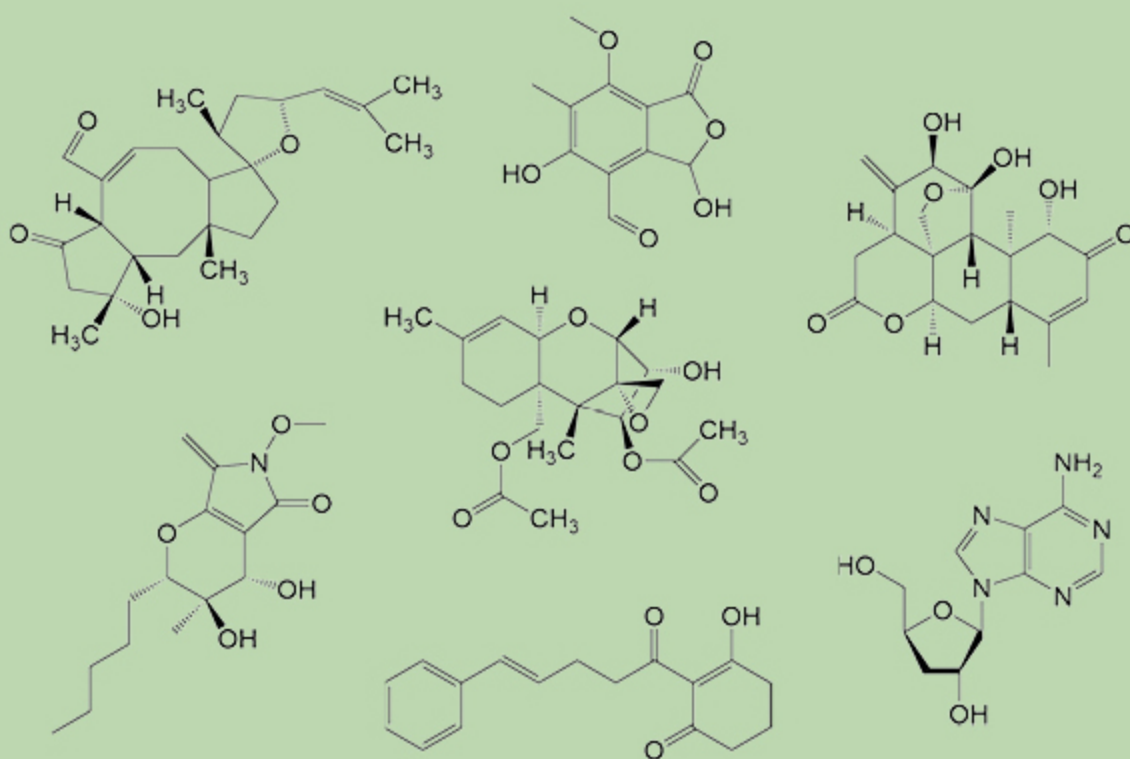


ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2023 TOM 106 ВЫПУСК 1
VOLUME ISSUE



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

СКРИНИНГ БИОРЕСУРСОВ НАСЕКОМЫХ И КЛЕЩЕЙ ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ В ЗАЩИЩЕННОМ ГРУНТЕ

Н.А. Белякова*, В.А. Павлюшин

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

* ответственный за переписку, e-mail: biocontrol@vizr.spb.ru

Особенности современных технологий тепличного растениеводства приводят к усложнению критериев отбора энтомофагов, повышаются требования к их адаптационным способностям, возможностям высоко рентабельного масштабируемого производства, длительного хранения и транспортировки. При колонизации в теплицах эффективны преимущественно виды-рудералы, которые способны максимально быстро начать размножение при появлении очагов вредителя. Эти хищники, как правило, производят избыточное потомство, для которого имеющихся пищевых ресурсов заведомо недостаточно. Тем самым они разрушают популяции своих жертв и поэтому могут быть весьма эффективны для подавления всплеск размножения вредителей, по крайней мере, в краткосрочной перспективе. Для долгосрочной колонизации энтомофагов скорость потребления биомассы в системе хищник-жертва в среднем не должна превышать скорости прироста популяции жертвы. В этом случае энтомофаги удерживают вредителя на определенном уровне плотности в течение длительного времени. Однако данный уровень не обязательно будет ниже порога ЭПВ, то есть виды из числа «разумных» пользователей пищевых ресурсов необязательно будут эффективны в защите растений. Регулярные инвазии новых фитофагов оказывают влияние на системы защиты растений. При этом программы по интродукции новых энтомофагов остановлены из-за потенциального негативного влияния видов-интродуцентов на биоразнообразие местных видовых сообществ. Анализ изменений в методологии скрининга энтомофагов, произошедших в результате внедрения новых технологий растениеводства и усложнения фитосанитарной ситуации, посвящён представленный обзор.

Ключевые слова: энтомофаги, превентивная колонизация, сезонная колонизация, классический биоконтроль, жизненные стратегии, массовое разведение, резистентность

Поступила в редакцию: 11.11.2022

Принята к печати: 07.04.2022

Введение

В наше время для биологического контроля вредителей используются по разным данным от 250 до 412 видов насекомых и клещей. Из них не менее 100 видов предназначены для колонизации в теплицах. В течение последних десятилетий значительно увеличились объемы применения энтомофагов именно в тепличных агроценозах (van Lenteren et al., 2018, 2021). Это обусловлено целым рядом преимуществ, которые дает применение энтомофагов в защищенном грунте. На первом месте – высокая биологическая эффективность энтомофагов за счет изоляции от окружающей среды и стабильного искусственного климата, который обеспечивают индустриальные теплицы последнего поколения Ultra Clima (Truffault et al., 2018; Dolgikh et al., 2019). Второй по значимости фактор, движущий развитие биологического контроля в защищенном грунте – резистентность вредителей к пестицидам, которая в теплицах формируется в десятки раз быстрее, чем в открытом грунте. Поэтому применение химических препаратов в теплицах ограничено, особенно на многолетних посадках цветочно-декоративных культур (Poletti, Omoto, 2012; Daughtrey, Buitenhuis, 2020).

Применение энтомофагов, в том числе устойчивых к пестицидам, обеспечивает защитный эффект там, где препараты уже не эффективны. При этом уровень резистентности в популяциях вредителей снижается за счет

сокращения кратности обработок (Zhao et al., 2013; Dáder et al., 2020).

Среди важных преимуществ биологического контроля вредителей следует назвать повышение качества растениеводческой продукции. Отсутствие остаточных количеств пестицидов в готовой продукции – необходимое условие при выращивании тепличных овощей, особенно зеленных культур, которые используются в пищу в сыром виде. Энтомофаги безопасны для людей и животных, в том числе насекомых-опылителей, которые обеспечивают высокую урожайность пчелоопыляемых сортов и гибридов (Король, 2019; Nayak et al., 2020; Abrol et al., 2021).

Во многом росту объемов применения энтомофагов в теплицах способствовало появление автоматизированного оборудования, предназначенного для широкомасштабного расселения агентов биологического контроля (Buitenhuis et al., 2010; Lanzoni et al., 2017; Para et al., 2018). Снижение трудозатрат на производство энтомофагов также стимулировало их широкое использование. Коммерческая доступность широкого ассортимента энтомофагов на мировом рынке средств защиты растений определяется наличием стабильных и рентабельных систем массового разведения, обеспечивающих крупномасштабное круглогодичное производство энтомофагов на уровне 10–100 млн. особей еженедельно (van Lenteren et al., 2018, 2021).

И наконец, существенным фактором активного развития биологической защиты в теплицах выступает значительная стоимость сохраненного урожая, что определяется двумя факторами: (1) повышенной урожайностью современных сортов в условиях интенсивного возделывания; (2) высоким риском потерять урожай из-за массового размножения сосущих вредителей, которые заселяют теплицы повсеместно. Эти обстоятельства обуславливают одновременно и возможность, и насущную необходимость выделять на защиту растений в теплицах больше средств, чем в открытом грунте.

Анализ современной ситуации в защищенном грунте показывает, что энтомофаги могут быть одновременно высокоэффективны в подавлении вредителей, рентабельны в массовом разведении и технологичны во внесении. Однако, для того чтобы найти виды, отвечающие всем необходимым условиям, необходимо, чтобы объем первичного

скрининга охватывал тысячи видов, а не десятки, как это было в начале 20 века на заре развития биологического контроля (Павлюшин и др., 2001; Heimpel, Mills 2017).

Настоящий обзор посвящён анализу перспективных направлений скрининга энтомофагов, а также ключевых факторов, которые способствуют расширению ассортимента средств биологической защиты растений, включая хищных и паразитических членистоногих. Будут рассмотрены новые критерии отбора, которые определяются современным тепличным растениеводством (интерплантинг, светокультура, новые сорта и гибриды), а также новыми возможностями, которые открывают искусственный интеллект (большие данные, нейросети), оптические и спектрометрические средства раннего обнаружения вредителей.

1. Расширение ассортимента энтомофагов

1.1. Мировые тенденции и региональные особенности формирования ассортимента энтомофагов

Основная мировая тенденция в развитии биологического контроля вредителей – это расширение ассортимента энтомофагов. В начале 2000-х годов число видов хищных и паразитических членистоногих, которые были представлены на мировом рынке средств защиты растений, составляло 170 видов, к настоящему времени их количество удвоилось (Cock et al. 2010; van Lenteren et al. 2021). Однако одновременно с ростом числа видов энтомофагов наблюдается противоположенная тенденция: отказ от использования завозных видов тропического и субтропического происхождения. Повысились требования к видам-продуцентам, как следствие их отбор стал более строгим и многоплановым, увеличилось число критериев эффективности энтомофагов. Особое внимание уделяется оценке негативных последствий применения новых энтомофагов для местных видовых сообществ (Hajek et al., 2016; Abram, Moffat, 2018; Meurisse et al., 2022; Paula et al., 2021). Вследствие ужесточения требований к экологической безопасности энтомофагов в странах западной Европы существенно сократилась доля завозных видов (тропического и субтропического происхождения), которые используются в защите растений (van Lenteren et al., 2006; 2018).

На мировом рынке энтомофагов доминируют 3 европейские компании: Koppert (Нидерланды), Bioline AgroSciences (Великобритания-Франция) и Biobest (Бельгия), которые обеспечивают энтомофагами значительную часть сельхозпроизводителей из стран Европы и Северной Америки. Эти компании наладили крупномасштабное производство более 50 видов хищников и паразитоидов из 15 семейств и 7 отрядов. Расширение ассортимента в течение последних 20 лет происходит в основном за счет скрининга новых видов фитосейидных клещей. Предпочтение было отдано фитосейидам во многом из-за успешной апробации *A. swirskii* в борьбе с белокрылкой и другими сосущими вредителями (Calvo et al., 2015; Knapp et al., 2018). Предполагалось, что фитосейиды могут обеспечить контроль всех наиболее опасных вредителей защищенного грунта – паутинового клеща, трипсов и белокрылок. Насколько эти ожидания оправдались пока судить

сложно. Можно отметить, что в десятку наиболее широко используемых в европейских и североамериканских странах энтомофагов входит 4 вида фитосейид: *P. persimilis*, *A. swirskii*, *N. californicus* и *N. cucumeris* (Knapp et al. 2018).

Страны Северной Америки используют биотехнологические продукты крупных мультинациональных компаний (Koppert, Biobest и др.), а также закупают энтомофагов в местных биолaborаториях (инсектариях), которые весьма многочисленны особенно в США (Hunter, 1997; Warner, Getz, 2008). Локальное производство энтомофагов в основном сфокусировано на разведении видов североамериканской фауны: *Chrysopa rufilabris*, *Hippodamia convergens*, *Delphastus pusillus*, *Neoseiulus californicus*, *Orius insidiosus*, *Chrysoperla rufilabris* и др. (табл. 1).

В Китае ассортимент коммерчески доступных энтомофагов составляет 39 видов, которые используются преимущественно в теплицах. К основным производителям энтомофагов относятся 7 национальных биотехнологических компаний, в том числе Quentian™ Bio-Tech Co.(Beijing), NewLand™ BioControl Service Co. (Changchun, Jilin), TIANYI Biological Control, (Hengshui, Hebei Province). Среди фитосейидных клещей наиболее востребованы те же виды, что и в Европе – *P. persimilis* и *N. cucumeris* (Yang et al., 2014). Наряду с ними используются представители южно-азиатской фауны *Amblyseius pseudolongispinosus* и *Amblyseius nicholis* (Dong et al., 2011; Hu et al., 2007). Для контроля сосущих вредителей в теплицах в Китае широко и с успехом используются местные виды многоядных хищников (*Campylomma chinensis*, *Orius sauteri*, *Chrysoperla sinica*) и паразитоидов (*Aphidius gifuensis*, *Trichogramma chilonis*, *T. japonicum*) (Yang et al., 2014; Wang et al., 2019). Из 6 видов кокцинеллид, для которых в Китае разработаны технологии разведения на искусственных и полусинтетических питательных средах, широко используются *Harmonia axyridis* и *Leminia biplagiata*, которые распространены повсеместно, в том числе на территории Юго-Восточной Азии (Wang et al., 2007). Таким образом, китайская биотехнологическая индустрия по производству средств защиты растений ориентирована на преимущественное использование местных видов и популяций. Доля интродуцированных видов не превышает 10% от общего ассортимента энтомофагов.

Таблица 1. Ассортимент и масштабы локального производства энтомофагов для защищенного грунта в странах Северной Америки (модифицировано по Hunter, 1997, van Lenteren, 2003)
Table 1. Range and scale of natural enemies production for greenhouses in North America (modified from Hunter, 1997, van Lenteren, 2003)

Семейство, отряд вид энтомофага	Целевой вредитель	Число биолaborаторий*		
		США	Канада	Мексика
Chrysopidae (Neuroptera)				
<i>Chrysopa carnea</i>	тли, алейродиды	42	8	15
<i>Chrysopa comanche</i>	тли, алейродиды	19	1	0
<i>Chrysopa rufilabris</i>	тли, алейродиды	47	6	1
Coccinellidae (Coleoptera)				
<i>Hippodamia convergens</i>	тли	46	10	0
<i>Harmonia axyridis</i>	тли	3	4	0
<i>Delphastus pusillus</i>	алеяродиды	26	8	0
<i>Stethorus punctillum</i>	паутинные клещи	0	2	0
Anthocoridae (Hemiptera)				
<i>Orius insidiosus</i>	трипсы, тли и др.	26	8	0
<i>Orius tristicolor</i>	трипсы, тли и др.	9	3	0
Thripidae (Thysanoptera)				
<i>Scolothrips sexmaculatus</i>	паутинные клещи, трипсы	11	0	0
Phytoseiidae (Parasitiphormes)				
<i>Hypoaspis aculeifer</i>	трипсы	2	0	0
<i>Hypoaspis miles</i>	трипсы	20	9	0
<i>Amblyseius degenerans</i>	трипсы, паут. клещи	9	7	0
<i>Neoseiulus californicus</i>	паутинные клещи	33	7	0
<i>Neoseiulus cucumeris</i>	трипсы, паутинные клещи	32	11	0
<i>Neoseiulus fallacis</i>	паутинные клещи	15	5	0
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	паутинные клещи	44	10	0

Примечание: * - указано число биолaborаторий (инсектариив), в которых проводят массовое разведение энтомофагов и коммерческую реализацию живых культур.

В России работы по освоению природных ресурсов энтомофагов были начаты в ВИЗР более 80 лет назад (Павлюшин и др., 2001). В настоящее время коллекция энтомофагов ВИЗР является крупнейшей в России и содержит более 40 лабораторных популяций насекомых и клещей из 11 семейств и 6 отрядов (табл. 2). Благодаря широкому скринингу видов из различных таксономических групп, отечественная коллекция отличается значительным разнообразием по жизненным формам и стратегиям отобранных видов.

Лабораторные популяции энтомофагов из коллекции ВИЗР используются для крупномасштабного производства и применения в тепличных хозяйствах на территории РФ. ВИЗР ведет совместную исследовательскую работу с крупнейшим отечественным производителем энтомофагов НТП ИНАППЕН (Санкт-Петербург). Проводится разработка новых технологий производства энтомофагов, в том числе, видов, новых для науки и для биологического контроля.

Следует подчеркнуть, что в современной экономической ситуации расширение отечественного производства энтомофагов особенно актуально. В настоящее время на территории РФ работают несколько компаний, осуществляющих поставку энтомофагов, в том числе ООО «БиоТехнология» (Белгород, 9 видов) и ООО «Биоконтроль» (Воронеж, 5 видов, только фитосейиды) (Каталог выставки «Защищенный грунт России...», 2022).

Несмотря на наличие отечественного производства, основными поставщиками энтомофагов в Россию выступают зарубежные компании (Koppert, Biobest, BioPlanet, BioBi, Syngenta), которые занимают до 70% российского рынка. За 2022 год стоимость ввезенных в Россию энтомофагов и насекомых-опылителей составила более 9 млн. долларов (по данным Федеральной таможенной службы). В настоящее время зарубежные производители ищут новые пути доставки, испытывают сложности с логистикой быстро портящейся биотехнологической продукции. Попытки тепличных комбинатов наладить собственное производство энтомофагов требуют времени, кадров и инвестиций. Поэтому сейчас особенно актуально поддерживать отечественные биофабрики и биолaborатории по массовому разведению энтомофагов, а также малотоннажные региональные производства микробиопрепаратов.

1.2. Причины расширения ассортимента энтомофагов

Поиском новых видов-продуцентов активно занимаются научно-исследовательские организации из различных стран, а также ведущие мировые производители средств защиты растений. Благодаря их совместным усилиям в течение последних 20 лет в 2 раза увеличилось число энтомофагов для применения в защищенном грунте. Расширение ассортимента обусловлено следующими причинами:

1. Интенсификация тепличного растениеводства путем внедрения новых технологий (интерплантинг, светокультура), которые дестабилизируют фитосанитарную обстановку в теплицах (Белякова, Поликарпова, 2014; Король,

Таблица 2. Лабораторные популяции членистоногих-энтомофагов коллекции ВИЗР
Table 2. The laboratory populations of entomophagous arthropods in the VIZR collection

Семейство, отряд вид энтомофага	Географическое происхождение популяции (место, год)	Основной объект контроля	Периодичность воз- обновления, поколе- ний в год
Coccinellidae, Coleoptera			
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	Египет, 1949	червецы	12
<i>Cycloneda limbifer</i>	Куба, 1972	тли	10
<i>Propylea japonica</i>	Сев.-Вост. Китай, 2018	тли	15
<i>Propylea 14-punctata</i>	Ленингр. обл., 2018	тли	15
<i>Propylea dissecta</i>	Непал, 2013	тли	15
<i>Cheilomenes sexmaculatus</i>	Непал, 2013	тли	12
<i>Cheilomenes propinqua</i>	Египет, 2016	тли	14
<i>Harmonia dimidiata</i>	Ю-Вост. Китай, 1990	тли	
<i>Harmonia axyridis</i>	Сев.-Вост. Китай, 2018 Краснод. край, 2020 и др.	тли	10
Hemeroptera, Neuroptera			
<i>Micromus angulatus</i>	Прим. край, 2005	тли	10
Chrysopidae, Neuroptera			
<i>Chrysopa pallens</i>	Корейский п-в, 2007	тли	12
Anthoridae, Hemiptera			
<i>Orius strigicollis</i>	Корейский п-ов, 2004	трипсы	15
<i>Orius laevigatus</i>	Ставроп. край, 2020	трипсы	15
Miridae, Hemiptera			
<i>Macrolophus pygmaeus</i>	Белоруссия, 1990	белокрылки	2
<i>Dicyphus errans</i>	Краснод. край, 2015	белокрылки	
<i>Nesidiocoris tenuis</i>	Корея, 2003	белокрылки	11
Pentatomidae, Hemiptera			
<i>Podisus maculiventris</i>	Сев. Америка, 1974	чешуекрылые	12
<i>Perillus bioculatus</i> F.	Краснод. край, 2012	-«-	2
Cecidomyiidae, Diptera			
<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	Ленингр. обл., 1995	тли	2
Aphidiidae, Hymenoptera			
<i>Aphidius colemani</i>	Сев. Кавказ, 1992, 2002	тли	15
<i>Aphidius matricariae</i>	Сев. Кавказ, 2002		
<i>Aphidius gifuensis</i>	Сев.-Вост. Китай, 2018	тли	12
<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	Мексика, 1987–1989	тли	15
Aphelenidae, Hymenoptera			
<i>Encarsia formosa</i>	Ю. Америка, 1965	белокрылка	14
Trichogrammatidae, Hymenoptera			
<i>Trichogramma evanescens</i>	Воронежская обл., 1980	чешуекр.	2
Phytoseiidae, Parasitiformes			
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	Чили, 1972; Египет, 2016	паут. клещ	20–25
<i>Amblyseius californicus</i>	Египет, 2016	паут. клещ	> 30
<i>Neoseiulus agrestis</i>	Алтайский край, 2021	трипсы	>50
<i>Neoseiulus montdorensis</i>	неизвестно	трипсы	>50
<i>Amblyseius cucumeris</i>	неизвестно	трипсы	>50
<i>Amblyseius barkeri</i>	неизвестно	трипсы	>50

2020); обилие искусственных материалов, включая заменители почво-грунта, что может затруднять размножение энтомофагов, которые в природной среде окукливаются в почве.

2. Инвазии опасных вредителей, частота которых постоянно растет.

3. Расширение практики превентивной защиты растений, для которой необходимы виды устойчивые к пищевому стрессу, способные выживать в теплицах, питаясь

суррогатными кормами в отсутствие вредителя (Pijnakker et al., 2020).

4. Переход от эпизодического локального внесения энтомофагов в очаги вредителей к регулярным «ковровым» выпускам по всей защищаемой площади, что требует автоматизации внесения хищников и паразитоидов (Ort et al., 2005; Lanzoni et al., 2017; Brenard et al., 2018, 2019); следовательно, они должны быть исходно устойчивыми к механическим повреждениям (имаго жесткокрылых,

например) или отселектированы соответствующим образом для минимизации потерь при автоматизированном внесении.

5. Необходимость адаптации к новым сортам и гибридам (селекция энтомофагов на способность размножаться на новых сортах) (Козлова, Моор, 2012).

6. Создание систем защиты растений с применением новых пестицидов селективного действия и полифункциональных микробиопрепаратов. Популяции энтомофагов, отселектированные на резистентность к пестицидам, востребованы в тепличном растениеводстве из-за повсеместного технологического перехода от последовательного к

совместному применению химических и биологических средств защиты растений (Dader et al., 2020).

7. Интеграция микробиологической защиты растений и биологического контроля вредителей, в том числе отбор энтомофагов, способных переносить споры и мицелий штаммов-продуцентов энтомопатогенных грибов.

Все перечисленные выше особенности современных технологий тепличного растениеводства приводят к усложнению критериев отбора энтомофагов, повышаются требования к их адапционным способностям, возможностям высоко рентабельного масштабируемого производства, длительного хранения и авиа-транспортировки на дальние расстояния.

2. Концепция защиты растений и экологические основы скрининга

Основные направления скрининга энтомофагов в современном тепличном растениеводстве определяются концепцией биологической защиты растений (Павлюшин, 1998; Павлюшин, Белякова, 2013; Павлюшин и др., 2022), в соответствии с которой, для эффективного контроля вредителей и фитопатогенов в защищенном грунте необходимо выполнение следующих условий:

1. Регистрация уровня биоценотической регуляции в тепличном агробиоценозе. Фитосанитарный мониторинг, включающий оценку состояния популяций не только вредителей, но и энтомофагов.

2. Формирование паразитоценоза – видового комплекса энтомофагов, энтомопатогенов и микробов-антагонистов, обитающих в тепличном агроценозе.

3. Совпадение оптимумов температуры и влажности для защищаемых растений, энтомофагов и штаммов-продуцентов.

4. Достижения гарантированного защитного эффекта за счет одновременного действия комплекса биологических средств на популяции вредителей и болезней и перевода

быстро размножающихся видов фитофагов в состояние депрессированного размножения при питании на устойчивых сортах или под воздействием микробиопрепаратов.

5. Технологическая совместимость энтомофагов, микробиопрепаратов, малотоксичных химических пестицидов и других элементов технологий тепличного растениеводства.

Первичная задача скрининга найти надежные и поддающиеся количественной оценке характеристики для выявления видов, популяций и отдельных особей (генотипов), которые станут продуцентами массовых культур энтомофагов, соответствующих базовым положениям концепции биологической защиты растений. Рациональное освоение биоресурсов энтомофагов, с нашей точки зрения, должно базироваться на комплексной оценке их биологического разнообразия на 4 уровнях – видовом, популяционном, генетическом (разнообразии генов и аллелей – исходный материал для селекции) и экосистемном (видовые сообщества, коадаптивные комплексы, симбиотические ассоциации) (табл. 3).

Таблица 3. Методологическая основа скрининга энтомофагов для биологического контроля
Table 3. Methodological foundation of entomophagous screening for biological control purposes

Уровень оценки энтомофага	Методология	Предмет оценки	Основные задачи скрининга
I. Индивидуальный и посемейный анализ	Аутэкологический подход. Факториальная экология.	Реакция особей и их потомства на абиотические факторы и разные виды жертв (заменители прир. корма). Толерантность к лимитирующим факторам среды (температура, влажность, фотопериод, недостаток корма)	Оценка основной жизненной стратегии вида. Выявление генетической гетерогенности по показателям, определяющим репродукцию, стресс-устойчивость, тест на возможность селективного улучшения
II. Популяционный уровень	Дэмэкологический подход. Популяционная экология.	Локальные популяции энтомофага оценивают по репродуктивному потенциалу, интенсивности внутривидовой конкуренции и межвидовым взаимоотношениям в системе триотрофа	Оценка совокупности жизненных стратегий вида
III. Экосистемный уровень	Системная экология	Видовые сообщества и среда обитания (биотоп), как элемент агроценоза. Биотоп и населяющие его организмы рассматривают как функциональное единство	Выявление условий, необходимых для достижения биоценотического равновесия в агроценозе. Создание систем биологической защиты растений

2.1. Видовой и популяционный уровень скрининга

На видовом и популяционном уровне основу скрининга составляет оценка жизненной стратегии вида. Наиболее известной и широко используемой является система жизненных стратегий Грайма (конкуренты, стресс-толеранты и рудералы, или экспреленты), разработанная для растений и позже успешно тестируемая на млекопитающих и растительноядных насекомых (Grime, Pierce, 2012). Жизненная стратегия вида отражает его устойчивость к пищевому стрессу и конкурентному вытеснению, а также способность оперативно реализовать репродуктивный потенциал при наличии свободного от конкурентов пищевого ресурса.

На рисунке 1 представлены основные варианты фитосанитарной ситуации (нет вредителя, локальные очаги, вспышка размножения) и соответствующие им способы применения энтомофагов (инокуляция и наводняющие выпуски). До появления вредителя варианты выпуска энтомофагов зависят от его пищевой специализации: виды с узкой пищевой специализацией невозможно поддерживать в агроценозе без вредителя, следовательно, их выпускают регулярно без расчета на размножение. Если вносят полифага, то его можно подкармливать суррогатными кормами. Кратности выпусков в этом случае ниже, чем для видов-специалистов. Кроме того, возможно накопление полифагов на заменителях корма.



Рисунок 1. Способы применения энтомофагов в современных теплицах

Figure 1. Methods of natural enemy application in modern greenhouses

При наличии локальных очагов вредителя выпуск проводят путем внесения низких норм, исходя из того, что энтомофаг начнет размножаться в очагах. Но если плотность очагов высока, то проводят наводняющие выпуски, как и во время вспышки вредителя (Eilenberg et al., 2001). Интересно, что при максимально различных ситуациях – отсутствие вредителя и его вспышка – используется одинаковый способ применения энтомофагов с узкой пищевой специализацией – кратный выпуск без расчета на размножение. Однако причины отсутствия размножения различны. В чистой теплице нет жертвы (хозяина), а найти безопасный для растений вид-заменитель для моноили олигофага весьма сложно (Messelink et al., 2014). При вспышке вредителя на размножение энтомофага просто нет времени. Защитный эффект нужен здесь и сейчас.

Каждый вариант фитосанитарной ситуации и способ внесения энтомофагов дает преимущества видам с определенными жизненными стратегиями. Для профилактических выпусков в отсутствие вредителя базовой стратегией должна быть устойчивость к пищевому стрессу в сочетании со способностью быстро реализовать репродуктивный потенциал при появлении жертвы (или хозяина). При наличии очагов на первый план выходит способность к эффективному стабильному размножению в очагах при невысокой численности вредителя. Большое значение получает забота о потомстве, материнские инвестиции. При вспышке вредителя размножения энтомофагов не предполагается, нормы рассчитаны на биоцидный эффект от выпущенных особей. Основное качество – прожорливость и устойчивость к конкурентному вытеснению другими хищниками, в том числе в форме внутривидового хищничества. Единственная стратегия, которая в любой ситуации дает виду адаптивное преимущество – это способность к быстрой репродукции при внезапно возникшем пищевом ресурсе, свободном от конкуренции. Иными словами, стратегия рудерала-опортуниста делает энтомофага эффективным агентом биоконтроля. При профилактике это дает возможность уничтожить первичные очаги вредителя. При наличии вредителя размножение энтомофага обеспечивает стабильный защитный эффект в течение длительного времени, т.к. только при размножении происходит взаимодействие двух популяций вредителя и энтомофага, то есть биоценотическая регуляция.

Следует отметить, что на популяционном уровне уникальным ресурсом для скрининга служат акклиматизированные популяции энтомофагов, которые были интродуцированы на территорию нашей страны 40–50 лет назад. Примером тому служат клоп-щитник *Perillus bioculatus* F., коровки *Serangium parcesetosum* Sicard. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls., акклиматизированные в Краснодарском крае (Белякова, Поликарпова, 2012; Орлова-Беньковская, 2017; Исмаилов и др., 2019).

2.2. Системный уровень скрининга

Новые виды энтомофагов должны в конечном итоге стать частью видового сообщества насекомых, клещей, нематод и микроорганизмов, которыми искусственно населяют агроценоз для достижения гарантированного защитного эффекта. Все агенты биоконтроля в агроценозе рассматриваются как функциональное единство – паразитоценоз (в расширенном понимании этого термина, поскольку комплекс полезных видов включает не только паразитических, но и свободноживущих консументов второго порядка, таких как хищные членистоногие, нематоды, сапрофитные формы энтомопатогенов).

Исходную структуру паразитоценоза (видовой состав и соотношение численностей разных видов) во многом определяет человек, выбирая виды и нормы внесения. Исходя из экосистемного (биоценотического) подхода, задача скрининга видов должна состоять в том, чтобы этот искусственный конгломерат в течение культуроборота работал как стабильное видовое сообщество. Однако возникает два вопроса: 1) насколько эта задача достижима; 2) насколько это необходимо для достижения конечной цели – сохранения урожая.

По количеству видов паразитоценозов в теплицах неполный. Однако имитировать в теплицах видовое богатство агроландшафтов невозможно и нерационально. Следует отметить, что большое количество видов энтомофагов не всегда гарантирует сдерживание вредителя ниже порога вредоносности. Например, на первых этапах инвазии колорадского жука сообщество местных энтомофагов, несмотря на их видовое разнообразие и стабильность, долгое время не справлялось с инвадером (Гусев, 1990).

Существует много примеров того, как в полевых агроценозах рост видового разнообразия энтомофагов не влиял на их суммарную эффективность в подавлении вредителя или вызывал ее снижение (в 30% проанализированных случаев) (Letourneau et al. 2009). Это свидетельствует о невозможности оценивать стабильность сообществ на основе только таксономического разнообразия.

Тепличные агроценозы отличаются крайней нестабильностью, но не из-за недостатка видов, а в силу своей островной природы. Каждый технологический цикл они формируются «с нуля», нет севооборота, нет зимующего запаса вредных и полезных видов в силу изоляции от окружающего агроландшафта. Комплекс доминирующих

фитофагов представлен видами с взрывным характером численности. Не столь важно их количество (видовое разнообразие). Ключевую роль играет сходство их жизненных стратегий, т.е. отсутствие адаптивного разнообразия.

В теплицах нестабильностью отличается не только система «растение-фитофаг», но межвидовые взаимодействия внутри комплекса энтомофагов. Причина этого заключается, как и в случае с фитофагами, в низком уровне адаптивного разнообразия. Среди агентов биоконтроля преобладают рудералы с высоким репродуктивным потенциалом, что необходимо для их массового размножения и дает адаптивные преимущества при любой фитосанитарной ситуации (см. раздел 2.1). Еще одним фактором потенциальной нестабильности тепличного паразитоценоза служит происхождение видов, входящих в паразитоценоз. Большинство из них в природной среде не обитают совместно, следовательно, не коадаптированы друг к другу.

Изменение в структуре паразитоценоза определяют межвидовые взаимодействия и индивидуальные особенности видов (табл. 4). Всегда работают оба механизма, но их роль может существенно различаться в зависимости от видового состава и фитосанитарной ситуации.

Таблица 4. Механизмы, определяющие изменения в структуре паразитоценоза
Table 4. Mechanisms that determine changes in the structure of parasitocenosis

Механизмы	Дестабилизирующие	Стабилизирующие
Межвидовые взаимодействия	Внутригрупповое хищничество, конкуренция за места для репродукции	Мутуализм, комменсализм
Видовые особенности, которые проявляются независимо от присутствия других видов	Полифагия, высокий репродуктивный потенциал и расселительные способности	Узкая пищевая специализация (способствует разделению ниш), защищенность от хищников, стрессоустойчивость, в том числе к дефициту пищевых ресурсов и заражению паразитами

В тепличных паразитоценозах, как правило, преобладают дестабилизирующие механизмы (табл. 4). Это – широкое использование быстроразмножающихся полифагов (Messelink et al., 2008 Pilkington et al., 2010). Высокие нормы внесения обостряют конкуренцию, в том числе в форме внутригруппового хищничества (Rosenheim et al., 1995). Стабилизирующие межвидовые взаимодействия в паразитоценозе проявляются слабо и поэтому гораздо хуже изучены. Нам неизвестны примеры мутуализма между энтомофагами в агроценозах; не ясно будет ли это усиливать защитный эффект.

На системном уровне скрининга при моделировании межвидовых взаимодействий первостепенной задачей выступает оценка негативных последствий совместного применения агентов биоконтроля из разных классов, типов или царств (насекомые, клещи, нематоды, грибы, бактерии). В частности, отсутствие побочного негативного действия токсинов микроорганизмов на новые виды энтомофагов относится к необходимым условиям для их включения в системы защиты растений. Изучение конкурентных взаимодействий между энтомофагами тоже входит в обязательную программу скрининга (van Lenteren et al. 2018). Исключить негативное побочное влияние агентов биоконтроля друг на друга необходимо.

В идеальном случае энтомофаги, энтомопатогены и микробы-антагонисты должны давать синергетический

защитный эффект. Поэтому предпринимаются попытки разработать новые пути их совместного использования для повышения суммарной эффективности. Например, энтомофагов тестируют в качестве переносчиков вирусов, микроспоридий, энтомопатогенных грибов и микробов-антагонистов (Kevan et al., 2020). Развитию этого направления в защите растений способствовал успех в использовании насекомых-опылителей для внесения микробиологических препаратов (Mommaerts, Smagghe, 2011).

К настоящему времени экспериментально доказана возможность переноса энтомофагами энтомопатогенных грибов. Использовали, в основном, хищников (кокцинеллид, златоглазок, клопов-слепняков, антокорид, щитников), на покровы которых наносили споры *Beauveria bassiana*, *Lecanicillium longisporum*, *L. muscarium*, *Paecilomyces fumosoroseus* (Down et al., 2004; Alma et al., 2007; Down et al., 2009; Zhu, Kim, 2012). Отношения между насекомыми и энтомопатогенными грибами в этом случае можно определить как комменсализм. Насекомые переносят споры в очаги вредителей, где у энтомопатогенных микроорганизмов выше шансы найти хозяина. Польза от таких отношений есть только для гриба-комменсала. Работая переносчиками, насекомые не получают какого-либо адаптивного преимущества. Они не имеют каких-либо спецприспособлений для переноса спор. Следовательно, их эффективность как переносчиков определяется: 1) особенностями

Существенной особенностью сезонной колонизации выступает стабильно низкий уровень численности вредителя. Теоретически энтомофаг не должен уничтожать вредителя, но подавлять рост его популяции. Равновесная плотность вредителя в системе «энтомофаг-вредитель» находится существенно ниже экономического порога вредоносности (ЭПВ), что делает сезонную колонизацию оптимальным способом применения энтомофагов (рис. 2а). Нормы внесения рассчитывают, в основном, из плотности вредителя, формируя оптимальные соотношения «хищник-жертва» (Бондаренко, 1986; Messelink et al., 2014; Bout et al., 2022).

Проблема состоит в том, что на практике описанную выше, высоко благополучную фитосанитарную ситуацию воспроизвести крайне сложно. Основные причины этого:

1) запаздывание с выпуском энтомофагов из-за низкой разрешающей способности мониторинга в агроценозах, в результате чего выпуск проводят на фоне вспышки массового размножения, когда численность вредителя уже пересекла ЭПВ (рис. 2 б);

2) не все энтомофаги способны к стабильному гарантированному размножению в агроценозах, особенно в современных промышленных теплицах, которые насыщены искусственными материалами, лишены почвы и пр.;

3) сложности со своевременной поставкой крупных промышленных партий энтомофагов.

Если сезонная колонизация оказалась неэффективной, биологический контроль естественным образом переходит в следующую фазу – массовые (наводняющие) выпуски, которые, по сути, представляют собой следствие неудачной сезонной колонизации. Крайне редко в производственных условиях сельхозпроизводители изначально настроены на массовые выпуски, прежде всего из-за их высокой себестоимости. При массовых выпусках сдерживание вредителя проводят непосредственно выпущенные особи энтомофагов, а не их потомки, как в случае с сезонной колонизацией (van Lenteren, 2000; Eilenberg, 2006). Для размножения энтомофагов уже нет времени, т.к. ЭПВ перейден, спасать урожай надо в краткие сроки (рис. 2 б).

Принципиальное отличие массовых выпусков от сезонной колонизации заключается в отсутствии саморегуляции в системе «энтомофаг-вредитель», когда рост плотности вредителя приводит к увеличению популяции хищника, и наоборот. Без этого баланса между популяциями фитосанитарная ситуация не может быть стабильной. Вскоре после первого массового выпуска необходимо проводить второй и так далее до конца оборота. Продолжительность защитного эффекта определяется сроком жизни выпущенных особей, что при самом оптимистичном сценарии не превышает 1–2 недель в отличие от сезонной колонизации, которая длится месяцами (рис. 2 а, б).

Если при сезонной колонизации плотность энтомофагов в агроценозе близка к естественному уровню, то при массовых выпусках этот показатель выходит далеко за пределы диапазона плотностей, свойственных природным сообществам. Низкие соотношения хищник-жертва на фоне высокой плотности взаимодействующих популяций создают условия для усиления внутривидовой конкуренции в форме каннибализма, а также межвидовой конкуренции в форме внутригруппового хищничества (Schausberger, 2003; Mills, 2006; Schmidt et al., 2014). Чем

выше плотность популяций, тем чаще хищники поедают друг друга. Усиление конкуренции между хищниками при высоких плотностях нередко приводит к снижению их эффективности в подавлении вредителей (Finke, Denno, 2006; Messelink et al., 2013; Mishra et al., 2014; Kumar, Mishra, 2014). Например, было отмечено снижение плотности клопа *Orius tristicolor* вследствие хищничества личинок златогазки *Chrysoperla sp.*, что привело в свою очередь к росту плотности паутиного клеща (Rosenheim, 2005). Завышенные нормы внесения хищных видов приводят к снижению плотности паразитоидов, которые служат наиболее вероятными жертвами внутригруппового хищничества, так как не могут оказать сопротивления (Snyder, Ives, 2001; Erbilgin et al., 2004).

Искусственное повышение плотности энтомофагов при наводняющих выпусках может привести к развитию инфекционных патологий у энтомофагов, особенно, если они восприимчивы к применяемым энтомопатогенным препаратам (Павлюшин, Красавина, 1986, 1987; Donka et al., 2008). В связи с этим профилактическая обработка защитными микробиопрепаратами должна предшествовать выпуску энтомофагов.

Как уже отмечалось выше, к одной из слабых сторон сезонной колонизации относится неспособность систем мониторинга распознавать и локализовать первичные очаги вредителя на первых стадиях заселения агроценозов. В результате этого сельхозпроизводитель запаздывает с выпуском энтомофагов, что приводит к неконтролируемому накоплению вредителя. В этой ситуации проводят массовые выпуски, как быстродействующее средство, чтобы предотвратить или, по крайней мере, ослабить вспышку массового размножения вредителя. Энтомофагов в этой ситуации используют как биоцидный элемент подобно действующему веществу в пестицидах, тем самым лишая биологический метод защиты основного своего преимущества – саморегуляции и самодостаточности (Hajek, Eilenberg, 2018).

Если на овощных культурах наводняющие выпуски – это крайнее средство в экстремальной фитосанитарной ситуации, то на посадках цветочно-декоративных культур этот способ применения энтомофагов используют в ежедневной практике. Целесообразность наводняющих выпусков в агроценозах цветочно-декоративных культур обусловлена следующими причинами: 1) низкий порог вредоносности фитофагов – недопустимы повреждения листьев и цветков, потеря декоративности происходит при очень низкой плотности вредителя; 2) жесткие требования к отсутствию насекомых и клещей на готовой продукции, особенно при экспорте; при этом срезанные цветы или горшочные растения очистить перед реализацией гораздо сложнее, чем плодоовощную продукцию; 3) огромное разнообразие видов и сортов цветочно-декоративных культур, выращивают, как правило совместно, что чрезвычайно усложняет фитосанитарную обстановку в теплицах из-за разного уровня устойчивости защищаемых растений; 4) стоимость цветочной продукции достаточно высока, чтобы покрыть расходы на внесение высоких норм энтомофагов (van Lenteren, 2007).

По причисленным причинам долгое время биологический контроль не применяли для защиты цветочно-декоративных культур, предпочитая пестициды, использование

которых в агроценозах данного типа не ограничено, так как продукция не идет в пищу и поэтому уровень допустимых остаточных количеств существенно выше, чем на овощных. Со временем из-за резистентности биологический контроль вредителей на цветах стал насущной необходимостью. Применяли энтомофагов методом наводнения отчасти по указанным выше причинам, отчасти потому что сезонная колонизация постоянно прерывалась периодическими химическими обработками против вторичных вредителей (Gullino, Wardlow, 1999; Enkegaard, Brødsgaard, 2006).

Из плюсов массовых выпусков следует упомянуть следующее: гарантированный защитный эффект в короткие сроки, отсутствие резистентности вредителей к «живому пестициду» и их экологическую безопасность для урожая и персонала. Но биоценотическая регуляция существенно ослабевает, а именно она делает биоконтроль принципиально другим по сравнению с остальными методами защиты растений.

3.2. Превентивная колонизация

Превентивная, или профилактическая колонизация – это выпуск энтомофага до появления вредителя (рис. 2 в). Решение о начале защитных мероприятий принимается исходя из сроков посадки (посева), а нормы внесения энтомофагов зависят от вида и стадии развития защищаемых растений (Бондаренко, 1986; Bout et al., 2022).

Ключевой причиной перехода выпуска энтомофагов в очаги к превентивной колонизации служит уже упомянутая выше низкая разрешающая способность мониторинга. Считается, что тщательный мониторинг снижает затраты на энтомофагов и другие средства защиты. Это справедливо, но необходимо понимать, что возможности современного мониторинга в принципе ограничены. Это обусловлено прежде всего значительной биомассой защищаемых растений, которые на овощных культурах при плотности 2–3 стебля/м² достигают высоты 3–3.5 м, при этом их необходимо ежедневно обследовать в поисках первичных очагов вредителей. В случае с зелеными и горшечными культурами площадь стеллажных гидропонных установок столь велика (200–300 м²), что растения в центральной их части совершенно недоступны для обследования (если только с дронов). Имеющиеся на сей день инструменты мониторинга (клеевые ловушки, визуальные обследования) не дают гарантий, а иногда даже шансов, выявить первые очаги вредителей. Поэтому для гарантированной защиты необходимо начинать выпуск энтомофагов непосредственно после посадки растений. Это увеличит расходы на защиту, но поможет ограничить по численности и/или отложить во времени вспышку массового размножения, что в свою очередь избавит от необходимости проводить массовые выпуски, а позволит плавно перейти от превентивной колонизации к сезонной, когда вредитель появится.

Превентивная колонизация представляет собой обязательный элемент защиты растений в современных промышленных теплицах, которым свойственна высокая урожайность. Чем выше урожайность, тем больше потенциальные потери от вредителей. Порог ЭПВ снижается, так как цена ошибки возрастает. Высокая стоимость урожая делает превентивную колонизацию все более и более

рентабельной, особенно на цветочно-декоративных культурах. Например, на гербере против западного цветочного трипса разработана стратегия подавления вредителя за счет массовых выпусков *Orius majusculus*, которые проводят превентивно. Хищника вносят в количествах, значительно превышающих профилактические нормы. Обычно цель превентивной колонизации заключается в создании в будущем (при появлении вредителя) баланса между популяциями хищника и жертвы. Но в описанном выше случае единственной целью выпусков выступает удержание плотности вредителя ниже порога вредоносности (Brødsgaard, 1995). Энтомофага применяют как химический препарат в расчете на прямой биоцидный эффект от выпущенных особей, не рассчитывая на их размножение.

3.2.1. Предварительный выпуск энтомофагов (predator-in-first)

Чаще всего превентивную колонизацию проводят, выпуская энтомофагов в начале культуроборота. Для поддержания выпущенных особей на растения вносят заменители природных кормов (яйца чешуекрылых, цисты веслоногих раков, пыльцу, пищевые среды с использованием продуктов пчеловодства). Энтомофаг, как правило, не может размножаться на этих суррогатных кормах, но продолжительность его жизни растет (Ramakers, 1990; Messelink et al., 2008; Wade et al., 2008; Kumar et al., 2015; Pijnakker et al., 2020).

3.2.2. Предварительный выпуск вредителей (pest-in-first)

Разновидность превентивной колонизации – технология выпуска вредителя вначале, а затем – энтомофага. Данный прием впервые был предложен для контроля паутинного клеща в защищенном грунте. Вредителя вносили в чистую теплицу, а после его адаптации и начала размножения добавляли хищника – фитосейулюса (Havelka, Kindlmann, 1984). Идея в основе описанного выше метода была весьма перспективной: создать саморегулируемую систему «энтомофаг-вредитель» по аналогии с сезонной колонизацией. Но практика показала, что риск, связанный с использованием вредителей с взрывным характером численности, перекрывает потенциальные преимущества данного подхода. Принудительное заражение растений таким опасным вредителем как паутинный клещ, приводило к негативным последствиям. Во-первых, защитный эффект фитосейулюса не всегда гарантирован из-за его высокой чувствительности к низкой влажности. Кроме того, очистить теплицу от паутинного клеща в период между культуроборотами невозможно даже применяя весь арсенал дезинфекторов.

Стратегия pest-in-first была с успехом использована в борьбе с оранжерейной белокрылкой на овощных культурах, однако была отвергнута сельхозпроизводителями из-за риска вспышки вредителя (Lambert et al., 2005). Поэтому от практики pest-in-first отказались из-за неоправданного риска при внесении вредителей в агроценоз.

3.2.3. Растения-накопители (banker plants), живая жертва

Подход pest-in-first получил развитие в другом варианте превентивной колонизации, в котором вредители были заменены на фитофагов, безопасных для защищаемых растений (Huang et al., 2011; Pijnakker et al., 2020).

Подбор фитофагов, которые могут заменить целевую жертву (вредителя) возможен в основном для афидофагов. На зерновых культурах были найдены тли, безопасные для культур защищенного грунта (овощные, цветочные, ягодные). Злаковую или чермухово-злаковую тлей и наездников-афидиид вносят в агроценоз на растениях пшеницы или ячменя, которые выступают в качестве места сезонной колонизации паразитоидов до появления целевых вредителей (персиковой, бахчевой и др. тлей) (Payton, Rebeck, 2018).

Данный вариант превентивной колонизации идеален, так как обеспечивает долгосрочный защитный эффект в отсутствие вредителей. Его высокая стабильность базируется на механизме саморегуляции популяций энтомофага и его лабораторной (заместительной) жертвы, также как это происходит при сезонной колонизации (Yano et al., 2018). Основным недостаток – чрезвычайно сложно найти технологичную в разведении и безопасную для растений лабораторную жертву, пригодную для поддержания популяции энтомофага в агроценозе на растениях-накопителях.

3.3. Классический биоконтроль

Классическим называют тип биоконтроля, который предполагает интродукцию экзотических видов энтомофагов для подавления инвазионных вредителей. В настоящее время скрининг новых видов для интродукции приостановлен. С 2010 г. все международные программы классического биоконтроля закрыты, завоз экзотических видов энтомофагов исключен из практики защиты растений из-за потенциальной опасности для биоразнообразия местных видовых сообществ. Продолжается только мониторинг за уже акклиматизировавшимися популяциями энтомофагов, которые были интродуцированы в течение XX века (Cock et al., 2016). В будущем мы не исключаем, что точка зрения защитников окружающей среды изменится, в том числе по вопросу сохранения биоразнообразия, которое по своей природе постоянно флуктуирует. Невозможно сохранить неизменным то, что подвержено влиянию десятков неконтролируемых и непредсказуемых факторов (изменения климата, глобализация экономики и социальной жизни). Сейчас, когда интенсивность инвазий фитофагов-вредителей растет по экспоненте, с нашей точки зрения, нецелесообразно отказываться от интродукции энтомофагов, как одного из эффективных способов борьбы с инвазионными вредителями, учитывая, что биологический контроль не вызывает резистентности и безопасен для человека, теплокровных животных и насекомых-опылителей.

В качестве примера использования приемов классического биоконтроля в современном тепличном растениеводстве можно привести борьбу с томатной минирующей молью *Tuta absoluta*, инвазия которой началась в начале 2000-х годов на территории Европы, в том числе на юге России. Для борьбы с этими вредителями в Краснодарском крае был проведен поиск местных энтомофагов. Отобраны 124 вида паразитических перепончатокрылых надсемейств Bethyloidea, Ichneumonoidea и Chalcidoidea, которые паразитируют на *T. absoluta* (Костюков и др., 2015). Но использование выявленных местных видов энтомофагов было невозможно из-за отсутствия технологий их массового разведения, которые для паразитоидов

весьма трудоемки и требуют значительного времени для подбора оптимального хозяина и адаптации природных популяций энтомофагов к техноценозу. Однако в борьбе с карантинным вредителем время лимитировано, т.к. инвайдер разрушает сложившиеся системы биологической защиты в теплицах. Поэтому оперативным решением в защите растений от *T. absoluta* стали не местные паразитоиды, а завозные виды многоядных хищных клопов – *Podisus maculiventris* и *Nesidicoris tenuis* (Ghoneim, 2014).

Подизус был интродуцирован из Северной Америки для борьбы с белой американской бабочкой в европейских странах и с колорадским жуком в России (Ижевский, 1990; Гусев, 1991). Известно, что клопы рода *Podisus* питаются гусеницами *T. absoluta*, несмотря на их скрытный образ жизни (Torres et al., 2002; Ghoneim, 2014). Этот факт послужил основанием рекомендовать *P. maculiventris* как энтомофага против *T. absoluta* (Попов, Белякова, 2022).

В теплицах подизус применяется на овощных и декоративных культурах против гусениц совок (капустной, огородной, совки-гаммы и др. местных видов), что представляется ярким примером неоклассического биоконтроля (De Clercq et al., 1998; De Clercq, 2000; Ижевский, Ахатов, 2004). Энтомофаг-интродуцент, будучи не эффективным против своего целевого вредителя-инвайдера (колорадского жука), успешно используется против местных вредителей (Eilenberg et al., 2001). Возможность использовать популяции интродуцированных энтомофагов как источник для скрининга новых видов теплиц – это еще один аргумент в защиту интродукции энтомофагов, как одного из перспективных направлений биоконтроля.

3.4. Сравнительный анализ разных типов биоконтроля и требования к энтомофагам

Сопоставляя особенности разных типов биоконтроля, можно выделить следующие основные качества, которыми должен обладать эффективный энтомофаг. Для сезонной колонизации нужны виды, способные размножаться как в условиях биотехнологических производств, так и в агроценозах. При этом в техноценозе массовая культура (популяция) проходит сотни, иногда тысячи поколений, а в агроценозе колонизация ограничена одним культуроборотом. Для овощных культур этот срок не превышает 6 месяцев, что максимально составляет 20–30 поколений для видов с наиболее короткими сроками развития. На цветочных культурах продолжительность сезонной колонизации энтомофага несколько больше. Например, на розах сроки могут достигать нескольких лет, пока посадки не будут заменены молодыми растениями (табл. 5).

При массовых выпусках размножение энтомофагов происходит исключительно в техноценозе; при превентивной колонизации – тоже, за редким исключением (вариант с растениями-накопителями).

Таким образом, основная дилемма скрининга энтомофагов заключается в следующем: вид должен сохранить исходные качества эффективного охотника, размножаясь годами в искусственных условиях биотехнологических производств. Примечательно, что это требование к энтомофагу одинаково справедливо как для массовых выпусков, так и для колонизации (превентивной или сезонной).

Таблица 5. Особенности разных типов биоконтроля в тепличных агроценозах
Table 5. Features of main types of biocontrol indoors

Условия	Тип биологического контроля	Сезонная колонизация	Массовые выпуски	Превентивная колонизация	
				Суррогатные корма, питательные среды	Популяции лабораторных хозяев/жертв
Исходная плотность вредителя перед выпуском		ниже ЭПВ	выше ЭПВ	вредитель отсутствует	
Норма выпуска		исходя из плотности вредителя до 6 месяцев (полный культуроборот)	на единицу площади	на единицу площади	
Продолжительность защитного эффекта			1–2 недели	2–4 месяца (первая половина культуроборота)	
Саморегуляция в системе «энтомофаг-вредитель»		да	нет	нет	да
Размножение энтомофага в агроценозе		обязательно	не предусмотрено	не предусмотрено	обязательно

3.5. Совместное применение энтомофагов и пестицидов

Защита растений от вредителей в промышленных теплицах представляет собой сложную систему мероприятий, которая включает тщательную изоляцию от окружающей среды, мониторинг, колонизацию энтомофагов и применение пестицидов, если это необходимо, для подавления вспышек вредителей или устранения инвазий (van Lenteren et al., 2020). Обработки проводят с использованием микробиологических препаратов и современных химических пестицидов, малотоксичных для полезных беспозвоночных и человека. Гарантированный защитный эффект достигается за счет постоянного совместного действия всех элементов паразитоценоза на популяции вредителей и возбудителей болезней.

Борьба с вредителями в теплицах всегда базировалась на комплексном использовании биологических и химических средств защиты, но в современных условиях актуальность интеграции пестицидов и энтомофагов существенно возросла. Это обусловлено тем, что системы интегрированной защиты растений сильно изменились за последние десятилетия, в основном из-за появления теплиц последнего поколения, а также множества новых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Вследствие изменений технологий возделывания растений необходима постоянная корректировка методов и средств контроля вредителей, особенно их резистентных популяций. Требования к эффективности и безопасности пестицидов растут, что обуславливает увеличение масштабов применения энтомофагов.

В предыдущих системах интегрированной защиты растений основой технологии было чередование обработок и выпусков энтомофагов с учетом сроков ожидания, которые определялись персистентностью пестицидов. В наши дни тепличные хозяйства перешли на постоянную колонизацию энтомофагов и широкое применение шмелей-опылителей, что подразумевает постоянное присутствие полезных насекомых и клещей в теплицах. Химические обработки используют эпизодически: при вспышках особо опасных вредителей или появлении инвазионных вредителей. Поэтому необходим повсеместный переход

от последовательного применения пестицидов и энтомофагов к совместному их использованию. Необходимы энтомофаги, выживающие под обработками, чтобы появление нового инвайдера и, как следствие химическая обработка его очагов, не прерывали колонизацию энтомофагов, которые присутствуют в теплицах в течение всего культуроборота.

Следовательно, энтомофаги должны быть отселектированы на резистентность к пестицидам. Эта идея не нова (Croft, Strickler, 1983; Bielza, 2016), но ее реализация в настоящее время приобрела особую актуальность, в основном из-за перехода на постоянную колонизацию энтомофагов и участвовавшие случаи появления инвайдеров, разрушающих чисто биологические системы защиты растений. Найти в короткий срок эффективного энтомофага против нового вредителя весьма затруднительно. Кроме того, надо учитывать требования карантинных служб. Поэтому химическая обработка по очагам нового инвайдера неизбежна. Следовательно, необходимо повысить стрессоустойчивость энтомофагов, в том числе за счет генетически детерминированной резистентности к современным препаратам.

Переход от последовательного к совместному применению энтомофагов и пестицидов это не просто попытка увеличить синергетический эффект от интегрированной защиты растений. На современном этапе развития тепличного растениеводства – это насущная необходимость. Для успешного подавления вредителей в современных теплицах необходимые условия включают постоянное присутствие энтомофагов и возможность безопасного применения пестицидов. Эти условия достижимы, если устойчивость энтомофагов к пестицидам будет как минимум не ниже, чем у вредителей, которые выступают мишенью химических обработок. Следует отметить, что в условиях агроценозов при регулярном использовании пестицидов энтомофаги способны вырабатывать резистентность к обработкам. Известно 38 резистентных популяций энтомофагов, которые сформировались в агроценозах различных сельскохозяйственных культур (преимущественно в садах, реже в теплицах) в результате действия пестицидного пресса (APRD, 2015).

4. Этапы скрининга энтомофагов

В ходе скрининга энтомофагов необходимо ответить на следующие основные вопросы:

1. Способен ли энтомофаг внести значительный вклад в управление популяцией целевых вредителей в условиях агроценозов?

2. Имеются ли негативные побочные эффекты на растения (факультативная фитофагия, перенос вирусов)?

3. Возможно ли рентабельное разведение энтомофага?

4. Имеются ли негативные побочные эффекты на других энтомофагов или насекомых-опылителей, которые используются совместно на одной сельскохозяйственной культуре?

5. Ожидается ли значительное воздействие на нецелевые виды и местные видовые сообщества в целом? Актуально в случае тестирования завозных видов.

6. Возможна ли технологическая совместимость энтомофагов со структурными компонентами агроценоза и техноценоза?

Перечисленные выше вопросы решаются, как правило, параллельно, но все же можно выделить основные этапы скрининга, каждый из которых сфокусирован на отдельных аспектах применения или производства потенциально пригодных видов.

4.1. Первичная оценка биологических особенностей

Первый этап скрининга энтомофагов включает в себя оценку пищевой специализации видов, особенностей их биологии. Основная задача первого этапа – определить целевые виды вредителей, которых новый энтомофаг потенциально может сдерживать (контролировать), а также климатические предпочтения вида.

Дискуссия о преимуществах монофагов по сравнению с многоядными видами продолжается в течение последних 50 лет и затрагивает вопросы регуляторных способностей энтомофагов, их безопасности для местных видовых сообществ, рентабельности при массовом разведении и колонизации. В итоге можно сделать вывод о том, что каждый из вариантов имеет свои преимущества и недостатки. Монофаги относительно безопасны и сфокусированы на целевом объекте, но имеют высокую себестоимость из-за использования вредителей при разведении. Полифаги (в том числе со смешанным питанием – зоофитофаги) легко адаптируются к условиям массового разведения, рентабельны при превентивной колонизации, но при этом уступают монофагам в поисковой активности, скорости и силе функциональной реакции на рост численности вредителя. Кроме того у них больше шансов адаптироваться на местах выпуска (непреднамеренная интродукция), вызывая изменения структуры местных видовых сообществ.

Вопрос, какая пищевая специализация оптимальна (узкая или широкая), не имеет однозначного ответа, да и не требует его. В современных системах защиты растений, которые включают по 10–15 видов агентов биоконтроля, направленных против одного целевого вредителя, найдется место для энтомофагов с разной шириной пищевой специализаций. Было бы неправильно выбрать что-то одно, когда можно и нужно совмещать, при этом учитывая все потенциальные негативные последствия (высокая себестоимость монофагов, внутригрупповое хищничество полифагов, вредоносность зоофитофагов и др.).

Помимо оценки пищевой специализации видов первый этап скрининга включает ряд других исследований, преимущественно фундаментальных. Это – видовая диагностика потенциально пригодных энтомофагов, изучение их морфометрических особенностей, в том числе проявлений полового диморфизма. Следует отметить, что ключевые семейства энтомоакарифагов слабо изучены с точки зрения систематики. Для полноценного освоения биоресурсов необходима таксономическая разработка трудных для определения групп, таких как фитосеидные клещи, галлицы и др. Известны случаи, когда, виды из биоресурсной коллекции ВИЗР были вначале введены в культуру как перспективные агенты биоконтроля, а позднее описаны как новые для науки. Это – галлица клещеедка *Feltiella lubovia* и фитосеидный клещ *Neoseiulus neoagrestis* (Федотова, Козлова, 2019).

Важна оценка генетической гетерогенности исходного биоматериала, отобранного в природной среде, а также формирование стабильной лабораторной популяции (Wajnberg, 2004).

4.2. Возможность рентабельного массового разведения, транспортировки и дозированного внесения

4.2.1. Разведение и хранение

На втором этапе скрининга оценивают возможность использования вида в качестве продуцента средств защиты растений. Без технологии массового разведения невозможно проведение испытаний энтомофага в производственных условиях. Каким бы потенциально эффективным ни был новый вид при лабораторном тестировании (садковые и вегетационные опыты), без производственной апробации мировой рынок средств защиты не примет его. Для современного биологического контроля возможность масштабируемого производства является необходимым условием введения вида в системы биологической защиты растений. В середине 20 века масштаб разведения подавляющего большинства видов был ограничен несколькими тысячами в месяц (van Lenteren et al., 2012, 2018). При этом размножение вида в теплице было обязательным условием его успешного использования (Hajek, Eilenberg, 2018). Теперь подходы к скринингу изменились. В современной ситуации необходимым условием представляется возможность масштабировать производство до уровня миллионов в неделю. Такая смена приоритетов объясняется тем, что основными способами применения энтомофагов в настоящее время выступают превентивная колонизация или наводняющие выпуски, которые требуют регулярного внесения энтомофагов. Следовательно, нужно обеспечить круглогодичную наработку энтомофагов на уровне тысяч гектарных норм в неделю.

Признаки, которыми должен обладать энтомофаг, определяются во многом требованиями биотехнологического производства. Среди ключевых критериев отбора энтомофагов для массового разведения следует упомянуть следующие:

- разведение на заменителях природных кормов (или лабораторном виде-хозяине);
- быстрое увеличение объемов производства;

- разведение круглогодичное (без облигатной паузы и сезонных спадов репродукции);
- возможность краткосрочного и долгосрочного хранения биоматериала.

Для выполнения указанных выше условий отбирают виды, которые отличаются высокой стрессоустойчивостью, значительной скоростью репродукции, расселительными способностями, низким уровнем каннибализма и рядом других поведенческих и экологических особенностей.

Для массового разведения важно сохранение высокой скорости роста популяции и размера особей при высокой плотности (табл. 6).

Необходимые для успешной адаптации признаки зависят во многом от пищевой специализации энтомофага и его образа жизни (хищник или паразитоид, полифаг или специализированный вид). В качестве примера в таблице 6 приведены критерии отбора для паразитоидов семейства Aphidiidae, представляющих собой наиболее востребованную в теплицах группу перепончатокрылых.

Таблица 6. Ключевые критерии отбора наездников-афидиид для массового разведения

Table 6. Key selection criteria of the *Aphidius* parasitoids for mass rearing

Этапы жизненного цикла	Технологические задачи массового разведения	Требования производства	Видовые признаки паразитоида и хозяина
Спаривание и откладка яиц	Создание оптимальной плотности роя и соотношения полов в садках для откладки яиц. Получение синхронной яйцекладки. Обеспечение оптимальной плотности хозяина (тли) на кормовых растениях (бобы или пшеница). Разреженные колонии хозяина. Отсутствие медвяной росы и капельной влаги на растениях.	3–4 суточная яйцекладка для синхронизации мумификации тлей. Высокая степень заражения хозяина (тлей) на однолетних растениях.	Реализация плодовитости в максимально сжатые сроки. Активная откладка яиц самками при высокой плотности имаго в садке
Эмбриональное и личиночное развитие в теле хозяина	Поддержание кормовых растений в удовлетворительном состоянии до мумификации хозяина. Исключение любых факторов беспокойства хозяина (сильное движение воздуха, например) Оптимизация режимов инкубации зараженных хозяев на кормовых растениях. Поиск оптимального соотношения между скоростью развития паразитоида и размером его имаго	Тля должна оставаться на растениях и продолжать питание до мумификации.	Низкая двигательная активность тлей перед мумификацией.
Окукливание и мумификация хозяина	Разработка технологичного способа отделения мумий от растений. Разработка упаковки для мумий подбор наполнителя, климатических условий при транспортировке и хранении.	Очищенные мумии как готовый продукт для дозировки и упаковки. Минимальная смертность при транспортировке и хранении	Высокая выживаемость куколок паразитоида при механическом отделении мумий от растений. Высокая выживаемость при пониженной температуре
Выход имаго из мумии хозяина	Контроль соотношения полов.	Доля самок не ниже 50%	Стабильное соотношение полов при оптимальных температуре и плотности популяции
На всех этапах жизненного цикла	Подбор климатических условий для круглогодичного разведения	Высокопродуктивное производство независимо от сезона	Гомодинамное (бездиапаузное) развитие

Основой крупномасштабного производства энтомофагов служат коллекции живых культур, расширение которых отмечается как в России, так и за рубежом. Крупнейшая отечественная коллекция сформирована в ВИЗР. В нее входят все ключевые виды энтомофагов, на использовании которых базируются современные системы биологического контроля вредителей (табл. 2). Общий объем коллекции в 2022 году достиг 42 видов энтомофагов, лабораторные (маточные) культуры которых содержат на природном корме или его заменителях при постоянном поддерживающем отборе по ключевым показателям биотического потенциала.

4.2.2. Транспортировка и внесение

Неотъемлемой частью массового разведения являются технологии сбора, упаковки и транспортировки биоматериала, а также оборудование и методические приемы, позволяющие дозированно вносить биоматериал с минимальными трудозатратами. Последнее условие – технологичное внесение – долгое время было одним из лимитирующих факторов в развитии биологического контроля. Долгое время единственным способом внесения был выпуск энтомофагов непосредственно из транспортировочных контейнеров на растения. И по сей день этот прием широко используется для энтомофагов, транспортируемых в сыпучем субстрате (например, клещи фитосейиды,

имаго клопов антокорид). Контейнеры снабжены насадкой типа «солонки» для того, чтобы вносить только хищников, не загрязняя растения сыпучим субстратом. Для паразитов широко практикуют внесение на карточках, к которым приклеивают мумии хозяина, содержащие куколок или имаго энтомофагов. При превентивной колонизации практикуют замедленный выпуск, когда открытый контейнер или пакет с биоматериалом закрепляют на растении, и энтомофаги расселяются самостоятельно. Однако все перечисленные варианты внесения требуют огромных трудозатрат (порядка 20 чел./часов на гектар). Революцией в технологиях выпуска стали механизированные средства внесения. Были разработаны автоматизированные распылители, проведена адаптация беспилотных летательных аппаратов для внесения энтомофагов. Следует отметить, что поиск оптимальных путей внесения энтомофагов продолжается, так как до сих пор себестоимость внесения энтомофагов остается высокой, особенно при необходимости обрабатывать сотни тысяч гектар полевых культур, включая сахарный тростник и сою, в таких странах, как Бразилия (Vueno et al. 2020). Для теплиц используют распылители (например, Mini-Airbug Koppert), которые применяются для дозированного внесения, как энтомофагов, так и подкормок для поддержания популяций хищников при превентивном внесении (Brenard et al., 2018; 2019; Dader et al., 2020).

4.3. Масштабные производственные испытания

Третий этап начинается после того как разработана технология массового разведения нового вида, что дает возможность нарабатывать его опытно-промышленные партии. Этап включает масштабные долгосрочные испытания вида в разных природно-климатических зонах на разных культурах и сортах сельскохозяйственных растений против целевых вредителей. В ходе испытаний проводят оценку способности нового вида адаптироваться к условиям агроценозов. Оценка затрагивает следующие аспекты применения энтомофагов:

- 1) пригодность гигротермического режима в теплице, микроклиматические условия в зоне обитания (на растениях);
- 2) устойчивость к стрессу при выпуске;
- 3) характер функциональной реакции на целевых вредителей;
- 4) расселительные способности и степень проявления эффекта Олли у выпущенных особей и их потомков (Fauvergue et al., 2012);
- 5) наличие численной реакции на целевых вредителей, интенсивность размножения в агроценозе;
- 6) возможность совместного применения с препаратами: оценка токсичности, персистентности препаратов, расчет сроков ожидания после обработки (подробно этот аспект рассмотрен в разделе 3.5);
- 7) межвидовые связи энтомофага внутри комплекса видов, включенных в системы защиты растений, внутригрупповое хищничество (см. раздел 3.1).

Первое из перечисленных выше условий успешного применения энтомофагов – пригодность микроклиматических условий в теплицах – выполнить несложно. В современных промышленных теплицах гигротермический режим строго регулируется и, как правило, достаточен для нормальной жизнедеятельности энтомофага.

Среднесуточные температуры колеблются в пределах 20–25 °С, что соответствует диапазону оптимальных или субоптимальных температур для большинства используемых видов. Макроклимат в теплицах обеспечивает достаточно высокую двигательную (поисковую) активность и размножение энтомофагов.

Микроклиматические условия, которые определяются анатомическими особенностями растений, варьируют в зависимости от культуры и сорта. Особенно ярко сортовая зависимость проявляется на цветочных культурах в силу их значительного разнообразия. Овощные культуры со значительной биомассой, как правило, обеспечивают энтомофагов оптимальным микроклиматом в зоне обитания (на листьях и цветках).

Устойчивость энтомофагов к стрессу при выпуске в агроценоз относится к одним из необходимых условий для их успешного применения. Однако следует учитывать, что в теплицу энтомофаг попадает не из природной среды, а из техноценоза (биофабрики по массовому разведению). В условиях техноценоза энтомофаг был адаптирован к обилию искусственных материалов, к полному или частичному отсутствию растений, к высокой плотности, которая негативно сказывается на размере имаго и, как следствие, на репродукции. Развитие энтомофага проходило в условиях скученности, но при избытке корма. Попадая в агроценоз, энтомофаг попадает в противоположную ситуацию – избыток пространства, но, как правило, дефицит корма. Кроме того, энтомофаг должен освоить незнакомое для него растение, так как на биофабриках разведение проходит без растения или на других видах.

Важный фактор эффективности энтомофага в теплице – это его пищевое поведение. Особенности функциональной реакции на целевых вредителей выступают в качестве предмета лабораторной оценки на первом этапе скрининга, но это не отменяет необходимости тестирования в производственных условиях. Другой поведенческий признак – расселительные способности – может быть адекватно оценен только в агроценозе. Особый интерес представляет способность особей, выпущенных в агроценоз, находить половых партнеров при низкой плотности популяции. Для преодоления эффекта Олли (затухание популяции из-за низкой плотности) используют партеногенетические виды или выпускают заранее оплодотворенных самок.

Размножение и накопление энтомофагов на местах выпуска представляют собой серьезную предпосылку их высокой эффективности. На современном этапе развития биологического контроля это условие признается достаточным, но более не считается необходимым для подавления вредителя. Ярким примером данного подхода в отборе видов является освоение природных ресурсов многоядных фитосеидных клещей. Эти хищники в подавляющем большинстве случаев не размножаются в тепличных ценозах, но по масштабам их применения фитосеиды занимают одно из первых мест (van Lenteren et al., 2018; Knapp et al., 2018). Удобство применения, технологичность производства и дозировки – все это позволяет использовать наиболее простой (не требующий высокой квалификации исполнителя) и самый надежный, хотя и дорогостоящий способ применения – наводняющие выпуски. При сезонной колонизации всегда есть риск того, что энтомофаг, выпущенный в ограниченном количестве на фоне низкой

численности жертвы, не приступит к активному размножению, и это приведёт к вспышке размножения вредителя. При наводняющих выпусках энтомофага вносятся массового. Как правило, его размножения не происходит. Защитный эффект от выпущенных особей проявляется в течение дней, а не недель (как в случае с сезонной колонизацией). Чаще всего наводнение используют, если система мониторинга не сработала, время уже упущено и, как следствие, вредитель быстро набирает численность. Возможность исправить ошибку без применения пестицидов делает наводняющие выпуски незаменимыми для сельхозпроизводителя. Приведенный выше пример демонстрирует необходимость обеспечивать сельхозпроизводителя энтомофагами пригодными как для колонизации (превентивной и сезонной), так и для наводняющих выпусков. Очевидно, что в зависимости от способа применения требования к энтомофагам будут разными.

4.4. Регламентация применения энтомофагов

4.4.1. Оценка побочного негативного влияния на местные видовые сообщества

На завершающем этапе скрининга проводится оценка возможных негативных последствий применения нового вида для местных видовых сообществ, особенно в случае его интродукции как целевой, так и непреднамеренной (Loomans, 2021; Barratt et al., 2021; Paula et al., 2021). Даже если исходно вид признан безопасным, наблюдения за ним продолжаются в течение долгого времени после его первого применения. Мониторинг за новыми видами включает выявление микроэволюционных изменений в популяциях энтомофагов и оценку долгосрочных последствий для биоразнообразия. Эти работы занимают годы и поэтому лежат за пределами собственно скрининга энтомофагов, но остаются неотъемлемой частью программ биологического контроля вредителей.

4.4.2. Нормативная база для применения энтомофагов

Россия входит в состав межправительственной Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (ЕОКЗР), которая обеспечивает сотрудничество в области применения средств защиты растений,

в том числе энтомофагов. В 1996 г. была создана экспертная группа ЕОКЗР и Международной организацией по биологической борьбе (МОББ) по регуляции использования агентов биоконтроля. Группой разработаны стандарты, которым рекомендовано следовать при импорте и выпусках энтомофагов, составлен и ежегодно обновляется «Положительный перечень» видов (PM 6 Standards on Safe Use of Biological Control), для которых импорт и выпуск в природу упрощен в виду их экологической безопасности (Orlinski, 2016; Ward, 2016). Группой экспертов ЕОКЗР и МОББ разработаны стандарты безопасного применения завозных видов энтомофагов, интродукции и выпуска в природу новых для региона видов. Оценка завозных энтомофагов должна быть сравнительной и учитывать как риски возможного негативного влияния на нецелевые объекты, так и положительное воздействие энтомофага. Например, в результате колонизации энтомофага численность вредителя сократится, как следствие будут отменены химические обработки, сокращено негативное воздействие пестицидов на окружающую среду, в том числе в части сохранения биоразнообразия (Орлинский, 2018).

Применение экологически безопасных средств защиты растений регламентировано в следующих Федеральных законах: ФЗ №280 «Об органической продукции», 7-ФЗ «Об охране окружающей среды», ФЗ №109 «О безопасном обращении с пестицидами и агрохимикатами», ФЗ № 159 «О получении более качественного урожая с.-х. культур».

Для стандартизации производства энтомофагов на каждый вид (или селекционную линию) должна быть разработана научно-техническая документация, которая включает паспорт на маточную культуру, регламент массового разведения и технические условия, которые включают требования к опытно-промышленным партиям, контроль качества, методы поддерживающего отбора, регламенты применения энтомофагов. В ВИЗР разработаны требования к формированию и сохранению 15 маточных культур, которые выступают в качестве эталона при контроле качества энтомофагов, а также исходным материалом при их крупномасштабном производстве и генетико-селекционном улучшении.

Заключение

Среди основных факторов, оказывающих кардинальное влияние на современные системы защиты растений, важное место занимают регулярные инвазии новых фитофагов, многие из которых отличаются высокой потенциальной вредоносностью. Традиционный подход к решению проблемы инвайдеров – интродукция специализированных энтомофагов, контролируемых инвайдеров на исходных местах обитания. В программы классического биоконтроля были вовлечены сотни видов-интродуцентов преимущественно из зоны тропиков и субтропиков. Однако в настоящее время дальнейшее развитие классического биоконтроля признано нецелесообразным. Новые программы по интродукции энтомофагов остановлены для того, чтобы защитить местные видовые сообщества от изменений, которые неизбежно приносят интродуценты. Если придерживаться этой достаточно строгой позиции в отношении завозных энтомофагов, то для борьбы с инвайдерами доступными остаются только местные виды, для введения которых в практику защиты растений

необходимо время. Однако полифаги, интродуцированные ранее могут быть полезны особенно на первых этапах инвазии, когда локальные хищники и паразитоиды еще не адаптировались к новому фитофагу. Наличие в ассортименте средств защиты универсальных солдат биоконтроля позволяет при острой необходимости сохранять системы биологической защиты растений даже после вторжения очередного чужеродного вредителя.

При колонизации в теплицах эффективны, как правило, виды, которые быстро реализуют репродуктивный потенциал при внезапно открывшихся возможностях, а именно при появлении очагов вредителя, которые, несмотря на постоянный мониторинг, всегда происходит неожиданно. Быстрое освоение пищевого ресурса важно не только в агроценозах но и при массовом разведении. Поэтому для массового разведения и дальнейшей колонизации в теплицах целесообразно отбирать виды преимущественно с рудеральной (эксплерентной) стратегией.

Виды-рудералы, как правило, полностью уничтожают локальные популяции вредителя за счет того, что в короткий срок производят избыточное потомство, для которого имеющихся пищевых ресурсов заведомо недостаточно. Хищники, разрушающие популяции своих жертв, могут быть весьма эффективны для подавления всплеск размножения вредителей. Однако они не пригодны для долгосрочной регуляции популяции вредителя в агроценозе. Стабильная колонизация энтомофагов возможна, если скорость потребления биомассы в системе хищник-жертва в среднем не превышает скорости прироста популяции жертвы. В этом случае энтомофаги удерживают вредителя на определенном уровне плотности в течение длительного времени. Однако данный уровень не обязательно будет ниже порога ЭПВ, то есть виды из числа «разумных» пользователей пищевых ресурсов необязательно будут эффективны в защите растений.

Очевидно, что использовать целесообразно энтомофагов с разными стратегиями, в том числе по характеру взаимодействия с популяцией жертвы (вредителя). В течение последних 20 лет отбирали преимущественно виды, совмещающие экспрелентную стратегию со стрессоустойчивостью (прежде всего к пищевому стрессу), но в будущем, с нашей точки зрения, предпочтительными будут виды-экспреленты с выраженной заботой о потомстве. Этот сдвиг в критериях скрининга обусловлен ожидаемыми изменениями в применении энтомофагов. Если ранее ключевым способом было превентивное внесение, то на новом

витке развития биоконтроль вернется к сезонной колонизации в очагах вредителя, что предполагает размножение энтомофага в теплице.

Основной причиной возвращения к сезонной колонизации на новом витке развития биологического контроля будет приближающийся технологический переход на качественно новые методы мониторинга, которые обеспечат сверхраннее обнаружение вредителя. Наиболее перспективные направления мониторинга включают использование гиперспектральных камер и самообучающихся нейросетей (Terentev et al., 2022), экспресс-диагностика с использованием молекулярно-генетических методов, синтез биологически активных летучих соединений, которые продуцирует растение для привлечения энтомофагов (Peñaflor et al., 2013; Pérez-Hedo et al., 2021).

Широкое использование дорогостоящей превентивной колонизации, которое мы наблюдаем в настоящее время, обусловлено, прежде всего, слабостью мониторинга в теплицах. При возможности выявлять невидимое глазом присутствие единичных особей вредителя биоконтроль вернется к наиболее естественному и стабильному варианту – сезонной колонизации. Причем речь идет не просто о размножении энтомофагов в теплице, что возможно и на заменителях природного корма, а о взаимодействии энтомофага с популяцией вредителя, что представляется единственным способом достижения долгосрочного контроля на основе биоценотической регуляции.

Исследование выполнено при поддержке РНФ, проект № 20-66-47010.

Библиографический список (References)

- Белякова НА (2008) Адаптивное значение андроцида в популяциях кокцинелиды *Harmonia axyridis*. Мат. X межд. научно-практ. экол. конф. «Живые объекты в условиях антропогенного пресса», Белгород, 22–25 сентября 2008. ИПЦ «ПОЛИТЕРРА»: 59–60.
- Белякова НА, Павлюшин ВА (2013) Концепция развития биологической защиты растений. Мат. III Всерос. съезда по защите растений. Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Санкт-Петербург, 16–20 декабря 2013. ВИЗР: 7–10
- Белякова НА, Поликарпова ЮБ (2012) Аклиматизация *Harmonia axyridis* Pall. и *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. (Coccinellidae, Coleoptera) на Черноморском побережье Кавказа. *Вестник защиты растений* (4):43–48
- Белякова НА, Поликарпова ЮБ (2014) Энтомофаги в защищенном грунте: новые критерии отбора видов и особенности современных агротехнологий. *Вестник защиты растений* (3):3–10
- Бигон М, Харпер Д, Таунсенд К (1989) Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. (1):667.
- Бондаренко НВ (1986) Биологическая защита растений. М.: Агропромиздат: 278 с.
- Бричук ДН, Антонова-Овсеенко ИЛ (2014) Считаю не тысячами, а гектарами! *Гавриш* (3):34–39
- Гусев ГВ (1991) Энтомофаги колорадского жука. Агропромиздат: 171 с.
- Ижевский СС (1990) Интродукция и применение энтомофагов. Агропромиздат: 223 с.
- Ижевский СС, Ахатов АК (eds) (2004) Защита тепличных и оранжерейных растений от вредителей. Москва, Товарищество научных изданий КМК: 307 с.
- Исмаилов ВЯ, Агасьева ИС, Киль ВИ, Федоренко ЕВ, Нефедова МВ, Беседина ЕН (2019) Биология, фенотипическая и генотипическая структура популяций хищного клопа *Perillus bioculatus* Fabr. (Heteroptera, Pentatomidae) в Краснодарском крае. *Сельскохозяйственная биология* 54(1):110–120
- Каталог выставки «Защищенный грунт России 2022», Москва, 1–3 июня 2022 г. rusteplica.ru/events/katalog-vystavki-zashhishhennyj-grunt-rossii-2022
- Козлова ЕГ, Моор ВВ (2012) Применение *Phytoseiulus persimilis* против паутинного клеща на разных сортах роз. *Защита и карантин растений* (12):16–20
- Король ВГ (2020) Особенности использования интерплантинга при выращивании культуры огурца в условиях светокультуры. *Овощи России* (3):3–9
- Король ВГ (2019) Опыление и плодообразование у культуры томата в защищенном грунте. *Овощи России* (4):32–36
- Костюков В, Гунашева З, Наконечная И, Аполонина Т, Кошелева О (2015) Перепончатокрылые паразиты *Tuta absoluta* Meyrick, *Phthorimaea operculella* Zeller (Gelechiidae), *Liriomyza huidobrensis* Blanchard, *L. trifolii* Burgess (Agromyzidae) на юге России. *Protecția plantelor realizări și perspective* (47):58–64
- Орлинский АД (2018) Применение агентов биологической борьбы в регионе ЕОКРЗ: проблемы и перспективы. *Защита и карантин растений* (10):10–12

- Орлова-Беньковская МЯ (2017) Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России. *Российский журнал биологических инвазий* 10(1):35–56
- Павлюшин ВА (1998) Научные основы использования энтомопатогенов и микробов-антагонистов в фитосанитарной оптимизации тепличных агробиоценозов. *Дисс. ... д.б.н.*. СПб. 66 с.
- Павлюшин ВА, Белякова НА, Фролов АН Новая парадигма защиты растений: важнейшие аспекты реализации. XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022. Тезисы докладов: 125 с.
- Павлюшин ВА, Воронин КЕ, Красавина ЛП, Асякин БП, Раздобурдин ВА (2001) Использование энтомофагов в биологической защите растений в теплицах России. *Труды Русского энтомологического общества* (72):16–31
- Павлюшин ВА, Красавина ЛП (1986) Патогенность мускардиновых грибов в отношении афидофагов. *Труды Всероссийского энтомологического общества* (68): 7–10.
- Павлюшин ВА, Красавина ЛП (1987) Действие энтомопатогенных грибов на бахчевую тлю и афидофагов в условиях экспериментального заражения. *Бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений* (63):7–10
- Попов ДА, Белякова НА (2022) Хищный клоп *Podisus maculiventris*. *Гавриш* (2):22–26
- Abram PK, Moffat CE (2018) Rethinking biological control programs as planned invasions. *Current Opinion in Insect Science* 27:9–15. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.01.011>
- Abrol DP, Mondal A, Shankar U (2021) Importance of bumble bees for crop pollination and food security. *Journal of Palynology* 57:9–37
- Alma CR, Goettel MS, Roitberg BD, Gillespie DR (2007) Combined effects of the entomopathogenic fungus, *Paecilomyces fumosoroseus* Apopka-97, and the generalist predator, *Dicyphus hesperus*, on whitefly populations. *BioControl* 52:669–681
- APRD (2015) Arthropod Pesticide Resistance Database, Michigan State University. <http://www.pesticideresistance.org>
- Barratt BIP, Colmenarez YC, Day MD, Ivey P et al (2021) Regulatory challenges for biological control. In: Mason PG (ed) *Biological control: global impacts, challenges and future directions of pest management*. CSIRO: Clayton South, Australia. 166–196
- Begon M, Harper J, Townsend C (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Sunderland: Blackwell scientific publications. 667 p.
- Bielza P, Balanza V, Cifuentes D and Mendoza JE (2020) Challenges facing arthropod biological control: identifying traits for genetic improvement of predators in protected crops. *Pest Manag Sci* 76:3517–3526. <https://doi.org/10.1002/ps.5857>
- Bielza P (2016) Insecticide resistance in natural enemies. In: Horowitz AR, Ishaaya I (eds) *Advances in insect control and resistance management*. Switzerland: Springer. 313–329. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31800-4_16
- Bout A, Ris N, Multeau C, Mailleret L (2022) Augmentative biological control using entomophagous arthropods. In: Fauvergue X et al (eds) *Extended Biocontrol*. Dordrecht: Springer. 43–53. https://doi.org/10.1007/978-94-024-2150-7_4
- Brenard N, Sluydts V, Christianen E, Bosmans L, De Bruyn L, Moerkens R, Leirs H (2019) Biweekly supplementation with *Artemia* spp. cysts allows efficient population establishment by *Macrolophus pygmaeus* in sweet pepper. *Entomol Exp Appl* 167:406–414. <https://doi.org/10.1111/eea.12776>
- Brenard N, Sluydts V, De Bruyn L, Leirs H, Moerkens R (2018) Food supplementation to optimize inoculative release of the predatory bug *Macrolophus pygmaeus* in sweet pepper. *Entomol Exp Appl* 166:574–582. <https://doi.org/10.1111/eea.12704>
- Brødsgaard HF (1995) “Keep-down,” a concept of thrips biological control in ornamental pot plants. *Thrips biology and management*. Springer. Boston. MA 276:221–224. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1409-5_32
- Bueno VHP, Parra JRP, Bettiol W, van Lenteren JC (2020) Biological control in Brazil. In: van Lenteren JC et al. (eds) *Biological Control in Latin America and the Caribbean: its rich history and bright future*. Wallingford: CAB International. 78–107
- Buitenhuis R, Shipp L, Scott-Dupree C (2010) Dispersal of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) on potted greenhouse chrysanthemum. *Biol Control* 52:110–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.03.010>
- Calvo FJ, Knapp M, van Houten YM, Hoogerbrugge H, Belda JE (2015) *Amblyseius swirskii*: What made this predatory mite such a successful biocontrol agent? *Exp Appl Acarol* 65:419–433. <http://doi.org/10.1007/s10493-014-9873-0>
- Cock MJW, Murphy ST, Kairo MTK, Thompson E, Murphy RJ, Francis AW (2016) Trends in the classical biological control of insect pests by insects: An update of the BIOCAT database. *BioControl* 61(4):349–363
- Cock MJW, van Lenteren JC, Brodeur J, Barratt BIP, Bigler F, Bolckmans K, Cònsoli FL, Haas F, Mason PG, Parra JRP (2010) Do new access and benefit sharing procedures under the Convention on Biological Diversity threaten the future of biological control? *BioControl* 55(2):199–218
- Collier T, van Steenwyk R (2004) A critical evaluation of augmentative biological control. *Biol Control* 31:245–256. <http://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.05.001>
- Croft BA, Strickler K (1983) *Natural Enemy Resistance to Pesticides: Documentation, Characterization, Theory and Application*. In: Georghiou GP, Saito T (eds) *Pest Resistance to Pesticides*. Boston: Springer. 669–702. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4466-7_29
- Dáder B, Colomer I, Adán Á, Medina P, Vinuela E (2020) Compatibility of early natural enemy introductions in commercial pepper and tomato greenhouses with repeated pesticide applications. *Insect Sci* 27(5):1111–1124. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12723>
- Daughtrey M, Buitenhuis R (2020) Integrated pest and disease management in greenhouse ornamentals. *Integrated pest and disease management in greenhouse crops. Plant Pathol* 21st 9:625–679. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_22
- De Clercq P (2000) *Predaceous Stinkbugs (Pentatomidae: Asopinae)*. In: Schaefer CW, Panizzi AR (eds) *Heteroptera of economic importance*. Boca Raton: CRC Press 54 p.
- De Clercq P, Merlevede F, Mestdagh I, Vandendurpel K, Mohaghegh J, Degheele D (1998) Predation on the tomato looper *Chrysodeixis chalcites* Esper (Lep.: Noctuidae) by

- Podisus maculiventris* Say and *Podisus nigrispinus* Dallas (Het.: Pentatomidae). *J Appl Entomol* 122:93–98
- Dolgikh PP, Parshukov DV, Shaporova ZE (2019) Technology for managing thermal energy flows in industrial greenhouses. IOP Conference Series: Materials Science and Engineering IOP Publishing. 537(6):062041. <https://doi.org/10.1088/1757-899X/537/6/062041>
- Dong J, Guo XH, Yue J, Yin Z, Qiao Y, Zhang LJ, Jin XH (2011) Study on predatory function of *Amblyseius pseudolongispinosus* to *Tetranychus cinnabarinus*. *China Plant Prot* 31(3):8–11
- Donka A, Sermann H, Buttner C (2008) Effect of the entomopathogenic fungus *Lecanicillium muscarium* on the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* as a non-target organism. *Commun Agri Appl Biol Sci* 73(3):395–403
- Down RE, Bell HA, Matthews HJ, Kirkbride-Smith AE, Edwards JP (2004) Dissemination of the biocontrol agent *Vairimorpha necatrix* by the spined soldier bug, *Podisus maculiventris*. *Entomol Exp Appl* 110(2):103–114. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00122.x>
- Down RE, Cuthbertson AGS, Mathers JJ, Walters KFA (2009) Dissemination of the entomopathogenic fungi, *Lecanicillium longisporum* and *L. muscarium*, by the predatory bug, *Orius laevigatus*, to provide concurrent control of *Myzus persicae*, *Frankliniella occidentalis* and *Bemisia tabaci*. *Biol Control* 50(2):172–178. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.03.010>
- Eilenberg J, Hajek A, Lomer C (2001) Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46(4):387–400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>
- Eilenberg J, Hokkanen HMT (2006) Concepts and visions of biological control. In: An ecological and societal approach to biological control. Springer. Dordrecht. 1–11. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4401-4_1
- Enkegaard A, Brødsgaard HF (2006) Biocontrol in protected crops: is lack of biodiversity a limiting factor? In: Hokkanen H, Gao Y (eds) Progress in Biological Control. Springer. Dordrecht. 2:91–112
- Erbilgin N, Dahlsten DL, Chen PY (2004) Intraguild interactions between generalist predators and an introduced parasitoid of *Glycaspis brimblecombei* (Homoptera: Psylloidea). *Biol Control* 31(3): 329–337. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.06.010>
- Fauvergue X, Vercken E, Malausa T, Hufbauer R (2012) The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evol Appl* 5(5):424–443. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00272.x>
- Finke DL, Denno RF (2006) Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149:265–275
- Ghoneim K (2014) Predatory insects and arachnids as potential biological control agents against the invasive tomato leafminer, *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae), in perspective and prospective. *J Entomol Zool Stud* 2(2):52–71
- Grime JP, Pierce S (2012) The evolutionary strategies that shape ecosystems. John Wiley & Sons, Ltd. 240 p. <https://doi.org/10.1002/9781118223246>
- Gullino LM, Wardlow LR (1999) Ornamentals. Integrated pest and disease management in greenhouse crops. Springer. Dordrecht. 486–505
- Hajek AE, Hurley BP, Kenis M, Garnas JR et al (2016) Exotic biological control agents: A solution or contribution to arthropod invasions? *Biol Invasions* 18:953–969. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1075-8>
- Hajek AE, Eilenberg J (2018) Natural Enemies. In: An Introduction to Biological Control. Cambridge: Cambridge University Press. 452 p.
- Havelka J, Kindlmann P (1984) Optimal use of the “pest in first” method for controlling *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) on glasshouse cucumbers through *Phytoseiulus persimilis* A.-H. (Acarina, Phytoseiidae). *Z Angew Entomol* 98(5):254–263. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1984.tb02710.x>
- Heimpel GE, Mills NJ (2017) Biological Control. In: Ecology and Applications. Cambridge: Cambridge University Press. 380 p. <https://doi.org/10.1017/9781139029117>
- Hoelmer KA (2022) Can selection of biological control agents be improved to decrease the risk of releasing ineffective agents? Int. Congress of Entomology. Helsinki 164.
- Hu ZY, Zhi JR, Xiong JW (2007) Predatory impact of *Amblyseius nicholis* to *Tetranychus urticae*. *J Anhui Agric Sci* 35(15):4556–4557
- Huang N, Enkegaard A, Osborne LS, Ramakers PMJ et al (2011) The banker plant method in biological control. *CRC Crit Rev Plant Sci* 30(3):259–278. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.572055>
- Hunter C (1997) Suppliers of Beneficial Organisms in North America California. Department of Pesticide Regulation. Sacramento. California. 35 p.
- Kevan PG, Shipp L, Smagghe G (2020) Ecological intensification: Managing biocomplexity and biodiversity in agriculture through pollinators, pollination and deploying biocontrol agents against crop and pollinator diseases, pests and parasites. In: Guy Smagghe et al (eds) Entomovectoring for Precision Biocontrol and Enhanced Pollination of Crops. Springer Cham. 19–51. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18917-4_2
- Knapp M, van Houten Y, van Baal E, Groot T (2018) Use of predatory mites in commercial biocontrol: Current status and future prospects. *Acarologia* 58 (Suppl):72–82. <https://doi.org/10.24349/acarologia/20184275>
- Kumar B, Mishra G, Omkar (2014) Functional response and predatory interactions within conspecific and heterospecific guilds of two congeneric species (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* 111 (2):257–265. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.025>
- Kumar V, Xiao Y, McKenzie CL, Osborne LS (2015) Early establishment of the phytoseiid mite *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) on pepper seedlings in a Predator-in-First approach. *Exp Appl Acarol* 65:465–481. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9895-2>
- Lambert L, Chouffot T, Tureotte G, Lemieux M, Moreau J (2005) Biological control of greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) on interplanted tomato crops with and without supplemental lighting using *Dicyphus hesperus* (Quebec, Canada). *IOBC/WPRS Bull* 28:175–178
- Lanzoni A, Martelli R, Pezzi F (2017) Mechanical release of *Phytoseiulus persimilis* and *Amblyseius swirskii* on protected crops. *Bull Insectology* 70:245–250
- Letourneau DK, Jedlicka JA, Bothwell SG, Moreno CR (2009) Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of

- arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40(1):573–592. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>
- Loomans AJ (2021) Every generalist biological control agent requires a special risk assessment. *BioControl* 66(1):23–35
- Messelink GJ, Bennison J, Alomar O, Ingegno BL et al (2014) Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: Current methods and future prospects. *BioControl* 59 (4):377–393. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9579-6>
- Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Sabelis MW, Janssen A (2013) Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies. *BioControl* 58:45–55. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9462-2>
- Messelink GJ, van Maanen R, van Steenpaal SEF, Janssen A (2008) Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: two pests are better than one. *BioControl* 44(3):372–379. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.017>
- Meurisse N, Marcot BG, Woodberry O, Barratt BI, Todd JH (2022) Risk analysis frameworks used in biological control and introduction of a novel Bayesian network tool. *Risk Anal* 42(6):1255–1276. <https://doi.org/10.1111/risa.13812>
- Mills N (2006) Interspecific competition among natural enemies and single versus multiple introductions in biological control. In: *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer. 191–220. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_9
- Mommaerts V, Smaghe G (2011) Entomovectoring in plant protection. *Arthropod Plant Interact* 5(2):81–95. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9123-x>
- Nayak RK, Rana K, Bairwa VK, Singh P, Bharthi VD (2020) A review on role of bumblebee pollination in fruits and vegetables. *J Pharmacogn Phytotherapy* 9(3):1328–1334. <https://doi.org/10.22271/phyto.2020.v9.i3v.11494>
- Omkar, Mishra G, Kumar B, Singh N, Pandey G (2014) Risks associated with tandem release of large and small ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) in heterospecific aphidophagous guilds. *Can Entomologist* 146(1):52–66
- Opit GP, Nechols JR, Margolies DC, Williams KA (2005) Survival, horizontal distribution, and economics of releasing predatory mites (Acari: Phytoseiidae) using mechanical blowers. *Biol Control* 33(3):344–351. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.03.010>
- Orlinski AD (2016) Work of the EPPO/IOBC Panel on biological control agents. *Bull. OEPP* 46(2):243–248. <https://doi.org/10.1111/epp.12309>
- Papa R, Manetto G, Cerruto E, Failla S (2018) Mechanical distribution of beneficial arthropods in greenhouse and open field: A review. *J Agric Eng* 49(2):81–91. <https://doi.org/10.4081/jae.2018.785>
- Paula DP, Andow DA, Barratt BIP, Pfannenstiel RS et al (2021) Integrating adverse effect analysis into environmental risk assessment for exotic generalist arthropod biological control agents: a three-tiered framework. *BioControl* 66:113–139. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10053-8>
- Payton MTL, Rebek EJ (2018) Banker plants for aphid biological control in greenhouses. *J Integr Pest Manag* 9(1):9–15. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmy002>
- Peñaflor MFG, Bento JMS (2013) Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotrop Entomol* 42(4):331–343. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0147-z>
- Pérez-Hedo M, Alonso-Valiente M, Vacas S, Gallego C et al (2021) Plant exposure to herbivore-induced plant volatiles: a sustainable approach through eliciting plant defenses. *J Pest Sci* 94(4):1221–1235. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01334-x>
- Pijnakker J, Vangansbeke D, Duarte M, Moerkens R, Wäckers FL (2020) Predators and parasitoids-in-first: From inundative releases to preventative biological control in greenhouse crops. *Front Sustain Food Syst* 4:595630. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.595630>
- Pilkington LJ, Messelink G, van Lenteren JC, Le Mottee K (2010) “Protected Biological Control”–Biological pest management in the greenhouse industry. *Biol Control* 52(3):216–220. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.022>
- Poletti M, Omoto C (2012) Susceptibility to deltamethrin in the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) populations in protected ornamental crops in Brazil. *Exp Appl Acarol* (58):385–393. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9588-z>
- Ramakers PMJ (1990) Manipulation of phytoseiid thrips predators in the absence of thrips. *IOBC/WPRS Bull* 13(5):169–172
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, Marois JJ, Jaffee BA (1995) Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biol control* 5(3):303–335
- Rosenheim JA (2005) Intraguild predation of *Orius tristicolor* by *Geocoris* spp. and the paradox of irruptive spider mite dynamics in California cotton. *Biol Control* 32:172–179
- Schausberger P (2003) Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Exp Appl Acarol* 29(3–4):173–191. <https://doi.org/10.1023/a:1025839206394>
- Schmidt JM, Crist TO, Wrinn K, Rypstra AL (2014) Predator interference alters foraging behavior of a generalist predatory arthropod. *Oecologia* 175(2):501–508. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2922-x>
- Snyder WE, Ives AR (2001) Generalist predators disrupt biological control by specialist parasitoid. *Ecology* 82(3):705–716. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBC]2.0.CO;2)
- Terentev A, Dolzhenko V, Fedotov A, Eremenko D (2022) Current state of hyperspectral remote sensing for early plant disease detection: a review. *Sensors* 22(3):757–767. <https://doi.org/10.3390/s22030757>
- Torres JB, Evangelista WS, Jr Barras R, Guedes RNC (2002) Dispersal of *Podisus nigrispinus* (Het.: Pentatomidae) nymphs preying on tomato leafminer: effect of predator release time, density and satiation level. *J Appl Entomol* 126:326–332
- Truffault V, Le Quillec S, Brajeul E (2018) Insights into the potential of semi-closed greenhouses and future perspectives for tomato crops. *Acta Hort* 1227:141–150. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2018.1227.17>
- van Lenteren JC (2000) Success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies. *Biol Control: Measures of Success* 77–103
- van Lenteren JC, Bale J, Bigler F, Hokkanen H, Loomans A (2006) Assessing risks of releasing exotic biological control

- agents of arthropod pests. *Annu Rev Entomol* 51:609–634. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151129>
- van Lenteren JC, Bueno VHP, Klapwijk JN (2021) Augmentative biological control. *Biol control: global impacts, challenges and future directions of pest management* 90–109
- van Lenteren JC (2003) Commercial availability of biological control agents. In: *Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures*. CABI Publishing, Wallingford UK. 167–179
- van Lenteren JC (2012) The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol* 57(1):1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- van Lenteren JC, Alomar O, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2020) Integrated pest and disease management in greenhouse crops. In: Gullino ML et al (eds) *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*. Plant Pathology in the 21st Century, Springer, International Cham. 409–439. http://doi.org/10.1007/978-3-030-22304-5_14
- van Lenteren JC, Bolckmans K, Kohl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2018) Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *Biocontrol* 63:39–59. <http://doi.org/10.1007/s10526-017-9801-4>
- van Lenteren JC (2007) Biological control for insect pests in greenhouses: an unexpected success. *Biological control: a global perspective*. CAB Int, Wallingford. 105–117. <http://doi.org/10.1079/9781845932657.0105>
- Wade MR, Zalucki MP, Wratten SD, Robinson KA (2008) Conservation biological control of arthropods using artificial food sprays: current status and future challenges. *Biol Control* 45(2):185–199. <http://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.024>
- Wajnberg E (2004) Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how? *Genetics, Evolution and Biological Control*. CABI International. Wallingford. UK. 19–37. <http://doi.org/10.1079/9780851997353.0019>
- Wang ZZ, Liu YQ, Min SHI, Huang JH, Chen XX (2019) Parasitoid wasps as effective biological control agents. *J Integr Agric* 18(4):705–715. [http://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62078-7](http://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62078-7)
- Wang YP, Lv F, Wang ZP (2007) Progress of *Harmonia axyridis* (Pallas) utilization. *Entomol J East China* 16:310–314
- Ward M (2016) Conclusions from the workshop on evaluation and regulation of biological control agents. *EPPO Bull* 46(2):239–242
- Warner KD, Getz C (2008) A socio-economic analysis of the North American commercial natural enemy industry and implications for augmentative biological control. *Biol Control* 45(1):1–10
- Yang NW, Zang LS, Wang S, Guo JY, Xu HX, Zhang F, Wan FH (2014) Biological pest management by predators and parasitoids in the greenhouse vegetables in China. *Biol Control* 68:92–102. <http://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.06.012>
- Yano E, Abe J, Hemerik L (2018) Evaluation of pest control efficiencies for different banker plant systems with a simple predator–prey model. *Pop Ecol* 60(4):389–396. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0636-3>
- Zhao HM, Yi X, Deng YY, Hu MY et al (2013) Resistance to fenprothrin, chlorpyrifos and abamectin in different populations of *Amblyseius longispinosus* (Acari: Phytoseiidae) from vegetable crops in South China. *Biol Control* (67):61–65. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.07.007>
- Zhu H, Kim JJ (2012) Target-oriented dissemination of *Beauveria bassiana* conidia by the predators, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) for biocontrol of *Myzus persicae*. *Biocontrol Sci Tech* 22:393–406. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.661843>

Translation of Russian References

- Belyakova NA (2008) [Androcidal microorganisms – the basis of safe technologies for the use of introduced coccinellids in plant protection]. Proc. X Int. Conf. «Living objects in the conditions of anthropogenic pressure», Belgorod, 22–25 September 2008. IPC «Politerra»: 59–60 (In Russian)
- Belyakova NA, Pavlyushin VA (2013) [The development concept of biological plant protection]. Proc. III All-Russian Plant Protection Congress “Phytosanitary optimization of agroecosystems”, St.-Petersburg, 16–20 December 2013. VIZR. 7–10. (In Russian)
- Belyakova NA, Polikarpova YuB (2012) [Acclimatization of *Harmonia axyridis* Pall. and *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. (Coccinellidae, Coleoptera) on the Black Sea Coast of the Caucasus]. *Vestnik zashity rastenii* (4):43–48. (In Russian)
- Belyakova NA, Polikarpova YuB (2014) [Entomophages in greenhouses: new screening criteria for species choice and features of modern agricultural technologies]. *Vestnik zashity rastenii* (3):3–10. (In Russian)
- Bondarenko NV (1986) [Biological plant protection]. Moscow.: Agropromisdat. 278 p. (In Russian)
- Birchuk DN, Antonova-Ovseenko IL (2014) [Count not in thousands, but in hectares!] *Gavrish* (3):34–39 (In Russian)
- Gusev GV (1991) [Natural enemies of the Colorado potato beetle]. Moscow: Agropromisdat. 171 p. (In Russian)
- Izhevsky SS (1990) [Introduction and application of natural enemies]. Moscow: Agropromisdat. 223 p. (In Russian)
- Izhevsky SS, Akhatov AK (eds) (2004) [Greenhouses plant protection against pests]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh isdanii KMK. 307 p. (In Russian)
- Ismailov VY, Agas’eva IS, Kil VI, Fedorenko EV, Nefedova MV, Besedina EN (2019) [Biological characterization, phenotypic and genotypic structure of predatory stinkbug *Perillus bioculatus* Fabr. (Heteroptera, Pentatomidae) population in Krasnodar region]. *Sel’skokhozyaistvennaya biologiya* 54(1):110–120 (In Russian)
- Exhibition catalog «Greenhouses of Russia 2022», Moscow, 1–3 June 2022. rusteplica.ru/events/katalog-vystavki-zashhishhenyj-grunt-rossii-2022 (07.04.2022) (In Russian)
- Kozlova EG, Moor VV (2012) [Application of *Phytoseiulus persimilis* against *Tetranychus urticae* on various rose varieties]. *Zaschita i karantin rasteniy* (12):16–20 (In Russian)
- Korol VG (2020) [Features of the use of inter-planting in the cultivation of cucumber culture under light culture conditions]. *Ovoschi Rossii* (3):3–9 (In Russian)

- Korol VG (2019) [Pollination and fruit formation in tomato culture indoor]. *Ovoschi Rossii* (4):32–36 (In Russian)
- Kostyukov V, Gunasheva Z, Nakonechnaya I, Apolonina T, Kosheleva O (2015) [Hymenoptera parasitoids of *Tuta absoluta* Meyrick, *Phthorimaema operculella* Zeller (Gelechiidae), *Liriomyza huidobrensis* Blanchard, *L. trifolii* Burgess (Agromyzidae) in the South of Russia]. *Protecția plantelor-realizări și perspective* (47):58–64 (In Russian)
- Orlinskii OD (2018) [The use of biological control agents in the EPPO region: problems and prospects]. *Zaschita i karantin rasteniy* (10):10–12 (In Russian)
- Orlova-Ben'kovskaya MY (2017) [Main patterns of the invasive process in beetles (Coleoptera) of the European part of Russia]. *Russian Journal of Biological Invasions* 10(1):35–56 (In Russian)
- Pavlyushin VA (1998) [Scientific foundation of entomopathogenic and antagonist microbes application in the phytosanitary stability of agrobiocenoses indoors]. *Diss. Dr. Biol. Sci.* St. Petersburg: VIZR. 66 p. (In Russian)
- Pavlyushin VA, Belyakova NA, Frolov AN (2022) [The new plant protection paradigm: key implementation aspects]. *Proc. XVI Congr. Russ. Entomol. Soc. Moscow*, 22–26 August 2022. 125. (In Russian)
- Pavlyushin VA, Voronin KE, Krasavina LP, Asyakin BP, Razdoburdin BL (2001) [Natural enemies application in biological control in greenhouses in Russia]. *Proceedings of the Russian Entomological Society* (72):16–31 (In Russian)
- Pavlyushin VA, Krasavina LP (1986) [Pathogenicity of muscardine fungi in relation to aphidophages]. *Proceedings of the All-Union Entomological Society* (68):7–10 (In Russian)
- Pavlyushin VA, Krasavina LP (1987) The effect of entomopathogenic fungi on melon aphids and aphidophages under conditions of experimental infection. *Bulletin of the All-Union Research Institute of Plant Protection* (63):7–10 (In Russian)
- Popov DA, Belyakova NA (2022) Predatory bug *Podisus maculiventris*. *Gavrish* (2):22–26 (In Russian)

Plant Protection News, 2023, 106(1), p. 49–70

OECD+WoS: 1.06+IY (Entomology) & 4.01+AM (Agronomy)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-1-15533>

Full-text review

SCREENING INSECTS AND MITES FOR BIOLOGICAL CONTROL OF PESTS IN GREENHOUSES

N.A. Belyakova*, V.A. Pavlyushin

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

*corresponding author, e-mail: biocontrol@vizr.spb.ru

Modern agricultural technologies in cause complications in screening of natural enemies for greenhouse use because of the increasing demands for their adaptability, feasibility of their mass production, and ability to withstand long-term storage and transportation. To be effective in greenhouses, species must start breeding as quickly as possible once pest populations first appear. These predators, as a rule, produce more offspring than food resources allows. So they destroy their prey populations and can therefore be highly effective in suppressing pest outbreaks, at least in the short term. For long-term stability in predator-prey system, the biomass consumption should not exceed the growth rate of the prey population. In this case, natural enemies can keep the pest density constant for a long time. However, the level of pest density will not necessarily be below the EIL, i.e. species which “reasonable” use food resources will not necessarily be effective in plant protection. Regular invasions of new herbivores also have an impact on plant protection systems. At the same time, programs for the introduction of new natural enemies are scrutinized due to the potential negative impact of the introduced species on the biodiversity of indigenous species communities. This review analyses changes in screening of natural enemies that resulted from the introduction of new crop production technologies and the complications of the present-day phytosanitary situation.

Keywords: natural enemies, preventive release, inoculation, classical biocontrol, life strategies, mass rearing, resistance

Submitted: 11.11.2022

Accepted: 07.04.2022