

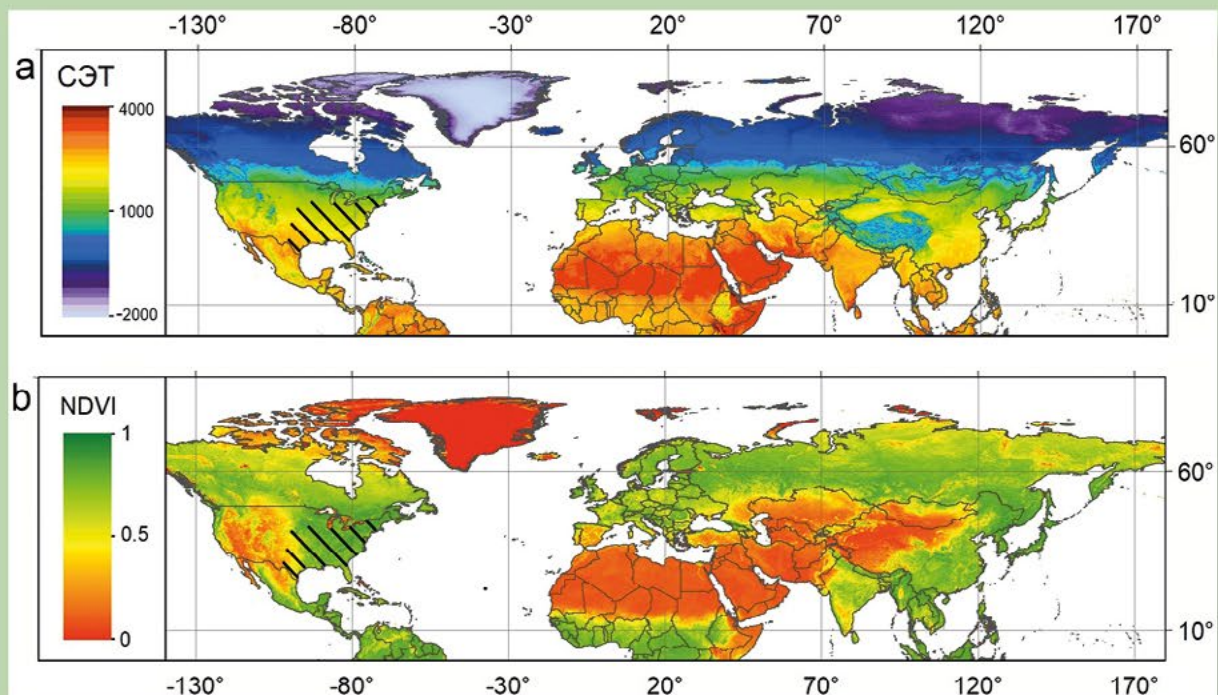


ISSN 1727-1320 (Print),  
ISSN 2308-6459 (Online)

# ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2021 TOM VOLUME 104 ВЫПУСК ISSUE 1



Санкт-Петербург  
St. Petersburg, Russia

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
“Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений”  
(ФГБНУ ВИЗР)

All-Russian Institute of Plant Protection

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

# В Е С Т Н И К ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

---

PLANT PROTECTION NEWS

2021    TOM    104    ВЫПУСК    1  
          VOLUME            ISSUE

Санкт-Петербург  
St. Petersburg, Russia  
2021

# ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Научно-теоретический рецензируемый журнал

Основан в 1939 г.

Издание возобновлено в 1999 г.

Учредитель: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (ВИЗР)

Зарегистрирован в ГК РФ по печати № 017839 от 03 июля 1998 г.

Главный редактор: В.А. Павлюшин  
Зам. гл. редактора: В.И. Долженко, Ю.С. Токарев  
Ответственный секретарь: В.К. Моисеева  
Корректор англоязычных текстов: А.А. Намятова  
Технический секретарь: С.Г. Удалов  
Технический помощник: А.Г. Конончук

**Журнал «Вестник защиты растений» (ISSN: 1727-1320) включен  
в «Перечень изданий ВАК РФ» по следующим научным специальностям и отраслям науки:**

**1.5.14** – Энтомология (биологические науки),

**1.5.18** – Микология (биологические науки),

**4.1.1** – Общее земледелие. Растениеводство (сельскохозяйственные и биологические науки),

**4.1.2** – Селекция, семеноводство и биотехнология растений (сельскохозяйственные и биологические науки),

**4.1.3** – Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений (сельскохозяйственные и биологические науки),

**4.1.4** – Садоводство, овощеводство, виноградарство и лекарственные культуры (сельскохозяйственные и биологические науки)

**Индексируется в РИНЦ и CrossRef**

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Алёхин А.*, профессор, США  
*Афанасенко О.С.*, дбн, академик РАН, ВИЗР  
*Белоусов И.А.*, кбн, ВИЗР  
*Белякова Н.А.*, кбн, ВИЗР  
*Власенко А.Н.*, дсхн, академик РАН,  
СибНИИЗиХ СФНЦА РАН  
*Власов Д.Ю.*, дбн, СПбГУ  
*Ганнибал Ф.Б.*, кбн, ВИЗР  
*Гончаров Н.Р.*, ксхн, ВИЗР  
*Гричанов И.Я.*, дбн, ВИЗР  
*Дзянь Синьфу*, профессор, КНР  
*Долженко В.И.*, дсхн, академик РАН, ВИЗР  
*Егоров Е.А.*, дэн, академик РАН, СКФНЦСиВ  
*Захаренко В.А.*, дсхн, академик РАН, МНИИСХ  
*Игнатов А.Н.*, дбн, РУДН  
*Косман Е.*, профессор, Израиль  
*Каракотов С.Д.*, дхн, академик РАН,  
ЗАО “Щелково Агрохим”  
*Лаврищев А.В.*, дсхн, СПбГАУ  
*Лаптиева А.Б.*, дбн, ООО “ИЦЗР”  
*Левитин М.М.*, дбн, академик РАН, ВИЗР  
*Лулева Н.Н.*, кбн, ВИЗР

*Лысов А.К.*, ктн, ВИЗР  
*Надыкта В.Д.*, дтн, академик РАН, ВНИИБЗР  
*Намятова А.А.*, кбн, ВИЗР  
*Новикова И.И.*, дбн, ВИЗР  
*Павлюшин В.А.*, дбн, академик РАН, ВИЗР  
*Радченко Е.Е.*, дбн, ВИР  
*Савченко И.В.*, дбн, академик РАН, ВИЛАР  
*Санин С.С.*, дбн, академик РАН, ВНИИФ  
*Сидельников Н.И.*, дсхн, член-корреспондент РАН,  
ВИЛАР  
*Синев С.Ю.*, дбн, ЗИН  
*Сорока С.В.*, ксхн, Белоруссия  
*Сухорученко Г.И.*, дсхн, ВИЗР  
*Ули – Маттила Т.*, профессор, Финляндия  
*Токарев Ю.С.*, дбн, ВИЗР  
*Упадышев М.Т.*, дбн, член-корреспондент РАН, ВСТИСП  
*Фролов А.Н.*, дбн, ВИЗР  
*Хлесткина Е.К.*, дбн, ВИР  
*Шамшев И.В.*, кбн, ЗИН  
*Шпанев А.М.*, дбн, АФИ  
*Эспевиг Т.*, PhD, Норвегия

### Ответственные редакторы выпуска:

Павлюшин В.А., Токарев Ю.С., Фролов А.Н.

Россия, 196608, Санкт-Петербург – Пушкин, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР

Email: [vestnik@vizr.spb.ru](mailto:vestnik@vizr.spb.ru)

<http://plantprotect.ru>



Содержимое данного выпуска распространяется на условиях Creative Commons Attribution License 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## СОДЕРЖАНИЕ / CONTENT

<b>Предисловие к 104 тому</b> . . . . .	4
<b>Preface to the 104 volume</b> . . . . .	5
<u>Полнотекстовые обзоры / Full-text reviews</u>	
<b>Перспективные подходы к поиску метаболитов грибов для борьбы с вредными членистоногими</b>	
<b>А.О. Берестецкий, Г.Р. Леднев, Ц. Ху</b>	
Promising approaches to the search for fungal metabolites for management of arthropod pests	
A.O. Berestetskiy, G.R. Lednev, Q. Hu . . . . .	6
<u>Мини-обзоры / Mini-reviews</u>	
<b>Капустная моль <i>Plutella xylostella</i>: эколого-биологические аспекты, вредоносность, контроль численности</b>	
<b>И.В. Андреева, Е.И. Шаталова, А.В. Ходакова</b>	
The diamondback moth <i>Plutella xylostella</i> : ecological and biological aspects, harmfulness, population control	
I.V. Andreeva, E.I. Shatalova, A.V. Khodakova . . . . .	28
<u>Полнотекстовые статьи / Full-text articles</u>	
<b>Технологии моделирования экологических ниш как инструмент анализа фитосанитарного риска</b>	
<b>А.Н. Афонин, Ю.Ю. Кулакова, Ю.А. Федорова</b>	
Environmental niche modelling as tool for pest risk assessment	
A.N. Afonin, Yu.Yu. Kulakova, Yu.A. Fedorova. . . . .	40
<b>Is <i>Aporia crataegi</i> an unsuitable host of <i>Wolbachia</i> symbionts?</b>	
<b>Р.А. Быков, Г.В. Юрлова, М.А. Демёнова, Ю.Ю. Илинский</b>	
<i>Aporia crataegi</i> неудобный хозяин для <i>Wolbachia</i> ?	
Р.А. Быков, Г.В. Юрлова, М.А. Демёнова, Ю.Ю. Илинский . . . . .	53
<u>Хроника / Chronicle</u>	
<b>Памяти Владимира Тихоновича Алёхина</b>	
In memory of Vladimir T. Alyokhin. . . . .	61
<b>Научные мероприятия в 2021 году</b>	
Scientific Events in 2021 . . . . .	64

## ПРЕДИСЛОВИЕ К 104 ТОМУ

Уважаемые коллеги, научно-теоретический рецензируемый журнал “Вестник защиты растений” издается Всероссийским научно-исследовательским институтом защиты растений – головной российской организацией в области защиты растений, и позиционируется как ведущее научное издание по данному направлению исследований. Приоритеты издания заключаются в распространении знаний по всем аспектам растениеводства, касающимся здоровья растений, включая биологию, экологию, таксономию, идентификацию и культивирование вредных и полезных организмов, прогноз численности и борьбу с вредителями, болезнями и сорными растениями, иммунитет растений, резистентность к пестицидам и т.п.

Научные статьи публикуются с одновременным дублированием названия, аннотации, ключевых слов и подписи к иллюстративному материалу на русском или английском языках. Индексация в системе библиографических ссылок CROSSREF даёт возможность однозначно распознавать научный контент по цифровому идентификатору объекта (DOI), а регистрация в данной системе аннотаций и перечней цитируемых публикаций обеспечивает поддержку двух современных инициатив: The Initiative for Open Abstracts (<https://i4oa.org/>) и The Initiative for Open Citations (<https://i4oc.org/>). Все это позволяет расширить круг потенциальных читателей (хотя бы на уровне знакомства с основными положениями работы) и повысить доступность информации, в том числе для машинной обработки, значение которой в анализе научной литературы продолжает возрастать.

Полное содержание выпусков, начиная с 1999 г., находится в открытом доступе непосредственно после публикации в рамках модели Libre Open Access на сайте журнала и в Национальной Электронной Библиотеке eLIBRARY.RU. Для удобства цитирования научных статей издания,

на сайте журнала подключен модуль «Как цитировать», позволяющий экспортировать библиографическую запись в одном из основных общепринятых форматов, в том числе в такие компьютерные приложения для управления литературными ссылками, как EndNote, Zotero и Mendeley.

В 2021 году предполагается выход из печати четырёх стандартных выпусков тома 104, сохраняющего традиции журнала с учетом требований, предъявляемых к научным публикациям в настоящее время. Издание продолжает знакомить своих читателей с современными достижениями биологии в области защиты растений, фитосанитарным состоянием агроэкосистем, оригинальными методическими разработками, прорывными технологиями и результатами испытаний высокоэффективных средств контроля численности вредных организмов. Как разновидность оригинальной полнотекстовой публикации, предложен формат научно-методической статьи, описывающий оригинальные методические подходы к решению научных проблем, соответствующих тематике журнала. Запланирован выпуск серии обзоров за авторством сотрудников ВИЗР и других ведущих отечественных научных организаций по различным направлениям биологических исследований и разработке инновационных подходов для выполнения задач, связанных с защитой растений. В частности, текущий (первый) выпуск включает полнотекстовый обзор возможностей использования грибных метаболитов как основы современных инсектицидов, мини-обзор по биологии, экологии, вредности и мерам борьбы с опасным вредителем крестоцветных культур – капустной молью, а также научно-методическую статью, описывающую последовательность применения геоинформационных систем для оценки фитосанитарного риска на примере одного из опасных инвазивных видов сорных растений.

Надеемся, что содержание тома будет способствовать выполнению основной цели журнала.

Редакция

**Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: свойства, значение и возможные пути ограничения их активности**

**А. В. Конарев**  
Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

**DOI:**  
<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>

**Ключевые слова:**  
вредная черепашка, хлебные клопы, пищеварительные гидролазы, α-амилазы, протеазы, клейковина пшеницы, ингибиторы

**Аннотация**  
Пищеварительные гидролазы выступают в качестве ключевых элементов пищевых связей в биоценозах. От эффективности гидролаз в снабжении организма фитобактериальными и энергетическими материалами кормовых растений зависит его жизнь и способность к воспроизводству. Системы пищеварительных гидролаз насекомых-фитофагов сформировались в ходе их длительной коэволюции с растениями. Это справедливо и для растительноядных клопов, включая такого опасного вредителя пшеницы, как вредная черепашка. Знание особенностей пищеварительных систем вредителей необходимо для разработки методов борьбы с ними. Основным экономически значимым фактором вредности представителей рода *Eurygaster* и других клопов, повреждающих зерно пшеницы, выступают протеазы. Они нарушают структуру клейковины и серьезно ухудшают хлебопекарные качества муки. α-Амилазы обеспечивают усвоение крахмала – главного источника энергии этих насекомых. Пищеварительные α-амилазы и протеазы вредной черепашки изучаются во всем мире на протяжении многих лет, однако данные по ним еще весьма фрагментарны. Недостаточно сведений относительно ферментов этих клопов, вовлеченных в питание вегетативными органами злаков. Данные литературы по более изученным группам клопов и других насекомых могут помочь в выборе путей исследования ферментов обсуждаемой группы вредителей. Существует немало способов укрепления поврежденной клопами клейковины, однако далеко не все они безопасны. Белковые ингибиторы протеаз и других

**Как цитировать**

Конарев, А. В. (2020). Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: свойства, значение и возможные пути ограничения их активности. Вестник защиты растений, 103(2), 65–86. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>

Другие форматы библиографических ссылок

- ГОСТ
- SPRINGER
- ACM
- ACS
- APA
- ABNT
- Chicago
- Harvard
- IEEE
- MLA
- Turabian
- Vancouver

Скачать ссылку

Endnote/Zotero/Mendeley (RIS)

BibTeX

Опубликован 2020-07-21

**Как цитировать**

Конарев, А. В. (2020). Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: свойства, значение и возможные пути ограничения их активности. Вестник защиты растений, 103(2), 65–86. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>

Другие форматы библиографических ссылок



## PREFACE TO THE 104 VOLUME

Dear colleagues,  
Scientific peer-reviewed journal "Plant Protection News" is published by the All-Russian Institute of Plant Protection (VIZR). This organization is the leading Russian federal institution in the field of plant protection, and the Journal is the major scientific periodical in this area of research. The journal's priority is dissemination of knowledge which covers all aspects of plant health, including biology, ecology, taxonomy, identification and rearing of harmful and beneficial organisms; density forecast and management of pests, diseases and weeds; plant immunity; pesticide resistance; and other relevant topics.

Scientific papers are published in either Russian or English, while all titles, abstracts, keywords and figure captions are provided in both languages. Indexing in bibliographic reference system CROSSREF provides for unambiguous location of the scientific content using the Digital Object Identifier (DOI). Registration of abstracts and reference lists in this system allows supporting The Initiative for Open Abstracts (<https://i4oa.org/>) and The Initiative for Open Citations (<https://i4oc.org/>). This broadens the range of potential readers, at least at the level of disseminating the main findings that are summarized in abstracts. The published information also becomes more accessible, including the ease of its processing by search engines and other computer applications, which become increasingly important for analysis of scientific literature.

The full content of the new journal issues is available for free immediately after their publication under the Libre Open Access model at the Journal's website and National Electronic Library eLIBRARY. RU, and so is the archive of past issues published since 1999. For user convenience, the extension

«How to cite» is activated at the Journal's website, so that the bibliographic record can be exported in a range of commonly adopted formats, including directly to citation managers, such as EndNote, Zotero and Mendeley.

Four standard issues of the volume 104 are planned for 2021, which will preserve the journal's traditions while meeting the modern requirements expected of scientific publications. The periodical continues to inform its readers on the modern achievements in the fields of plant protection, phytosanitary state of agroecosystems, original methodological developments, breakthrough technologies, and the results of testing of modern approaches to pest management.

The journal now offers a new format of an original full-text methodological article that describes original scientific methods and techniques relevant to the journal's topics. The journal also plans publishing a series of reviews authored by the employees of VIZR and other leading Russian scientific organizations. The reviews will focus on different areas of biological research and on the development of innovative practical solutions related to plant protection.

The current (first) issue includes a full-text review of the perspectives of using fungal metabolites for design of modern insecticides; a mini-review on biology, ecology, harmfulness, and control of a dangerous pest of cruciferous crops, the diamondback moth; and a methodological article describing the application of geographic information systems for risk assessment using one of the dangerous invasive weed species as an example.

We hope that the contents of this volume will contribute to fulfilling journal's goals.

*The Editorial Office*

**Digestive hydrolases of wheat bugs: properties, significance and possible ways to limit their activity**

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

**DOI:**  
<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>

**Keywords:**  
Sunn pest, wheat bugs, digestive hydrolases,  $\alpha$ -amylases, proteases, wheat gluten, inhibitors

**Abstract**  
Digestive hydrolases are the key elements of trophic links in ecosystems. The systems of digestive hydrolases of phytophagous insects have been established during their long-term co-evolution with plants. This is also true for herbivorous bugs, including a dangerous pest of wheat, the Sunn bug (also known as the Sunn pest). Proteases are the main economically significant damage factor of representatives of the genus *Eurygaster* and other bugs harmful to the wheat grain. Proteases disrupt the structure of gluten and seriously impair the baking qualities of flour.  $\alpha$ -Amylases provide assimilation of starch, the main source of energy for these insects. The data on digestive  $\alpha$ -amylases and proteases of the Sunn pest remain fragmentary. Little is known regarding the enzymes involved in bugs' feeding by the vegetative parts of cereals. There are many ways to strengthen gluten damaged by bugs, though not all of them are safe. Proteinaceous inhibitors of proteases and other hydrolases are considered as promising elements to develop safe for health and ecofriendly means to control wheat bugs and reduce their damage to the grain quality. The reduced sensitivity of the Sunn pest proteases to protein inhibitors can be overcome by constructing novel inhibitors based on their known forms, as well as by involving other highly specific approaches, including the use of antibodies to active enzyme centers or RNA interference. The bugs' proteases themselves can be used in the diagnosis of grain damage, in food technologies and in medicine.

**How to Cite**  
Konarev, A. V. (2020). Digestive hydrolases of wheat bugs: properties, significance and possible ways to limit their activity. *Plant Protection News*, 103(2), 65-86. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>

More Citation Formats

- GOST
- SPRINGER
- ACM
- ACS
- APA
- ABNT
- Chicago
- Harvard
- IEEE
- MLA
- Turabian
- Vancouver

Download Citation  
[Endnote/Zotero/Mendeley \(RIS\)](#)  
[BibTeX](#)

## ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ПОДХОДЫ К ПОИСКУ МЕТАБОЛИТОВ ГРИБОВ ДЛЯ БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ ЧЛЕНИСТОНОГИМИ

А.О. Берестецкий<sup>1\*</sup>, Г.Р. Леднев<sup>1</sup>, Ц. Ху<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Южно-китайский сельскохозяйственный университет, Гуаньчжоу, КНР

\* ответственный за переписку, e-mail: [aberestetskiy@vizr.spb.ru](mailto:aberestetskiy@vizr.spb.ru)

Биорациональные инсектициды (например, авермектины, спиносины, азадирахтин, афидопиропен, пирипиропен А) – средства борьбы с вредными членистоногими на основе природных соединений получают все более широкое применение в сельском хозяйстве. В обзоре рассмотрены современные подходы (экологические, геномные и биотехнологические), перспективные для поиска новых соединений с инсектицидными свойствами (энтомотоксическими, антифидантными и гормональными), образуемых грибами различных экологических групп (энтомопатогенами, почвенными сапротрофами, эндофитами, фитопатогенами и макромицетами). Анализ литературы показал, что у энтомопатогенных грибов инсектицидные метаболиты исследованы недостаточно, а те, что изучены, в своем большинстве сильную инсектицидную активность не проявляют. Наибольшее количество веществ с инсектицидными свойствами выявлено у почвенных грибов из родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Метаболиты с инсектицидным и антифидантным действием выявлены также у эндофитных и фитопатогенных грибов. Отмечена низкая чувствительность вредителей запасов, в частности, зерна к микотоксинам. Шляпочные базидиомицеты могут являться перспективными продуцентами антифидантных соединений и инсектицидных белков. Расширить число веществ с инсектицидными свойствами, выявленных у грибов, можно не только за счет увеличения объемов скрининга, но также и путем использования различных биотестов и видов тестируемых насекомых. Более полно реализовать биосинтетический потенциал перспективных штаммов позволяет анализ их геномов на предмет наличия в них генов секретируемых белков и кластеров генов вторичных метаболитов с последующей их активацией различными методами. Для повышения эффективности этих работ необходимо использование высокопродуктивных методик экстракции метаболитов микромицетов и их анализа методами хроматографии и масс-спектрометрии. Инсектицидные белки, выявленные у грибов, могут быть в перспективе использованы в технологиях создания трансгенных сортов растений, устойчивых к вредителям, или гипервирулентных биоинсектицидов.

**Ключевые слова:** природные соединения, инсектициды, микроинсектициды, инсектицидная активность, грибы, энтомопатогены, эндофиты, фитопатогены

Поступила в редакцию: 22.01.2021

Принята к печати: 17.03.2021

### Введение

Уже несколько десятилетий ведутся поиски экологически безопасных методов борьбы с вредными насекомыми, которые бы позволили снизить интенсивность применения химических инсектицидов в связи с их побочными эффектами и загрязнением окружающей среды. Среди традиционных – это создание устойчивых сортов, включая трансгенные, и совершенствование агротехнических приемов, особенно тех, которые поддерживают оптимальное состояние почвенных ценозов (Zehnder et al., 2007). Все большее признание и распространение, особенно в органическом земледелии, получает биологический метод борьбы с насекомыми-вредителями на основе использования их естественных врагов – паразитов, хищников, а также возбудителей заболеваний (вирусных, бактериальных, нематодных и грибных) (Rebek et al., 2012).

Еще одну альтернативу химическим пестицидам для борьбы с вредными членистоногими представляют препараты на основе природных соединений, которые относят к одной из групп биорациональных инсектицидов (Берестецкий, 2017; Rosell et al., 2008; Horowitz et al., 2009; Haddi et al., 2020). В таблице 1 суммированы возможности применения веществ природного происхождения для разработки таких препаратов, включающих не только, собственно, энтомотоксичные соединения (Yu, 2014), но и регуляторы роста насекомых (Smaghe et al., 2019), а также антифиданты (Isman, 2002). Определенный интерес представляют инсектицидные белки, которые можно использовать для создания трансгенных штаммов энтомопатогенов (Lovett, St Leger, 2018) или сортов культурных растений (Nelson, Alves, 2014).

**Таблица 1.** Пути использования различных природных соединений для борьбы с вредными членистоногими**Table 1.** Ways of using various natural compounds for control of pest arthropods

Группа природных соединений	Возможное применение
Низкомолекулярные нелетучие соединения	Инсектициды, антифиданты и регуляторы роста насекомых Получение более эффективных полусинтетических производных природных соединений Синтез более эффективных аналогов природных соединений
Низкомолекулярные летучие соединения	Биофумиганты, репелленты, аттрактанты
Инсектицидные белки	Создание трансгенных гипервирулентных биоинсектицидов Создание трансгенных растений, устойчивых к вредителям

Природные соединения являются действующими компонентами ряда зарегистрированных инсектицидов. Их источниками служат преимущественно растения и актиномицеты. Лишь недавно, в 2018 г., одобрен первый инсектицид Inscalis® на основе грибного метаболита (табл. 2).

Между тем, среди известных природных соединений, обладающих биологической активностью, практически, половина – вещества грибного происхождения, многие из которых уже нашли применение как в медицине, так и в сельском хозяйстве (Bills, Gloer, 2016).

**Таблица 2.** Примеры инсектицидов на основе природных соединений**Table 2.** Examples of insecticides based on natural compounds

Наименование	Действующие компоненты	Продуцент	Производитель
Фитоверм	Аверсектин С (смесь авермектинов)		Фармбиомед
Вертимек	Абабектин – смесь авермектинов B1a (80%) и B1b (20%)	<i>Streptomyces avermitilis</i>	Syngenta
Спинтор	Спиносад – смесь спиносина А и Д	<i>Saccharopolyspora spinosa</i>	Corteva
NeemAzal®	Азадирахтин	<i>Azadirachta indica</i>	Trifolio-M GmbH
Requiem®	Терпинен, р-цимен, d-лимонен	<i>Chenopodium ambrosioides</i> , синтез	Bayer
FLIPPER®	Жирные кислоты оливкового масла	<i>Olea europaea</i>	Bayer
PredaLure®	Метилсалициловая кислота	Различные растения, синтез	AgBio Inc.
Inscalis®	Пирипиropен А	<i>Penicillium coprobium</i>	BASF

На основании данных из открытых онлайн-ресурсов

Цель данного обзора – рассмотреть перспективы метаболитов грибов для борьбы с вредными членистоногими, а также основные подходы к их поиску.

На первом этапе исследований обычно проводится скрининг экстрактов из природного материала (или из культур организмов) или чистых соединений с использованием различных биотестов (Yu, 2014). Для скрининга можно использовать доступный случайный материал или вести направленный скрининг, руководствуясь какими-либо принципами, например, экологическим подходом, который успешно использовался для поиска продуцентов антибиотиков (Karwehl, Stadler, 2016; Letten et al., 2021).

Экологический подход к поиску продуцентов инсектицидных веществ подразумевает наличие трофических и конкурентных связей насекомых с другими организмами

(в частности, грибами). Так, с насекомыми связаны энтомопатогенные (факторы вирулентности) и почвенные микромицеты (факторы колонизации в отношении почвенных или зимующих в почве насекомых, защита от мицетофагов), эндофитные, фитопатогенные и копрофильные грибы (факторы антибиоза из-за конкуренции за субстрат), а также макромицеты (защита от мицетофагов). Настоящий обзор обобщает накопленную научную информацию по различным группам метаболитов грибов (табл. 1), которые прямо или косвенно (например, за счет подавления симбиотической микрофлоры кишечника или изменения качества питающего субстрата) влияют на жизнеспособность и плодовитость различных членистоногих (табл. 3).

**Таблица 3.** Метаболиты грибов, которые могут участвовать в антагонистическом действии на членистоногих**Table 3.** Fungal metabolites with antagonistic action against arthropods

Тип активности	Эффект на фитофагов	Ожидаемый результат
Инсектициды	Энтомотоксичность	Гибель
Микотоксины	Неселективная токсичность	
Иммуносупрессанты	Повышенная восприимчивость к энтомопатогенам и сапротрофам	Повышенная смертность
Антибиотики	Ингибирование микрофлоры кишечника, подавление иммунитета	
Репелленты, детерренты	Ухудшение качества субстрата, отпугивание за счет «неприятного» запаха или вкуса	Замедление развития, снижение плодовитости
Элиситоры/эффекторы	Ухудшение качества субстрата за счет метаболитов растений, привлечение энтомофагов	
Фитотоксины	Ухудшение качества субстрата или гибель растительных клеток	



## Низкомолекулярные метаболиты грибов

### Энтомопатогены

Наряду с энтомопатогенными вирусами и бактериями, энтомопатогенные грибы (ЭПГ) служат одним из факторов, сдерживающих численность насекомых. Некоторые ЭПГ рассматриваются или применяются на практике как биоинсектициды. Среди них особое внимание уделяется гипокрейным аскомицетам (порядок *Hypocreales*, класс *Sordariomycetes*) и их анаморфам. При этом, более 80% коммерческих микоинсектицидов создано на основе представителей родов *Beauveria* и *Metarhizium* (Jaronski, Mascarin, 2017; Lacey, 2017). Факторами вирулентности многих ЭПГ выступают литические ферменты (протеазы, липазы, хитиназы) и биологически активные соединения (токсины и иммуносупрессоры) (Леднев и др., 2013; Khachatourians, Qazi, 2008, Butt et al., 2016; Wang, Wang, 2017). Поэтому при поиске инсектицидных соединений логично им первым уделить внимание.

Структурное разнообразие биологически активных веществ (БАВ), выявленных у ЭПГ, очень велико, и его подробное рассмотрение не входит в задачи данной работы. Наиболее хорошо они изучены у грибов из родов *Beauveria* (в частности, *Beauveria bassiana*, *B. brongniartii*, *B. felina*) и *Metarhizium* (*Metarhizium anisopliae*, *M. acridum*, *M. robertsii* и *M. brunneum*), а также родов *Cordyceps*, *Paecilomyces*, *Tolyposcladium*.

Среди низкомолекулярных метаболитов грибов рода *Beauveria* выявлены органические кислоты (щавелевая кислота), поликетиды (ооспореин), макролактоны (цефалоспориолы), алкалоиды (теннелин, бассианин, боверсетин и др.), циклические депсипептиды (боверицины, боверолиды и др.) (Oller-López et al., 2005; Zimmerman, 2007a; Neumann et al., 2009; Song et al., 2014). Среди них инсектицидная активность хорошо изучена у боверицина, боверолидов и ооспореина.

У грибов рода *Metarhizium* обнаружены депсипептиды (деструксины), дипептиды (метацитофилин), алкалоиды (фунгерин, цитохалазины, свайнсанины), терпеноиды (виридоксины, овалицин), сидерофоры (метгахелины), поликетиды (ауровертины, коевая кислота) (Vey et al., 2001, Uchida et al., 2005; Zimmerman, 2007 b). Метаболомные исследования позволили также обнаружить известные алкалоиды (хирсутеллоны А–С), макролактоны (торрубиеллутины А–С), нафтохиноны (нафтгеранины В–D), трихотеканы (спиротенуипезины А, В) и другие (Xu et al., 2016). Инсектицидными свойствами обладают немногие из них: деструксины А и Е, виридоксин А и коевая кислота.

Среди вторичных метаболитов грибов рода *Cordyceps sensu lato* действие на насекомых показано для кордицепина, фомалактона и боверицина, обнаруженных, например, у *Cordyceps militaris*, *C. cicadae* и *Ophiocordyceps communis* (Prathumpai, Kocharin, 2014; Wang et al., 2014).

**Боверицин.** Циклоолигомерный депсипептид боверицин представляет собой тример дипептидола мономера D-гидроксиизовалериановой кислоты. Он выявлен у некоторых видов ЭПГ из родов *Beauveria*, *Cordyceps* и *Isaria*, а также некоторых видов фитопатогенных грибов рода *Fusarium* (Zimmermann, 2007a; Luangsa-Ard et al., 2009; Zhan et al., 2007). Боверицин обнаруживается преимущественно в мицелии *B. bassiana*, а также в конидиях,

образовавшихся на трупах насекомых, но не в бластоспорах (Safavi, 2013).

К боверицину в различной степени чувствительны имаго мясной мухи *Calliphora erythrocephala* (смертность до 15% при концентрации 5 мкг/особь) и личинки малярийного комара *Aedes aegypti* (86% при концентрации 20 мкг/мл) (Grove, Pople, 1980). Боверицин обладал слабой токсичностью в отношении злаковой тли *Schizaphis graminum* в концентрации 500 мкг/мл, однако существенно снижал ее плодовитость. Гистологические исследования показали, что он ингибирует бактериоциты тли, связываясь с ДНК эндосимбионтов (Ganassi et al., 2002). Известны более 20 близких по структуре к боверицину природных соединений, однако их инсектицидная активность ниже, чем у боверицина или не изучена (Gupta et al., 1995; Fukuda et al., 2004).

Боверицин проявил сильные акарицидные свойства против обыкновенного паутиного клеща *Tetranychus urticae* с ЛД<sub>50</sub> 0.65 мкг/мл, сравнимой с эффективностью коммерческих акарицидов (бифеназат и цифлумефен). Он был нефитотоксичен для защищаемой клубники при норме расхода жидкости 160 г/га. Однако через 40 поколений чувствительность клещей к токсину снизилась на 3 порядка (Al Khoury et al., 2019).

Боверицин обладает существенно более высокой цитотоксической активностью в отношении клеточных линий совки *Spodoptera frugiperda* Sf9 (ЛД<sub>50</sub> 2.8 мкг/мл) и Sf21 (ЛД<sub>50</sub> 6.9 мкг/мл), чем другие токсины *Beauveria* spp. – бассианин, ооспореин и теннелин (Valencia et al., 2011). Он токсичнее и многих микотоксинов (глиотоксин, ниваленол, энниатин, зеараленон, деоксиниваленол) при тестировании на этой линии клеток (Fornelli et al., 2004).

Этот токсин обладает свойствами ионофора и широким спектром цитотоксического и антибактериального действия. Он увеличивает концентрацию ионов кальция в цитоплазме и приводит к снижению содержания АТФ и кальций-зависимому пути апоптоза клеток. Боверицин способен усиливать действие антимиотиков и цитостатиков в отношении множественно-устойчивых форм соответственно *Candida albicans* и различных линий опухолевых клеток (Wang, Xu, 2012). Тем самым, при собственной низкой инсектицидной активности он, возможно, sensibilizes клетки насекомых к другим токсинам ЭПГ, а их симбиотические микроорганизмы – к антибиотикам.

Важно отметить, что боверицин рассматривается как микотоксин грибов рода *Fusarium* и соответственно – поллютант продуктов растениеводства (Urbaniak et al., 2020; Mallebrera et al., 2018). Кроме того, боверицин обладает фитотоксическими свойствами при накоплении в клетках растений (Šrobárová et al., 2009). Видимо, это существенно затруднит его внедрение в защиту растений.

Боверицин, инкапсулированный в наночастицы хитозана, показал более высокую активность против гусениц *Spodoptera litura* по сравнению со «свободным» боверицином (Bharani et al., 2014). Выход боверицина в оптимизированных условиях составил примерно 400 мг/л среды, что еще недостаточно для коммерциализации продукта (Wang, Xu, 2012).

**Боверолиды** – семейство циклических тетрадепептидов, характеризующиеся наличием остатка 3-гидрокси-4-метил-карбоновой кислоты. Выделены из *B. bassiana*, *B. tenella* (= *B. brongniartii*), *Cordyceps militaris* и *P. fumosoroseus* (= *Isaria fumosorosea*). Боверолид А – один из факторов вирулентности этих энтомопатогенов (Yin et al., 2020). Боверолид А при 10 мкг/личинку обладает слабой инсектицидной активностью против хлопковой совки *S. litura* (гибель 20% личинок) и зерновки *Callosobruchus chinensis* (гибель 40% самок, 0 – самцов) при отсутствии антимикробной активности (Mochizuki et al., 1993). Боверолид L наряду с циклоспорином А при интрагемоцеллюлярном введении (10 мкг/личинку) не вызывал гибель личинок вошинной огневки *Galleria mellonella* (галлерии), однако менял их иммунный статус, ингибируя фагоцитарную активность плазматочитов, одновременно стимулируя гуморальный иммунный ответ (Vilcinskis et al., 1999).

**Ооспореин.** Ооспореин, представляющий собой производное 1,4-добензохинона, обнаружен в культуре различных микромицетов, включая некоторые виды рода *Beauveria*. Этот токсин – один из основных метаболитов *B. brongniartii* и выявляется в зараженных им насекомых (El Basyouni et al., 1968; Strasser et al., 2000). Штаммы *B. bassiana*, продуцирующие ооспореин, отличаются высокой патогенностью (Eyal et al., 1993). Неочищенный ооспореин (0.3 мг/мл) был слабо токсичен для белокрылки, однако в смеси со спорами *B. bassiana* эффект был синергетическим (Amin et al., 2010). В лабораторных экспериментах при добавлении в корм он не проявлял ни репеллентных, ни инсектицидных свойств в отношении личинок майского хруща *Melolontha melolontha* и галлерии (Abendstein et al., 2001).

Ооспореин обладает цитотоксическими и антиоксидантными свойствами, а также широким спектром антимикробной активности. В ходе развития инфекции, вызванной *B. bassiana*, ооспореин подавляет иммунитет насекомых, ингибируя компоненты профенолоксидазного каскада и экспрессию генов, отвечающих за синтез антифунгальных пептидов. В погибших от микоза личинках галлерии отмечалось существенное снижение численности бактерий (Nagaoka, et al., 2004; Alurappa et al., 2014; Feng et al., 2015; Fan et al., 2017).

**Теннелин, бассианин и диметилбассианин** из группы пиридонов (1,4-dihydroxy-2-pyridones) – поликетиды, включающие остаток молекулы тирозина. Они часто образуются вместе ооспореином в жидкой культуре *B. bassiana* (El Basyouni et al., 1968; Wat et al., 1977). Эти пигменты токсичны для эукариотических клеток за счет способности повреждать мембраны (Zimmermann, 2007a; Fisch, 2013).

**Деструксины.** Хорошо изучены деструксины из группы циклических гексадепептидов. Среди нескольких десятков деструксинов наиболее токсичны для насекомых деструксин А и Е. Грубые экстракты из культуры *M. brunneum*, содержащие деструксин А и деструксин А2, были эффективны против средиземноморской плодовой мухи *Ceratitis capitata* (Lozano-Tovar et al., 2015). Различные препаративные формы деструксина А были эффективны как лабораторных, так и полевых условиях против

персиковой тли *Myzus persicae* (Sabbour, 2019) и восточной свекловичной мухи *Pegomya mixta* (Sabbour et al., 2020).

Предполагается, что деструксин А снижает иммунитет у зараженных насекомых. Этот токсин может связываться с несколькими белками: белком теплового шока, белком стресс-гранул BmTudor-sn и иммунофилин пептидил-пролил-цис-трансизомеразой (BmPPI), а также взаимодействует с аргинин-гРНК-синтетазой BmArgRS, ингибируя синтез белка, и связываясь с белком поддержки стресса BmLamin-C (Fan et al., 2013; Wang et al., 2020).

Деструксины хорошо изучены с точки зрения биотехнологии получения. В оптимизированной культуре *Metharhizium* spp. выход деструксинов А и Б достигает 200–500 мг/л (Feng et al., 2004; Hu et al., 2006; Kim et al., 2019). В связи со слабой инсектицидной активностью и низким выходом в культуре грибов непосредственное применение деструксинов маловероятно.

**Виридоксины А и Б** из группы дитерпеновых пиранов проявили высокую инсектицидную активность методом листовых дисков против личинок колорадского жука с ЛД<sub>50</sub> 40 и 50 мкг/мл соответственно. Структурно виридоксины схожи с фитотоксинами из группы коллетотрихинов. При этом, коллетотрихины инсектицидной активности не проявили. Выход виридоксинов был низким (10 мг/л) и дальнейших публикаций по ним не обнаружено (Gupta et al., 1993).

**Кордицепин.** Один из основных метаболитов *C. militaris* – кордицепин (Tuli et al., 2015) обладает цитотоксической активностью, терминируя синтез нуклеиновых кислот (Holliday, Cleaver, 2008). Существуют лишь единичные работы об инсектицидных свойствах данного токсина. При интрагемоцеллюлярном введении ЛД<sub>50</sub> для личинок *G. mellonella* был на уровне 30 мкг/г личинки (Roberts, 1981). Кордицепин вызывал гибель личинок *Plutella xylostella* через 5 суток их инкубации на листовых дисках, обработанных раствором токсина в концентрации 0.3–0.5 мг/мл. При этом, он был нетоксичен при топикальном нанесении (Kim et al. 2002). Экспериментально показано, что он синтезируется в инфицированных насекомых и ингибирует их иммунные реакции (например экспрессию защитных генов), способствуя развитию микозов (Тюрин и др., 2018; Woolley et al., 2020).

Известны фитотоксические свойства кордицепина, который был даже предложен как природный гербицид (Quy et al., 2019). Несмотря на то, что кордицепин может производиться в промышленных масштабах для медицинских целей (Chen et al., 2020), вряд ли целесообразно его применение как инсектицида.

**Фомалактон**, который был также выделен из энтомопатогенного гриба *Hirsutella thompsonii* var. *synnematos*, был токсичен для имаго мухи *Rhagoletis pomonella* при добавлении в жидкий корм в концентрации 2 мг/мл (Krasnoff, Gupta, 1994). Показаны его инсектицидные свойства против малярийного комара в концентрации с ЛД<sub>50</sub> 0.64 мкг/особь (Meerapala et al., 2015). Инсектицидные свойства фомалактона и его продуцент (*Paecilomyces catenianulatus* YMF 1.01773) были защищены патентом КНР № CN102532081В. Однако выход этого метаболита невысок: после оптимизации среды – до 100 мг/л *Ophiocordyceps communis* (Prathumpai, Kocharin, 2014).

Кроме того, фомалактон обладает и другими типами активности. Например, высокой фунгицидной активностью (МИК 2.5 мкг/мл) против возбудителя фитотфтороза картофеля (Kim et al., 2001).

**Циклоспорин.** У энтомопатогенного гриба *Tolyrocladium inflatum* был обнаружен антифунгальный циклический полипептид циклоспорин А, обладающий сильным иммуносупрессивным действием и внедренный в медицинскую практику (Bogel, 2002; Yang et al., 2018) и высокой токсичностью в отношении имаго малярийного комара (Dong et al., 2019). Показано, что этот токсин снижает активность лизоцима и антимикробных пептидов в личинках вошинной огневки, обработанных циклоспорином А, повышая их восприимчивость к микробной инфекции (Fiolka, 2008). Несмотря на то, что циклоспорин А можно получать в достаточном количестве, его применение в сельском хозяйстве маловероятно из-за приоритета его использования в медицинских целях.

Анализ спектра биологической активности метаболитов наиболее известных ЭПГ выявил интересный факт, что большинство из них не обладают специфической инсектицидной активностью. Минорные метаболиты ЭПГ, как правило, вообще не изучались как инсектицидные соединения. Деструксины, боверицин, кордицепин и другие вещества обладают иммуносупрессивными свойствами и, по-видимому, служат важными вспомогательными факторами развития микозов насекомых. Важно отметить, что иммуномодуляторы насекомых образуют также энтомопатогенные бактерии (Liao et al., 2019) и нематоды (Chandra Roy et al., 2020).

Многие ЭПГ синтезируют слаботоксичные для членистоногих метаболиты с выраженными антимикробными свойствами, такие как ооспореин. Это интересно тем, что некоторые антибиотики, например, доксициклин могут обладать прямым инсектицидным действием (Pietri, Liang, 2020). Помимо представителей указанных родов ЭПГ, антибактериальные и антигрибные метаболиты обнаружены у *Lecanicillium* sp. (Ishidoh et al., 2014), *Akanthomyces gracilis* (Wagenaar et al., 2002), *Gibellula* sp. (Bunbamrung et al., 2015) и многих других. Их функция, очевидно, связана с выживанием их продуцентов в почвенных условиях и для подавления микрофлоры покровов и кишечника насекомых, которая может обладать антагонистическими свойствами по отношению к ЭПГ (Dowd, 1992 a; Zhou et al., 2020).

Работы по поиску ингибиторов и антагонистов ювенильных гормонов, продуцируемых ЭПГ, спорадичны. Скрининг более сотни экстрактов из культур различных видов ЭПГ не привел к обнаружению агонистов ювенильных гормонов, тогда как примерно 10% протестированных экстрактов обладали антагонистической активностью в отношении этих гормонов. Наиболее высокой антигормональной и инсектицидной активностью в отношении *Aedes albopictus* and *Plutella xylostella* отличался экстракт штамма *Lecanicillium attenuatum* JEF-145 (Woo et al., 2020).

#### Почвенные грибы

Из почвенных образцов наиболее часто выделяются микромицеты родов *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Trichoderma* и других. Иногда они выделяются из насекомых и даже могут их вызывать их микозы. Например,

экспериментально показана вирулентность *A. flavus* в отношении личинок галлерии (St. Leger et al., 2000), *F. larvarum*, *F. proliferatum* и *T. harzianum* – в отношении обыкновенной злаковой тли (Ganassi et al., 2001), *F. solani* и *T. harzianum* – для американского таракана *Periplaneta americana* (Abdul-Wahid et al., 2012), *F. subglutinans* – западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* (Demirözer et al., 2016). Поскольку почвенные грибы давно известны как продуценты биологически активных соединений, можно предположить их токсигенный эффект на членистоногих. С другой стороны, их инсектицидные метаболиты могут рассматриваться как факторы защиты от мицетофагов, поскольку они преимущественно накапливаются в склероциях (покоящихся видоизменениях мицелия), аскостромах или в вегетативном мицелии при механическом повреждении колоний насекомыми (Calvo, Cary, 2015; Rohlf, 2015).

Gloer (1995) обобщил данные ранних исследований по скринингу и выделению инсектицидных метаболитов из склероциев почвенных микромицетов. Работа была обоснована наблюдениями за насекомыми-мицетофагами (например, дрозофилой), которые на чашках с культурами аспергиллов избегали склероции, предпочитая питаться мицелием (Wicklow et al., 1996). Далее были отмечены существенные различия в качественном составе экстрактов из склероциев и мицелия аспергиллов. Из покоящихся структур *Aspergillus* spp. выделено около 100 соединений, большинство из которых обладали активностью против насекомых и являлись новыми для науки (Gloer, 1995). Ряд из них был запатентован как вещества для борьбы с насекомыми: асперномин (Staub et al., 1991), сульпинин, секопенин В, афлатрем В (Laakso et al., 1991), лепорин А (Dowd et al., 1992), циклоехинулин (Deguzman et al., 1992).

Недавние исследования подтверждают, что индукция образования склероциев у аспергиллов в чистой культуре ведет к биосинтезу новых метаболитов, которые могут обладать действием на насекомых (Frisvad et al., 2014; Petersen et al., 2014). Так, у *A. sclerotiiicarbonarius* IBT 28362 при росте на питательной среде, которая стимулирует образование склероциев, выявлено 4 вещества, обладающих инсектицидной активностью в отношении личинок дрозофилы ( $LD_{50}$  1.83±0.08 мкМ) (Petersen et al., 2015). Асперпаралины, относящиеся к производным тетрамовой кислоты, образуемые *A. japonicus* JV-23 (Hayashi et al., 1997, 2000), вызывают паралич у тутового шелкопряда *Bombyx mori*. В частности, асперпаралин А в концентрации 100 нМ селективно блокирует никотиночувствительный холиновый рецептор этого насекомого (Hirata et al., 2011).

Изучение химии аскостром *Eupenicillium* spp. также дало интересные результаты. В них обнаружены преимущественно метаболиты, характерные для склероциев *Aspergillus* spp. Выявлены и новые соединения, например, шеаринин В, который в концентрации 100 мг/кг приводил к значительному снижению роста гусениц американской кукурузной совки *S. fugiperda* и гибели 84% гусениц при биооценке на диете из листовых дисков, обработанных токсином в концентрации 50 мкг/диск (Gloer, 1995; Wang et al., 1995). У пенициллов выделены и другие инсектицидные метаболиты, например: пенитремы А–В и их природные аналоги. В частности, пенитрем А обладает широким

спектром инсектицидной активности и был запатентован как инсектицидная молекула (González et al., 2003).

Из культур некоторых почвенных грибов были выделены вещества, нарушающие линьку насекомых. Castillo с соавторами (1999) протестировали экстракты из культур 21 изолята 11 видов *Penicillium* spp. на инсектицидную и антиювенильную активность. Существенное ингибирование (70–75% преждевременно образовавшихся имаго) ювенильного гормона продемонстрировали дихлорметановые экстракты из культуральной жидкости двух штаммов *P. brevicompactum* в концентрации 10 мкг/см<sup>2</sup>. Добавление в питательный субстрат аналога ювенильного гормона нивелировало эффект грибных метаболитов на насекомых. Из экстракта культуральной жидкости указанных штаммов были выделены два активных соединения из группы кетоамидов. Эти кетоамиды были синтезированы и проявили те же самые свойства, что и природные вещества (Cantín et al., 1999; Castillo et al., 1999), а некоторые их синтетические аналоги проявили более высокую инсектицидную активность, чем их природные прообразы (Moya et al., 1999). Из *A. nidulans* был выделен аналог ювенильного гормона III. Питание личинок *Drosophila melanogaster* на культуре *A. nidulans* стимулировало образование грибом ювенильного гормона и соответственно замедление развития насекомых по сравнению с контролем (Nielsen et al., 2013).

Грибы рода *Trichoderma* как правило – антагонисты и гиперпаразиты грибов. У представителей этого рода обнаружены многочисленные метаболиты с широким спектром биологической активности (Reino et al., 2008; Contreras-Cornejo et al., 2016). Выявлено, что обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* может распознавать метаболиты *Trichoderma* spp. (Razinger et al., 2007). Некоторые из них (цитрантифидиен, цитрантифидиол, дигидротриходимерол и бислонгихинолид) в концентрации 0.5–1 мг/мл оказывали детергентный (антифидантный) эффект в отношении этого вредителя (Evidente et al., 2008, 2009). Длинноцепочечные спирты (в частности, 1-гексадеканол), обнаруженные в мицелии *T. citrinoviride*, были запатентованы как потенциальные средства для борьбы с обыкновенной черемуховой тлей *Rhopalosiphum padi* (Sabatini et al., 2012). Интересно, что вещества из этой группы входят в состав половых феромонов различных насекомых (Ganassi et al., 2016).

Тестирование этилацетатных экстрактов из культур 142 изолятов, относящихся к 50 видам рода *Chaetomium*, проведенное на гусеницах американской кукурузной совки и имаго жука-блестянки *Carpophilus hemipterus* продемонстрировали относительно высокую инсектицидную активность большинства экстрактов (Wicklów et al., 1999). Однако лишь в немногих из них были выявлены новые метаболиты. Мажорными компонентами экстрактов были в основном известные микотоксины и иммуносупрессоры (например, стеригматоцистин, хетоглобозины и циклоспорин А). Максимальную инсектицидную активность продемонстрировал стеригматоцистин в отношении стеблевого мотылька *Ostrinia nubilalis* в концентрации 60 мг/кг. Совсем немного информации об специфических инсектицидных метаболитах грибов рода *Fusarium*. Среди стериннов, выделенных из культуры *Fusarium* sp.,

сульфат стерина ингибировал рост гусениц совки *H. zea* и *Spodoptera frugiperda* при концентрации 2.5 мг/г и 4 мг/г корма, соответственно (Dowd et al., 1992).

Многие почвенные микромицеты (уже упомянутых родов *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*) образуют микотоксины – вещества, токсичные для животных. Развивающиеся на растительных остатках и продуктах питания при хранении они, образуя токсины, по-видимому, таким образом защищают субстрат от насекомых-вредителей. Поскольку многие синтетические инсектициды токсичны для животных (то есть, имеют такие же молекулярные мишени), в начале второй половины 20 века активно велся скрининг этих природных веществ на инсектицидную активность (Dowd, 2002).

Афлатоксин В1 в концентрации 10–100 мг/кг питательной среды проявил существенно более высокую ларвицидную активность в отношении личинок дрозофилы *D. melanogaster*, чем рубратоксин В и диацетоксисцирпенол, а патулин был слаботоксичным для личинок этого насекомого. В концентрации 1 мкг/см<sup>2</sup> рубратоксин В и патулин проявили сильную контактную инсектицидную активность, в то время как афлатоксин В1 и диацетоксисцирпенол были малотоксичными (Reiss, 1975). Азотсодержащее производное кумарина – микотоксин охратоксин А выявлен в склероциях аспергилла *A. carbonarius* NRRL 369, выращенного на кукурузном зерне, в концентрации около 50 мг/г сухих склероциев. При добавлении токсина в корм в дозе, ниже, чем в склероциях, он приводил к понижению уровня питания имаго сухофруктовой блестянки *Carpophilus hemipterus* на 75% и гусениц американской кукурузной совки *Helicoverpa zea* (смертность 50% при 99% снижении веса выживших особей) (Wicklów et al., 1996).

Охратоксин А (ОтА), цитринин (ЦТ), рубратоксин В (РтВ), патулин (ПА), пенициллиновая кислота (ПК) и щавелевая кислота при добавлении в пшеничную муку по-разному действовали на развитие различных вредителей запасов: хрущака малого мучного *Tribolium confusum* J. du Val, табачного жука *Lasioderma serricorne* и коврового кожееда *Attagenus megatoma*. ОтА и ЦТ ингибировали рост личинок *A. megatoma* соответственно в концентрации 10 и 1000 мг/кг, РтВ инсектицидного эффекта не оказывал. ПА, Цт и РтВ ингибировали развитие *T. confusum* и *L. serricorne* только в концентрации 1000 мг/кг. Репродуктивная функция *T. confusum* была снижена при питании кормом, содержащем ЦТ, ПА и ОтА. У *L. serricorne* снижение уровня размножения оказывал только ЦТ (Wright et al., 1980). Dowd (1989) оценил пероральную токсичность ЦТ, ОтА и ПК в отношении личинок двух видов совок *Heliothis zea* и *S. frugiperda* в концентрациях, которые обычно встречаются в природе. ОтА и ЦТ были наиболее токсичными и вызывали аномалии развития мальпигиевых трубочек у гусениц. Комбинация ОтА и ПК действовала синергетически в отношении *H. zea*, тогда как сочетание ОтА и ЦТ – на *S. frugiperda* (Dowd, 1989). Рабочие пчелы были высокочувствительны афлатоксину В1 и ОтА при добавлении корм в концентрациях 10 мг/кг и 5 мг/кг соответственно. Низкие концентрации микотоксинов (около 1 мг/кг) действия на них не оказывали (Niu et al., 2011).

По данным Степаньичевой с соавторами (2016) среди трех микотоксинов (Т-2, ДОН и зеараленон), только последний оказывал существенный эффект на плодовитость злаковой тли в концентрации около 10 мкг/см<sup>2</sup>. Изучено действие фумонизина FB1 на клетки SF9. Этот микотоксин вызывал ингибирование пролиферации клеток и останавливал их рост в фазе G2/M. Морфология клеток менялась под его воздействием: набухание, образование вакуолей и потери способности к адгезии. Флуориметрический анализ показал, что токсин приводил к деполяризации и гиперполяризацию мембранного потенциала оболочки митохондрий (Zhang et al., 2017).

В последнее время появляется немало исследований, посвященных толерантности фитофагов к микотоксинам. Например, по данным Drakulic с соавт. (2016) заселение пшеницы тлей увеличивало ее пораженность фузариозом и стимулировало накопление Т-2 и НТ-2 токсинов в зерне. Повреждение орехов огневкой *Amyelois transitella* часто сопровождается их контаминацией плесневыми грибами из рода *Aspergillus* и, вследствие этого микотоксинами. Этот вредитель арахиса, постоянно контактирующий с ними, был существенно (LD<sub>50</sub> выше примерно в 100 раз) более толерантен к афлатоксину В1, чем *H. zea* (Niu et al., 2009).

Некоторые вредители запасов могут питаться пораженным зерном без существенного ущерба для развития, что было показано для личинок щелкуна *Tenebrio molitor*, питающегося зерном, инфицированным фузариями и содержащим боверицин, энниатин и фумонизины (Guo et al., 2014). Личинки *T. molitor*, питаясь пораженным зерном, содержащим дезоксиваленол (ДОН) в концентрации около 5 мг/кг, не аккумулировали его в теле (van Broekhoven et al., 2017). Злаковая тля (*Sitobion avenae*) способна к трансформации ДОН до менее токсичного ДОН-3-глюкозида (De Zutter et al., 2016). Продуценты пищевого белка, в частности, жук Буффало *Alphitobius diaperinus* и черная львинка *Hermetia illucens* способны экскретировать или метаболизировать некоторые микотоксины (алфлатоксин В1, ДОН, ОтА и ЗеА) так, что ни они, ни их метаболиты не детектируются в личинках этих насекомых (Camenzuli et al., 2018).

Из-за высокой общей токсичности применение микотоксинов против вредных членистоногих вряд ли возможно. Более того, в процессе коэволюции некоторые насекомые выработали системы защиты от грибных токсинов, что позволяет им выживать при относительно высокой их концентрации. Биохимические механизмы дезактивации микотоксинов насекомыми могут быть использованы для разработки новых способов деконтаминации продуктов питания (Begenbaum et al., 2021).

#### Эндофиты

В последнее время большой интерес привлекают эндофитные грибы как продуценты биологически активных веществ. К ним относят микроорганизмы, включая некоторые фито- и энтомопатогенные виды, которые интактно (бессимптомно) развиваются внутри растений (Stergiopoulos, Gordon, 2014; Marsberg et al., 2017; Vega, 2018). Предполагается, что эндофиты, образуя различные биологически активные вещества, помогают

растению-хозяину сдерживать развитие фитопатогенов и фитофагов (Zhang et al., 2012; Schulz et al., 2015).

Эндосимбионты злаковых трав из родов *Neotyphodium* и *Epichloë* образуют многочисленные метаболиты из группы алкалоидов, некоторые из которых токсичны для пастбищного скота и/или насекомых. Эргоалкалоиды (производные эрголина) и лолитремы (индолдигтерпены) оказывают нейротоксичный эффект на животных. Например, перамин – антифидант, тогда как лолины обладают инсектицидными свойствами широкого спектра действия, действуя подобно никотину (Bush et al., 1997; Potter et al., 2008; Schardl et al., 2013). Показано, что содержание лоллинов (в частности, N-формил-лолина и N-ацетил-лолина) в тканях видов овсяницы (в концентрации от 70 до 500 мг/кг) коррелировало с их устойчивостью к двум видам тли *Rhopalosiphum padi* и *Schizaphis graminum* (Wilkinson et al., 2000). Аналогично, при высоком содержании в стеблях райграса, колонизированного грибом *Neotyphodium uncinatum*, алкалоидов N-формил-лолина и N-ацетил-нор-лолина рост и развитие личинок долгоносика *Listronotus bonariensis* снижалось на 36% по сравнению с растениями с низким содержанием указанных энтомотоксинов (Poray et al., 2009). Интересны экспериментальные данные по особенностям накопления алкалоидов в травах. Выяснилось, что содержание перамина резко возрастает в поврежденных зонах райграса (*Lolium perenne*), например, в каплях жидкости, выделяющейся на месте среза стеблей и листьев, тогда как в листовом экссудате он не обнаруживался (Koulman et al., 2007). Причем, молодые листья накапливают их значительно быстрее, чем старые (Zhang et al., 2009). В культуре *N. uncinatum* на синтетической среде с аспарагином в качестве источника азота лолины образуются с достаточно высоким выходом – около 700 мг/л (Blankenship et al., 2001).

Еловая листовёртка-почкоед *Choristoneura fumiferana* – один из наиболее опасных вредителей хвойных в Северной Америке, который приводит не только к дефолиации деревьев, но и к повышению пожароопасности в лесах (Watt et al., 2018). Этот вид был выбран в качестве мишени для скрининга продуцентов инсектицидных веществ среди эндофитов хвойных. Выбор данной группы микроорганизмов объяснялся, в частности, тем, что инокуляция сеянцев хвойных деревьев некоторыми эндофитными грибами приводила к снижению развития на них вредителей. Изучение свойств метаболитов эндофитов хвой ряда видов ели (*Picea mariana*, *P. rubens*, *P. glauca*), пихты бальзамической (*Abies balsamea*) и лиственницы американской (*Larix laricina*) показал, что некоторые из них, действительно, проявляют активность против насекомых. Интересно, что примерно 20% эндофитов, экстракты которых обладали инсектицидной активностью, образовывали антрахинон ругулозин. При добавлении в искусственный корм на уровне 10–25 мкМ ругулозин приводил к существенному замедлению развития гусениц *C. fumiferana*. Наименьшая концентрация этого токсина, которая действует на насекомых, была около 0.5 мкг/г хвои. Обработка молодых посадок хвойных эндофитным грибом *Phialocephala scopiformis*, образующим ругулозин, снижала развитие вредителя и повышало толерантность деревьев к повреждениям насекомыми. Однако применение

самого этого вещества весьма сомнительно, поскольку оно обладает сильной токсичностью для млекопитающих (Miller et al., 2002; Sumarah, Miller, 2009; Stierle, Stierle, 2015). Кроме ругулозина, можно отметить и некоторые другие инсектицидные метаболиты эндофитных грибов. Из культуры *Conoplea elegantula* – эндофита ели черной (*P. muriana*) выделены несколько инсектицидных производных изокумарина, близких по структуре к рамулозину и меллеину (Findlay et al., 1995 b). Хепетедоловая кислота из культуры *Phyllosticta* sp. проявила активность в отношении гусениц *C. fumiferana* при концентрации 0.2 мкМ (Calhoun et al., 1992). Фомополиды А и В, выделенные из *Diaporthe maritima* (эндофита некоторых видов ели) и *Phomopsis oblonga*, обладают детеррентным действием в отношении личинок короедов *Scolytus scolytus* (Claydon et al., 1985; Tanney et al., 2016).

Об инсектицидных свойствах эндофитов других растений известно существенно меньше. Этилацетатный экстракт из культуры *Cladosporium uredinicola*, выделенного из лозы тиноспоры сердцелистной (*Tinospora cordifolia*), существенно замедлял развитие азиатской хлопковой совки *S. litura* при добавлении в искусственный корм в концентрации около 2 мкг/г. При более высокой концентрации экстракта наблюдали существенное снижение выхода имаго и репродуктивного потенциала насекомого (Thakur et al., 2013). Нодулиспорная кислота А – алкалоид из группы индолтерпенов, выделенный из культуры эндофитного *Nodulispora* sp., была токсична для личинок комаров *A. aegypti* с ЛД<sub>50</sub> 0.5 мкг/г и личинок зеленой мухи *Lucilia sericata* с ЛД<sub>50</sub> 0.3 мкг/г. Эффективность эталона – ивермектина была заметно выше: ЛД<sub>50</sub> 0.02 и 0.045 мкг/г, соответственно (Ondeyka et al., 1997). Экстракты эндофитного гриба *Talaromyces pinophilus*, выделенного из земляничного дерева (*Arbutus unedo*), обладали инсектицидной активностью в отношении гороховой тли *Acyrtosiphon pisum*. Метаболомный анализ экстрактов позволил идентифицировать в них сидерофор феррирубин, ингибитор агрегации тромбоцитов херкулин В и антибиотик 3-О-метилфуникон. Последний продемонстрировал определенный токсический эффект (гибель тли на уровне 25% по сравнению с контролем) через 3 сут после опрыскивания в концентрации 50 мкг/мл (Vinale et al., 2017). Два метаболита *Diaporthe miriciae* (эндофита *Cyperus iria*) – филлостин и ацетат филлостина проявили существенные (50% тестируемых особей отказывались питаться на обработанных листовых дисках капусты) антифидантные свойства (ДК<sub>50</sub> 9 и 4.7 мкг/см<sup>2</sup> соответственно) и контактную инсектицидную активность (ЛД<sub>50</sub> 4.4 and 6.5 мкг/особь) в отношении личинок *Plutella xylostella*, а также снижали плодовитость этого вредителя (Ratnaweera et al., 2020).

#### Фитопатогены

Встречаются немногочисленные сообщения об инсектицидных метаболитах фитопатогенных грибов. Эти вещества, возможно, необходимы им для конкурентной борьбы с насекомыми-фитофагами за растительный субстрат. Так, фитофаги избегают листья капусты, инфицированные грибом *Alternaria brassicicola* (Tack, Dicke, 2013). Инсектицидные токсины обнаружены у *Pyrenophora teres*. Алкалоид (производное тетрамовой кислоты), выделенный из культуральной жидкости этого гриба,

при добавлении в искусственный корм в концентрации около 100 мкг/г ингибировал рост личинок *Spodoptera exigua*, *Helicoverpa virescens*, *Drosophila melanogaster* и *Trichoplusia ni* (Bachmann et al., 1996). В скрининге метаболитов фитопатогенных грибов против гороховой тли было показано, что глиотоксин, цитохалазин А, циклопальдиевая кислота и сеиридин обладают детеррентной активностью, при этом важно, что сеиридин и цитохалазин А были нефитотоксичными для листьев бобов. Максимальная смертность тли достигалась при использовании сеиридина в концентрации 0.5–1 мкМ (Aznar-Fernández et al., 2018). По данным Masi с соавт. (2017) глиотоксин был активен в отношении личинок первого возраста и самок малярийного комара *Ae. aegypti* с ЛД<sub>50</sub> 26 мкг/мл и 2.8 мкг/особь соответственно. Против личинок комаров был также эффективен и цитохалазин А с ЛД<sub>50</sub> 85 мкг/мл, против самок – фузариевая кислота с ЛД<sub>50</sub> 0.8 мкг/особь. Антифидантные свойства в отношении этих кровососущих насекомых продемонстрировали некоторые другие фитотоксины (сеиридин, сферопсидин А, папирациллоновая кислота), выделенные из культур фитопатогенов (Cimmino et al., 2013, 2015).

Среди фитопатогенных грибов, большим потенциалом к образованию инсектицидных метаболитов обладают грибы рода *Alternaria* (Берестецкий и др., 2018 а). Известно, что некоторые мелкоспоровые *Alternaria* spp. обнаруживаются на насекомых и способны вызывать их микозы (Christias et al., 2001; Sharma, Sharma, 2014). Экстракты из гриба *A. alternata* обладали инсектицидной активностью, ингибировали ацетилхолинэстеразу у галлерии, а также подавляли ее иммунные реакции – понижали количество гемоцитов, активность лизоцима и фенолоксидазы (Singh et al., 2012; Kaur et al., 2015). Нами было показано, что *A. papavericola* 463-021 (= *Brachycladium papaveris* N30 или VIZR 1.39) обладает инсектицидными свойствами: этанольный экстракт из мицелия этого гриба вызывал гибель виковой тли на уровне ботанического инсектицида нимацаль (Берестецкий и др., 2015). У некоторых *Alternaria* spp. инсектицидные метаболиты уже были выделены. Так, изоляты *A. brassicae* образуют полипептидные фитотоксины из группы деструксинов, некоторые из которых (например, деструксин В) обладают инсектицидными свойствами (Buchwaldt, Green, 1992; Sowjanya Sree et al., 2008).

Тенуазоновая кислота в пониженных концентрациях, нетоксичных для чайной розы и розовой тли, способна достоверно ингибировать размножение этого насекомого, что, предположительно, связано с индукцией образования репеллентных в обработанных этим токсином листьях (Yang et al., 2015, 2020). Индукция инсектицидных метаболитов в пораженных фитопатогеном растениях продемонстрирована и в системе «шашечница цинксия *Melitaea cinxia* – подорожник ланцетолистный *Plantago lanceolata* – мучнистая роса *Podosphaera plantaginis*» (Rosa et al., 2018).

#### Макромицеты

Базидиомицеты не вызывают заболеваний членистоногих. Более того, их мицелий весьма питателен для них. Среди членистоногих к мицетофагам относятся преимущественно клещи, ногохвостки, жуки и личинки мух (Boddy,



Jones, 2008). Встречаются макромицеты (например, представители родов *Lepista*, *Clitocybe* и *Cantharellus*), редко поражаемые насекомыми, и они, очевидно, образуют и/или могут служить источником инсектицидных веществ. Многие макромицеты образуют яды, горькие вещества (детергенты), галлюциногены. Их значение в жизни шляпочных грибов точно не установлено. Возможно, они предотвращают таким образом их поедание беспозвоночными и позвоночными животными (Wieland, 1996). Интересно, что у макромицетов можно обнаружить элементы постоянной и индуцированной повреждениями химической защиты от мицетофагов и животных. Однако из шляпочных базидиомицетов пока выделенно небольшое число инсектицидных метаболитов (Spiteller, 2008; Barseghyan et al., 2016).

Среди опубликованных источников можно найти работы по изучению инсектицидных свойств экстрактов из плодовых тел макромицетов (Mier et al., 1996; Riahi et al., 2009; Rahman et al., 2011; Masota et al., 2017). Например, показана инсектицидная активность экстрактов ряда распространенных трутовых и шляпочных грибов *Ganoderma lucidum*, *Pycnoporus sanguinolentus*, *Lactarius gymnocarpoides*, *L. densifolius*, *Russula cellulata*.

#### Летучие органические соединения (ЛОС), образуемые грибами

Большинство публикаций, касающиеся летучих метаболитов грибов, посвящено их аттрактивному действию по отношению к насекомым. Грибной запах привлекает мицетофагов, а также насекомых, которые переносят конидии сапротрофных и фитопатогенных грибов. Так, аттрактивные для насекомых ЛОС выявлены у некоторых видов сапротрофных и фитопатогенных базидиомицетов (трутовых, ржавчинных, головневых грибов), аскомицетов (виды рода *Aspergillus*, *Claviceps*, *Fusarium*) и ряда других. Причем, образуемые грибами ЛОС могут идентичны компонентам феромонов насекомых или запахов цветущих растений (Гагкаева и др., 2014; Connick, French, 1991; Fäldt et al., 1999; Hung et al., 2015; Beck, Vannette, 2016).

Существенно меньше информации о репеллентах грибов. Так, мицелий различных штаммов *B. bassiana* обладал преимущественно репеллентным эффектом в отношении обыкновенного амбарного долгоносика *Sitophilus granaries*, тогда как мицелий *L. muscarium* – как аттрактивными, так и репеллентными свойствами в зависимости от штамма гриба (Mitina et al., 2020). Среди примерно сотни

Из глубинной культуры *Cyrtotrampa asprata* выделен оксиран-2-ил-метилпентаноат, демонстрирующий высокую активность против личинок комаров в концентрации около 1 мкг/мл (Sivanandhan et al., 2017).

На ряде видов шляпочных базидиомицетов было показано, что они могут образовывать защитные молекулы из нетоксичных прекурсоров в ответ на повреждения. Обычными химическими механизмами служат гидролиз эфиров, окисление фенолов и перекисное окисление липидов. Например, *Stephanospora caroticolor* при повреждении мицелия образует токсичный 2-хлоро-4-нитрофенол из стефаноспорина путем окисления. В результате повреждения мицелия *Aleurodiscus amorphous* индуцируется образование синильной кислоты из алевродисконитрила (Spiteller, 2008). У неидентифицированного базидиомицета из сем. *Stereaceae* выделены два полиена, обладающие антифидантными свойствами, а также идентифицирована поликетидсинтаза, ответственная за биосинтез этих метаболитов при механическом повреждении мицелия. Это позволило провести гетерологичную экспрессию этого гена и получить соответствующие метаболиты у *Aspergillus niger* (Brandt et al., 2017).

ЛОС, идентифицированных у *B. bassiana*, *Metarhizium robertsii* и *Pochonia chlamydosporia*, 3-циклопентен-1-он и 1,3-диметоксибензол обладали максимальной репеллентной активностью в отношении бананового долгоносика *Cosmopolites sordidus*. Указанные ЛОС могут быть использованы в будущих исследованиях для борьбы с этим вредителем полевых условиях (Lozano-Soria et al., 2020). Интересно, что для различных видов энтомопатогенных грибов характерен свой набор ЛОС, что можно использовать в целях хемосистематики (Vojke et al., 2018)

Способность к синтезу ЛОС с репеллентными свойствами выявлена у некоторых эндофитных грибов. Так, *Muscodor vitigenus*, выделенный из лианы *Paullinia paullinioides* образует нафталин. Культура гриба отпугивала имаго стеблевого хлебного пилильщика (*Cephus cinctus*) (Daisy et al., 2002). Неидентифицированный эндофит (штамм NITE AP-796), выделенный из щетинника зеленого (*Setaria viridis*), образует репеллент 3-(4-метилфуран-3-ил)пропан-1-ол, отпугивающий клопа-щитника *Eysarcoris ventralis* (Nakajima et al., 2010).

#### Грибные белки

Белки разной степени охарактеризованности, обладающие инсектицидными свойствами, к настоящему моменту выявлены у энтомопатогенных и фитопатогенных микромицетов, а также шляпочных базидиомицетов.

Белковые экстракты из культуральной жидкости 25 изолятов грибов, принадлежащих к видам грибов *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana*, *B. brongniartii* и *Scopulariopsis brevicaulis*, были протестированы на личинках *Spodoptera littoralis*. Экстракты из двух изолятов *M. anisopliae* и двух изолятов *B. bassiana* были энтомотоксичны при обработке листовых дисков люцерны, либо при включении в искусственную диету (Quesada-Moraga et al., 2006). Из культурального фильтрата недельной культуры *B. bassiana* на среде Адамека был выделен селективный белковый токсин (бассиакридин) с ЛД<sub>50</sub> 3 мкг/г тела

саранчи *Locusta migratoria* (Quesada-Moraga, Vey, 2004). В дальнейшем бассиакридин не изучался. Из культуры *B. bassiana* очищен белок (35.5 кДа), токсичный для личинок галлерии при интрагеомоцеллюрном введении в концентрации ЛД<sub>50</sub> 334 мкг/г (Khan et al., 2016). В частично очищенной белковой фракции из культуральной жидкости *Metarhizium anisopliae*, токсичной в отношении средиземноморской плодовой мушки *Ceratitidis capitata* в концентрации 4 мг/мл, обнаружено 4 белка массой от 11 до 25 кДа. Содержание токсичного белка в культурах различных штаммов *M. anisopliae* полученных на разных средах, в целом коррелировало с их вирулентностью (Ortiz-Urquiza et al., 2009, 2010, 2013).

Белковые ингибиторы функционирования рибосом – риботоксины выявлены в культуре энтомопатогена

*Hirsutella thompsonii* (хирзутеллин А, ХТА). (Herrero-Galán et al., 2008). Разработан способ получения ХТА с использованием рекомбинантного штамма *Pichia pastoris* и ферментацией в биореакторе с выходом на уровне 80 мг/л. Это позволило полнее охарактеризовать этот белок: определить его молекулярную массу (15.3 кДа), стабильность (показана высокая устойчивость к протеазам и температуре), токсичность для клеток линии Sf9 и инсектицидную активность в отношении личинок *G. mellonella* (Li, Xia, 2018). Аналог ХТА – анизоплин – был обнаружен у *M. anisopliae* (Olombrada et al., 2017).

Из культуры штамма *Rhizoctonia solani*, активно образующего склероции, были выделены агглютинин, состоящий из двух субъединиц, с молекулярной массой 15.5 кДа. В склероциях гриба его содержание (на уровне 2–3% от общего растворимого белка) было значительно выше, чем в мицелии (0.1–2%). Существенное снижение массы личинок и имаго *Spodoptera litura* наблюдали при добавлении лектина в корм в концентрации 0.1% и выше (Hamshou et al., 2010 a). Из склероциев *Sclerotinia sclerotiorum*, полученных на твердом природном субстрате, был выделен другой агглютинин, токсичный для гороховой тли в концентрации 1 мкг/мл (Hamshou et al., 2010 b).

Wang с соавторами (2002) протестировали 14 видов макромицетов, чьи плодовые тела обладали инсектицидной активностью; было показано, что у всех видов за инсектицидную активность отвечали белки. Ингибитор сериновой протеазы (ИСП) выделен из говорушки дымчатой *Clitocybe nebularis*, схожий по первичной структуре и биохимическим свойствам к ИСП из *Lentinus edodes*. Помимо функции эндогенной протеазы, этот фермент вероятно играет защитную роль против мицетофагов, поскольку оказывает ингибирующую роль на развитие личинок дрозофилы (Avanzo et al., 2009). Связывающий сахарозу лектин, выделенный из плодовых тел *C. nebularis*, показал наиболее высокую активность в отношении дрозофилы, тогда как колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* был наиболее чувствительным к лактозу-связывающему лектину (Pohleven et al., 2011). Из плодовых тел полевки цилиндрической *Agrocybe aegerita* был выделен риботоксин (135 аминокислотных остатков, ~15 кДа), обладающий широким спектром биологической активности. Полученный при помощи гетерологичной экспрессии в *Escherichia coli*, он продемонстрировал активность в отношении личинок *Aedes aegypti* (Citores et al., 2019; Таууров et al., 2019; Baglivo et al., 2020).

Таким образом, грибы могут образовывать белковые токсины, которые проявляют более специфическую инсектицидную активность, чем их низкомолекулярные метаболиты. Похожая ситуация наблюдается и для *Bacillus thuringiensis*, который образует как инсектицидные белки, так и набор других разнообразных по спектру биологической активности вторичных метаболитов (Sansinenea, Ortiz, 2011, 2013; Liu et al., 2014). Однако применение инсектицидных белков в качестве биорациональных инсектицидов вряд ли возможно и целесообразно из-за их нестабильности и малого выхода. Они могут быть использованы в биотехнологии для создания генетически модифицированных растений (ГМР), устойчивых к насекомым-фитофагам либо для конструирования гипервирулентных штаммов биоинсектицидов.

Методы создания ГМР, содержащими гены, ответственные за экспрессию в растениях защитных веществ (современный англоязычный термин – plant-incorporated protectants), хорошо разработаны и широко используются в некоторых странах на практике. Коммерциализированы сорта растений, несущие гены *Bacillus thuringiensis*, ответственные за синтез различных белковых токсинов. Для разработки новых сортов ГМР перспективными инсектицидными протектантами считаются также ингибиторы ферментов, протеазы и лектины (Nelson, Alves, 2014).

В меньшей степени отработаны подходы к созданию гипервирулентных генетически трансформированных штаммов микоинсектицидов, эффективных и безопасных в полевых условиях. Усиление токсического действия биопестицидов на насекомых может быть достигнуто увеличением копий генов факторов вирулентности в геноме, либо введением новых генов, отвечающих за инфекционный процесс и стрессоустойчивость ЭПГ (Zhao et al., 2016). Одна из самых ранних работ в этом направлении посвящена встраиванию в геном *M. anisopliae* дополнительных копий гена *Pr1*, кодирующего синтез протеазы, которая участвует в разрушении кутикулы. Под воздействием трансгенного штамма гриба гусеницы табачного бражника *Manduca sexta* менее интенсивно питались и погибали на 25% быстрее по сравнению с исходной культурой гриба (St. Leger et al., 1996).

Оригинальной была работа по внедрению в геном *M. anisopliae* гена *AalT*, отвечающего за синтез белкового нейротоксина скорпиона *Androctonus australis*. Показано, что для полученных таким образом штаммов при заражении ими табачного бражника происходило 22-кратное уменьшение ЛД<sub>50</sub> в сравнении с исходной культурой, а при обработке комара *Aedes aegypti* значения показателя полужетельного времени (ЛВ<sub>50</sub>) снижались примерно на 25% (Wang, St Leger, 2007). Аналогичные работы позднее проделаны с использованием других энтомопатогенов – *Lecanicillium lecanii* (Xie et al., 2015) и *Beauveria bassiana* (Deng et al., 2017).

Продукция рекомбинантного токсина Bt-Vip3A *B. thuringiensis* у генетически модифицированного штамма *B. bassiana* значительно увеличивала его вирулентность в отношении личинок азиатской хлопковой совки *S. litura* и приводила к 15–26-кратному снижению ЛД<sub>50</sub> и уменьшению ЛВ<sub>50</sub> на 23–35% (Qin et al., 2010). Экспрессия другого токсина *B. thuringiensis* Cyt2Ba у *B. bassiana* повышала его эффективность (существенно снижала уровень ЛВ<sub>50</sub> и плодовитость самок) против двух видов комаров – *Ae. aegypti* и *Ae. albopictus* по сравнению с инфекцией штаммом дикого типа (Deng et al., 2019).

Очевидно, что подобные генно-инженерные исследования для создания генетически модифицированных ЭПГ для борьбы с вредными членистоногими имеют огромные перспективы. Белковые токсины грибов могут быть использованы в качестве протектантов. Однако отсутствие разрешения на использование трансгенных микроорганизмов в сельском хозяйстве большинства стран мира недостаточность информации об их безопасности отдалают их практическое использование. Тем не менее, отработка указанных технологий может быть очень полезна в будущем (Тимофеев и др., 2019; Lovett, St Leger, 2018).

### Перспективные направления исследований

Приведенные выше данные свидетельствуют, что наиболее интересной экологической группой грибов для выявления низкомолекулярных соединений с инсектицидными свойствами представляются почвенные микромицеты, в частности, из родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Однако следует отметить, что инсектицидные метаболиты других почвообитающих грибов, за исключением микотоксинов (Dowd, 2002), еще плохо изучены, например, многочисленные минорные метаболиты ЭПГ (Yin et al., 2020; Zhang et al., 2020). Как малоизученные продуценты низкомолекулярных инсектицидных молекул интерес представляют эндофитные грибы (Gange et al., 2019). В последнее время интерес к ним существенно повышен (Zhang et al., 2019; Mao et al., 2020; Yuan et al., 2020). Наши собственные исследования показывают, что и фитопатогенные грибы (на примере патогенов злаков и сорных растений) могут образовывать инсектицидные метаболиты (Берестецкий и др., 2018 б, 2020; Dalinova et al., 2019, 2020). Относительно недавно началось изучение инсектицидных метаболитов морских видов микромицетов (Langenfeld et al., 2011; Chen et al., 2018; Bai et al., 2019). Интересным может быть продолжение ранее начатых исследований по выявлению детергентных метаболитов и инсектицидных белков шляпочных базидиомицетов (Stadler, Sterner, 1998; Wang et al., 2002). Расширить число выявленных инсектицидных веществ можно не только за счет увеличения объемов скрининга (видов и штаммов грибов), но также и путем использования различных биотестов и видов тестируемых насекомых (Li et al., 2010; Yu, 2014).

Новым направлением исследований для выявления биоактивных белков и вторичных метаболитов различных организмов служит анализ их геномов на предмет наличия генов секретируемых белков и кластеров генов вторичных метаболитов (КГВМ) и их активация различными методами. Для включения молчащих генов испытываются несколько подходов: широкое варьирование состава питательных сред, совместное культивирование с другими микроорганизмами или клетками насекомых, модификация регуляторных белков, гетерологичная экспрессия и другие. Эти работы предусматривают высокопродуктивные методики экстракции метаболитов микромицетов и их анализа различными методами хроматографии и масс-спектрометрии.

Ряд факторов (состав питательной среды, наличие освещения, продолжительность культивирования)

могут существенно изменить некоторые метаболические процессы у грибов и влиять на выход боверицина у *B. bassiana* (Hyun et al., 2013 a,b). Добавление в жидкую питательную среду при культивировании *B. bassiana*, аминокислот, входящих в состав биоактивных полипептидов, стимулировало образование пяти новых вариантов (V–IX) бовериолидов (Matsuda et al., 2004). Еще несколько новых бовериолидов удалось выявить при культивировании *B. bassiana* на живых тканях мозга муравья *Camponotus pennsylvanicus* и использовании метаболомного подхода к изучению экстрактов из инфицированного грибом биоматериала (de Bekker et al., 2013). В смешанной культуре *B. bassiana*, эндофита *Irpex lacteus* и фитопатогена *Nigrospora oryzae* выявлено 5 новых соединений, однако из 20 выделенных веществ максимальной детергентной активностью против гусениц шелкопряда обладал тремулنديол А в концентрации 6.25 мкг/см<sup>2</sup> (Yin et al., 2020). Углубленные метаболомные исследования с использованием методов МС/МС и высокоразрешающей масс-спектрометрии позволили выявить новые для *Metarhizium* spp. соединения, в частности, ранее неописанные деструксины (Arroyo-Manzanares et al., 2017).

Анализ генома *B. bassiana*, *Cordyceps militaris* и *M. robertsii* показал высокую вероятность обнаружения у них новых интересных вторичных метаболитов и инсектицидных белков. Так, в геноме *B. bassiana* обнаружены гены, гомологичные генам *Bacillus thuringiensis*, отвечающих за синтез белковых токсинов (Xiao et al., 2012). Анализ геномов указанных ЭПГ показывает преобладание в них неизученных КГВМ, что может говорить о высоких перспективах обнаружения у них ранее неизвестных веществ (Gibson et al., 2014). Интересно, что анализ КГВМ в геноме *Aspergillus fumigatus* – факультативного патогена человека и насекомых – выявил большое число генов неизвестных метаболитов, а также ряд генов, ответственных за синтез токсинов, выявленных ранее у *M. robertsii*, а также фитопатогенных и почвенных грибов (Bignell et al., 2016). Гетерологичная экспрессия КГВМ, отвечающих за синтез декалин-содержащих дитерпеновых пиранов (ДДП) нескольких энтомопатогенных и фитопатогенных грибов, и генов, отвечающих за их химическую модификацию, в *Aspergillus oryzae* дала возможность получить 22 ДДП, из которых 15 были новыми. Некоторые из них (суб-глутинол А и два новых ДДП) проявили инсектицидную активность в отношении дрозофилы (Tsukada et al., 2020).

### Заключение

Несмотря на то, что химический метод остается преобладающим на практике из-за относительной простоты производства и применения, более высокой биологической эффективности и стабильности, наблюдается четкая тенденция к увеличению количества зарегистрированных инсектицидов природного происхождения по отношению к синтетическим препаратам. Грибы, наряду с бактериями и растениями, являются источником новых инсектицидных молекул, некоторые из которых уже были использованы для разработки коммерческих препаратов против вредных членистоногих.

Как демонстрирует данный обзор, потенциал грибов как продуцентов веществ с инсектицидными, антифидантными и гормональными свойствами далеко не исчерпан. Анализ литературы показал, что для их поиска почвенные микромицеты – наиболее перспективная экологическая группа грибов. Метаболиты с инсектицидным и антифидантным действием выявлены также у эндофитных и фитопатогенных грибов. Основные метаболиты энтомопатогенных грибов – преимущественно иммуносупрессанты с умеренными инсектицидными свойствами. Шляпочные базидиомицеты перспективны для получения антифидантных соединений и инсектицидных белков. Расширить

число веществ с инсектицидными свойствами, выявленных у грибов, можно не только за счет увеличения объемов скрининга, но также и путем использования различных биотестов и видов тестируемых насекомых. Перспективен также анализ геномов грибов на предмет наличия в них генов секретируемых белков и кластеров генов вторичных метаболитов с последующей их активацией различными методами. Для повышения эффективности этих работ необходимо применение высокопродуктивных методик экстракции метаболитов микромицетов и их анализа различными методами хроматографии и масс-спектрометрии. Инсектицидные белки, выявленные у грибов, могут быть в перспективе использованы в технологиях создания трансгенных сортов растений, устойчивых к вредителям, или гипервирулентных биоинсектицидов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 20-516-53009 ГФЕН\_а).

### Библиографический список (References)

- Берестецкий АО, Ганнибал ФБ, Минкович ЕВ, Остерман ИА, Салимова ДР, Сергиев ПВ, Сокогнова СВ (2018 а) Спектр биологической активности грибов рода *Alternaria*, выявленных в филлосфере травянистых растений. *Микробиология* 87(6):706–717. <https://doi.org/10.1134/S0026365618060034>
- Берестецкий АО, Григорьева ЕН, Петрова МО, Степаньчева ЕА (2018 б) Инсектицидные и фитотоксические свойства экстрактов из культур некоторых патогенов злаков. *Микология и фитопатология* 52(6):408–419. <https://doi.org/10.31857/S0026364820030046>
- Берестецкий АО (2017) Биорациональные пестициды. *Защита и карантин растений* 8:9–14
- Берестецкий АО, Аполлонова ЛС, Сокогнова СВ, Черменская ТД (2015) Инсектицидные свойства некоторых фитопатогенных аскомицетов. *Вестник защиты растений* 85(3):52–54.
- Берестецкий АО, Далинова АА, Дубовик ВР, Григорьева ЕН, Кочура ДМ, Сендерский ИВ, Смирнов СН, Степаньчева ЕА, Тураева СМ (2020) Анализ и выделение вторичных метаболитов гриба *Vipolaris sorokiniana* различными методами хроматографии и спектр их биологической активности. *Прикладная биохимия и микробиология* 56(5):483–496. <https://doi.org/10.31857/S0555109920050050>
- Гагкаева ТЮ, Шамшев ИВ, Гаврилова ОП, Селицкая ОГ (2014) Биология взаимоотношений грибов рода *Fusarium* и насекомых. *Сельскохозяйственная биология* 3:13–23. doi: 10.15389/agrobiology.2014.3.13rus
- Леднев ГР, Долгих ВВ, Павлюшин ВА (2013) Стратегии паразитизма энтомопатогенных микроорганизмов и их роль в снижении численности фитофагов. *Вестник защиты растений* 3:3–17.
- Степаньчева ЕА, Петрова МО, Черменская ТД, Гаврилова ОП, Гагкаева ТЮ, Шамшев ИВ (2016) Эколого-биохимические взаимодействия грибов рода *Fusarium* и фитофагов злаковых культур. *Евразийский энтомологический журнал* 15(6): 530–537
- Тимофеев СА, Журавлев ВС, Долгих ВВ (2019) Трансформация энтомопатогенных грибов: методический обзор. *Вестник защиты растений* 2(100):7–14. [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-7-14](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-7-14)
- Тюрин МВ, Алюшина ТИ, Томилова ОГ, Савельева ЕИ, Крюков ВЮ, Берестецкий АО (2018) Накопление метаболитов энтомопатогенного гриба *Cordyceps militaris* в личинках вошинной огневки *Galleria mellonella* L. *Евразийский энтомологический журнал* 17(5):373–377. doi: 10.15298/euroasentj.17.5.11
- Abdul-Wahid OA, Elbanna SM (2012) Evaluation of the insecticidal activity of *Fusarium solani* and *Trichoderma harzianum* against cockroaches; *Periplaneta americana*. *Afr J Microbiol Res* 6(5):1024–1032. <https://doi.org/10.5897/ajmr-11-1300>
- Abendstein D, Schweigkofler W, Strasser H (2001) Effect of the fungal metabolite oosporein on feeding behaviour and survival of larvae of *Melolontha melolontha* L. and *Galleria mellonella* L. *Laimburg J* 1(2): 273–276. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(92\)90065-f](https://doi.org/10.1016/0742-8413(92)90065-f)
- Al Khoury C, Guillot J, Nemer N (2019) Lethal activity of beauvericin, a *Beauveria bassiana* mycotoxin, against the two-spotted spider mites, *Tetranychus urticae* Koch. *J Appl Entomol* 143(9): 974–983. <https://doi.org/10.1111/jen.12684>
- Alurappa R, Bojogowda MR, Kumar V, Mallesh NK, Chowdappa S (2014) Characterization and bioactivity of oosporein produced by Endophytic fungus *Cochliobolus kusanoi* isolated from *Nerium oleander* L. *Nat Prod Res* 28(23):2217–2220. <https://doi.org/10.1080/14786419.2014.924933>
- Amin GA, Youssef NA, Bazaid S, Saleh WD (2010) Assessment of insecticidal activity of red pigment produced by the fungus *Beauveria bassiana*. *World J Microbiol Biotechnol* 26(12): 2263–2268. <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0416-5>
- Arroyo-Manzanares N, Di Mavungu DJ, Garrido-Jurado I, Arce L, Vanhaecke L, Quesada-Moraga E, De Saeger S (2017) Analytical strategy for determination of known and unknown destruxins using hybrid quadrupole-Orbitrap high-resolution mass spectrometry. *Anal Bioanal Chem* 409(13):3347–3357. <https://doi.org/10.1007/s00216-017-0276-z>
- Avanzo P, Sabotić J, Anžlovar S, Popović T, Leonardi A, Pain R H, Kos J, Brzin J (2009) Trypsin-specific inhibitors from the basidiomycete *Clitocybe nebularis* with regulatory and defensive functions. *Microbiology* 155(2):3971–3981. <https://doi.org/10.1099/mic.0.032805-0>

- Aznar-Fernández T, Cimmino A, Masi M, Rubiales D, Evidente A (2018) Antifeedant activity of long-chain alcohols, and fungal and plant metabolites against pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) as potential biocontrol strategy. *Nat Prod Res* 33(17): 2471–2479. <https://doi.org/10.1080/14786419.2018.1452013>
- Bachmann TL, Heide M, Manker DC, Nielsen RI, Rosendahl CN (1996) Fungicidal and insecticidal compounds and compositions derived from fungal strains of *Pyrenophora teres*. Invention patent EP0645963B1
- Bai M, Zheng C-J, Nong X-H, Zhou X-M, Luo YP, Chen GY (2019) Four new insecticidal xanthene derivatives from the mangrove-derived fungus *Penicillium* sp. JY246. *Mar Drugs* 17(12):649. <https://doi.org/10.3390/md17120649>
- Barseghyan GS, Barazani A, Wasser SP (2016) Medicinal mushrooms with anti-phytopathogenic and insecticidal properties. *Mushroom Biotechnology* 137–153. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802794-3.00008-4>
- Beck JJ, Vannette RL (2016) Harnessing insect–microbe chemical communications to control insect pests of agricultural systems. *J Agricult Food Chem* 65(1):23–28. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b04298>
- Berenbaum M, Bush DS, Liao L-H (2021) Cytochrome P450-mediated mycotoxin metabolism by plant-feeding insects. *Curr Opin Insect Sci* 43: 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.11.007>
- Bharani RSA, Namasivayam SKR, Shankar SS (2014) Biocompatible chitosan nanoparticles incorporated pesticidal protein beauvericin (Csnp-Bv) preparation for the improved pesticidal activity against major groundnut defoliator *Spodoptera litura* (Fab.) (Lepidoptera; Noctuidae). *Int J Chemtech Res* 6(12):5007–5012
- Bignell E, Cairns TC, Throckmorton K, Nierman WC, Keller NP (2016) Secondary metabolite arsenal of an opportunistic pathogenic fungus. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 371(1709):20160023. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0023>
- Bills GF, Gloer JB (2016) Biologically active secondary metabolites from the fungi. *Microbiol Spectr* 4(6):1087–1119. <https://doi.org/10.1128/9781555819583.ch54>
- Blankenship JD, Spiering MJ, Wilkinson HH, Fannin FF, Bush LP, Schardl CL (2001) Production of loline alkaloids by the grass endophyte, *Neotyphodium uncinatum*, in defined media. *Phytochemistry* 58(3):395–401. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(01\)00272-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(01)00272-2)
- Boddy L, Jones TH (2008) Interactions between Basidiomycota and invertebrates. *British Mycological Society Symposia Series* 28:155–179. [https://doi.org/10.1016/S0275-0287\(08\)80011-2](https://doi.org/10.1016/S0275-0287(08)80011-2)
- Bojke A, Tkaczuk C, Stepnowski P, Gołębowski M (2018) Comparison of volatile compounds released by entomopathogenic fungi. *Microbiol Res* 214:129–136. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.06.011>
- Borel JF (2002) History of the discovery of cyclosporin and of its early pharmacological development. *Wien Klin Wochenschr* 114(12):433–437.
- Brandt P, García-Altare M, Nett M, Hertweck C, Hoffmeister D (2017) Induced chemical defense of a mushroom by a double-bond-shifting polyene synthase. *Angew Chem Int Ed* 56(21):5937–594. <https://doi.org/10.1002/anie.201700767>
- Buchwaldt L, Green H (1992) Phytotoxicity of destruxin B and its possible role in the pathogenesis of *Alternaria brassicae*. *Plant Pathol* 41(1):55–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1992.tb02316.x>
- Bunbamrung N, Intaraudom C, Supothina S, Komwijit S, Pittayakhajonwut P (2015) Antibacterial and anti-phytopathogenic substances from the insect pathogenic fungus *Gibellula* sp. BCC36964. *Phytochem Lett* 12:142–147. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2015.03.011>
- Bush LP, Wilkinson HH, Schardl CL (1997) Bioprotective alkaloids of grass-fungal endophyte symbioses. *Plant Physiol* 114(1):1–7. <https://dx.doi.org/10.1104%2Fpp.114.1.1>
- Butt TM, Coates CJ, Dubovskiy IM, Ratcliffe NA (2016) Entomopathogenic Fungi: new insights into host-pathogen interactions. *Adv Genet* 94:307–64. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2016.01.006>
- Calhoun LA, Findlay JA, Miller JD, Whitney NJ (1992) Metabolites toxic to spruce budworm from balsam fir needle endophytes. *Mycol Res* 96(4):281–286. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80939-8](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80939-8)
- Calvo AM, Cary JW (2015) Association of fungal secondary metabolism and sclerotial biology. *Front Microbiol* 6:62. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00062>
- Camenzuli L, Van Dam R, de Rijk T, Andriessen R, Van Schelt J, Van der Fels-Klerx HJ (2018) Tolerance and excretion of the mycotoxins aflatoxin B1, zearalenone, deoxynivalenol, and ochratoxin A by *Alphitobius diaperinus* and *Hermetia illucens* from contaminated substrates. *Toxins* 10(2):91. <https://doi.org/10.3390/toxins10020091>
- Cantín A, Moya P, Castillo MA, Primo J, Miranda MA, Primo-Yu'fera E (1999) Isolation and synthesis of N-(2-methyl-3-oxodec-8-enoyl)-2-pyrroline and 2-(hept-5-enyl)-3-methyl-4-oxo-6,7,8,8a-tetrahydro-4H-pyrrolo[2,1-b]-1,3-oxazine, two new fungal metabolites with in vivo anti-juvenile hormone and insecticidal activity. *Eur J Org Chem* 1:221–226. [http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0690\(199901\)1999:1%3C221::AID-EJOC221%3E3.0.CO;2-Y](http://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0690(199901)1999:1%3C221::AID-EJOC221%3E3.0.CO;2-Y)
- Castillo M-A, Moya P, Cantín A, Miranda MA, Primo J, Hernández E, Primo-Yúfera E (1999) Insecticidal, anti-juvenile hormone, and fungicidal activities of organic extracts from different *Penicillium* species and their isolated active components. *J Agric Food Chem* 47(5):2120–2124. <https://doi.org/10.1021/jf981010a>
- Chandra Roy M, Lee D, Kim Y (2020) Host immunosuppression induced by *steinernema feltiae*, an entomopathogenic nematode, through inhibition of eicosanoid biosynthesis. *Insects* 11(1):33. <https://doi.org/10.3390/insects11010033>
- Chen B-X, Wei T, Xue L-N, Zheng Q-W, Ye Z-W, Zou Y, Yang Y, Yun F, Guo L-Q, Lin J-F (2020) Transcriptome analysis reveals the flexibility of cordycepin network in *Cordyceps militaris* activated by l-alanine addition. *Front Microbiol* 11:577. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00577>
- Chen D, Zhang P, Liu T, Wang X-F, Li Z-X, Li W, Wang F-L (2018) Insecticidal activities of chloramphenicol derivatives isolated from a marine alga-derived endophytic fungus, *Acremonium vitellinum*, against the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Molecules* 23(11):2995. <https://doi.org/10.3390/molecules23112995>

- Christias Ch, Hatzipapas P, Dara A, Kaliafas A, Chrysanthis G (2001) *Alternaria alternata*, a new pathotype pathogenic to aphids. *BioControl* 46(1):105–124
- Cimmino A, Andolfi A, Avolio F, Ali A, Tabanca N, Khan IA, Evidente A (2013) Cyclopaldic acid, seiridin, and sphaeropsidin a as fungal phytotoxins, and larvicidal and biting deterrents against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): structure activity relationships. *Chem Biodivers* 10(7):1239–1251. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201200358>
- Cimmino A, Evidente M, Masi M, Ali A, Tabanca N, Khan IA, Evidente A (2015) Papyracillic acid and its derivatives as biting deterrents against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): structure–activity relationships. *Med Chem Res* 24(11):3981–3989. <http://dx.doi.org/10.1007%2Fs00044-015-1439-0>
- Citores L, Ragucci S, Ferreras JM, Di Maro A, Iglesias R (2019) Ageritin, a ribotoxin from poplar mushroom (*Agrocybe aegerita*) with defensive and antiproliferative activities. *ACS Chem Biol* 14(6):1319–1327. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.9b00291>
- Claydon N, Grove JF, Pople M (1985) Elm bark beetle boring and feeding deterrents from *Phomopsis oblonga*. *Phytochemistry* 24(5): 937–943. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)83157-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)83157-X)
- Connick WJ Jr, French RC (1991) Volatiles emitted during the sexual stage of the Canada thistle rust fungus and by thistle flowers. *J Agric Food Chem* 39(1):185–188. <https://doi.org/10.1021/jf00001a037>
- Contreras-Cornejo HA, Macrías-Rodríguez L, del-Val E, Larsen J (2016) Ecological functions of *Trichoderma* spp. and their secondary metabolites in the rhizosphere: interactions with plants. *FEMS Microbiol Ecol* 92(4):fw036. <https://doi.org/10.1093/femsec/fw036>
- Daisy BH, Strobel GA, Castillo U, Ezra D, Sears J, Weaver DK, Runyon JB (2002) Naphthalene, an insect repellent, is produced by *Muscodor vitigenus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology* 148(11): 3737–3741. <https://doi.org/10.1099/00221287-148-11-3737>
- Dalinova A, Chisty L, Kochura D, Garnyuk V, Petrova M, Prokofieva D, Yurchenko A, Dubovik V, Ivanov A, Smirnov S, Zolotarev A, Berestetskiy (2020) A isolation and bioactivity of secondary metabolites from solid culture of the fungus, *Alternaria sonchi*. *Biomolecules* 10(1): 81. <https://doi.org/10.3390/biom10010081>
- Dalinova A, Dubovik VR, Chisty LS, Kochura DM, Ivanov AY, Smirnov SN, Petrova MO, Zolotarev AA, Evidente A, Berestetskiy A (2019) Stagonolides J and K and stagochromene A, two new natural substituted nonenolides and a new disubstituted chromene-4,5-dione isolated from *Stagonospora cirsi* S-47 proposed for the biocontrol of *Sonchus arvensis*. *J Agric Food Chem* 67(47):13040–13050. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b04573>
- De Bekker C, Smith PB, Patterson AD, Hughes DP (2013) Metabolomics reveals the heterogeneous secretome of two entomopathogenic fungi to ex vivo cultured insect tissues. *PLoS ONE* 8(8):e70609. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070609>
- Deguzman FS, Dowd PF, Gloer JB, Wicklow DT (1992) N-methylepiamaumine, epiamaumine and cycloechnulin antiinsectan metabolites. Invention patent US5286727
- De Zutter N, Audenaert K, Arroyo-Manzanares N, De Boevre M, Van Poucke C, De Saeger S, Haesaert G, Smagghe G (2016) Aphids transform and detoxify the mycotoxin deoxynivalenol via a type II biotransformation mechanism yet unknown in animals. *Sci Rep* 6(1):1–9. <https://doi.org/10.1038/srep38640>
- Demirözer O, Uzun A, Arici Ş-E, Gep İ, Bakay R (2016) Insecticidal effect of *Fusarium subglutinans* on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *HPPJ* 9(2):66–72. <https://doi.org/10.1515/hppj-2016-0008>
- Deng SQ, Cai QD, Deng MZ, Huang Q, Peng H-J (2017) Scorpion neurotoxin AaIT-expressing *Beauveria bassiana* enhances the virulence against *Aedes albopictus* mosquitoes. *AMB Express* 7(1):1–10. <https://doi.org/10.1186/s13568-017-0422-1>
- Deng S-Q, Zou W-H, Li D-L, Chen J-T, Huang Q, Zhou L-J, Tian X-X, Chen Y-J, Chen Y-J (2019) Expression of *Bacillus thuringiensis* toxin Cyt2Ba in the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* increases its virulence towards *Aedes* mosquitoes. *PLoS Negl Trop Dis* 13(7):e0007590. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0007590>
- Dong S, Kang S, Dimopoulos G (2019) Identification of anti-flaviviral drugs with mosquitocidal and anti-Zika virus activity in *Aedes aegypti*. *PLoS Negl Trop Dis* 13(8):e0007681. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0007681>
- Dowd PF (2002) Antiinsectan compounds derived from microorganisms. In: Koul O, Dhaliwal GS (eds) *Microbial biopesticides*. NY: Taylor & Francis. 12–119
- Dowd PF, Wicklow DT, Gloer JB, TePaske M (1992) Leporin A, an antiinsectan fungal metabolite. Invention patent 5281609
- Dowd PF (1989) Toxicity of naturally occurring levels of the penicillium mycotoxins citrinin, ochratoxin A, and penicillic acid to the corn earworm, *Heliothis zea*, and the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Environ Entomol* 18(1):24–29. <https://doi.org/10.1093/ee/18.1.24>
- Dowd PF, Burmeistert HR, Vesonder RF (1992) Antiinsectan properties of a novel *Fusarium*-derived sterol sulfate. *Entomol Exp Appl* 63(1):95–100. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb02424.x>
- Dowd PF, Miller OK (1990) Insecticidal properties of *Lactarius fuliginosus* and *Lactarius fumosus*. *Entomol Exp Appl* 57(1): 23–28. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01412.x>
- Dowd PF (1992) Insect fungal symbionts: a promising source of detoxifying enzymes. *J Ind Microbiol* 9(3–4):149–161. <https://doi.org/10.1007/BF01569619>
- Drakulic J, Ajigboye O, Swarup R, Bruce T, Ray RV (2016) Aphid infestation increases *Fusarium langsethiae* and T-2 and HT-2 mycotoxins in wheat. *Appl Environ Microbiol* 82(22):6548–6556. DOI: 10.1128/AEM.02343-16
- El Basyouni SH, Brewer D, Vining LC (1968) Pigments of the genus *Beauveria*. *Can J Bot* 46(4):441–448. <https://doi.org/10.1139/b68-067>
- Evidente A, Andolfi A, Cimmino A, Ganassi S, Altomare C, Favilla M, De Cristofaro A, Vitagliano S, Agnese Sabatini M (2009) Bisorbicillinoids produced by the fungus *Trichoderma citrinoviride* affect feeding preference of the aphid *Schizaphis graminum*. *J Chem Ecol* 35(5):533–41. doi: 10.1007/s10886-009-9632-6
- Evidente A, Ricciardiello G, Andolfi A, Sabatini MA, Ganassi S, Altomare C, Favilla M, Melck D (2008) Citrantifidiene



- and citranthidiol: bioactive metabolites produced by *Trichoderma citrinoviride* with potential antifeedant activity toward aphids. *J Agric Food Chem* 56(10):3569–3573. <https://doi.org/10.1021/jf073541h>
- Eyal J, Fischbein KL, Walter JF (1993) Novel toxin producing fungal pathogen and uses. Invention patent EP0570089A1
- Fäldt J, Jonsell M, Nordlander G, Borg-Karlson A-K (1999) Volatiles of bracket fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius* and their functions as insect attractants. *J Chem Ecol* 25(3):567–590. <https://doi.org/10.1023/A:1020958005023>
- Fan J, Chen X-R, Hu Q-B (2013) Effects of destruxin a on hemocytes morphology of *Bombyx mori*. *J Integr Agric* 12(6):1042–1048. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60482-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60482-7)
- Fan Y, Liu X, Keyhani NO, Tang G, Pei Y, Zhang W, Tong S (2017) Regulatory cascade and biological activity of *Beauveria bassiana* oosporein that limits bacterial growth after host death. *PNAS* 114(9):1578–1586. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616543114>
- Feng K-C, Roua T-M, Liua B-L, Tzenga Y-M, Chang Y-N (2004) Effect of fungal pellet size on the high yield production of destruxin B by *Metarhizium anisopliae*. *Enzyme Microb Technol* 34(1):22–25. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2003.07.006>
- Feng P, Shang Y, Cen K, Wang C (2015) Fungal biosynthesis of the bibenzoquinone oosporein to evade insect immunity. *PNAS* 112(36):11365–11370. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503200112>
- Findlay JA, Buthelezi S, Lavoie R, Rodriguez L (1995) Bioactive isocoumarins and related metabolites from conifer endophytes. *J Nat Prod* 58(11):1759–1766. <https://doi.org/10.1021/np50125a021>
- Findlay JA, Buthelezi S, Li G, Seveck M, Miller JD (1997) Insect toxins from an endophytic fungus from wintergreen. *J Nat Prod* 60:1214–1215. <https://doi.org/10.1021/np970222j>
- Findlay JA, Li G, Penner PE (1995) Novel diterpenoid insect toxins from a conifer endophyte. *J Nat Prod* 58(2):197–200. <https://doi.org/10.1021/np50116a006>
- Fiolka MJ (2008) Immunosuppressive effect of cyclosporin A on insect humoral immune response. *J Invertebr Pathol* 98(3):287–292. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.03.015>
- Fisch KM (2013) Biosynthesis of natural products by microbial iterative hybrid PKS–NRPS. *RSC advances* 3(40):18228–18247. <https://doi.org/10.1039/C3RA42661K>
- Fornelli F, Minervini F, Logrieco A (2004) Cytotoxicity of fungal metabolites to lepidopteran (*Spodoptera frugiperda*) cell line (SF-9). *J Invertebr Pathol* 85(2):74–79. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2004.01.002>
- Frisvad JC, Petersen LM, Lyhne EK, Larsen TO (2014) Formation of sclerotia and production of indoloterpenes by *Aspergillus niger* and other species in section *Nigri*. *PLoS ONE* 9(4):e94857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094857>
- Ganassi S, Grazioso P, De Cristofaro A, Fiorentini F, Sabatini MA, Evidente A, Altomare C (2016) Long chain alcohols produced by *Trichoderma citrinoviride* have phagodeterrent activity against the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi*. *Front Microbiol* 7:297. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00297>
- Ganassi S, de Cristofaro A, Grazioso P, Altomare C, Logrieco A, Sabatini MA (2007) Detection of fungal metabolites of various *Trichoderma* species by the aphid *Schizaphis graminum*. *Entomol Exp Appl* 122(1): 77–86. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00494.x>
- Ganassi S, Moretti A, Stornelli C, Fratello B, Bonvicini Pagliai AM, Logrieco A, Sabatini MA (2001) Effect of *Fusarium*, *Paecilomyces* and *Trichoderma* formulations against aphid *Schizaphis graminum*. *Mycopathologia* 151(3):131–138
- Ganassi S, Moretti A, Bonvicini Pagliai AM, Logrieco A, Sabatini MA (2002) Effects of beauvericin on *Schizaphis graminum* (Aphididae). *J Invertebr Pathol* 80(2):90–96. [https://doi.org/10.1016/S0022-2011\(02\)00125-8](https://doi.org/10.1016/S0022-2011(02)00125-8)
- Gange AC, Koricheva J, Currie AF, Jaber LR, Vidal S (2019) Meta-analysis of the role of entomopathogenic and unspecialised fungal endophytes as plant bodyguards. *New Phytol* 223(4):2002–2010. <https://doi.org/10.1111/nph.15859>
- Gibson DM, Donzelli BGG, Krasnoff SB, Keyhani NO (2014) Discovering the secondary metabolite potential encoded within entomopathogenic fungi. *Nat Prod Rep* 31(10):1287–1305. <https://doi.org/10.1039/C4NP00054D>
- Gloer J (1995) Antiinsectan natural products from fungal sclerotia. *ACC Chem Res* 28(8): 343–350. <https://doi.org/10.1021/ar00056a004>
- González MC, Lull C, Moya P, Ayala I, Primo J, Yúfera EP (2003) Insecticidal activity of penitrems, including penitrem g, a new member of the family isolated from *Penicillium crustosum*. *J Agric Food Chem* 51(8):2156–2160. <https://doi.org/10.1021/jf020983e>
- Grove JF, Pople M (1980) The insecticidal activity of beauvericin and the enniatin complex. *Mycopathologia* 70(2):103–105. <https://doi.org/10.1007/BF00443075>
- Guo Z, Döll K, Dastjerdi R, Karlovsky P, Dehne H-W, Altincicek B (2014) Effect of fungal colonization of wheat grains with *Fusarium* spp. on food choice, weight gain and mortality of meal beetle larvae (*Tenebrio molitor*). *PLoS ONE* 9(6):e100112. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100112>
- Gupta S, Montllor C, Hwang Y-S (1995) Isolation of novel beauvericin analogues from the fungus *Beauveria bassiana*. *J Nat Prod* 58(5):733–738. <https://doi.org/10.1021/np50119a012>
- Gupta S, Krasnoff SB, Renwick JAA, Roberts DW, Steiner JR, Clardy J (1993) Viridoxins A and B: novel toxins from the fungus *Metarhizium flavoviride*. *J Org Chem* 58(5):1062–1067. <https://doi.org/10.1021/jo00057a017>
- Haddi K, Turchen LM, Viteri Jumbo LO, Guedes RNC, Pereira EJJ, Aguiar RWS, Oliveira EE (2020) Rethinking biorational insecticides for the pest management: unintended effects and consequences. *Pest Manag Sci* 76(7):2286–2293. <https://doi.org/10.1002/ps.5837>
- Hamshou M, Smagghe G, Shahidi-Noghabi S, De Geyter E, Lannoo N, Van Damme EJM (2010) Insecticidal properties of *Sclerotinia sclerotiorum* agglutinin and its interaction with insect tissues and cells. *Insect Biochem Mol Biol* 40(12):883–890. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2010.08.008>
- Hamshou M, Van Damme EJM, Smagghe G (2010) Entomotoxic effects of fungal lectin from *Rhizoctonia solani* towards *Spodoptera littoralis*. *Fungal Biol* 114(1):34–40. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.10.002>

- Hayashi H, Nishimoto Y, Akiyama K, Nozaki H (2000) New paralytic alkaloids, asperparalines A, B and C, from *Aspergillus japonicus* JV-23. *Biosci Biotechnol Biochem* 64(1): 111–115. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.111>
- Hayashi H, Nishimoto Y, Nozaki H (1997) Asperparaline A, a new paralytic alkaloid from *Aspergillus japonicus* JV-23. *Tetrahedron Lett* 38(32): 5655–5658. [https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(97\)01231-8](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(97)01231-8)
- Herrero-Galán E, Lacadena J, Martínez del Pozo Á, Boucias DG, Olmo N, Oñaderra M, Gavilanes JG (2008) The insecticidal protein hirsutellin A from the mite fungal pathogen *Hirsutella thompsonii* is a ribotoxin. *PROTEINS* 72(1):217–228. <https://doi.org/10.1002/prot.21910>
- Hirata K, Kataoka S, Furutani S, Hayashi H, Matsuda K (2011) A fungal metabolite asperparaline A strongly and selectively blocks insect nicotinic acetylcholine receptors: the first report on the mode of action. *PLoS ONE* 6(4):e18354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018354>
- Holliday J, Cleaver M (2008) Medicinal value of the caterpillar fungi species of the genus *Cordyceps* (Fr.) Link (Ascomycetes). *Int J Med Mushrooms* 10(3):219–234. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v10.i3.30>
- Horowitz AR, Ellsworth PC, Ishaaya I (2009) Biorational pest control – an overview. In: Ishaaya I, Horowitz AR (eds.) Biorational control of arthropod pests. Berlin: Springer Science + Business Media B.V. 1–20. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2316-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2316-2_1)
- Hu QB, Ren SX, Wu JH, Chang JM, Musa PD (2006) Investigation of destruxin A and B from *Metarhizium* strains in China, and the optimization of cultural conditions for the strain MaQ10. *Toxicon* 48(5):491–498. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.06.018>
- Hung R, Lee S, Bennett JW (2015) Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems. *Appl Microbiol Biotechnol* 99(8):3395–3405. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6494-4>
- Hyun S-H, Lee S-Y, Park SJ, Kim DY, Chun Y-J, Sung G-H, Kim SH, Choi H-K (2013) Alteration of media composition and light conditions change morphology, metabolic profile, and beauvericin biosynthesis in *Cordyceps bassiana* mycelium. *J Microbiol Biotechnol* 23(1):47–55. <https://doi.org/10.4014/jmb.1208.08058>
- Hyun S-H, Lee S-Y, Sung G-H, Kim SH, Choi H-K (2013) Metabolic profiles and free radical scavenging activity of *Cordyceps bassiana* fruiting bodies according to developmental stage. *PLoS ONE* 8(9):e73065. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073065>
- Ishidoh K, Kinoshita H, Igarashi Y, Ihara F, Nihira T (2014) Cyclic lipodepsipeptides verlamelin A and B, isolated from entomopathogenic fungus *Lecanicillium* sp. *J Antibiot* 67(6):459–463. <https://doi.org/10.1038/ja.2014.22>
- Isman M (2002) Insect antifeedants. *Pestic Outlook* 13(4):152–157. <https://doi.org/10.1039/B206507J>
- Jaronski JT, Mascarin GM (2017) Mass production of fungal entomopathogens. In: Lacey L (ed) Microbial control of insect and mite pests. Amsterdam: Elsevier. 141–156. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803527-6.00009-3>
- Karwehl S, Stadler M (2016) Exploitation of fungal biodiversity for discovery of novel antibiotics. In: Stadler M., Dersch P. (eds) How to overcome the antibiotic crisis. Current Topics in Microbiology and Immunology, 398. Cham: Springer. 303–338. [https://doi.org/10.1007/82\\_2016\\_496](https://doi.org/10.1007/82_2016_496)
- Kaur HP, Singh B, Thakur A, Kaur A, Kau S (2015) Studies on immunomodulatory effect of endophytic fungus *Alternaria alternata* on *Spodoptera litura*. *J Asia Pac Entomol* 18(1):67–75. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2014.11.004>
- Khachatourians GG, Qazi SS (2008) Entomopathogenic fungi: biochemistry and molecular biology. In: Brakhage AA, Zipfel PF (eds) The Mycota VI. Human and Animal Relationships. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 33–61.
- Khan S, Nadird S, Lihua G, Xu J, Holmes KA, Dewen Q (2016) Identification and characterization of an insect toxin protein, Bb70p, from the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, using *Galleria mellonella* as a model system. *J Invertebr Pathol* 133:87–94. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.11.010>
- Kim HM, Choi IS, Lee S, Hwang IM, Chun HH, Wi SG, Kim J-C, Shin TY, Kim JC, Kim JS, Kim J, Woong H (2019) Advanced strategy to produce insecticidal destruxins from lignocellulosic biomass Miscanthus. *Biotechnol Biofuels* 12(1):1–10. <https://doi.org/10.1186/s13068-019-1530-8>
- Kim J-C, Choi GJ, Park J-H, Kim HT, Cho KY (2001) Activity against plant pathogenic fungi of phomalactone isolated from *Nigrospora sphaerica*. *Pest Manag Sci* 57(6):554–559. <https://doi.org/10.1002/ps.318>
- Kim J-R, Yeon S-H, Kim H-S, Ahn Y-J (2002) Larvicidal activity against *Plutella xylostella* of cordycepin from the fruiting body of *Cordyceps militaris*. *Pest Manag Sci* 58(7):713–717. <https://doi.org/10.1002/ps.508>
- Koulman A, Lane GA, Christensen MJ, Fraser K, Tapper BA (2007) Peramine and other fungal alkaloids are exuded in the guttation fluid of endophyte-infected grasses. *Phytochemistry* 68(3):355–360. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.10.012>
- Krasnoff SB, Gupta S (1994) Identification of the antibiotic phomalactone from the entomopathogenic fungus *Hirsutella thompsonii* var. *synnematos*. *J Chem Ecol* 20(2):293–302. <https://doi.org/10.1007/bf02064437>
- Laakso JA, TePaske MR, Dowd PF, Gloer JB, Wicklow DT (1991) Sulpinine, secopenitrem B and aflatrem B antiinsectan metabolites. Invention patent US5130326
- Lacey LA (2017) Entomopathogens used as microbial control agents. In: Lacey L (ed) Microbial control of insect and mite pests. Amsterdam: Elsevier. 3–12. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803527-6.00001-9>
- Langenfeld A, Blond A, Gueye S, Herson P, Nay B, Dupont J, Prado S (2011) Insecticidal cyclodepsipeptides from *Beauveria felina*. *J Nat Prod* 74(4):825–830. <https://doi.org/10.1021/np100890n>
- Leger StRJ, Screen SE, Shams-Pirzadeh B (2000) Lack of host specialization in *Aspergillus flavus*. *App Environ Microbiol* 66(1):320–324. <https://dx.doi.org/10.1128/aem.66.1.320-324.2000>
- Leger StRJ, Joshi L, Bidochka MJ, Roberts DW (1996) Construction of an improved mycoinsecticide overexpressing a toxic protease. *PNAS* 93(13):6349–6354. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.13.6349>
- Letten AD, Hall AR, Levine JM (2021) Using ecological coexistence theory to understand antibiotic resistance and microbial competition. *Nat Ecol Evol*, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01385-w>

- Li B, Yuan H, Fang J, Tao L, Huang Q, Qian X, Fan Z (2010) Recent progress of highly efficient in vivo biological screening for novel agrochemicals in China. *Pest Manag Sci* 66(3):238–247. <https://doi.org/10.1002/ps.1875>
- Li H, Xia Y (2018) High cell density fed-batch production of insecticidal recombinant ribotoxin hirsutellin A from *Pichia pastoris*. *Microb Cell Factories* 17(1):1–12. <https://doi.org/10.1186/s12934-018-0992-x>
- Liao C, Zheng M, Chen Y, Wang M, Li B (2019) Immunosuppression mechanism of entomopathogenic bacteria against *Galleria mellonella* larvae. *Process Biochem* 81:28–32. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2019.03.021>
- Liu X, Ruan L, Peng D, Li L, Sun M, Yu Z (2014) Thuringiensin: a thermostable secondary metabolite from *Bacillus thuringiensis* with insecticidal activity against a wide range of insects. *Toxins* 6(8):2229–2238. <https://doi.org/10.3390/toxins6082229>
- Lovett B, St. Leger RJ (2018) Genetically engineering better fungal biopesticides. *Pest Manag Sci* 74(4):781–789. <https://doi.org/10.1002/ps.4734>
- Lozano-Soria A, Picciotti U, Lopez-Moya F, Lopez-Cepero J, Porcelli F, Lopez-Llorca LV (2020) Volatile organic compounds from entomopathogenic and nematophagous fungi, repel banana black weevil (*Cosmopolites sordidus*). *Insects* 11(8):509. <https://doi.org/10.3390/insects11080509>
- Lozano-Tovar MD, Garrido-Jurado I, Lafont F, Quesada-Moraga E (2015) Insecticidal activity of a destruxin-containing extract of *Metarhizium brunneum* against *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *J Economic Entomol* 108(2):462–472. <https://doi.org/10.1093/jee/tov041>
- Luangsa-Ard JJ, Berkaew P, Ridkaew R, Hywel-Jones NL, Isaka M (2009) A beauvericin hot spot in the genus *Isaria*. *Mycol Res* 113(12):1389–1395. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.08.017>
- Mallebrera B, Prosperini A, Font G, Ruiz MJ (2018) In vitro mechanisms of beauvericin toxicity: a review. *Food Chem Toxicol* 111:537–545. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2017.11.019>
- Mao Z, Wang W, Su R, Gu G, Liu ZL, Lai D, Zhou L (2020) Hyalodendrins A and B, new decalin-type tetramic acid larvicides from the endophytic fungus *Hyalodendriella* sp. Ponipodef12. *Molecules* 25(1):114. <https://doi.org/10.3390/molecules25010114>
- Marsberg A, Kemler M, Jami F, Nagel JH, Postma-Smidt A, Naidoo S, Wingfield MJ, Crous PW, Spatafora JW, Hesse CN, Robbertse B, Slippers B (2017) Botryosphaeria dothidea: a latent pathogen of global importance to woody plant health. *Mol Plant Pathol* 18(4):477–488. <https://doi.org/10.1111/mpp.12495>
- Masi M, Cimmino A, Tabanca N, Becnel JJ, Bloomquist JR, Evidente A (2017) A survey of bacterial, fungal and plant metabolites against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae), the vector of yellow and dengue fevers and Zika virus. *Open Chem* 15(1):156–166. <https://doi.org/10.1515/chem-2017-0019>
- Masota NE, Sempombe J, Mihale M, Henry L, Mugoyela V, Sung’hwá F (2017) Pesticidal activity of wild mushroom *Cantharellus cibarius* (FR) extracts against *Sitophilus zeamais* (Motschulsky) (Coleoptera: Curculionidae) in stored maize grains. *J Food Security* 5(1):13–18. <https://doi.org/10.12691/jfs-5-1-3>
- Matsuda D, Namatame I, Tomoda H, Kobayashi S, Zocher R, Kleinkauf H, Ōmura S (2004) New beauveriolides produced by amino acid-supplemented fermentation of *Beauveria* sp. FO-6979. *J Antibiotics* 57(1):1–9. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.57.1>
- Meepagala KM, Becnel JJ, Estep AS (2015) Phomalactone as the active constituent against mosquitoes from *Nigrospora spherical*. *Agricultural Sciences* 6(10):1195–1201. <http://dx.doi.org/10.4236/as.2015.610114>
- Mier N, Canete S, Kläebe A, Chavant L, Fournier D (1996) Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. *Phytochemistry* 41(5):1293–1299. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(95\)00773-3](https://doi.org/10.1016/0031-9422(95)00773-3)
- Miller JD, Mackenzie S, Foto M, Adams GW, Findlay JA (2002) Needles of white spruce inoculated with rugulosin-producing endophytes contain rugulosin reducing spruce budworm growth rate. *Mycol Res* 106(4):471–479. <https://doi.org/10.1017/S0953756202005671>
- Mitina GV, Selitskaya OG, Schenikova AV (2020) Effect of volatile compounds of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. and *Lecanicillium muscarium* R. Zare et W. Gams on the behavior of *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) and evaluation of the virulence of different strains of these fungi. *Entomol Rev* 100(4):456–462. <https://doi.org/10.1134/S001387382004003X>
- Mochizuki K, Ohmori K, Tamura H, Shizuri Y., Nishiyama S, Miyoshi E, Yamamura S (1993) The structures of bioactive cyclodepsipeptides, beauveriolides i and ii, metabolites of entomopathogenic fungi *Beauveria* sp. *Bull Chem Soc Jpn* 66(10):3041–3046. <https://doi.org/10.1246/bcsj.66.3041>
- Moya P, Cantín A, Miranda MA, Primo J, Primo-Yúfera E (1999) Synthesis and biological evaluation of new analogues of the active fungal metabolites N-(2-Methyl-3-oxodecanoyl)-2-pyrroline and N-(2-Methyl-3-oxodec-8-enoyl)-2-pyrroline. *J Agric Food Chem* 47(9):3866–3871. <https://doi.org/10.1021/jf990115q>
- Nagaoka T, Nakata K, Kouno K, Ando T (2004) Antifungal activity of oosporein from an antagonistic fungus against *Phytophthora infestans*. *Z Naturforsch C J Biosci* 59(3–4):302–304. <https://doi.org/10.1515/znc-2004-3-432>
- Nakajima H, Ishihara A, Sawa Y, Sakuno E (2010) 3-(4-Methylfuran-3-yl)propan-1-ol: a white-spotted stinkbug (*Eysarcoris ventralis*) repellent produced by an endophyte isolated from green foxtail. *J Agric Food Chem* 58(5):2882–2885. <https://doi.org/10.1021/jf904093y>
- Nelson ME, Alves AP (2014) Plant incorporated protectants and insect resistance. *IRM* 99–147. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396955-2.00004-7>
- Neumann K, Kehraus S, Gütschow M, König GM (2009) Cytotoxic and HLE-inhibitory tetramic acid derivatives from marine-derived fungi. *Nat Prod Commun* 4(3):347–54. <https://doi.org/10.1177%2F1934578X0900400308>
- Nicoletti R, Fiorentino A (2015) Plant bioactive metabolites and drugs produced by endophytic fungi of *Spermatophyta*. *Agriculture* 5(4):918–970. <https://doi.org/10.3390/agriculture5040918>
- Nielsen MT, Klejnstrup M, Rohlfs M, Anyaogu DC, Nielsen JB, Gottfredsen CH, Andersen MR, Hansen BG, Mortensen

- UH, Larsen TO (2013) *Aspergillus nidulans* synthesizes insect juvenile hormones upon expression of a heterologous regulatory protein and in response to grazing by *Drosophila melanogaster* larvae. *PLoS ONE* 8(8):e73369. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073369>
- Niu G, Johnson RM, Berenbaum MR (2011) Toxicity of mycotoxins to honeybees and its amelioration by propolis. *Apidologie* 42(1):79–87. <https://doi.org/10.1051/apido/2010039>
- Niu G, Siegel J, Schuler MA, Berenbaum MR (2009) Comparative toxicity of mycotoxins to navel orangeworm (*Amyelois transitella*) and corn earworm (*Helicoverpa zea*). *J Chem Ecol* 35(8):951–957. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9675-8>
- Oller-López JL, Iranzo M, Mormeneo S, Oliver E, Cuerva JM, Oltra JE (2005) Bassianolone: an antimicrobial precursor of cephalosporolides E and F from the entomoparasitic fungus *Beauveria bassiana*. *Org Biomol Chem* 3(7):1172–1173. <https://doi.org/10.1039/B417534D>
- Olombrada M, Medina P, Budia F, Gavilanes JG, Martínez-Del-Pozo Á, García-Ortega L (2017) Characterization of a new toxin from the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*: the ribotoxin anisoplin. *Biol Chem* 398(1):135–142. <https://doi.org/10.1515/hsz-2016-0119>
- Ondeyka JG, Helms GL, Hensens OD, Goetz MA, Zink DL, Tsiouras A, Shoop WL, Slayton L, Dombrowski AW, Polishook JD, Ostlind DA, Tsou NN, Ball RG, Singh SB (1997) Nodulisporic acid A, a novel and potent insecticide from a *Nodulisporium* sp. isolation, structure determination, and chemical transformations. *J Am Chem Soc* 119(38):8809–8816. <https://doi.org/10.1021/ja971664k>
- Ortiz-Urquiza A, Garrido-Jurado I, Santiago-Álvarez C, Quesada-Moraga E (2009) Purification and characterisation of proteins secreted by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* with insecticidal activity against adults of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pest Manag Sci* 65(10):1130–1139. <https://doi.org/10.1002/ps.1803>
- Ortiz-Urquiza A, Riveiro-Miranda L, Santiago-Álvarez C, Quesada-Moraga E (2010) Insect-toxic secreted proteins and virulence of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *J Invertebr Pathol* 105(3):270–278. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.07.003>
- Ortiz-Urquiza A, Keyhani NO, Quesada-Moraga E (2013) Culture conditions affect virulence and production of insect toxic proteins in the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *BIOCONTROL SCI TECHN* 23(10):1199–1212. <https://doi.org/10.1080/09583157.2013.822474>
- Petersen LM, Frisvad JC, Knudsen PB, Rohlf M, Gotfredsen CH, Larsen TO (2015) Induced sclerotium formation exposes new bioactive metabolites from *Aspergillus sclerotiiicarbonarius*. *J Antibiot* 68(10):603–608. <https://doi.org/10.1038/ja.2015.40>
- Petersen LM, Hoeck C, Frisvad JC, Gotfredsen CH, Larsen TO (2014) Dereplication guided discovery of secondary metabolites of mixed biosynthetic origin from *Aspergillus aculeatus*. *Molecules* 19(8):10898–10921. <https://doi.org/10.3390/molecules190810898>
- Pietri JE, Liang D (2020) Insecticidal activity of doxycycline against the common bedbug. *Antimicrob Agents Chemother* 64 (5):e00005-20. <https://doi.org/10.1128/AAC.00005-20>
- Pohleven J, Brzin J, Vrabec L, Leonardi A, Cokl A, Strukelj B, Kos J, Sabotič J (2011) Basidiomycete *Clitocybe nebularis* is rich in lectins with insecticidal activities. *Appl Microbiol Biotechnol* 91(4):1141–1148. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3236-0>
- Popay AJ, Tapper BA, Podmore C (2009) Endophyte-infected meadow fescue and loline alkaloids affect *Argentine stem weevil* larvae. *N Z Plant Prot* 62:19–27. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2009.62.4801>
- Potter DA, Tyler Stokes J, Redmond CT, Scharndl CL, Panaccione DG (2008) Contribution of ergot alkaloids to suppression of a grass-feeding caterpillar assessed with gene knockout endophytes in perennial ryegrass. *Entomol Exp Appl* 126(2):138–147. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00650.x>
- Prathumpai W, Kocharin (2014) Phomalactone optimization and production of entomopathogenic fungi by *Ophiocordyceps communis* BCC 1842 and BCC 2763. *Prep Biochem Biotechnol* 46(1):44–48. <https://doi.org/10.1080/10826068.2014.970691>
- Qin Y, Ying S-H, Chen Y, Shen Z-C, Feng M-G (2010) Integration of insecticidal protein Vip3Aa1 into *Beauveria bassiana* enhances fungal virulence to *Spodoptera litura* larvae by cuticle and per os infection. *Appl Environ Microbiol* 76(14):4611–4618. <https://doi.org/10.1128/aem.00302-10>
- Quesada-Moraga E, Vey A (2004) Bassiacridin, a protein toxic for locusts secreted by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Mycol Res* 108:441–452. <https://doi.org/10.1017/S0953756204009724>
- Quesada-Moraga E, Carrasco-Díaz J-A, Santiago-Álvarez C (2006) Insecticidal and antifeedant activities of proteins secreted by entomopathogenic fungi against *Spodoptera littoralis* (Lep., Noctuidae). *J Appl Entomol* 130(8):442–452. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01079.x>
- Quy TN, Xuan TD, Andriana Y, Tran H-D, Khanh TD, Teschke R (2019) Cordycepin isolated from *Cordyceps militaris*: its newly discovered herbicidal property and potential plant-based novel alternative to glyphosate. *Molecules* 24(16):2901. <https://doi.org/10.3390/molecules24162901>
- Rahman MF, Karim MR, Alam MJ, Islam MF, Habib MR, Uddin MB, Hossain MT (2011) Insecticidal effect of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) against *Tribolium castaneum* (Herbst). *NPAIJ* 7(4): 187–190. <https://doi.org/10.1007/s00408-004-2527-y>
- Ratnaweera PB, Jayasundara JMN, Herath HHMD, Williams DE, Rajapaksha SU, Nishantha KMDWP, Andersen RJ (2020) Antifeedant, contact toxicity and oviposition deterrent effects of phyllostine acetate and phyllostine isolated from the endophytic fungus *Diaporthe miricidae* against *Plutella xylostella* larvae. *Pest Manag Sci* 76(4):1541–1548. <https://doi.org/10.1002/ps.5673>
- Razinger J, Lutz M, Schroers H-J, Urek G, Grunder J (2014) Evaluation of insect associated and plant growth promoting fungi in the control of cabbage root flies. *J Econ Entomol* 107(4):1348–1354. <https://doi.org/10.1603/EC14004>
- Rebek EJ, Frank SD, Royer TA, Bográn CE (2012) Alternatives to chemical control of insect pests, insecticides - basic and other applications. In: Soloneski S (ed) *Insecticides. Basic and Other Applications*. InTech. 171–196. <http://www.intechopen.com>

- com/books/insecticides-basic-and-otherapplications/alternatives-to-chemical-control-of-insect-pests
- Reino JL, Guerrero RF, Hernandez-Galan R, Collado IG (2008) Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma*. *Phytochem Rev* 7(1):89–123. <http://dx.doi.org/10.1007%2Fs11101-006-9032-2>
- Reiss J (19775) Insecticidal and larvicidal activities of the mycotoxins aflatoxin B<sub>1</sub>, rubratoxin B, patulin and diacetoxyscirpenol towards *Drosophila melanogaster*. *Chem-Biol Interactions* 10(5):339–342. [https://doi.org/10.1016/0009-2797\(75\)90055-1](https://doi.org/10.1016/0009-2797(75)90055-1)
- Riahi H, Sargazi F, Sheidai M (2009) Insecticidal activities of Ling Zhi or Reishi medicinal mushroom, *Ganoderma lucidum* (W. Curt.: Fr.) P. Karst. (Aphyllphoromycetidae) extract against *Tribolium castaneum* and *Drosophila melanogaster*. *Int J Med Mushrooms* 11(3):329–334. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v11.i3.110>
- Roberts DW (1981) Toxins of entomopathogenic fungi. In: Burges HD (ed) *Microbial control of pests and plant disease 1970–1980*. London: Academic Press. 441–463.
- Rohlf M (2015) Fungal secondary metabolite dynamics in fungus–grazer interactions: novel insights and unanswered questions. *Front Microbiol* 5:788. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00788>
- Rosa E, Woestmann L, Biere A, Saastamoinen M (2018) A plant pathogen modulates the effects of secondary metabolites on the performance and immune function of an insect herbivore. *Oikos* 127(10):1539–1549. <https://doi.org/10.1111/oik.05437>
- Rosell G, Quero C, Coll J, Guerrero A (2008) Biorational insecticides in pest management. *J Pestic Sci* 33(2):103–121. <https://doi.org/10.1584/jpestics.R08-01>
- Sabatini MA, Ganassi S, Altomare C, Favilla M, Evidente A, Andolfi A (2012) Phagodeterrent compounds of fungal origin. Invention patent WO2012153314A1
- Sabbour MM (2019) Effect of destruxin on the population reduction of green peach aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) and the predator *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in tomato fields. *Bull Natl Res Cent* 43(1):1–17. <https://doi.org/10.1186/s42269-019-0170-2>
- Sabbour MM, Solieman NY, Abdel-Raheem MA (2020) Influence of *Metarhizium anisopliae*-based destruxin A-760 and destruxin - A-724 on the sugar beet fly, *Pegomya mixta* Vill. (Diptera: Anthomyiidae). *J Biopesticides* 13(1):21–27.
- Safavi SA (2013) In vitro and in vivo induction, and characterization of beauvericin isolated from *Beauveria bassiana* and its bioassay on *Galleria mellonella* larvae. *J Agr Sci Tech* 15(1):1–10. <http://dx.doi.org/10.18782/2320-7051.2303>
- Salamanca J, Souza B, Kyryczenko-Roth, V, Rodriguez-Saona C (2019) Methyl salicylate increases attraction and function of beneficial arthropods in cranberries. *Insects* 10(12):423. <https://doi.org/10.3390/insects10120423>
- Sansinenea E, Ortiz A (2013) An antibiotic from *Bacillus thuringiensis* against gram-negative bacteria. *Biochem Pharmacol* 2(2):e142. <https://doi.org/10.4172/2167-0501.1000E142>
- Sansinenea E, Ortiz A (2011) Secondary metabolites of soil *Bacillus* spp. *Biotechnol Lett* 33(8): 1523–1538. <http://dx.doi.org/10.1007/s10529-011-0617-5>
- Schulz B, Haas S, Junker C, Andrée N, Schobert M (2015) Fungal endophytes are involved in multiple balanced antagonisms. *Curr Sci* 109(1):39–45
- Sharma I, Sharma A (2014) Use of *Alternaria* spp. as a pest control agent: a review. *World App Sci J* 31(11):1869–1872. <https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2014.31.11.83163>
- Singh B, Thakur A, Kaur S, Chadha BS, Kaur A (2012) Acetylcholinesterase inhibitory potential and insecticidal activity of an endophytic *Alternaria* sp. from *Ricinus communis*. *Appl Biochem Biotechnol* 168(5):991–1002. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9835-0>
- Sivanandhan S, Khusro A, Paulraj MG, Ignacimuthu S, Al-Dhabi NA (2017) Biocontrol properties of Basidiomycetes: an overview. *J Fungi* 3(1):2. <https://doi.org/10.3390/jof3010002>
- Smagghe G, Zotti M, Retnakaran A (2019) Targeting female reproduction in insects with biorational insecticides for pest management: a critical review with suggestions for future research. *Curr Opin Insect Sci* 31: 65–69. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.10.009>
- Song L, Lee K-H, Lin Z, Tong R (2014) Structural revision of cephalosporolide J and bassianolone. *J Org Chem* 79(3):1493–1497. <https://doi.org/10.1021/jo402602h>
- Sowjanya Sree K, Padmaja V, Murthy YL (2008) Insecticidal activity of destruxin, a mycotoxin from *Metarhizium anisopliae* (Hypocreales), against *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) larval stages. *Pest Manag. Sci* 64(2):119–125. <https://doi.org/10.1002/ps.1480>
- Spiteller P (2008) Chemical defence strategies of higher fungi. *Chem Eur J* 14(30):9100–9110. <https://doi.org/10.1002/chem.200800292>
- Šrobárová A, da Silva JAT, Kogan G, Ritieni A, Santini A (2009) Beauvericin decreases cell viability of wheat. *Chem Biodivers* 6(8):1208–1215. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200800158>
- Staub GM, Dowd PF, Gloer JB, Wicklow DT (1991) Aspernomine, an antiinsectan metabolite Invention patent US5017598
- Stadler M, Sterner O (1998) Production of bioactive secondary metabolites in the fruit bodies of macrofungi as a response to injury. *Phytochemistry* 49(4):1013–1019. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(97\)00800-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(97)00800-5)
- Stergiopoulos I, Gordon TR (2014) Cryptic fungal infections: the hidden agenda of plant pathogens. *Front Plant Sci* 5:506. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00506>
- Stierle AA, Stierle DB (2015) Bioactive secondary metabolites produced by the fungal endophytes of conifers. *Nat Prod Commun* 10(10):1671–1682. <https://doi.org/10.1177%2F1934578X1501001012>
- Strasser H, Abendstein D, Stuppner H, Butt TM (2000) Monitoring the distribution of secondary metabolites produced by the entomogenous fungus *Beauveria brongniartii* with particular reference to oosporein. *Mycol Res* 104(10):1227–1233. <https://doi.org/10.1017/S0953756200002963>
- Sumarah MW, Miller JD (2009) Anti-insect secondary metabolites from fungal endophytes of conifer trees. *Nat Prod Comm* 4(11):1497–1504. <https://doi.org/10.1177%2F1934578X0900401112>
- Tack AJM, Dicke M (2013) Plant pathogens structure arthropod communities across multiple spatial and

- temporal scales. *Funct Ecol* 27(3):633–645. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12087>
- Tanney JB, McMullin DR, Green BD, Miller JD, Seifert KA (2016) Production of antifungal and antiinsectan metabolites by the *Picea* endophyte *Diaporthe maritima* sp. nov. *Fungal Biology* 120(11):1448–1457. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2016.05.007>
- Tayyrov A, Azevedo S, Herzog R, Vogt E, Arzt S, Lüthy P, Müller P, Rühl M, Hennicke F, Künzler M (2019) Heterologous production and functional characterization of ageritin, a novel type of ribotoxin highly expressed during fruiting of the edible mushroom *Agrocybe aegerita*. *Appl Environ Microbiol* 85(21):e01549-19. <https://doi.org/10.1128/AEM.01549-19>
- Thakur A, Singh V, Kaur A, Kaur S (2013) Insecticidal potential of an endophytic fungus, *Cladosporium uredinicola*, against *Spodoptera litura*. *Phytoparasitica* 41(4):373–382. <https://doi.org/10.1007/s12600-013-0298-9>
- Tsukada K, Shinki S, Kaneko A, Murakami K, Irie K, Murai M, Miyoshi H, Dan S, Kawaji K, Hayashi H, Kodama EN, Hori A, Salim E, Kuraishi T, Hirata N, Kanda Y, Asai T (2020) Synthetic biology based construction of biological activity-related library of fungal decalin-containing diterpenoid pyrones. *Nat Commun* 11(1):1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15664-4>
- Tuli HS, Sharma AK, Sandhu SS, Kashyap D (2013) Cordycepin: a bioactive metabolite with therapeutic potential. *Life Sci* 93(23):863–869. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2013.09.030>
- Uchida R, Imasato R, Yamaguchi Y, Masuma R, Shiomi K, Tomoda H, Ōmura S (2005) New insecticidal antibiotics, hydroxyfungerins A and B, produced by *Metarhizium* sp. FKI-1079. *J Antibiot* 58(12):804–809. <https://doi.org/10.1038/ja.2005.107>
- Urbaniak M, Wąskiewicz A, Stępień Ł (2020) *Fusarium* cyclodepsipeptide mycotoxins: chemistry, biosynthesis, and occurrence. *Toxins* 12(12):765. <https://doi.org/10.3390/toxins12120765>
- Valencia JWA, Bustamante ALG, Jiménez A, Grossi-de-Sá MF (2011) Cytotoxic activity of fungal metabolites from the pathogenic fungus *Beauveria bassiana*: an intraspecific evaluation of beauvericin production. *Curr Microbiol* 63(3):306–312. <https://doi.org/10.1007/s00284-011-9977-2>
- Van Broekhoven S, Gutierrez JM, De Rijk TC, De Nijs WCM, Van Loon JJA (2017) Degradation and excretion of the *Fusarium* toxin deoxynivalenol by an edible insect, the Yellow mealworm (*Tenebrio molitor* L.). *World Mycotoxin Journal* 10(2):163–169. <https://doi.org/10.3920/WMJ2016.2102>
- Vega FE (2018) The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review. *Mycologia* 110(1):4–30. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1418578>
- Vey A, Hoagland R, Butt TM (2001) Toxic metabolites of fungal biocontrol agents. In: Butt TM, Jackson C, Magan N (eds) *Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential*. Wallingford: CAB. 311–346.
- Vilcinskis A, Jegorov A, Landa Z, Götz P, Matha V (1999) Effects of beauverolide L and cyclosporin A on humoral and cellular immune response of the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Comp Biochem Physiol C Toxicol Pharmacol* 122(1):83–92. [https://doi.org/10.1016/S0742-8413\(98\)10082-8](https://doi.org/10.1016/S0742-8413(98)10082-8)
- Vinale F, Nicoletti R, Lacatena F, Marra R, Sacco A, Lombardi N, d'Errico G, Digilio MC, Lorito M, Woo SL (2017) Secondary metabolites from the endophytic fungus *Talaromyces pinophilus*. *Nat Prod Res* 31(15):1778–1785. <https://doi.org/10.1080/14786419.2017.1290624>
- Wagenaar MM, Gibson DM, Akanthomycin Clardy J (2002) Akanthomycin, a new antibiotic pyridone from the entomopathogenic fungus *Akanthomyces gracilis*. *Org Lett* 4(5):671–673. <https://doi.org/10.1021/ol1016737q>
- Wang C, Wang S (2017) Insect pathogenic fungi: genomics, molecular interactions, and genetic improvements. *Annu Rev Entomol* 62:73–90. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035509>
- Wang H-J, Gloer JB, Wicklow DT, Dowd PF (1995) Aflavinines and other antiinsectan metabolites from the ascostromata of *Eupenicillium crustaceum* and related species. *App Environ Microbiol* 61(12):4429–4435.
- Wang J, Wang Q, Yin F, Hu Q (2020) Interactions of destruxin A with silkworms' arginine tRNA synthetase and lamin-C proteins. *Toxins* 12(2):137. <https://doi.org/10.3390/toxins12020137>
- Wang M, Triguéros V, Paquereau L, Chavant L, Fournier D (2002) Proteins as active compounds involved in insecticidal activity of mushroom fruitbodies. *JEcon Entomol* 95(3):603–607. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.3.603>
- Wang Q, Xu L (2012) Beauvericin, a bioactive compound produced by fungi: a short review. *Molecules* 17(3):2367–2377. <https://doi.org/10.3390/molecules17032367>
- Wang J, Zhang D-M, Jia J-F, Peng Q-L, Tian H-Y, Wang L, Ye W-C (2014) Cyclodepsipeptides from the ascocarps and insect-body portions of fungus *Cordyceps cicadae*. *Fitoterapia* 97: 23–27. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2014.05.010>
- Wat C-K, McInnes AG, Smith DG, Wright JLC, Vining LC (1977) The yellow pigments of *Beauveria* species. Structures of tenellin and bassianin. *Can J Chem* 55(23):4090–4098. <https://doi.org/10.1139/v77-580>
- Watt GA, Fleming RA, Smith SM, Fortin M-J (2018) Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) defoliation promotes vertical fuel continuity in ontario's boreal mixedwood forest. *Forests* 9(5):256. <https://doi.org/10.3390/f9050256>
- Wicklow DT, Dowd PF, Gloer JB (1999) Chaetomium mycotoxins with antiinsectan or antifungal activity. *JSM Mycotoxins* 1999(2):267–271. [https://doi.org/10.2520/myco1975.1999.Supp12\\_267](https://doi.org/10.2520/myco1975.1999.Supp12_267)
- Wicklow DT, Dowd PF, Alfatafta AA, Gloer JB (1996) Ochratoxin A: an antiinsectan metabolite from the sclerotia of *Aspergillus carbonarius* NRRL 3691. *Can J Microbiol* 42(11): 1100–1103. <https://doi.org/10.1139/m96-141>
- Wieland T (1996) Toxins and psychoactive compounds from mushrooms. In: Howard DH, Miller JD (eds.) *The Mycota VI Human and Animal Relationships*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 229–248. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-10373-9\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-662-10373-9_12)
- Wilkinson HH, Siegel MR, Blankenship JD, Mallory AC, Bush LP, Schardl CL (2000) Contribution of fungal loline alkaloids to protection from aphids in a grass-endophyte



- mutualism. *Mol Plant Microbe Interact* 13(10):1027–1033. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2000.13.10.1027>
- Woo RM, Park MG, Choi JY, Park DH, Kim JY, Wang M, Kim HJ, Woo SD, Kim JS, Je YH (2020) Insecticidal and insect growth regulatory activities of secondary metabolites from entomopathogenic fungi, *Lecanicillium attenuatum*. *J Appl Entomol* 144(7):655–663. <https://doi.org/10.1111/jen.12788>
- Woolley VC, Teakle GR, Prince G, de Moor CH, Chandler D (2020) Cordycepin, a metabolite of *Cordyceps militaris*, reduces immune-related gene expression in insects. *J Invertebr Pathol* 177:107480. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2020.107480>
- Wright VF, de las Casas E, Harein PK (1980) Evaluation of *Penicillium* mycotoxins for activity in stored-product *Coleoptera*. *Env Entomol* 9(2):217–221. <https://doi.org/10.1093/ee/9.2.217>
- Xiao G, Ying S-H, Zheng P, Wang Z-L, Zhang S, Xie X-Q, Shang Y, Leger RJ, St, Zhao G-P, Wang C, Feng M-G (2012) Genomic perspectives on the evolution of fungal entomopathogenicity in *Beauveria bassiana*. *Sci Rep* 2(1):1–10. <https://doi.org/10.1038/srep00483>
- Xie M, Zhang YJ, Zhai XM, Zhao J-J, Peng D-L, Wu G (2015) Expression of a scorpion toxin gene BmKit enhances the virulence of *Lecanicillium lecanii* against aphids. *J Pest Sci* 88(3):637–644. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0644-4>
- Xu Y-J, Luo F, Li B, Shang Yand Wang C (2016) Metabolic conservation and diversification of *Metarhizium* species correlate with fungal host-specificity. *Front Microbiol* 7:2020. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02020>
- Yang F, Li Y, Tang M, Zhu G, Zhou S, Yang B (2020) Tenuazonic acid-induced change in volatile emission from rose plants and its chemometrical analysis. *J Plant Dis Prot* 127(2): 129–140. <https://doi.org/10.1007/s41348-019-00269-x>
- Yang F, Yang B, Li B, Xiao C (2015) *Alternaria* toxin-induced resistance in rose plants against rose aphid (*Macrosiphum rosivorum*): effect of tenuazonic acid. *J Zhejiang Univ Sci B* 16(4):264–274. <https://doi.org/10.1631/jzus.b1400151>
- Yang X, Feng P, Yin Y, Bushley K, Spatafora JW, Wang C (2018) Cyclosporine biosynthesis in *Tolypocladium inflatum* benefits fungal adaptation to the environment. *MBio* 9(5):e01211-18. <https://doi.org/10.1128/mBio.01211-18>
- Yin H-Y, Yang X-Q, Wang D-L, Zhao T-D, Wang C-F, Yang Y-B, Ding Z-T (2021) Antifeedant and antiphytopathogenic metabolites from co-culture of endophyte *Irpex lacteus*, phytopathogen *Nigrospora oryzae*, and entomopathogen *Beauveria bassiana*. *Fitoterapia* 148:104781. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2020.104781>
- Yin Y, Chen B, Song S, Li B, Yang X, Wang C (2020) Production of diverse beauveriolide analogs in closely related fungi: a rare case of fungal chemodiversity. *mSphere* 5(5): e00667-20. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00667-20>
- Yu SJ (2014) The toxicology and biochemistry of insecticides. Boca Raton: CRC Press Inc. 380 p.
- Yuan X-L, Wang X-F, Xu K, Li W, Chen D, Zhang P (2020) Characterization of a new insecticidal anthraquinone derivative from an endophyte of *Acremonium vitellinum* against *Helicoverpa armigera*. *J Agric Food Chem* 68(41):11480–11487. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c05680>
- Zehnder G, Gurr GM, Kühne S, Wade MR, Wratten SD, Wyss E (2007) Arthropod pest management in organic crops. *Annu Rev Entomol* 52:57–80. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091337>
- Zhan J, Burns AM, Liu MX, Faeth SH, Gunatilaka AAL (2007) Search for cell motility and angiogenesis inhibitors with potential anticancer activity: beauvericin and other constituents of two endophytic strains of *Fusarium oxysporum*. *Nat Prod* 70(2):227–232. <https://doi.org/10.1021/np060394t>
- Zhang D-X, Nagabhyru P, Schardl CL (2009) Regulation of a chemical defense against herbivory produced by symbiotic fungi in grass plants. *Plant Physiol* 150(2):1072–1082. <https://doi.org/10.1104/pp.109.138222>
- Zhang H, Zhang L, Diao X, Li N, Liu C (2017) Toxicity of the mycotoxin fumonisin B1 on the insect Sf9 cell line. *Toxicol* 129:20–27. <https://doi.org/10.1016/j.toxicol.2017.01.018>
- Zhang L, Fasoyin OE, Molná I, Xu Y (2020) Secondary metabolites from hypocrealean entomopathogenic fungi: novel bioactive compounds. *Nat Prod Rep* 37:1181–1206 <https://doi.org/10.1039/c9np00065h>
- Zhang Y, Hana T, Ming Q, Wu L, Rahman K, Qin L (2012) Alkaloids produced by endophytic fungi: a review. *Nat Prod Commun* 7(7):963–968. <https://doi.org/10.1177%2F1934578X1200700742>
- Zhang P, Yuan X-L, Du Y, Zhang H-B, Shen G-M, Zhang Z-F, Liang YJ, Zhao D-L, Xu K (2019) Angularly prenylated indole alkaloids with antimicrobial and insecticidal activities from an endophytic fungus *Fusarium sambucinum* TE-6L. *J Agric Food Chem* 67(43):11994–12001. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b05827>
- Zhao H, Lovett B, Fang W (2016) Genetically Engineering Entomopathogenic Fungi. *Adv Genet* 94:137–163. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2015.11.001>
- Zhou F, Xu L, Wu X, Zhao X, Liu M, Zhang X (2020) Symbiotic bacterium-derived organic acids protect *Delia antiqua* larvae from entomopathogenic fungal infection. *mSystems* 5(6): e00778-20; <https://doi.org/10.1128/mSystems.00778-20>
- Zimmermann G (2007) Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Sci Technol* 17(6):553–596. <https://doi.org/10.1080/09583150701309006>
- Zimmermann G (2007) Review on safety of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Biocontrol Sci Technol* 17(9):879–920. <https://doi.org/10.1080/09583150701593963>

#### Translation of Russian References

- Berestetskiy AO, Gannibal FB, Minkovich EV, Osterman IA, Salimova DR, Sergiev PV, Sokornova SV (2018 a) [Spectrum of biological activity of the *Alternaria* fungi isolated from the phyllosphere of herbaceous plants] *Mikrobiologiya* 87(6):706–717 (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S0026365618060034>
- Berestetskiy AO, Grigoryeva EN, Petrova MO, Stepanycheva EA (2018 b) [Spectrum of biological activity of extracts from cultures of distinct isolates of *Bipolaris sorokiniana* produced at different media] *Mikologiya i fitopatologiya* 52(6):408–419 (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0026364820030046>

- Berestetskiy AO (2017) [Biorational pesticides] *Zashchita i karantin rasteniy* 8:9–14 (In Russian)
- Berestetskiy AO, Apollonova LS, Sokornova SV, Chermenskaya TD (2015) [Insecticidal properties of phytopathogenic ascomycetes] *Vestnik zashchity rasteniy* 85(3):52–54 (In Russian)
- Berestetskiy AO, Dalinova AA, Dubovik VR, Grigoryeva EN, Kochura DM, Senderskiy IV, Smirnov CN, Stepanycheva EA, Turaeva SM (2020) [Analysis and isolation of secondary metabolites of the fungus *Bipolaris sorokiniana* by various chromatography methods and the spectrum of their biological activity] *Prikl Biohim Mikrobiol* 56(5):483–496 (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0555109920050050>
- Gagkaeva TYu, Shamshev IV, GavriloVA OP, Selickaya OG (2014) [Biology of the relationship between fungi of the genus *Fusarium* and insects] *Sel'skokozyajstvennaya biologiya* 3:13–23 (In Russian) <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2014.3.13rus>
- Lednev GR, Dolgih VV, Pavlyushin VA (2013) [Parasitism strategies of entomopathogenic microorganisms and their role in population decline] *Vestnik zashchity rasteniy* 3:3–17 (In Russian)
- Stepanycheva EA, Petrova MO, Chermenskaya TD, GavriloVA OP, Gagkaeva TYU, Shamshev IV (2016) [Ecological and biochemical interactions of fungi of the genus *Fusarium* and phytophages of cereal crops] *Evraziatskiy entomologicheskij zhurnal* 15(6):530–537 (In Russian)
- Timofeev SA, Zhuravlev VS, Dolgih VV (2019) [Transformation of entomopathogenic fungi: a methodological review] *Vestnik zashchity rasteniy* 2(100):7–14 (In Russian) [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-7-14](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-7-14)
- Tyurin MV, Alyushina TI, Tomilova OG, Savelieva EI, Kryukov VYU, Berestetskiy AO (2018) [Accumulation of metabolites of the entomopathogenic fungus *Cordyceps militaris* in larvae of the wax moth *Galleria mellonella* L.] *Evraziatskiy entomologicheskij zhurnal* 17(5):373–377 (In Russian) <https://doi.org/10.15298/euroasentj.17.5.11>

Plant Protection News, 2021, 104(1), p. 6–27

OECD+WoS: 1.06+RQ (Mycology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-1-14963>

**Full-text review**

## PROMISING APPROACHES TO THE SEARCH FOR FUNGAL METABOLITES FOR MANAGEMENT OF ARTHROPOD PESTS

A.O. Berestetskiy<sup>1\*</sup>, G.R. Lednev<sup>1</sup>, Q. Hu<sup>2</sup>

<sup>1</sup>All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>South China Agricultural University, Guangzhou, China

\*corresponding author; e-mail: [aberestetskiy@vizr.spb.ru](mailto:aberestetskiy@vizr.spb.ru)

Biorational insecticides of natural origin, such as avermectins, spinosins, azadirachtin and afidopyropen, are increasingly used in agriculture. The present paper reviews modern ecological, genomic, and biotechnological approaches to the search for new compounds with insecticidal properties (entomototoxic, antifeedant, and hormonal) produced by fungi of various ecological groups (entomopathogens, soil saprotrophs, endophytes, phytopathogens, and mushrooms). The literature survey showed that insecticidal metabolites of entomopathogenic fungi had not been sufficiently studied, and the majority of well-characterized compounds had showed moderate insecticidal activity. The greatest number of substances with insecticidal properties was found to be produced by soil fungi, mainly from the genera *Aspergillus* and *Penicillium*. Metabolites with insecticidal and antifeedant properties were also found in endophytic and phytopathogenic fungi. Low sensitivity of insect pests of stored products (in particular, of grain) to mycotoxins was recorded. Mushrooms were found to be promising producers of antifeedant compounds as well as insecticidal proteins. It is possible to increase the number of substances with insecticidal properties detected in fungi not only by extension of the screening range but also by exploitation of diverse bioassay systems and model insect species. Mining genomes for secondary metabolite gene clusters and secreted proteins with their subsequent activation by various methods allows for better understanding of the biosynthetic potential of the prospective strains. Efficacy of these studies can be increased with high-throughput techniques of fungal metabolites extraction and further analysis using chromatography and mass spectrometry. Insecticidal proteins detected in fungi can be used in the technologies for development of transgenic plant varieties resistant to pests, or hypervirulent bioinsecticides.

**Keywords:** natural compounds, insecticides, fungi, secondary metabolites, insecticidal proteins

Received: 22.01.2021

Accepted: 17.03.2021

**КАПУСТНАЯ МОЛЬ *PLUTELLA XYLOSTELLA*: ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ, ВРЕДНОСНОСТЬ, КОНТРОЛЬ ЧИСЛЕННОСТИ****И.В. Андреева\*, Е.И. Шаталова, А.В. Ходакова***Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук,  
п. Краснообск, Новосибирская обл.*\*ответственный за переписку, e-mail: [iva2008@ngs.ru](mailto:iva2008@ngs.ru)

Обобщены данные по распространению, биологическим и физиологическим особенностям капустной моли *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) – опасного вредителя капустных культур. Описаны особенности повреждения растений фитофагом. Отмечены причины увеличения вредоносности и возрастания экономического значения капустной моли как в России, так и во всем мире. В частности, зафиксировано увеличение количества поколений, способных развиваться за вегетационный период и более ранние сроки появления вредителя в агроценозах, в том числе в условиях Сибирского региона. Приведены сведения о влиянии видовых и сортовых особенностей растений, энтомофагов и энтомопатогенов на численность фитофага. Указан ассортимент химических инсектицидов, рекомендованный для контроля численности капустной моли на территории России, зафиксировано возрастание резистентности к химическим препаратам и некоторым энтомопатогенам у популяций *P. xylostella* в разных регионах мира. Обобщение результатов полевых исследований позволило установить возможность использования феромонных ловушек в качестве метода, обладающего достаточно высокой точностью, для обнаружения и учета капустной моли. Определены перспективные направления в разработке новых эффективных и безопасных средств регуляции численности фитофага.

**Ключевые слова:** капустная моль, распространенность, вредоносность, резистентность, энтомопатогенные микроорганизмы, энтомофаги, феромониторинг, меры борьбы

Поступила в редакцию: 12.01.2021

Принята к печати: 15.03.2021

Капустная моль *Plutella xylostella* L. = *Plutella maculipennis* Curt. (Lepidoptera: Plutellidae) является типичным космополитом, распространена в Европе, Азии, в том числе Западной и Восточной Сибири, Африке, Америке, Австралии, Новой Зеландии, на Гавайских островах (Горбунов и др., 2008; Поддубная, 2016; Андреева, Шаталова, 2017; Shimabuku, Mau, 1997; Uthamasamy et al., 2011; Sow et al., 2013; Mohammad et al., 2014; Tanyi et al., 2018). Считается, что родиной фитофага является Средиземноморский регион. Другое возможное место происхождения капустной моли – Южная Африка, это предположение основано на разнообразии её паразитоидов и обилии в этом регионе местных видов растений из семейства капустных (Talekar, Shelton, 1993; Philips et al., 2014). Капустная моль повреждает все сорные и культурные виды растений семейства *Brassicaceae*, в частности, в ранне-весенний период первое поколение вредителя обычно развивается на гулявнике, сурепице, дикой редьке и других сорняках. С появлением всходов сельскохозяйственных культур капустная моль перемещается в агроценозы и заселяет все разновидности капусты, рапс, турнепс, редис, редьку, репу, горчицу и др. Круг повреждаемых фитофагом видов не ограничивается представителями семейства капустных, вредоносность капустной моли установлена также на нуте (сем. *Fabaceae*) и салате посевном (сем. *Asteraceae*) (Горбунов и др., 2008; Шпанев, 2015; Li et al., 2000; Shternshis et al., 2012; Fathipour et al., 2019).

Имаго капустной моли активны в сумерках и ночью, а в период массового размножения лет бабочек наблюдается

также и в дневное время. Бабочки обычно не поднимаются на высоту более 2-х метров, однако легко переносятся на большие расстояния воздушными потоками. Спаривание происходит в первые сутки их вылета из куколки (Talekar, Shelton, 1993), у 95% самок откладка яиц начинается с первого дня их жизни (Harcourt, 1957) и продолжается практически на протяжении всей их жизни. Продолжительность жизни самцов и самок составляет в среднем 12 и 16 дней соответственно (Philips et al., 2014), в лабораторных условиях до 20 дней (Патент № 2735251). Самка откладывает яйца по одному или группой от 2 до 8 шт., по некоторым данным до 50 шт., в основном на нижнюю поверхность листьев. Плодовитость одной самки варьирует от нескольких десятков до 300 яиц (Горбунов и др., 2008; Мисриева, 2012; Hardy, 1938; Philips et al., 2014). Эмбриональный период по данным различных источников может длиться от 2 до 20 суток в зависимости от температуры и в среднем составляет 3–6 дней (Горбунов и др., 2008; Hardy, 1938).

Личинки капустной моли проходят в своем развитии четыре возраста. Продолжительность развития личиночной стадии составляет от 10 до 24 дней (Горбунов и др., 2008; Hardy, 1938; Philips et al., 2014). Интересно, что пол капустной моли можно определить не только у взрослых особей, но еще и на стадии личинки – по цветовому отличию пятого сегмента брюшка гусеницы. Это обусловлено тем, что в данном сегменте у личинок самок и самцов расположены гонады (Stehr, 1987). Мужские гонады (семенники) светлые и поэтому у гусениц самцов, начиная

с третьего возраста, пятый сегмент брюшка значительно светлее остальных, у самок все сегменты одного цвета (Liu, Tabashnik, 1997). Окукливание личинок происходит на листьях или других частях кормовых растений, в рыхлом свободном шелковистом коконе. Стадия куколки длится в пределах от 5 до 22 дней. По мере развития куколка меняет цвет от желтого до коричневого и перед выходом бабочки становится почти черной (Горбунов и др., 2008; Hardy, 1938; Philips et al., 2014).

В целом, для капустной моли сумма тепла, необходимого для завершения полного цикла развития одного поколения, по разным источникам, варьирует в достаточно широком диапазоне – от 180 до 390–416 °С, нижний температурный порог развития составляет от 6,1 до 14 °С (Андреева, Шаталова, 2017; Постовалов, Григорьев, 2017; Marchioro, Foerster, 2011; Sow, 2013). Экспериментальным путем установлено, что уровень температуры 20 °С является оптимальным для выживаемости, сроков развития и плодовитости капустной моли (Saeed et al., 2019). Поскольку температурные условия являются основным регулирующим фактором динамики численности этого вредителя, в связи с этим, количество генераций, развивающихся за вегетационный период, варьирует от 1–3-х в северных областях до 20-ти в тропической зоне. Из-за растянутого периода лета бабочек и времени откладки яиц, на растениях, особенно во второй половине вегетации, обычно наблюдается одновременное присутствие разных фаз развития вредителя (Горбунов и др., 2008; Uthamasamy et al., 2011; Marchioro, Foerster, 2011; Andreeva et al., 2020). Зимует капустная моль на стадии куколки на растительных остатках (Горбунов и др., 2008), однако есть косвенные данные, что фитофаг может зимовать и на стадии имаго (Иванцова, 2007).

Вред наносят личинки всех возрастов. Гусеницы первого возраста сразу после выхода из яиц проникают внутрь ткани листа (минируют листья), где питаются parenхимой в течение 2–3 дней. Затем, перелиняв на второй возраст, они переходят к открытому питанию, выгрызая мякоть листа в виде «окошек» различной формы и величины, оставляя нетронутыми жилки и эпидермис одной стороны. В результате нетронутый при питании гусениц эпидермис высыхает и «выкрашивается», образуя сквозные отверстия. Кроме листьев, гусеницы старших возрастов повреждают точку роста, бутоны и соцветия, молодые стручки и семена, и даже стебли (Горбунов и др., 2008; Шпанев, 2015). В годы вспышек размножения личинки капустной моли способны повреждать растения полностью. По мнению ряда ученых и служб фитосанитарного контроля России в последние годы вредоносность капустной моли возросла сразу на несколько порядков и на сегодняшний день этот фитофаг считается одним из самых опасных вредителей капустных культур на территории страны (Андреева, Шаталова, 2017). За рубежом в разных частях света капустная моль также признана исключительно опасным видом. Согласно проведенным исследованиям, борьба с этим вредителем на овощных фермах, производящих капустные культуры, обходится фермерам во всем мире в 1 млрд долларов в год (Marchioro, Foerster, 2011).

Экономический порог вредоносности (ЭПВ) для капустной моли варьирует в зависимости от вида и фазы

развития повреждаемой культуры. В большинстве отечественных источников указывается, что для капусты в фазу розетки листьев ЭПВ составляет 2–5 гусениц на растении при заселении более 10% растений, в фазы завязывания и рыхлого кочана этот показатель составляет 2–10 гусениц на одно растение при заселении не менее 10–25% (Спиченко и др., 1985; Штерншис и др., 2012). Есть расчеты экономического порога вредоносности моли на рапсе: в период всходов 2–3 гусеницы на растение при заселении 10% растений (Выступова, 2019) или 10–15% повреждения листовой поверхности (Горбунов, Цветкова, 2001).

Необходимо отметить, что состав и численность энтомофауны капустных культур, в том числе и капустной моли, в разных регионах России, как и во всем мире, постепенно претерпевает существенные изменения, что обусловлено изменениями погодно-климатических условий, структуры и количества посевных площадей, занятых этими культурами, разнообразия возделываемых сортов и гибридов, интенсивного использования инсектицидов (Marchioro, Foerster, 2011; Santos, 2011; Sow et al., 2013; Mohammad et al., 2014; Andreeva et al., 2020). В частности, одной из основных причин возрастания вредоносности капустной моли является увеличение посевных площадей рапса в России, в том числе в Западной Сибири в 11,7 раз за период 2001–2015 гг. (Нурлыгаянов, Филимонов, 2018; Андреева и др., 2019). Другой фактор, влияющий на изменение фитосанитарной ситуации в агроценозах капустных культур – формирование резистентных популяций к действию химических инсектицидов у разных видов вредителей. Приобретенная устойчивость к инсектицидам – одна из причин увеличения численности и вредоносности *P. xylostella*, что зафиксировано в разных регионах мира (Коваленков, Тюрина, 2016; Андреева, Шаталова, 2017; Santos, 2011; Richardson et al., 2020).

В условиях Западной Сибири изучением вредителей капусты и разработкой мероприятий по биологической регуляции их численности занимались с конца 70-х годов прошлого века сибирские ученые – М.В. Штерншис, Л.А. Осинцева, Л.Н. Спиченко, Л.А. Крупко, И.В. Андреева, О.Г. Томилова, Л.А. Овчинникова, Е.И. Шаталова и др. Анализ многолетней динамики численности вредителей, охватывающий более чем 40-летний период наблюдений и экспериментов, позволяет проследить изменения, происходящие в энтомофауне агроценозов капустного поля. Так, в работах Л.Н. Спиченко с соавторами показано, что в 1977–1978 гг. из чешуекрылых вредителей на капусте преобладала капустная совка, а капустная моль имела второстепенное значение (Спиченко и др., 1980). По данным Л.А. Осинцевой в период 1982–1995 гг. в девяти годах из десяти отмечали развитие капустной моли, однако при этом средне-сезонная численность гусениц варьировала от 4 до 60 экз. на 100 растений, за исключением 1988 года, когда этот показатель достигал 165 особей (Осинцева, 1998). В вегетационные периоды 1992–1994 гг. на производственных посадках белокочанной капусты численность капустной моли превышала ЭПВ только в 1992 г. (Томилова, Штерншис, 1994). В конце XX – начале XXI века высокая численность капустной моли была зафиксирована в 1998 и 2000 гг., достигая 115 и 250 особей на 100 растений соответственно (Овчинникова 2002),

а также в 2002, 2008, 2009 гг. (Шаталова, Андреева, 2010; Shternshis et al. 2012; Андреева и др., 2013). За последние 6 лет (2015–2020 гг.) вспышки размножения этого вредителя в Новосибирской области на посадках капусты и посевах рапса наблюдались в четырех вегетационных периодах, а аномальными по численности моли были 2015 и 2019 гг., во время которых даже на фоне применения инсектицидов количество гусениц на отдельных сортах и гибридах капусты достигало 6,2 особи на одно растение при 100%-м заселении растений (Андреева, Шаталова, 2017; Andreeva et al., 2020).

Аналогичная ситуация складывается и в других регионах страны, например, в Ленинградской области, в 2007 г. на капусте количество гусениц вредителя достигало 8 особей на растение при заселенности посадок до 88%. Очередная вспышка массового размножения моли на полях капусты и рапса в Северо-Западном регионе отмечена также в 2013–2014 гг. (Шпанев, 2015). В эти же годы в Центрально-Черноземной зоне России капустная моль заселила до 80% посевов рапса, а в Липецкой, Самарской, Белгородской областях в общей сложности вредителем было уничтожено 16,9 тыс. га посевов этой культуры. В последние годы география вспышек размножения капустной моли продолжала расширяться. В 2015 г. массовое развитие фитофага отмечено в Омской, Томской, Тюменской областях, на юге Новосибирской области, Алтайском и Красноярском краях (Поддубная, 2016).

Нарастание численности и повсеместное распространение капустной моли с 2014 года привело к массовому размножению вредителя в 2016 году на посевах рапса в Белоруссии (Запрудский, Будревич, 2019). В Северном Казахстане в связи с увеличением площадей рапса отмечено, что капустная моль стала ежегодным вредителем, хотя ранее она имела практическое значение 1 раз в 7–10 лет (Внимание!!! Капустная моль!).

Статус экономически значимого вредителя имеет капустная моль в тропических регионах мира – Индии, Бразилии, Малайзии, Сенегале (Uthamasamy et al., 2011; Sow et al., 2013; Mohammad et al., 2014; Marchioro, Foerster, 2016). Таким образом, по литературным данным и результатам собственных исследований, проведенных в условиях Сибири, наблюдается увеличение численности по сезонам и количества лет с массовым размножением *P. xylostella*, и как следствие этого усиление ее вредоносности (Штерншиш и др. 2012; Андреева и др. 2013; 2017; Shternshis et al., 2012; Andreeva et al., 2020).

Претерпевают изменения и сроки появления капустной моли в агроценозах, а также периоды ее вредоносности в течение вегетационных сезонов. Например, в Сибирском регионе в конце прошлого – начале нынешнего века появление первых личинок капустной моли отмечали во второй – третьей декадах июня, а пики численности приходились на первую – третью декаду июля в зависимости от особенностей вегетационного периода. Период вредоносности моли ограничивался июнем–августом, при этом фитофаг развивался в 2–3-х поколениях (Горбунов и др., 2008). В последние годы отмечается более раннее появление капустной моли на полях – вылет имаго происходит в мае, и уже в начале июня можно обнаружить первых гусениц. Увеличивается количество поколений вредителя,

способных развиваться в условиях Сибирского региона. Так, в 2015 году зафиксировано развитие 4-х полных и частично 5-го поколения моли, в этом сезоне наличие гусениц и имаго вредителя на поздних гибридах капусты отмечали даже в начале октября (Андреева, Шаталова, 2017). Аномальным не только по численности, но и по срокам появления вредителя был 2019 г., когда наиболее вредоносными были не только второе (обычное для данного фитофага), но и первое поколение капустной моли.

На численность и, как следствие, на вредоносность фитофага, влияют не только различные абиотические факторы, но и факторы биотической природы, а также воздействия антропогенного характера. Например, были выявлены различия по заселенности вредителями посадок капусты, в том числе капустной молью, при разных технологиях возделывания культуры. Так, при традиционной (рассадной) технологии выращивания капусты численность капустной моли была более чем в 4 раза больше, чем при безрассадной (Асякин, 2015).

Из биотических факторов, оказывающих существенное влияние на динамику численности членистоногих-консументов, наиболее значимыми являются качественные показатели растений-продуцентов и естественные враги фитофагов. Исследования, проведенные в разных регионах России и за рубежом, указывают на то, что виды и сорта кормового ресурса влияют на выживаемость и численность вредителей капусты (Иванова, 1987; Егорова, 2007; Андреева и др., 2013; Попова, Хоанг, 2015; Verkerk, Wright, 1996; Schuler et al., 2003; Chandrashekar et al., 2005; Harvey et al., 2007; Gols et al., 2008; Shimabuku et al., 1997; Shternshis et al., 2012; Fathipour et al., 2019). Так, в условиях Европейской части нашей страны для развития капустной моли более предпочитаемыми были белокочанная, цветная и брюссельская, в меньшей степени – кормовая и краснокочанная разновидности культуры (Иванова, 1987). По наблюдениям, проведенным в условиях Сибирского региона, одной из основных предпочитаемых разновидностей капусты для этого фитофага была краснокочанная (Андреева и др., 2013).

Различия результатов исследований по взаимодействию насекомого с растением-хозяином, проведенных в разных географических регионах, обусловлены, вероятно, не только влиянием разновидностей как кормового ресурса, но и сортовыми особенностями капустных культур (Иванова, 1987; Попова, Хоанг, 2015; Fathipour et al., 2019). Среди факторов, определяющих привлекательность сортов капусты для откладки яиц и дальнейшего развития личинок капустной моли, имеют значение морфо-анатомические особенности строения листа, особенности архитектоники растений, биохимический состав, а также скорость роста отдельных органов растений. Так, быстрорастущие сорта капусты с характерным плотным расположением покровных листьев в зоне конуса нарастания в период отрождения гусениц моли будут наиболее устойчивыми к этому вредителю по сравнению с сортами с менее плотно прикрытым покровными листьями конусом нарастания (Вилкова и др., 2004; Асякин, 2005). Имаго капустной моли также реагируют на химические сигналы (глюкозинолаты, такие как синигрин, синальбин и глюкохеиролин) для обнаружения растения-хозяина,

распознавания и стимуляции откладки яиц (Munig et al., 2015).

Биохимический состав растений-хозяев напрямую влияет на выживаемость и развитие фитофагов. Так, растения семейства Brassicaceae характеризуются наличием серосодержащих вторичных метаболитов, известных как глюкозинолаты, которые играют ключевую роль в защите растения от фитофагов (Despres et al., 2007). У капустных культур глюкозинолаты обычно присутствуют вместе с мирозиназой и получили название «горчично-масляная бомба» (Halkier, Gershenson, 2006). Эти два соединения изолированы в растении друг от друга, но при повреждении растительной ткани фитофагами они образуют изотиоцианаты, токсичные, в частности для гусениц капустной моли (Li, 2000). Уровень глюкозинолатов может существенно отличаться у разных видов и сортов, что и обуславливает степень их устойчивости к вредителям.

В то же время личинки *P. xylostella* обладают защитным механизмом для детоксикации глюкозинолатов и их токсичных продуктов гидролиза с помощью фермента сульфатазы в среднем кишечнике. Фермент активно предотвращает образование токсинов путем преобразования глюкозинолатов в десульфоглюкозинолаты, а не в более токсичные нитрилы и изотиоцианаты. Этот механизм позволяет *P. xylostella* питаться на широком спектре растений семейства Brassicaceae (Hopkins et al., 2009; Chen et al., 2020). С другой стороны, установлено, что активность пищеварительных ферментов капустной моли (протеазы, амилаза и ферменты, гидролизующие гликозиды) существенно подавляется при питании устойчивыми сортами капустных культур. Исследователи связывают это явление с экспрессией ингибиторов ферментов, что в настоящий момент активно исследуется (Fathipour et al., 2020).

Естественные природные враги капустной моли представлены широким видовым составом энтомопатогенных организмов и энтомофагов. У капустной моли выявлены заболевания различной этиологии. Вирусы гранулеза капустной моли были обнаружены в Японии, Индии, Китае, на Тайване и др. странах (Sarfranz et al., 2005). Смертность гусениц от кенийского штамма GVs в полевых экспериментах составляла от 82 до 90% в зависимости от возраста личинок (Grzywacz et al., 2001). Несколько изолятов вируса гранулеза PlxyGV были генетически охарактеризованы и в настоящее время полная последовательность генома PlxyGV-Япон доступна для сравнения с новыми изолятами. На примере южноафриканского штамма PlxyGV-SA показано, что вирус вызывает гибель личинок преимущественно младших возрастов, что необходимо учитывать при использовании вирусных препаратов в полевых условиях (Abdulkadir et al., 2015). В Китае был выделен вирус ядерного полиэдроза этого фитофага (Kariuki, McIntosh, 1999). В недавних исследованиях иранских ученых полулетальная концентрация ВЯП для личинок 2-го возраста капустной моли составляла  $3,8 \times 10^4$  полиэдров/мл (Kalantari et al., 2019).

Бактерии *Bacillus thuringiensis* Berliner (Bt) считаются самыми распространенными патогенами чешуекрылых вредителей, в практике защиты растений наиболее востребованы препараты на основе нескольких подвидов этой бактерии. Так, в нашей стране уже несколько десятков

лет используются биопрепараты Лепидоцид (Bt subsp. *kurstaki*) и Битоксибациллин (Bt subsp. *thuringiensis*), что создает предпосылки появления резистентных популяций вредителей (Калмыкова и др., 2016). Еще в конце прошлого столетия были выявлены популяции капустной моли, проявляющие устойчивость к Bt subsp. *kurstaki* (препарат Dipel) и Bt sp. *aizawai* (Tabashnik et al. 1993; Sarfranz et al., 2005) и высказывались предложения разумного использования бактериальных препаратов. В РФ для контроля численности чешуекрылых насекомых не применяют Bt subsp. *aizawai*, в связи с чем, разработка нового биопрепарата на основе данного подвида является актуальным направлением исследований для расширения ассортимента биологических средств защиты растений. В наших опытах экспериментальный штамм Bt subsp. *aizawai* проявлял высокую активность в отношении личинок капустной моли и некоторых других чешуекрылых фитофагов – существенная гибель гусениц *P. xylostella* 3-го возраста наступала уже через 1 сутки после заражения, ЛК<sub>50</sub> при этом составляла  $4,25 \times 10^7$  спор / мл, на 2-е сутки, как правило, наблюдали 100%-ю гибель вредителя (Андреева и др., 2019).

Среди энтомопатогенных грибов, поражающих капустную моль, были отмечены энтомофторовые – *Zoophthora radicans*, аскомицеты – *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, *Paecilomyces farinosus* и др. (Sarfranz et al., 2005). Наибольшее значение из них имеют энтомофторовые грибы, способные при благоприятных условиях вызывать эпизоотии в популяциях вредителя (Vickers et al., 2004). Так, во время массового размножения капустной моли в условиях Сибири в 2019 г. развитие эпизоотии энтомофтороза во второй половине вегетационного периода привело к существенному снижению численности фитофага (Андреева et al., 2020), и в начале следующего сезона капустная моль не имела практического значения. В своих исследованиях Xia с соавт. (2013) подробно изучили протекание инфекционного процесса у личинок капустной моли при заражении оригинальными штаммами грибов *B. bassiana*, *M. anisopliae* и *Isaria fumosorosea*. Не смотря на схожие гистопатологические изменения, наблюдались и различия в действии разных видов грибов, проявляющиеся в варьировании симптомов и скорости протекания микозов. Наиболее активным в отношении вредителя оказался штамм *B. bassiana*. В других экспериментах установлена высокая активность *M. anisopliae* против капустной моли, при этом была выявлена зависимость эффективности от дозы инокулята, а также отмечено, что восприимчивость гусениц к грибному патогену была выше у популяций фитофага, чувствительных Bt-инфекции (Batta, 2018). Эффективность энтомопатогенных грибов против фитофагов связана не только с живыми структурами патогенов, но и их метаболитами. В частности, показана возможность использования бассианолида (bassianolide), продуцируемого *Lecanicillium lecanii*, для снижения численности *P. xylostella* (Ravindran et al., 2018).

Из других патогенов отмечено заражение капустной моли некоторыми видами микроспоридий, включая неидентифицированные изоляты группы *Nosema/Vairimorpha*, а также *Nosema (Vairimorpha) imperfecta* (Canning et al., 1999). В работах Kermani с соавт. (2014) показана зависимость эффективности микроспоридий рода *Nosema* от



количества спор и температуры. Так, при заражении личинок 2-го возраста *P. xylostella* наибольшая гибель особей (92%) была получена в варианте с использованием концентрации  $10^5$  спор/мл при температуре 35°C, при 30 и 20°C смертность насекомых составляла около 50%, а наименьшая гибель была отмечена при 25°C (26%). Влияние температурного фактора на протекание инвазионного процесса и эффективность микроспоридий имеет большое практическое значение, т.к. позволяет установить оптимальные условия, при которых целесообразно использовать *Nosema* sp. в комплексе защитных мероприятий от капустной моли. Предпринимались попытки использования *Steinernema carpocapsae* W. против этого вида вредителя, но эффективность нематод была не высока, однако при совместном применении с бактериями *Vt* subsp. *kurstaki* она увеличивалась (Baug et al., 1998). В лабораторных условиях при заражении личинок капустной моли изолятом *S. carpocapsae*, предоставленным для исследований компанией Koppert, гибель особей достигала 88–100% в зависимости от дозы нематод и времени экспозиции (Zolfagharian et al., 2014).

Видовой состав насекомых и других животных, отмеченных в качестве энтомофагов вредителя, включает не менее 135 представителей (Delvare, 2004; Sarfraz et al., 2005). Среди хищников, питающихся разными фазами развития капустной моли, обнаружены некоторые муравьи, мухи-тахины, клопы, жуки, пауки и птицы (Sarfraz et al., 2005; Vieira et al., 2016). Однако большинство исследователей отмечают ведущую роль в регуляции численности капустной моли паразитических видов отряда Hymenoptera. Наиболее значимые из них относятся к семействам Ichneumonidae (*Diadromus* sp., *Diadegma insulare*, *D. fenestrata*, *D. leontinae* и др.), Braconidae (*Microplitis plutellae*, *Cotesia plutellae*), Eulophidae (*Oomyzus sokolowskii*). Так, Marchioro и Foerster (2016) по результатам исследований, проведенным в Южной Бразилии, отмечают, что комплекс паразитоидов (*Diadegma leontinae*, *Apanteles piceotrichosus*, *Siphona* sp. и др.) был основным фактором, влияющим на популяционную динамику *P. xylostella*, снижая численность вредителя на 48%. В условиях Молдавии, северо-восточной Румынии, капустная моль не вызывает значительных экономических потерь, так как рост ее популяций в значительной степени ограничен действием сложного комплекса энтомофагов, состоящего из более чем 30 видов паразитоидов, заселяющих в среднем до 60–70%, иногда более 90% особей вредителя в популяции (Mustață G., Mustață M., 2007). В северо-западных провинциях Южной Африки численность капустной моли успешно контролируется естественными врагами, если на полях не применяют инсектициды. В общей сложности в этих провинциях были обнаружены 3 вида яйцеедов, 8 личиночных, 4 личиночно-куколичных и 6 куколичных паразитоидов, кроме того, были идентифицированы 12 видов гиперпаразитов (Kfir et al., 2011).

В условиях Сибирского региона наиболее эффективными и распространенными паразитами капустной моли являются виды рода *Diadegma* spp. По данным сибирских ученых, изучавших энтомофагов капустной моли в конце прошлого столетия, заселенность гусениц *Diadegma* sp. в конце второго поколения вредителя обычно достигала

50–56%, а в конце лета увеличивалась до 75–85% (Горбунов и др., 2008). Однако, более поздние наблюдения, проведенные на посадках капусты, свидетельствуют о том, что число паразитированных особей капустной моли в середине и в конце вегетационного периода существенно снижалось по сравнению с заселением энтомофагом двух первых поколений вредителя, что вероятно связано с интенсивным использованием химических инсектицидов (Андреева, Шаталова, 2017; Andreeva et al., 2020).

Имеются сведения о влиянии энтомопатогенных организмов на энтомофагов капустной моли. Так, штамм HD1 *Bacillus thuringiensis* оказался токсичным для молодых личинок капустной моли, которые погибали вместе с *Diadegma* sp., паразитировавших на гусеницах короткое время (не более 2-х дней). При воздействии бактерий на личинок моли, заселенных энтомофагом более длительное время, паразит завершал свое развитие. В этом случае наличие HD1 не влияло на генерацию F1 *Diadegma* sp., достоверных различий по длительности развития личиночной и куколичной стадий, соотношению полов, продолжительности жизни взрослых особей и проценте паразитизма между взрослыми из HD1-инфицированных и неинфицированных личинок не обнаружено (Monerrat, Bordat, 2017). В других исследованиях показано, что *B. thuringiensis* var. *kurstaki* (serotype H-3a3b, strain Z-52) вызывает гибель личинок *Diadegma insulare* опосредованно, убивая восприимчивых хозяев, в которых они развиваются (Ebrahimi et al., 2012). Также выявлено, что заражение личинок *P. xylostella* энтомофторовым грибом *Zoophthora radicans* приводило к 100%-й гибели энтомофагов *Diadegma semiclausum* и *Cotesia plutellae*, паразитирующих в хозяине не более 4-х дней, при более поздних сроках развития паразитоидов в теле гусениц процент их смертности от грибковой инфекции уменьшался (Furlong, Pell, 2000).

На примере капустной моли проведены исследования и в рамках трехчленной системы «растение-субстрат – фитофаг – энтомопатоген (энтомофаг)». В частности, восприимчивость капустной моли к биопрепарату Лепидоцид существенно менялась в зависимости от разновидности и сорта капусты. Так, биологическая эффективность препарата против гусениц этого фитофага на белокочанной капусте сорта Подарок (как менее предпочитаемой для данного вредителя разновидности) на 3–7 сутки после обработки была выше на 20–24% по сравнению с краснокочанной капустой сорта Марс (Андреева и др., 2013). В экспериментах с чистыми культурами установлено, что изотиоцианаты, выделенные из капустных культур, подавляли рост энтомопатогенных грибов *Tolypocladium cylindrosporium*, *T. cylindrosporium* и *M. anisopliae*, однако при моделировании полевых условий (внесение энтомопатогенов в почву с растущими растениями сем. Brassicaceae) отрицательного действия вторичных метаболитов на грибы не обнаруживали (Klingen et al., 2002).

Против капустной моли используется широкий ассортимент химических инсектицидов на основе действующих веществ, относящихся к различным химическим классам – пиретроиды, неоникотиноиды, фосфорорганические вещества, препараты на основе ингибиторов синтеза хитина (Справочник пестицидов..., 2021). Однако

многочисленными научными исследованиями, подтвержденными на практике, доказано появление популяций *P. xylostella*, резистентных ко многим химическим препаратам (Коваленков, Тюрина, 2016; Поддубная, 2016; Santos, 2011; Richardson et al., 2020; Andreeva et al., 2020). Эксперименты по определению эффективности более 10 химических инсектицидов с различным действующим веществом, проведенные на сибирских популяциях капустной моли, показали, что все испытанные препараты эффективны только против гусениц младших возрастов и частично уничтожают или стерилизуют бабочек. Препараты не действуют на куколок, яйца и гусениц старших возрастов. Отмечено, что системные препараты действуют замедленно – гусеницы начинают погибать только через 12 часов (диметоат, имидаклоприд, тиаметоксам) и за это время успевают повредить более 50% листовой поверхности. При использовании любого контактного препарата скорость действия варьировала от 30 минут (лямбда-цигалотрин и малатион) до 4.5 часов (эсфенвалерат), поврежденность растений в этих вариантах составила не более 7% (Поддубная, 2016).

В условиях Краснодарского края в полевых экспериментах на посевах рапса ярового сортов Галант и Руян установлена высокая эффективность химических инсектицидов Лямдекс, КЭ, Данадим Эксперт, КЭ, Кинмикс, КЭ, Фуфанон Эксперт, ВЭ, Пиринекс Супер, КЭ и биологически активной композиции, включающей препараты Пиримифосметил и Альфа-циперметрин против капустной моли. Наибольшая эффективность была получена при использовании инсектицида Пиринекс супер (1л/га) и биологически активной композиции (1.3 л/га), обеспечивших гибель личинок фитофага на уровне 92.5–97.5 и 97.5–100% соответственно (Семеренко, 2019).

В целом, большинство рекомендаций по борьбе с капустной молью в настоящее время, как на рапсе, так и на капусте, сводятся к комбинированному применению инсектицидов различного спектра действия. Так, в начале вегетационного периода при появлении первого поколения вредителя целесообразно использовать контактно-кишечные препараты с репеллентным эффектом, в частности на основе пиретроидов, в дальнейшем рекомендуется проводить обработки баковыми смесями препаратов с разными принципами действия (контактно-кишечные и системные с добавлением поверхностно активных веществ) с периодичностью 5–7 дней. Кратность обработок определяется численностью вредителя в условиях конкретного агроценоза (Капустная моль – меры борьбы; Капустная моль (рекомендации)). Предлагается и биологизированная защита рапса от капустной моли, включающая комплекс предупредительных и истребительных мероприятий. В частности, в качестве профилактических мер рекомендуется нанесение на растительные остатки биопрепаратов-редуцентов (грибов *Trichoderma*) и энтомопатогенных биопрепаратов, поскольку входящие в их состав микроорганизмы заселяют уходящих на зимовку насекомых, что в дальнейшем снижает численность вредителя. В начале нового вегетационного периода при появлении имаго капустной моли рекомендуется проводить обработки энтомопатогенными препаратами каждые 10–15 дней. При массовом размножении фитофага крайней мерой для

усиления биозащиты является применение инсектицидов системного действия. Не исключено использование насекомых-энтомофагов – *Horogenes fenestralis*, *H. armillata*, *Apanteles vestalis*, *A. fuliginosus*, *Trichogramma evanescens* (Сафроновская).

Феромониторинг считается относительно нетрудоемким и обладающим достаточно высокой точностью методом обнаружения и учета насекомых-вредителей. В последние годы на базе опытных участков Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВНИИЗР, Воронеж) и Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (Краснодарский край) прошли трехлетние испытания феромонов капустной моли, синтезированные специалистами АО «Щелково Агрохим». Во время экспериментов была отработана концентрация действующих веществ, подобран наиболее эффективный вид феромонного испарителя, позволяющего четко проследить динамику лёта бабочек капустной моли (Семеренко, Бушнева, 2018; Бобрешова и др., 2020). Результаты экспериментов, как утверждают разработчики феромона, полученные в 2-х регионах страны, достаточно сильно различаются, в связи с чем, единый критерий оценки экономического порога вредоносности, общего для регионов, возделывающих рапс, определить не представляется возможным, то есть для каждого региона он, по всей видимости, будет индивидуальным. Однако, в целом, препарат показал высокую надёжность и селективность и по предварительным данным, ориентировочное значение ЭПВ капустной моли составляет 30–50 особей/ловушку/неделю. С другой стороны, с помощью феромониторинга можно безошибочно проследить динамику развития численности вредителя на протяжении всего периода вегетации, а также спрогнозировать сроки проведения химических обработок. С 2018 года компания «Щёлково Агрохим» начала реализацию этих ловушек в России (Абрамович, 2020).

За рубежом исследования по феромониторингу капустной моли также касаются изучения эффективности различных смесей феромонов и готовых коммерческих продуктов, а также добавок к основной феромонной смеси на разных географических популяциях *P. xylostella* (Evenden, Gries, 2010; Miluch et al., 2014), использования комбинаций феромонов с химическими инсектицидами (Mitchell, 2002), изучения влияния конструкций диспенсеров, скорости высвобождения феромонов и продуктов их разложения на привлекательность смеси феромонов для самцов фитофага (Miluch et al., 2014), а также определения оптимального месторасположения, высоты установки и количества ловушек на единицу площади посевов и посадок капустных культур (Syed et al., 2019).

В целом, исследования, посвященные капустной моли, охватывают значительный временной период наблюдений и экспериментов. Большой опыт в этом плане накоплен зарубежными исследователями, что отражено многочисленными публикациями в иностранной литературе. Увеличение вредоносности этого фитофага в различных регионах нашей страны, обусловленное изменением погодноклиматических условий, значительным расширением площадей, занятых капустными культурами, появлением резистентных к химическим инсектицидам популяций

вредителя, требует разработки новых эффективных и безопасных средств регуляции численности этого фитофага. Большой потенциал в этом направлении видится в изучении природных врагов капустной моли: высокоэффективных паразитических насекомых и энтомопатогенных организмов, в частности, различных подвидов бактерии *Bacillus thuringiensis*, не реализованных в настоящее время

в качестве основы биопрепаратов в Российской Федерации. Важной составляющей в системе защиты капустных культур от этого опасного фитофага является отработка приемов феромониторинга, позволяющих более точно определять численность вредителя и оптимальные сроки проведения защитных мероприятий.

#### Библиографический список (References)

- Абрамович Н (2020) Феромониторинг – экологичная защита рапса. *BETARENAgro*. 4(12):46–49. <https://betaren.ru/upload/iblock/412/41249d0614d0501d7ef7f20a8cebc7f6.pdf>
- Андреева ИВ, Шаталова ЕИ, Штерншис МВ, Шульгина ОА и др (2013) Роль кормового ресурса в численности фитофагов капусты и их биоконтроле. *Сибирский экологический журнал* 3:439–446
- Андреева ИВ, Шаталова ЕИ (2017) Сезонное развитие капустной моли и ее энтомофагов в Западной Сибири. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки* 3:42–48
- Андреева ИВ, Ашмарина ЛФ, Шаталова ЕИ (2019) Особенности изменения фитосанитарного состояния кормовых культур в условиях Западной Сибири. *Достижения науки и техники АПК* 10:26–30. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11006
- Андреева ИВ, Шаталова ЕИ, Калмыкова ГВ, Акулова НИ и др (2019) Восприимчивость разных видов чешуекрылых насекомых к штамму *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai*. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки* 49(6):44–52. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2019-6-5>
- Андреева ИВ, Шаталова ЕИ, Ульянова ЕГ (2020) Способ разведения капустной моли *Plutella xylostella* L. Патент на изобретение RUS 2735251
- Асякин БП (2005) Параметры механизмов иммунитета овощных культур. Иммуногенетические методы повышения сопротивляемости агроценозов к стрессовым воздействиям биогенного характера. Научно обоснованные параметры конструирования сортов сельскохозяйственных культур. М.- СПб. 32–37
- Асякин БП (2015) Биологическое обоснование защиты капусты, возделываемой по безрассадной технологии, от комплекса вредных организмов. *Вестник защиты растений* 2(84):48–52
- Бобрешова ИЮ, Рябчинская ТА, Стулов СВ, Пятнова ЮБ и др (2020) Метод феромониторинга капустной моли (*Plutella xylostella* L.) – опасного вредителя рапса. *Агрохимия* 7:68–75
- Вилкова НА, Нефедова ЛИ, Асякин БП, Фасулати СР и др (2004) Научно-обоснованные параметры конструирования устойчивых к вредителям сортов сельскохозяйственных культур. СПб.: ВИЗР. 76 с.
- Внимание!!! Капустная моль! Сетевое издание «АгроИнфо» URL: <https://agroinfo.kz/vnimanie-kapustnaya-mol/> (21.02.2021).
- Выступова М (2019) Капустная моль минирует рапс. <http://tomsk-novosti.ru/kapustnaya-mol-miniruet-raps/> (12.01.2021)
- Горбунов НН, Цветкова ВП (2001) Фитосанитарный контроль за вредителями и сорняками сельскохозяйственных культур в Сибири: учебное пособие. Новосибирск: Новосибирский ГАУ. 146 с.
- Горбунов НН, Цветкова ВП, Штундюк АВ, Васильковская ЛН (2008) Вредители овощных и плодово-ягодных культур в Сибири: учебное пособие. Новосибирск: Новосибирский ГАУ. 240 с.
- Егорова НФ (2007) Совершенствование элементов интегрированной защиты белокочанной капусты и рапса от основных вредителей: *Автореф. дисс. ... к.б.н.* М. 22 с.
- Запрудский А, Будревич А (2019) Рекомендации для агрономов. Капустная моль в посевах рапса. *Ж. Белорусское сельское хозяйство*. <https://agriculture.by/news/apk-belarusi/rekomendacii-dlja-agronomov.-kapustnajamol-v-posevah-rapsa> (12.01.2021)
- Иванова ОВ (1987) Об иммунитете капусты к капустной моли и капустной белянке. *Бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений* 68:59–65
- Иванцова ЕА (2007) Паразиты капустной моли в горчичных агроценозах Нижнего Поволжья. *Защита и карантин растений*. <https://cyberleninka.ru/article/n/parazity-kapustnoy-moli-v-gorchichnyh-agrotsenozah-nizhnego-povolzhya> (14.01.2021)
- Калмыкова ГВ, Горобей ИМ, Осипова ГМ (2016) Перспективы использования *Bacillus thuringiensis* как биологического агента защиты растений. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки* 4:12–19.
- Капустная моль – меры борьбы. Сетевое сообщество «Direct.Farm». URL: [https://direct.farm/?view=post\\_\\_543](https://direct.farm/?view=post__543) (21.02.2021)
- Капустная моль (рекомендации). Сайт Министерства сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь. URL: <https://mshp.gov.by/information/materials/kart-ov/plant-growing/b3c1a14fd2edde9c.html> (21.02.2021)
- Коваленков ВГ, Тюрина НМ (2016) Резистентность в популяциях вредных насекомых и клещей к инсектоакарицидам и возможности ее реверсии. Материалы Международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем». 73–78
- Мисриева БУ (2012) Биотические факторы, регулирующие численность популяции капустной моли на семенниках капусты в Дагестане. *Защита и карантин растений* 7:43–44
- Нурлыгаянов РБ, Филимонов АЛ (2018) Производство семян ярового рапса в Западной Сибири. *МСХ* 4:20–22. <https://cyberleninka.ru/article/n/proizvodstvo-semyan-yarovogo-rapsa-v-zapadnoy-sibiri> (11.09.2019).
- Овчинникова ЛА (2002) Совершенствование микробиологической защиты капусты от чешуекрылых вредителей. *Автореф. дисс. ... к.с.-х.н.* Новосибирск. 18 с.
- Осинцева ЛА (1998) Экологически безопасная система регулирования численности листогрызущих насекомых

- в агроценозе капустного поля. *Автореф. дисс. ... д.б.н.* Новосибирск. 43 с.
- Поддубная Е (2016) Капустная моль – проблемный год или кризис систем борьбы? *Агротайм* 3(29) <http://agrotime.info/?p=6449> (17.02.2017)
- Попова ТА, Хоанг ЗЛ (2015) Гибриды и биопрепараты в защите капусты от чешуекрылых вредителей. *Картофель и овощи* 6:39–40
- Постовалов АА, Григорьев ЕВ (2017) Экологические особенности вредных организмов ярового рапса в Курганской области. Материалы конференции. *Актуальные проблемы экологии и природопользования* 123–128
- Сафроновская Г.М. Капустная моль на рапсе: как избежать вспышки развития вредителя? Веб-портал «ГлавАгроном» URL: <https://glavagronom.ru/articles/kapustnaya-mol-na-rapse-kak-izbezhat-vspyshki-razvitiya-vreditelya> (21.02.2021)
- Семеренко СА, Бушнева НА (2018) Применение феромонных ловушек на яровом рапсе для учёта численности капустной моли. *Масличные культуры* 4 (176):172–177 <https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-feromonnyh-lovushek-na-yarovom-rapse-dlya-uchyota-chislennosti-kapustnoy-moli> (22.09.2020)
- Семеренко СА (2019) Феромониторинг капустной моли в посевах рапса ярового и поиск эффективных химических средств защиты от вредителя в условиях Западного Предкавказья. *Масличные культуры* 4(180):143–151 URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/feromonitoring-kapustnoy-moli-v-posevah-rapsa-yarovogo-i-poisk-effektivnyh-himicheskikh-sredstv-zaschity-ot-vreditelya-v-usloviyah> (11.03.2021).
- Спиченко ЛН, Гулий ВВ, Крупко ЛА (1980) Применение бактериальных препаратов совместно с Вирин-ЭКС против листогрызущих чешуекрылых вредителей капусты. *Биологические методы борьбы с вредными организмами.* Новосибирск. 16–19
- Спиченко НН, Кривохижин ВИ, Штерншис МВ, Мищенко ВС (1985) Защита капусты от вредителей с минимальным применением ядохимикатов в Новосибирской области. Методические рекомендации. Новосибирск. 20 с
- Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации, 2021. <https://www.agroxxi.ru/goshandbook> (18.02.2021)
- Томилова ОГ, Штерншис МВ (1994) Структурирование информации для экспертной системы «Интегрон» и ее проверка. Проблемы науки и производства в условиях аграрной реформы: Материалы научно-практической конференции Новосибирского ГАУ. 55–60
- Шаталова ЕИ, Андреева ИВ (2010) Динамика численности фитофагов в агроценозе капустного поля. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Улан-Удэ (Россия). 14–16
- Шпанев АМ (2015) Массовое размножение капустной моли. *Защита и карантин растений* 9:40–42
- Штерншис МВ, Андреева ИВ, Шаталова ЕИ, Шульгина ОА (2012) Применение биопрепаратов для защиты капусты от фитофагов в Западной Сибири. Рекомендации. Новосибирск. 25 с
- Abdulkadir F, Knox C, Marsberg T, Hill M et al (2015) Genetic and biological characterisation of a novel *Plutella xylostella* granulovirus, PlxyGV-SA. *BioControl*. 60. <https://doi.org/10.1007/s10526-015-9666-3>
- Andreeva IV, Shatalova EI, Shternshis MV (2020) Environmental and anthropogenic factors influencing key cabbage Lepidopteran pests in the southwestern Siberia. *Вестник Томского государственного университета. Биология* 51:205–211. <http://doi.org/10.17223/19988591/51/11>
- Batta Y (2018) Biocontrol of Diamondback Moth Larvae Tolerant to Bt-toxin Dipel® by the Entomopathogenic Fungus *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin (Hypocreales, Ascomycota). *Agri Res & Tech: Open Access J.* 18(2). <https://doi.org/10.19080/ARTOAJ.2018.18.556054>
- Baur ME, Kaya HK, Tabashnik BE, Chilcutt CF (1998) Suppression of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) with an entomopathogenic nematode (Rhabditida: Steinernematidae) and *Bacillus thuringiensis* Berliner. *J Econom Entomol* 91:1089–1095
- Canning EU, Curry A, Cheney S, Lafranchi-Tristem NJ et al (1999) *Vairimorpha imperfecta* n.sp., a microsporidian exhibiting an abortive octosporous sporogony in *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Parasitol* 119(3):273–286. <https://doi.org/10.1017/S0031182099004734>
- Chandrashekar K, Kumari A, Kalia V, Gujar G (2005) Baseline susceptibility of the American bollworm *Helicoverpa armigera* to *Bacillus thuringiensis* Berl. var. *kurstaki* and its endotoxins in India. *Current Sci* 88(1):167–177
- Chen W, Dong Y, Saqib HSA, Vasseur L et al (2020) Functions of duplicated glucosinolate sulfatases in the development and host adaptation of *Plutella xylostella*. *Insect Biochem Mol Biol* 119:103316.
- Delvare G (2004) The taxonomic status and role of Hymenoptera in biological control of DBM, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). In: Kirk AA, Bordat D, editors. Improving biocontrol of *Plutella xylostella*. Proceedings of the International Symposium. Montpellier, France. 17–49
- Despres L, David JP, Gallet C (2007). The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends Ecol Evol* 22(6):298–307
- Halkier BA, Gershenzon J (2006) Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annu. Rev. Plant Biol* 57:303–333
- Harcourt DG (1957) Biology of the Diamondback Moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lepidoptera: Plutellidae), in Eastern Ontario. *Can Entomol* 89(12):554–564. <https://doi.org/10.4039/ent89554-12>
- Hardy JE (1938) *Plutella maculipennis*, Curt., its natural and biological Control in England. *Bull Entomol Res* 29(4):343–372. <https://doi.org/10.1017/s0007485300026274>
- Harvey JA, Gols R, Wagenaar R, Bezemer T (2007) Development of an insect herbivore and its pupal parasitoid reflect differences in direct plant defense. *J Chem Ecol* 33:1556–1569
- Hopkins RJ, van Dam NM, van Loon JJ (2009) Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annu Rev Entomol* 54:57–83
- Fathipour Y, Kianpour R, Bagheri A, Karimzadeh J et al (2019). Bottom-up effects of Brassica genotypes on performance of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Crop Prot* 115:135–141

- Fathipour Y, Kianpour R, Bagheri A, Karimzadeh J et al (2020) Targeting *Plutella xylostella* digestive enzymes by applying resistant Brassicaceae host cultivars. *J Crop Prot* 9(1):65–79
- Furlong MJ, Pell JK (2000) Conflicts between a Fungal Entomopathogen, *Zoophthora radicans*, and Two Larval Parasitoids of the Diamondback Moth. *J of Invert Pathol* 76(2):85–94. <https://doi.org/10.1006/jipa.2000.4943>
- Gols R, Bukovinsky N, van Dam N, Dicke M (2008) Performance of generalist and specialist herbivores and their endoparasitoids differs on cultivated and wild Brassica population. *J Chem Ecol* 34:132–143
- Grzywacz D, Parnell M, Kibata G, Oduor G (2001) The development of endemic baculoviruses of *Plutella xylostella* (diamondback moth, DBM) for control of DBM in East Africa. In: Endersby NM, Ridland PM, editors. The management of diamondback moth and other crucifer pests. Proceedings of the Fourth International Workshop. Melbourne, Australia: Department of Natural Resources and Environment. 179–183
- Ebrahimi M, Sahragard A, Talaei-Hassanloui R (2012) Effect of *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* on survival and mortality of immature and mature stages of *Diadegma insulare* parasitizing *Plutella xylostella*. *Phytoparasitica* 40(4):393–401
- Evenden ML, Gries R (2010) Assessment of commercially available pheromone lures for monitoring diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) in canola. *J Econ Entomol* 103(3):654–61. <https://doi.org/10.1603/ec09339>. PMID: 20568610
- Kalantari M, Fard Z, Marzban R (2019). Virulence Determination Nuclear Polyhedrosis Virus on Cotton Bollworm *Helicoverpa armigera* and Diamond Back Moth, *Plutella xylostella*. <https://www.researchgate.net/publication/336275956> (12.03.2021)
- Kariuki CW, McIntosh AH (1999) Infectivity studies of a new baculovirus isolate for the control of the diamondback moth (Plutellidae: Lepidoptera). *J Econ Entomol* 92:1093–1098
- Kermani N, Abu-hassan Z-A, Dieng H, Ismail NF et al (2014) Correction: Pathogenicity of *Nosema* sp. (Microsporidia) in the Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). PLoS ONE 9(1): 10.1371/annotation/4ba70a5b-bfd5-4335-9f1b-dd96afd9a6d5. <https://doi.org/10.1371/annotation/4ba70a5b-bfd5-4335-9f1b-dd96afd9a6d5>
- Kfir R, Srinivasan R, Shelton A, Collins HL (2011) Efficacy of *Plutella xylostella* parasitoids in South Africa and their use in biological control – a review. Proceedings of the 6th international workshop on management of the diamondback moth and other crucifer insect pests. AVRDC–The World Vegetable Center 87–92
- Klingen I, Hajek A, Meadow R, Renwick J (2002) Effect of brassicaceous plants on the survival and infectivity of insect pathogenic fungi. *BioControl* 48:411–425
- Li Q, Eigenbrode S, Stringam G, Thiagarajah M (2000) Feeding and growth of *Plutella xylostella* and *Spodoptera eridana* on *Brassica juncea* with varying glucosinolate concentrations and myrosinase activity. *J Chem Ecol* 26(10):2401–2410
- Liu YB, Tabashnik BE (1997) Visual determination of sex of diamondback moth larvae. *Can Entomol* 129(03):585–586 <https://doi.org/10.4039/ent129585-3>
- Marchioro CA, Foerster LA (2011) Development and survival of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) as a function of temperature: effect on the number of generations in tropical and subtropical regions. *Neotrop Entomol* 40(5):533–541 <http://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000500003>
- Marchioro CA, Foerster LA (2016) Biotic factors are more important than abiotic factors in regulating the abundance of *Plutella xylostella* L., in Southern Brazil. *Rev Bras Entomol* 60:328–333
- Miluch CE, Dosdall LM, Evenden ML (2014) Factors Influencing Male *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) Capture Rates in Sex Pheromone-Baited Traps on Canola in Western Canada. *J Econ Entomol* 107(6):2067–76. <https://doi.org/10.1603/EC13371>
- Mitchell ER (2002) Promising new technology for managing diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) in cabbage with pheromone. *J Environ Sci Health B* 37(3):277–290 <https://doi.org/10.1081/PFC-120003105>
- Mohammad FD, Fauziah I, Mohd Z, Fairuz K, Abu ZU, Syed AR, Ismail R, Mohd Hanysyam MN, Norazliza R (2014) Asymmetry effect of intercropping non host crops between cabbage and climatic factor on the population of the diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) and yield. *Agriculture, Forestry and Fisheries* (AFF)? 3(3):171–177. <https://doi.org/10.11648/j.aff.20140303.15>
- Monerrat RG, Bordat D (2017) Influence of HD1 on the developmental stages of *Diadegma* sp. parasitoid of diamondback moth. Proceedings of the VII International Workshop on Management of the Diamondback Moth and Other Crucifer Insect Pests. At: Bangalore, India. 314–316
- Munir S, Dosdall LM, O'Donovan JT (2015) Evolutionary ecology of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and *Diadegma insulare* (Cresson) in North America: A review. *Annual Research & Review in Biology* 5(3): 189–206
- Mustață G, Mustață M (2007) *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) and its natural biological control in the region of Moldavia, Romania. *Analele Științifice ale Universității „Al. I. Cuza” Iași, s. Biologie animală*, Tom LIII. 149–158
- Philips CR, Fu Z, Kuhar TP, Shelton AM et al (2014) Natural History, Ecology, and Management of Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae), With Emphasis on the United States. *J Integr Pest Manag* 5(3):D1–D11 <https://doi.org/10.1603/IPM14012>
- Ravindran K, Sivaramakrishnan S, Hussain M, Dash C et al (2018) Investigation and molecular docking studies of Bassianolide from *Lecanicillium lecanii* against *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Comp Biochem Physiol. Part C: Toxicology & Pharmacology* 206:65–72
- Richardson EB, Troczka BJ, Gutbrod O, Davies TG et al (2020) Diamide resistance: 10 years of lessons from lepidopteran pests. *J Pest Sci* 93:911–928. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01220-y>
- Saeed S, Jaleel W, Naqqash MN, Saeed Q et al (2019) Fitness parameters of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera; Plutellidae) at four constant temperatures by using age-stage, two-sex life tables. *Saudi J Biol Sci* 26(7):1661–1667. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.08.02>
- Santos VC (2011) Insecticide Resistance in Populations of the Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), from the State of Pernambuco, Brazil.

- Neotrop Entomol* 40(2):264–270. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000200017>
- Sarfraz R, Keddie B, Dossall L (2005). Biological control of the diamondback moth, *Plutella xylostella*: a review. *Biocontrol Sci Technol* 15(8):763–789
- Schuler T, Potting R, Denholm I, Clark S (2003) Tritrophic choice experiments with *Bt*-plants, the diamondback moth and the parasitoid. *Transgenic Res* 12:351–361
- Shimabuku R, Mau R, Gusukuma-Minuto L (1997) Diamondback moth: Feeding preference among commercial varieties of head cabbage. The Management of Diamondback moth and other crucifer pests: Proceedings of the third International Workshop, Kuala Lumpur, Malaysia. 29:295–297
- Shternshis MV, Andreeva IV, Shatalova EI (2012) The influence of host plants on herbivore community composition on *Brassica* crops in Western Siberia. *ISRN Botany*. 6 p. <https://doi.org/10.5402/2012/682474>
- Sow G, Diarra K, Arvanitakis L, Bordat D (2013) The relationship between the diamondback moth, climatic factors, cabbage crops and natural enemies in a tropical area. *Folia Horti* 25(1):3–12. <https://doi.org/10.2478/fhort-2013-0001>
- Stehr FW (1987) pp. 304–305 in *Immature Insects*. Kendall Munt Publishing Company, Dubuque, IA. 754 p.
- Syed I, Mutthuraju GP, Doddabasappa B, Sudarshan GK et al (2019) Standardization of height and density of pheromone traps for mass trapping diamond back moth, *Plutella xylostella* (L.) in cabbage. *J Entomol Zool Studi* 7(1):1049–1052
- Tabashnik BE, Finson N, Johnson MW, Moar WJ (1993) Resistance to toxins from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* causes minimal cross-resistance to *B. thuringiensis* subsp. *aizawai* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Appl Environ Microbiol* 59:1332–1335
- Talekar NS, Shelton AM (1993) Biology, Ecology, and Management of the Diamondback Moth. *Annu Rev Entomol* 38(1):275–301. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.001423>
- Tanyi CB, Ngosong C, Ntonifor NN (2018) Effects of climate variability on insect pests of cabbage: adapting alternative planting dates and cropping pattern as control measures. *Chem Biol Technol Agric* 5(1):1–11 <https://doi.org/10.1186/s40538-018-0140-1>
- Uthamasamy S, Kannan M, Senguttuvan K, Jayaprakash SA (2011) Status, damage potential and management of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) in Tamil Nadu, India. In Proceedings of the Sixth International Workshop on Management of the Diamondback Moth and Other Crucifer Insect Pests, AVRDC-The World Vegetable Centre, Taiwan. 270–279
- Verkerk R, Wright D (1996) Multitrophic interactions and management of the diamondback moth: A review. *Bull Entomol Res* 86(3):205–216. <https://doi.org/10.1017/S0007485300052482>
- Vickers RA, Furlong MJ, White A, Pell JK (2004) Initiation of fungal epizootics in diamondback moth populations within a large field cage: Proof of concept of auto-dissimination. *Entomol Exp Appl* 111:7–17
- Vieira N, Truzzi C, Veiga A, Vacari AM et al (2016) Desenvolvimento ninfal de *Xylocoris afer* (Reuter, 1884) predando ovos de *Corcyra cephalonica* (Stainton, 1865) e *Plutella xylostella* (L., 1758). XXVI Congresso Brasileiro de Entomologia; IX Congresso Latino-americano de Entomologia At: Maceió, Alagoas, Brasil. 302 p.
- Xia J, Huang Z, Hu Q (2013). Histopathological study of *Plutella xylostella* infected by three entomopathogenic fungal species. *Advances in Entomology*. 01:15-19. <http://dx.doi.org/10.4236/ae.2013.1200>
- Zolfagharian M, Saeezadeh A, Abbasipour H, Jooyandeh A et al (2014). Efficacy of entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae* against the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) in laboratory condition. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 48. <https://doi.org/10.1080/03235408.2014.893632>

#### Translation of Russian References

- Abramovich N (2020) [The pheromone monitoring – environmental protection rape]. *BETARENAgro*. 4(12):46–49 (In Russian)
- Andreeva IV, Shatalova EI, Shternshis MV, Shulgina OA et al (2013) [Role of food resource in the number of cabbage phytophages and their biocontrol]. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal* 3:439–446 (In Russian)
- Andreeva IV, Shatalova EI (2017) [Seasonal development of diamondback moth and its entomophages in western Siberia]. *Sibirskiy vestnik selskokhozyastvennoy nauki* (3):42–48. (In Russian)
- Andreeva IV, Ashmarina LF, Shatalova EI (2019) [Peculiarities of changes in the phytosanitary status of forage crops in the conditions of Western Siberia]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 10:26–30. doi: 10.24411/0235-2451-2019-11006 (In Russian)
- Andreeva IV, Shatalova EI, Kalmykova GV, Akulova NI et al [Susceptibility of different species of lepidoptera insects to strain *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai*]. *Sibirskiy vestnik selskokhozyastvennoy nauki* 49(6):44–52. (In Russian) <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2019-6-5>
- Andreeva IV, Shatalova EI, Ulyanova EG (2020) [Method of breeding diamondback moth *Plutella xylostella* L]. Patent RUS 2735251
- Asyakin BP (2005) [Parameters of mechanisms of immunity of vegetable crops. Immunogenetic methods for increasing the resistance of agrocenoses to biogenic stress effects. Scientifically based parameters of designing agricultural crop varieties]. M.-St. Petersburg. 32–37 (In Russian)
- Asyakin BP (2015) [Biological grounds of protection of cabbage cultivated by non-seedling technology from complex of pest organisms]. *Vestnik zashchity rasteniy* 2(84):48–52 (In Russian)
- Bobreshova IJu, Ryabchinskaya TA, Stulov SV, Pyatnova JuB et al (2020) [Method of pheromone monitoring of the diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) is a dangerous pest of oilseed rape]. *Agrohimiya* 7:68–75 (In Russian)
- Vilkova NA, Nefedova LI, Asyakin BP, Fasulati SR et al (2004) [Scientifically-based parameters of designing pest-resistant varieties of agricultural crops]. St. Petersburg: VIZR. 76 p. (In Russian)



- [Attention!!! Diamondback moth!] Net Edition “AgroInfo” (In Russian) URL: <https://agroinfo.kz/vnimanie-kapustnaya-mol/> (21.02.2021)
- Vystupova M (2019) [Cabbage moth mines rapeseed]. (In Russian) <http://tomsk-novosti.ru/kapustnaya-mol-miniruet-raps/>
- Gorbunov NN, Tsvetkova VP (2001) [Phytosanitary control of pests and weeds of agricultural crops in Siberia: a textbook]. Novosibirsk: Novosibirsk State Agrarian University. 146 p. (In Russian)
- Gorbunov NN, Tsvetkova VP, Shtundyuk AV, Vasilkovskaya LN (2008) [Pests of vegetable and fruit crops in Siberia: a textbook]. Novosibirsk: Novosibirsk State Agrarian University. 240 p. (In Russian)
- Egorova NF (2007) [Improving the elements of integrated protection of white cabbage and rapeseed from major pests]. *Abstr. PhD. Biol. Thesis*. Moscow. 22 p. (In Russian)
- Zaprudskiy A, Budrevich A (2019) [Recommendations for agronomists. Diamondback moth in rapeseed crops]. *Belorusskoe selskoe hozyaistvo*. (In Russian) <https://agriculture.by/news/apk-belarusi/rekomendacii-dlja-agronomov-kapustnaja-mol-v-posevah-rapsa>
- Ivanova OV (1987) [About the immunity of cabbage to diamondback moth and cabbage whitefish]. *Bulleten Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zashchity rasteniy*. 68:59–65. (In Russian)
- Ivantsova EA (2007) [Parasites of cabbage moth in mustard agrocenoses of the Lower Volga region]. *Zashchita i karantin rasteniy* (In Russian) <https://cyberleninka.ru/article/n/parazyty-kapustnoy-moli-v-gorchichnyh-agrotsenozah-nizhnego-povolzhya> (14.01.2021)
- Kalmykova GV, Gorobey IM, Osipova GM (2016) [Prospects for the use of *Bacillus thuringiensis* as a biological plant protection agent]. *Sibirskiy vestnik selskokhozyaystvennoy nauki*. 4:12–19. (In Russian)
- [Diamondback moth – control measures]. Net community “Direct.Farm” (In Russian) URL: [https://direct.farm/?view=post\\_543](https://direct.farm/?view=post_543) (21.02.2021)
- [Diamondback moth (recommendations)]. Website of Ministry of agriculture and food of the Belarus Republic (In Russian) URL: <https://mshp.gov.by/information/materials/kart-ov-plant-growing/b3c1a14fd2edde9c.html> (21.02.2021)
- Kovalenkov VG, Tyurina NM (2016) [Resistance in populations of harmful insects and ticks to insecticides and the possibility of its reversal]. Materials of the International scientific and practical Conference “Biological plant protection—the basis for the stabilization of agroecosystems”. 73–78. (In Russian)
- Misrieva BU (2012) [Biotic factors regulating the population size of diamondback moth on cabbage testes in Dagestan]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 7:43–44. (In Russian)
- Nurlygayanov RB, Filimonov AL (2018) [Production of spring rapeseed seeds in Western Siberia]. *MSH* 4:20–22. <https://cyberleninka.ru/article/n/proizvodstvo-semyan-yarovogo-rapsa-v-zapadnoy-sibiri> (11.09.2019). (In Russian)
- Ovchinnikova LA (2002) [Improvement of microbiological protection of cabbage from lepidoptera pests]. *Abstr. PhD. Agr. Thesis*. Novosibirsk. 18 p. (In Russian)
- Osintseva LA (1998) [An environmentally safe system for regulating the number of leaf-eating insects in the agrocenosis of the cabbage field]. *Abstr. Dr. Biol. Thesis*. Novosibirsk. 43 p. (In Russian)
- Poddubnaya E (2016) [Diamondback moth – a problematic year or a crisis of control systems?]. *Agrotajm* 3(29). (In Russian) <http://agrotajm.info/?p=6449>
- Popova TA, Hoang ZL (2015) [Hybrids and biologics in the protection of cabbage from lepidoptera pests]. *Kartofel i ovoshchi* 6:39–40. (In Russian)
- Postovalov AA, Grigoryev EV (2017) [Ecological features of harmful organisms of spring rapeseed in the Kurgan region]. Materials of the conference. Current problems of ecology and nature management. 123–128 (In Russian)
- Safronovskaya G.M. [Diamondback moth on rapeseed: how to avoid an outbreak of pest?]. Web portal “GlavAgronom” (In Russian) URL: <https://glavagronom.ru/articles/kapustnaya-mol-na-rapse-kak-izbezhat-vspyshki-razvitiya-vreditelya> (21.02.2021)
- Semerenco SA, Bushneva NA (2018) [Application of pheromone traps on spring rape to account for the number of diamondback moths]. *Maslichnye kultury*. 4 (176):172–177 (In Russian) <https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-feromonnyh-lovushkek-na-yarovom-rapse-dlya-uchyotachislennosti-kapustnoy-moli> (22.09.2020)
- Semerenco SA (2019) [Pheromonitoring of cabbage moth in spring rapeseed crops and search for effective chemical means of protection against the pest in the conditions of the Western Ciscaucasia]. *Maslichnye kultury* 4(180):143–151 (In Russian) URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/feromonitoring-kapustnoy-moli-v-posevah-rapsa-yarovogo-i-poisk-effektivnyh-himicheskikh-sredstv-zashchity-ot-vreditelya-v-usloviyah> (11.03.2021).
- Spichenko LN, Guliy VV, Krupko LA (1980) [The use of bacterial preparations in conjunction with Virin-EX against leaf-eating lepidoptera pests of cabbage]. *Biologicheskie metody borby s vrednymi organizmami*. Novosibirsk. 16–19 (In Russian)
- Spichenko NN, Krivohizhin VI, Shternshis MV, Mishchenko VS (1985) [Protection of cabbage from pests with minimal use of pesticides in the Novosibirsk region. Methodological recommendations]. Novosibirsk. 20 p. (In Russian)
- Handbook of Pesticides and agrochemicals approved for use on the territory of the Russian Federation, 2020. (In Russian) <https://www.agrox.ru/goshandbook>
- Tomilova OG, Shternshis MV (1994) [Structuring of information for the Integron expert system and its verification]. Problems of science and production in the conditions of agrarian reform: Materials of the scientific and practical conference Novosibirsk State Agrarian University. 55–60 (In Russian)
- Shatalova EI, Andreeva IV (2010) [Dynamics of the number of phytophages in the agrocenosis of the cabbage field]. Materials of the All-Russian Conference of Young Scientists. Ulan-ude (Russia). 14–16 (In Russian)
- Shpanev AM (2015) [Mass reproduction of the diamondback moth]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 9:40–42 (In Russian)
- Shternshis MV, Andreeva IV, Shatalova EI, Shulgina OA (2012) [The use of biological products to protect cabbage from phytophages in Western Siberia. Recommendations]. Novosibirsk. 25 p. (In Russian)

THE DIAMONDBACK MOTH *PLUTELLA XYLOSTELLA*:  
ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL ASPECTS, HARMFULNESS, POPULATION CONTROL

I.V. Andreeva\*, E.I. Shatalova, A.V. Khodakova

*Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences,  
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, Russia*

*\*corresponding author, e-mail: iva2008@ngs.ru*

Data on prevalence, biological and physiological characteristics of the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) are presented. Pest damage is described. Reasons causing increase in harmfulness and economic importance of the insect are noted. An increase in the number of generations able to develop during growing season and earlier pest emergence are recorded under conditions of Siberian region. Factors contributing to the insect density dynamics, including plant species and variety, entomophagous arthropods and entomopathogenic microorganisms, have been considered. Range of chemical insecticides recommended for diamondback moth management in Russian Federation has been indicated. An increase in resistance to chemicals and certain entomopathogens in *P. xylostella* populations in different regions of the world has been recorded. Possibility of pheromone traps exploitation for efficient pest detection and monitoring has been established. Perspectives of novel efficient and safe means of pest density regulation have been defined.

**Keywords:** diamondback moth, prevalence, harmfulness, resistance, entomopathogenous microorganisms, entomophagous arthropods, pheromone monitoring, control measures

*Received: 12.01.2021*

*Accepted: 15.03.2021*

## ТЕХНОЛОГИИ МОДЕЛИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ КАК ИНСТРУМЕНТ АНАЛИЗА ФИТОСАНИТАРНОГО РИСКА

А.Н. Афонин<sup>1\*</sup>, Ю.Ю. Кулакова<sup>2</sup>, Ю.А. Федорова<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Всероссийский центр карантина растений, Москва

<sup>3</sup>Уфимский Институт Биологии УФИЦ РАН, Уфа

\* ответственный за переписку, e-mail: [afonin-biogis@yandex.ru](mailto:afonin-biogis@yandex.ru)

В статье рассмотрена концепция и технология оценки фитосанитарного риска распространения карантинных видов на основе эколого-географического анализа и моделирования экологических ниш. На примере карантинного вида – ипомеи плющевидной *Ipomoea hederacea* – проанализированы экологические потребности: определены основные экологические факторы, лимитирующие распространение *I. hederacea*, количественно оценены экологические амплитуды вида по отношению к каждому лимитирующему его распространению фактору. С использованием специально созданных экологических карт на основе полученных данных об экологических лимитах вида выявлены экологически пригодные для его обитания территории и создана карта эколого-географической ниши вида. С использованием созданной карты эколого-географической ниши оценен риск распространения *I. hederacea* в регионах Российской Федерации. Подобные карты могут служить основой для количественной и вместе с тем адресной оценки риска проникновения и натурализации вредоносных видов. Полученная при этом информация может быть использована для составления списков карантинных объектов, определения потенциальных ареалов чужеродных видов на территории РФ, при принятии решений по введению эффективных фитосанитарных мер, направленных на недопущение проникновения этих организмов; а в случае их проникновения – основой для организации и проведения мониторинга карантинного фитосанитарного состояния территории Российской Федерации.

**Ключевые слова:** эколого-географическая ниша, ГИС, инвазия, карантинный объект, *Ipomoea hederacea*

Поступила в редакцию: 12.11.2020

Принята к печати: 18.02.2021

### Введение

Анализ фитосанитарного риска (АФР) предусматривает оценку вероятности проникновения, акклиматизации и распространения вредных организмов на территории страны (Приказ «Об утверждении Методики осуществления анализа фитосанитарного риска», 2018). На основании АФР принимается решение о необходимости регулирования распространения карантинного объекта и принятия в отношении его карантинных фитосанитарных мер. Также на основании АФР формируется и пересматривается Перечень карантинных объектов (ФЗ «О карантине растений», 2014).

В 2017 был принят ГОСТ «Карантин растений. Анализ фитосанитарного риска для карантинных вредных организмов. Структура и требования» (ГОСТ 34309–2017, 2017). В части требований к изложению сведений об оценке фитосанитарного риска для анализируемого вредного организма в ГОСТе указывается на необходимость включения в результаты анализа сведений об оценке вероятности интродукции и распространения вредного организма. Оценка вероятности интродукции и акклиматизации анализируемого вредного организма должна включать сравнение эколого-климатических зон распространения

анализируемого вредного организма с теми, которые имеются в открытом грунте в зоне АФР. Это соответствует требованию, изложенному в вышедших в этом же году Международных стандартах по фитосанитарным мерам (МСФМ №11, 2017): «Следует определить ту часть зоны АФР, где экологические факторы благоприятствуют акклиматизации рассматриваемого вредного организма, чтобы установить зону, подверженную опасности».

Конкретные технологии, которые могут быть использованы для оценки экологической пригодности зон АФР для акклиматизации вредных организмов, в Международных стандартах и ГОСТе не прописаны, но они существуют.

Цель статьи: представить специалистам, работающим в области защиты растений и карантина, концепцию и технологию эколого-географического моделирования ниш на примере решения актуальной задачи: анализ фитосанитарного риска распространения на территории РФ карантинных объектов. В качестве модельного объекта выбран карантинный вид *Ipomoea hederacea* (L.) Jacq. Для четкого представления концепции при решении задачи применена модифицированная технология конвертного моделирования ниш.

### Концепция и технология

Информация об эколого-географическом потенциале распространения объекта может быть получена с использованием технологий анализа и моделирования

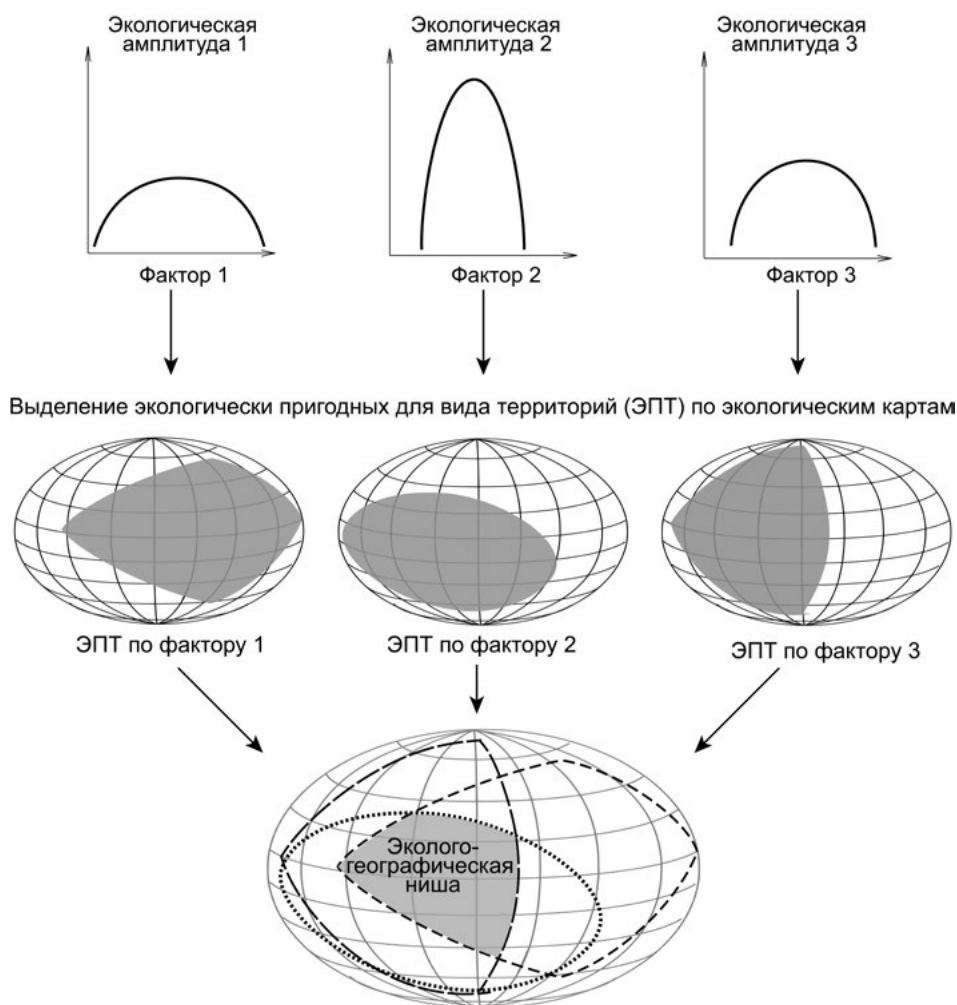
экологических ниш вредоносных биологических объектов. Технологии моделирования экологических ниш (environmental niche modelling) начали развиваться с конца

80-х годов прошлого столетия (Nix, 1986). Их развитие связано с появлением компьютерных геоинформационных систем. Концептуальной основой моделирования является определение экологической ниши в формулировке Хатчинсона (1957): экологическая ниша вида представляет собой часть воображаемого многомерного экологического пространства, по координатным осям которого отложены диапазоны отдельных экологических факторов, соответствующие границам экологических амплитуд вида, совокупность проекций которых в многомерное пространство экологических факторов формирует гиперобъем условий среды, в пределах которого вид способен существовать.

Перенос понятия экологической ниши Хатчинсона из абстрактного гиперобъема условий среды в реальное

геопространство экологических факторов позволяет перейти к понятию **эколого-географической ниши**. В картографическом представлении эколого-географическая ниша вида – это фрагмент земной поверхности, пригодный для существования вида с учетом влияния всех лимитирующих распространение вида факторов среды, а также возможного сопряженного влияния этих факторов.

Практическая реализация этой концепции заключается в возможности наложения известных точек и областей распространения биообъекта на карты экологических факторов среды, выявления при этом факторов среды, лимитирующих распространение биообъекта, и определение экологических амплитуд вида по отношению к каждому из лимитирующих факторов (рис. 1).



**Рисунок 1.** Концепция конвертного моделирования эколого-географической ниши  
**Figure 1.** The concept of climate envelope modeling of the ecological-geographical niche

Последующее моделирование заключается в выявлении на тех же экологических картах территорий, соответствующих экологическим потребностям вида по каждому из лимитирующих его распространение факторам среды. Эти карты экологически пригодных территорий по отдельным факторам объединяются в обобщенную карту экологического потенциала распространения вида, которая, по сути, является картой его эколого-географической ниши. Условие обобщения – включение в площадь эколого-географической ниши только тех участков земной поверхности, которые пригодны для обитания видов одновременно по всем лимитирующим факторам. Подобный подход к моделированию именуется конвертным. Определенная

таким образом для какого-либо североамериканского вида эколого-географическая ниша захватит и покажет территории пригодные для обитания вида не только на территории Америки, но и на других континентах. В случае проникновения вида на новый континент он сможет расселиться именно в пределах территории эколого-географической ниши. Технология моделирования эколого-географических ниш может быть использована для прогноза и оценки риска распространения биологического объекта на новые территории и, в связи с этим, служить инструментом в работе карантинных и фитосанитарных служб.

Последовательность работы по моделированию эколого-географической ниши вредоносного вида при таком

подходе складывается из следующих этапов (по Афонин, Соколова, 2018):

1. Сбор информации о местах нахождения вида;
2. Изучение биоэкологических особенностей вида и выявление экологических факторов, лимитирующих его распространение;
3. Подбор или создание карт факторов среды, лимитирующих распространение вида;
4. Сопоставление карт нахождения вида и экологических факторов среды и количественное определение

#### Анализ фитосанитарного риска с использованием технологии моделирования ниш на примере *I. hederacea*

Рассмотрим, как может работать технология анализа и моделирования экологических ниш при оценке риска возможного проникновения на территорию РФ вредоносного

#### Биоэкология и география *I. hederacea*

*Ipomoea hederacea* – однолетнее травянистое энтомофильное растение короткого дня. Стебли тонкие, обвиваются вокруг других растений. Высота обычно до 1–2 м, стелющиеся стебли могут вырастать до 3–4 метров в длину. Цветки 3–5 см в диаметре, обычно голубые. Происходит из тропиков Южной или Центральной Америки (Erwin, 2013). Встречается в странах Южной и Восточной Азии и спорадически в Европе (Zia-UI-Haq, 2012; EPPO, 2019). Вид предпочитает высокую освещенность, теплый климат и богатые, увлажненные, рыхлые почвы. Не переносит заморозки. Хорошо растет на обрабатываемых почвах, плохо конкурирует с многолетними травами. На северо-востоке США цветет с июля по сентябрь (Erwin, 2013). Фотопериодическим сигналом зацветания служит 14-часовой день (Imamura, Takimoto, 1955). Размножается семенами, одно растение может образовывать от 100 до 11000 семян. Семена начинают прорастать в начале июня, полный цикл развития растения проходят за 60–80 дней (Москаленко, 2001). Семена распространяются ветром и водными потоками, а также переносятся птицами и с семенами культурных растений в результате деятельности человека (Erwin, 2003). Растет в полях, садах, огородах, а также встречается в местах с нарушенным растительным покровом: на пустырях, обочинах дорог, свалках (Erwin, 2013; Zia-UI-Haq et al., 2012). В США *I. hederacea* засоряет в основном посева сои, хлопчатника и кукурузы. Присутствие *I. hederacea* в посевах сои в количестве одного растения на 0.6 м длины рядка, снижает урожай сои на 12% (Wilson, Cole, 1966). Семена *I. hederacea* могут быть завезены в РФ с зерном сои, кукурузы и продуктами их

#### Информация о местах нахождения вида

Информация о распространении *I. hederacea* представлена на ресурсах: GBIF – более 2900 точек (GBIF.org, 2019), USDA (USDA, 2019) и EDDMapS (EDDMapS, 2020). Известные местонахождения *I. hederacea* были введены в

#### Составление карт факторов среды, лимитирующих распространение *I. hederacea*

Для созревания семян *I. hederacea* критичен период от начала цветения до окончания вегетации. На северной границе ареала *I. hederacea* зацветает в конце лета, когда длина дня становится короче порогового значения, обычно это 14 часов. Созревание семян происходит при положительных температурах до первых осенних заморозков. Карта

экологических амплитуд вида по отношению к каждому лимитирующему фактору;

5. Выделение на экологических картах территорий, пригодных для существования вида по каждому из лимитирующих его распространение факторов среды;
6. Создание карты эколого-географической ниши вида, посредством выявления территорий, пригодных для существования вида одновременно по всем лимитирующим его распространение факторам среды (рис. 1);
7. Валидация модели ниши.

объекта *Ipomoea hederacea*, относящегося к списку карантинных организмов, отсутствующих на территории РФ (Решение «Об утверждении единого перечня карантинных объектов», 2016).

переработки из США, Бразилии (Вредители, болезни и сорняки..., 1964; Ситникова, 2013).

В ходе ранее проведенного биоэкологического исследования другого сходного по экологическим требованиям с *I. hederacea* однолетнего вида – амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) – нами было установлено, что основные экологические факторы, лимитирующие распространение однолетних короткодневных видов – это недостаточная теплообеспеченность периода созревания семян и недостаточная влагообеспеченность вегетационного периода (Афонин и др., 2019). *I. hederacea*, как и *A. artemisiifolia*, – однолетний короткодневный вид, поэтому необходимые для созревания семян суммы температур растение должно успеть получить за период от начала завязывания семян до первых осенних заморозков. Также необходимое условие для произрастания *I. hederacea*, как и других видов растений, – достаточное количество влаги. Опыт проведенного ранее моделирования экологических ниш многочисленных видов показывает, что высокую точность прогноза распространения биообъектов обеспечивает учет небольшого количества основных экологических факторов, тогда как учет второстепенных факторов может сделать модель не универсальной. Поэтому при моделировании экологической ниши *I. hederacea* были использованы два базовых экологических фактора: суммы температур за период от начала цветения до первых осенних заморозков и влагообеспеченность территории. Оценку точности получившейся карты ниши провели на этапе валидации.

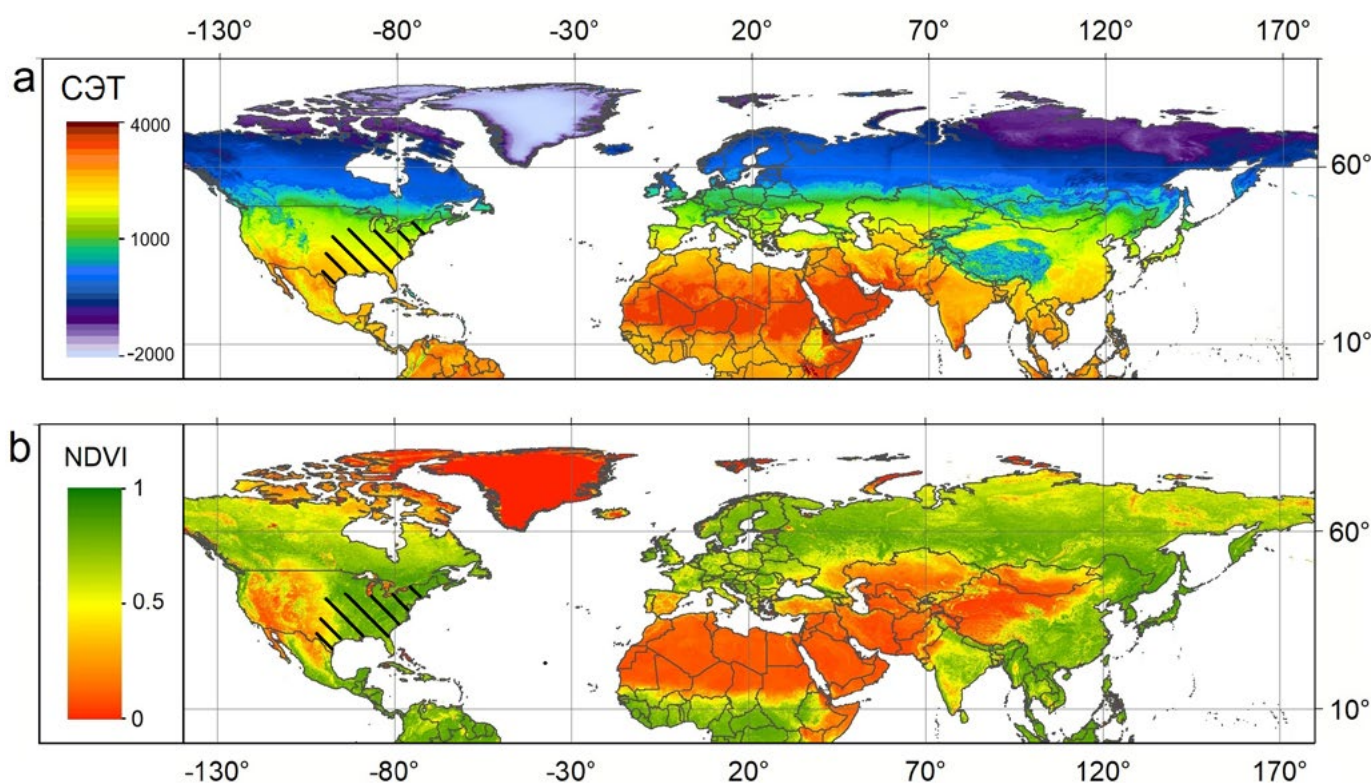
ГИС, сопоставлены с картами экологических факторов среды и использованы при эколого-географическом анализе ниши и валидации модели.

сумм активных температур выше 0 (САТ) за период от перехода длины дня через 14 часов до первых осенних заморозков была составлена нами с использованием среднемесячных слоев температур по модифицированной (Афонин и др., 2019) методике Л.С. Кельчевской (1971). Необходимые для расчета слои среднемесячных температур были

подготовлены по материалам температурного космического зондирования поверхности Земли спектро радиометром MODIS космического аппарата Terra (MODIS/Terra (Wan et al., 2015)). Пространственное разрешение карт – 0.05 градуса земной дуги. При подготовке слоев, карты средних температур на каждый месяц осреднялись за период температурных измерений аппарата Terra с 2000 по 2018 г. При работе применялись стандартные средства программного ГИС обеспечения ArcGIS 10.4 (ESRI, 2011) и Idrisi 17.02 (Clark Labs, 2012). Оценка предикативности экологических карт проводилась в программе Maxent (Phillips et al., 2020).

Для оценки влагообеспеченности был использован стандартный показатель – нормализованный индекс растительности (NDVI). От гумидных территорий к аридным

проективное покрытие растительности, ее биомасса и фотосинтетическая активность закономерно уменьшаются так же, как и отражающие эти показатели значения индексов растительности. Среднемесячные глобальные слои NDVI, как и температурные слои, были составлены по материалам космического зондирования поверхности Земли спектро радиометром MODIS/Terra (слои MOD13C2; Didan, 2015). Поскольку для *I. hederacea* наиболее критичен дефицит влаги в период цветения и завязывания семян, который в условиях первичного ареала приходится на август, в качестве показателя влагообеспеченности мы использовали карту с августовскими значениями NDVI, усредненными за 10-летний период наблюдений с 2006 по 2016 г. (рис. 2).



**Рисунок 2.** Карты экологических факторов среды, лимитирующих распространение *Ipomoea hederacea*. 2a – карта сумм температур за период от перехода длины дня через 14 часов до первых осенних заморозков; 2b – карта влагообеспеченности по показателю NDVI. Штриховкой показан ареал вида в Северной Америке по EDDMapS (2020) и GBIF (2019)

**Figure 2.** Maps of environmental factors limiting the distribution of *Ipomoea hederacea*. 2a – degree-days map for the period from the day length rising above 14 hours to the first autumn frost; 2b – map of moisture availability represented by NDVI. Shading shows the North American range of the species according to EDDMapS (2020) and GBIF (2019)

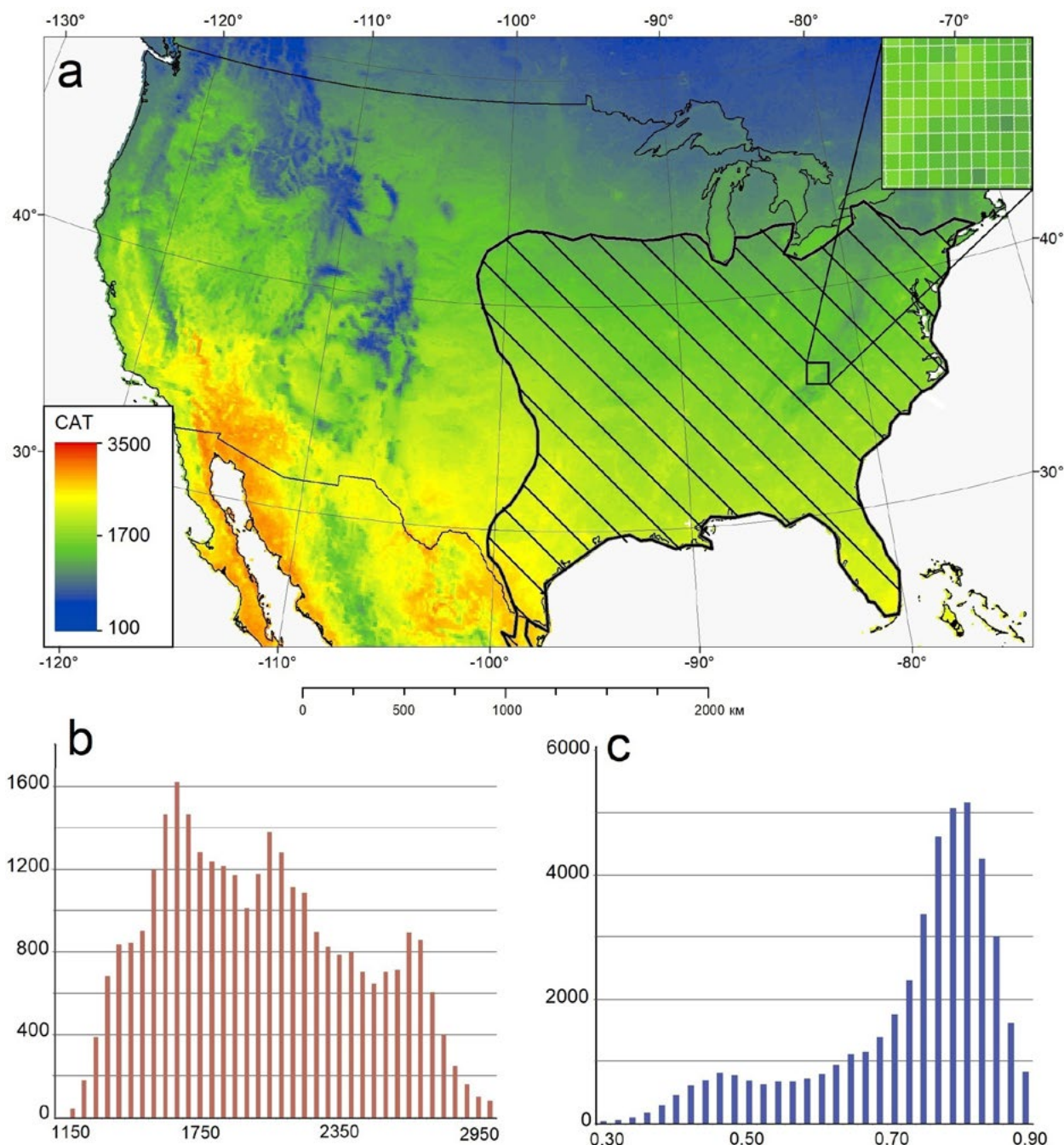
### Эколого-географический анализ ниши *I. hederacea*

За время, прошедшее с момента первого практического применения эколого-географического анализа и моделирования ниш с использованием геоинформационных технологий (Nix, 1986) до настоящего времени, были разработаны различные подходы и алгоритмы моделирования распространения видов. При этом они имеют некоторый общий базовый экологический концепт, который наиболее нагляден в варианте использования примененного нами модифицированного конвертного метода моделирования (Афонин, Соколова, 2018).

Эколого-географические амплитуды *I. hederacea* по отношению к факторам тепло- и влагообеспеченности были определены при наложении карты ее естественного ареала (EDDMapS, 2020) на составленные нами растровые карты соответствующих факторов среды: тепло- и влагообеспеченности (рис. 3).

Снятые в пределах площади ареала *I. hederacea* массивы значений со всей совокупности клеток растров экологических карт позволили определить ее экологические амплитуды по отношению к каждому лимитирующему





**Рисунок 3.** Эколого-географический анализ потребностей *Ipomoea hederacea* по отношению к фактору теплообеспеченности и влагообеспеченности. Штриховкой показан ареал вида по EDDMapS (2020) и GBIF (2019). На рисунке представлена растровая карта сумм активных температур за период от момента перехода длины дня в конце лета через 14 часов до конца вегетации (а). Значения сумм температур снимаются с каждой из клеток растра в пределах площади наложенного на температурный растр ареала. Полученные массивы данных позволяют количественно оценить экологические амплитуды *I. hederacea* по отношению к факторам теплообеспеченности (б) и влагообеспеченности (снятых с карты NDVI) (с). На осях графиков эколого-географических амплитуд *I. hederacea* показаны диапазоны значений факторов (по оси X) и количество клеток растра в заданных диапазонах значений фактора в пределах площади ареала (по оси Y)

**Figure 3.** Ecological-geographic analysis of *Ipomoea hederacea* requirements in terms of heat and moisture availability. The hatching shows the range of the species according to EDDMapS (2020) and GBIF (2019).

The figure shows a raster map of the degree-days for the period from the day length rising above 14 hours in late summer to the end of the growing season (a). The degree-day values are calculated from each of the cells of the raster within the area of the range which is overlaid onto the temperature raster. The resulting data sets allow us to quantify the ecological amplitudes of *I. hederacea* in terms of the heat (b) and moisture availability (derived from the NDVI map) (c). The ecological amplitudes of *I. hederacea* ranges of factor values are shown on the X axis and the number of raster cells in the given ranges of factor values within the species range are shown on the Y axis

распространение *I. hederacea* фактору среды. Анализ показал, что минимальные суммы температур, необходимые для созревания семян *I. hederacea*, составляют 1250

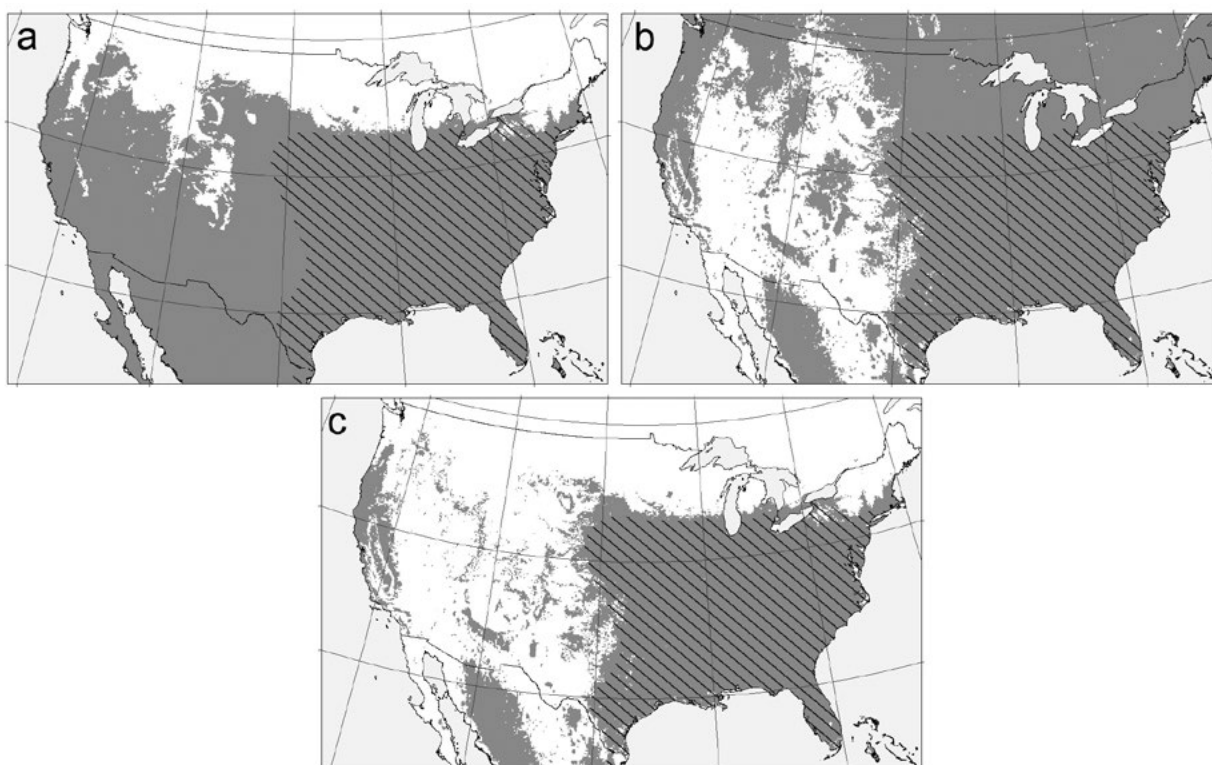
градусов. Влагообеспеченность периода созревания семян, оцененная по показателю NDVI, должна составлять не менее 0.39.

#### Создание карты эколого-географической ниши *I. hederacea*

Оценив количественно экологические амплитуды вида по отношению к лимитирующим его распространение экологическим факторам среды и имея мировые карты соответствующих экологических факторов, специалист получает возможность выявить территорию глобальной эколого-географической ниши вида, которая соответствует зоне его потенциального распространения и натурализации и является зоной фитосанитарного риска.

В приведенном примере задача выявления и картирования зоны фитосанитарного риска решается конвертным способом с использованием стандартных инструментов геоинформационных систем: модулями реклассификации

и растровой алгебры. На первом этапе моделирования на растровых картах экологических факторов среды определяются клетки, значения которых соответствуют диапазону экологической амплитуды вида по соответствующему фактору. Как было определено на этапе анализа, для *I. hederacea* это выше 1250 по фактору теплообеспеченности и выше 0.39 по фактору влагообеспеченности, оцененному в единицах NDVI. Получаются два растра, один из которых показывает территорию, пригодную по фактору теплообеспеченности (рис. 4а), второй – по фактору влагообеспеченности (рис. 4б).



**Рисунок 4.** Картографическое моделирование эколого-географической ниши *Ipomoea hederacea*. Штриховкой показан фактический ареал вида по EDDMapS (2020), серой заливкой – экологически пригодные территории по отдельным факторам (а, б) и территория эколого-географической ниши (с)

**Figure 4.** Cartographic modeling of the ecological and geographical niche of *Ipomoea hederacea*.

The hatching shows the actual range of the species according to EDDMapS (2020), and the gray fill shows the ecologically suitable areas according to individual factors (a, b) and the area of the ecological and geographic niche (c)

Далее оба растра сводятся в один таким образом, чтобы в итоговом растре были представлены только пиксели зоны, пригодной для произрастания *I. hederacea* одновременно по обоим факторам (рис. 4с). Эта выделенная территория может считаться упрощенным представлением **эколого-географической ниши**, потенциально пригодной для распространения и натурализации *I. hederacea*. При использовании в моделировании глобальных карт факторов среды, создаваемая карта эколого-географической ниши описывает не только актуальный (современный) ареал *I. hederacea*, но также и территории, которые потенциально пригодны для распространения вида, и в

будущем могут быть заняты *I. hederacea* в случае ее заноса на другие континенты.

Отметим хорошее совпадение площади фактического ареала и смоделированной эколого-географической ниши (рис. 4с). Показателями точности модели может служить комплетность (К) – процент площади фактического ареала, вошедшей в площадь смоделированной эколого-географической ниши, и показатель избыточности модели (И) – процент площади территории, вошедшей в модельную территорию, но не входящей при этом в площадь фактического ареала (рис. 4). В нашем варианте в площадь смоделированной ниши на территории Северной Америки входит 3142400 км<sup>2</sup> от общей площади

фактического североамериканского ареала *I. hederacea* равной 3170700 км<sup>2</sup>, то есть  $K = 99.1\%$ . Избыточная территория, вошедшая в площадь смоделированной ниши, но не входящая в площадь фактического ареала, составляет 273700 км<sup>2</sup>, то есть  $I = 8.6\%$  от общей площади ареала. Дисбаланс в сторону избыточности модели связан с необходимостью максимальной предикативности оценки риска. Максимальная предикативность риска достигается при этом некоторым увеличением площади прогнозируемой территории. Конвертные модели характеризуются высокой степенью универсальности, поэтому можно предположить, что предложенная глобальная модель будет характеризоваться сходной точностью и для территории РФ. Дальнейшие этапы валидации модели могут осуществляться при возможности привлечения дополнительных данных о распространении вида, не использованных при моделировании. Например, пригодность выявляемых моделью на западе территории США и Мексики анклавов

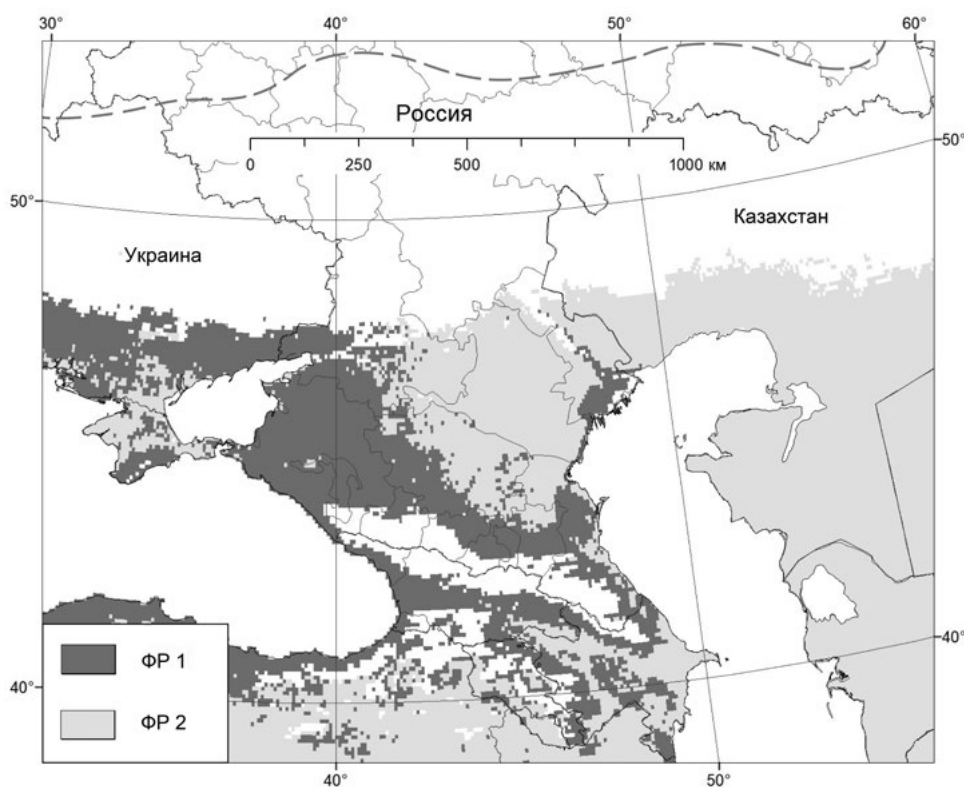
эколого-географической ниши ипомеи подтверждается фактическими местоположениями вида, обнаруживаемыми при наложении на карту ниши не использованных в анализе и моделировании точек местонахождений ипомеи из базы данных GBIF. Дополнительным этапом валидации может стать проведение специальных натурных обследований.

При анализе и моделировании распространения биообъектов могут быть использованы и другие технологии, а также различное как универсальное, так и специализированное программное обеспечение, такое как MaxEnt (Phillips, 2006), Random Forest (Breiman, 2001), CLIMEX (Hearne Software), Maxlike (Chandler et al., 2017) и др. При использовании разных средств анализа и моделирования эколого-географической ниши представленный концепт остается актуальным. Дополнительный анализ позволяет выявить сопряженное воздействие экологических факторов на биообъект и учесть его в моделировании ниши.

### Оценка фитосанитарного риска

Территория, входящая в эколого-географическую нишу вида, является зоной фитосанитарного риска распространения *I. hederacea*. В соответствии с рассмотренной выше глобальной моделью эколого-географической ниши, зона риска распространения ипомеи в России включает территории Южного федерального округа в пределах

Краснодарского и Ставропольского краев, республик Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Калмыкия, Карачаево-Черкессия, Крым, Северная Осетия, Чеченская, а также области Астраханскую и Ростовскую (рис. 5; табл. 1).



**Рисунок 5.** Фрагмент карты эколого-географической ниши *Ipomoea hederacea* на территории РФ и сопредельных стран.

Зона фитосанитарного риска (ФР 1) – зона, экологически пригодная для *I. hederacea* по условиям тепло- и влагообеспеченности; зона фитосанитарного риска для условий орошаемого земледелия (ФР 2) – зона, пригодная для *I. hederacea* по условиям только теплообеспеченности. Пунктиром показана потенциальная северная граница эколого-географической ниши для раннеспелых генотипов

**Figure 5.** Fragment of the map of the *Ipomoea hederacea* ecological and geographical niche in the Russian Federation and neighboring countries. The zone of phytosanitary risk (PR 1) is the area suitable for *I. hederacea* in relation to heat and moisture supply; the zone of phytosanitary risk under the irrigated agriculture (PR 2) is an area suitable for *I. hederacea* in terms of heat supply only. The dashed line shows the potential northern boundary of the ecological and geographical niche for early-ripening genotypes



**Таблица 1.** Площади фитосанитарного риска по областям РФ (одновременно по условиям тепло- и влагообеспеченности)

**Table 1.** Areas of phytosanitary risk in the regions of the Russian Federation (simultaneously by heat and moisture conditions)

Регион	S, км <sup>2</sup>	S, %
Краснодарский край	69190	91.0
Ставропольский край	27790	42.0
Ростовская область	27460	27.2
Респ. Дагестан	18020	35.8
Респ. Крым	9090	33.6
Чеченская Респ.	8890	51.4
Респ. Адыгея	5860	75.1
Кабардино-Балкарская Республика	6150	49.3
Респ. Северная Осетия - Алания	5280	66.0
Астраханская область	8160	18.5
Респ. Ингушетия	2710	73.5
Карачаево-Черкесская Республика	3780	26.8
Респ. Калмыкия	1050	1.4

Следует отметить, что некоторые генотипы *I. hederacea* нейтральны по отношению к фотопериоду. Наиболее характерно это для садовых декоративных форм. Фотопериодически нейтральные генотипы способны рано зацветать даже в условиях длинного дня и давать семена. Опыты,

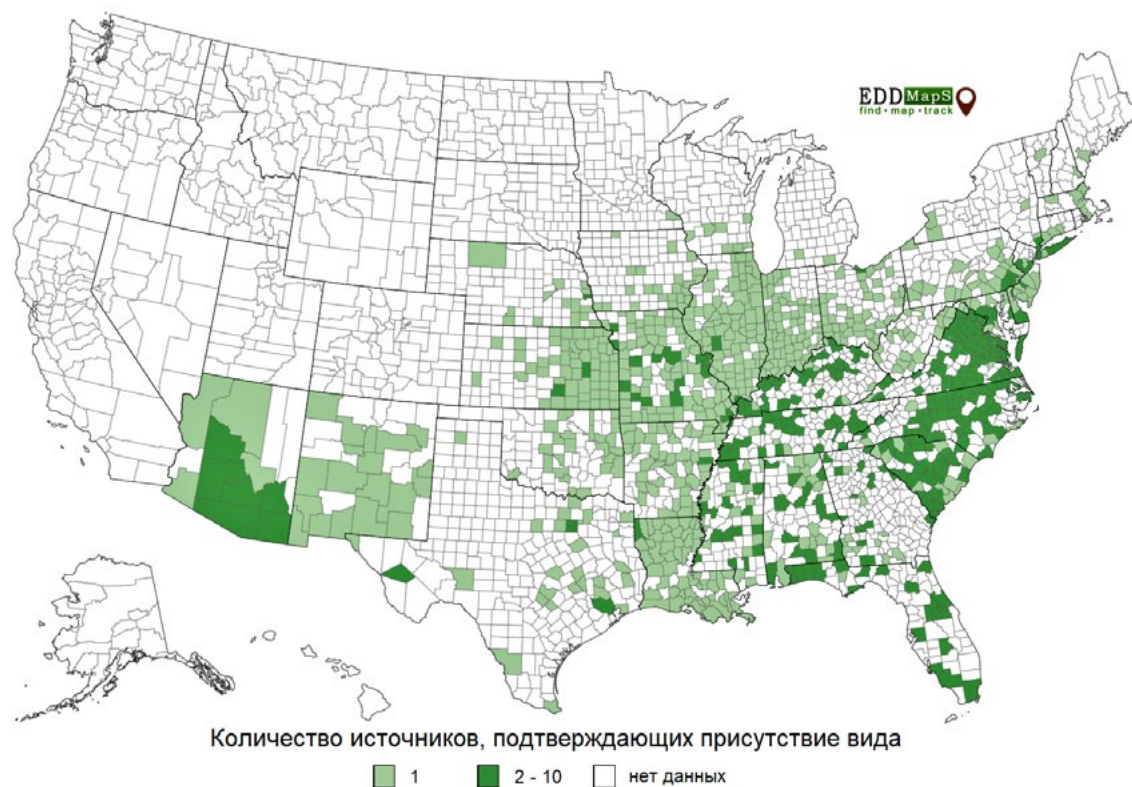
проведенные специалистами ВНИИКР, показали, что раннеспелые генотипы ипомеи плющевидной в условиях опытного чистого посева успевают сформировать зрелые плоды за период вегетации в условиях Воронежской и Курской области, но не успевают вызревать в условиях Московской области (Москаленко, 2001). Учитывая этот факт, мы отмечаем границу экологической пригодности в рамках фундаментальной экологической ниши *I. hederacea* по изолинии сумм активных температур характерных для Курской и Воронежской областей (САТ = 3200, без учета фотопериода). Указанная граница не соответствует современному фактическому распространению вида в смысле образования самоподдерживающихся популяций, но может отражать потенциал распространения раннеспелых фотопериодически нейтральных генотипов ипомеи в условиях пониженного биотического пресса.

С учетом территории орошаемого земледелия зона фитосанитарного риска может быть расширена. В нее может быть включена вся территория с достаточной для *I. hederacea* теплообеспеченностью вне зависимости от природной влагообеспеченности. В случае применения искусственного орошения вся прежде неорошаемая территория, характеризующаяся достаточной теплообеспеченностью, также становится зоной фитосанитарного риска (рис. 5, зона ФР 2).

#### Возможности детализации карт фитосанитарного риска

Более детализированные и точные карты фитосанитарного риска могут быть составлены при наличии информации о частоте встречаемости и натурализации объекта в областях его современного распространения. В частности,

на карте распространения *I. hederacea* в США дана информация о частоте встречаемости *I. hederacea*, представленная в нескольких градациях (рис. 6).



**Рисунок 6.** Карта распространения *Ipomoea hederacea* в США в градациях количества источников, где указано наличие вида (EDDMapS, 2020)

**Figure 6.** Map of *Ipomoea hederacea* distribution in the United States with the number of sources where the species is reported as present (EDDMapS, 2020)

Если считать представленную на карте территорию наиболее частой встречаемости *I. hederacea* по литературным источникам зоной ее экологического оптимума, территорию редкой встречаемости – зоной экологического пессимума, а анклав – зоной интразональной встречаемости, тогда становится возможным по каждому лимитирующему фактору определить экологические границы *I. hederacea* в грациях экологических оптимумов и пессимумов (Афонин и др., 2019). Это позволяет показать фитосанитарный риск на картах дифференцированно – в экологических грациях (рис. 7а).

Как видно из карты (рис. 7с) и таблицы 2, на территории России нет зон экологического оптимума *I. hederacea* одновременно по отношению к факторам тепло- и влагообеспеченности. Зона фитосанитарного риска представлена фрагментами территорий с различным сочетанием пессимальности по обоим лимитирующим факторам. Например, в Краснодарском крае 91 % территории в большей или меньшей степени экологически потенциально пригоден для натурализации *I. hederacea*: из них 46 % территории края составляют зону пессимальной пригодности по фактору теплообеспеченности и при этом интразональной по фактору влагообеспеченности; 21 % территории составляет зону пессимальной пригодности по обоим факторам; 18 % территории оптимальны по влагообеспеченности и пессимальны по теплообеспеченности. Территория,

оптимальная для *I. hederacea* по фактору теплообеспеченности, встречается в РФ только в Дагестане и составляет менее 2 % от общей площади республики, при этом выделяемая площадь в основном неблагоприятна по отношению к фактору влажности. С учетом орошаемых земель территория потенциально возможной натурализации может существенно расшириться для Калмыкии, Крыма, Астраханской области, Ростовской области, Ставропольского края (рис. 7с).

Из сопредельных стран экологически оптимальные районы по отношению к обоим рассмотренным лимитирующим факторам имеются на территории Грузии и Среднеазиатских республик. В случае проникновения *I. hederacea* в Грузию и Среднюю Азию, особое внимание в работе пограничных карантинных служб должно быть уделено возможности проникновения вида в РФ из этих сопредельных республик.

Отметим, что эколого-географический анализ распространения *I. hederacea*, выбранной нами в качестве модельного вида для представления концепции анализа и моделирования, проведен только по литературным данным о распространении вида. Важным этапом эколого-географического моделирования может быть натурная валидация и уточнение модели экологической ниши по результатам экспедиционных обследований в первичном и вторичном ареалах вида.

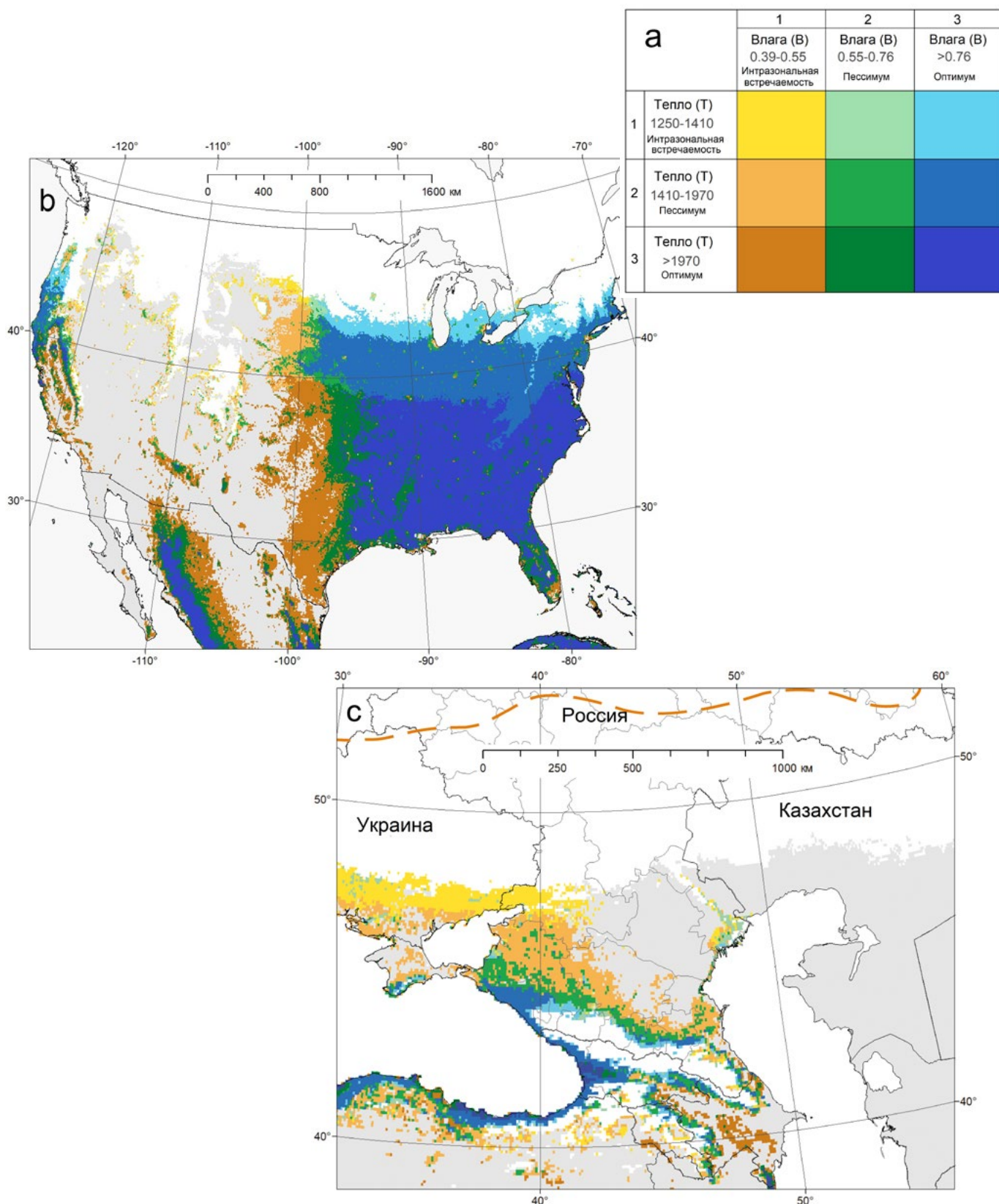
**Таблица 2.** Дифференцированная экологическая оценка риска натурализации *Ipomoea hederacea* на территории России и сопредельных стран

**Table 2.** Differentiated ecological assessment of *Ipomoea hederacea* naturalization risk in Russia and neighboring countries

Регион	S эко ниши км <sup>2</sup>	S эко/ S обл, %	1Т:1В*, %	2Т:1В, %	3Т:1В, %	1Т:2В, %	2Т:2В, %	3Т:2В, %	1Т:3В, %	2Т:3В, %	3Т:3В, %	1-3Т:0В, %
Краснодарский край	69190	91.1	0.6	46.3	0	1	20.9	0.1	4.5	17.7	0	3
Ставропольский край	27790	41.9	0.4	34.2	0	1.1	5.8	0	0.2	0.2	0	58
Ростовская область	27460	27.2	17.9	8.3	0	0.7	0.2	0	0.1	0	0	26.1
Респ. Дагестан	18020	35.8	2.2	17.9	1.6	2.1	7.6	0	1.8	2.6	0	32.5
Чеченская Респ.	8890	51.4	0	24.2	0	0	11.5	0	3.2	12.5	0	25.4
Респ. Адыгея	5860	75.1	0	8.6	0	0	36.5	0	11	19	0	7.4
Кабардино-Балкарская Республика	6150	49.4	0	11.8	0	2.9	25.9	0	5.8	3	0	1.7
Респ. Северная Осетия	5280	66.1	0	12.7	0	2.3	18.6	0	21.5	11	0	1.5
Астраханская область	8160	18.6	6.5	2.4	0	8.9	0.4	0	0.4	0	0	58
Респ. Ингушетия	2710	73.4	0	33.6	0	0	23.3	0	11	5.5	0	0
Карачаево-Черкесская Республика	3780	26.8	1	1.9	0	8.9	7.2	0	7.8	0	0	0.6
Респ. Калмыкия	1050	1.4	0.1	1.1	0	0	0.2	0	0	0	0	98
Респ. Крым	9090	33.6	0	22.2	0	1	3.1	0	3.3	4	0	65.2
Украина	82200	13.4	7.3	4.7	0	1.1	0.1	0.2	0	0	0	4.6
Грузия	23600	33.8	0	5.1	3.1	0.9	6.3	1.9	6.6	5.1	4.8	5.4
Азербайджан	33970	39.1	0.1	3.1	18.6	0.9	7.7	2.3	0.8	4.3	1.3	0
Казахстан	26600	0.8	0.4	0.4	0	0	0	0	0	0	0	36.4

(\*) Примечание: маркировка названия и цвет заголовков столбцов таблицы соответствует классу территории, в экологических грациях, указанных в ординационной матрице (рис. 7а). Территория экологически непригодная по фактору влагообеспеченности в площадь эколого-географической ниши не включена.

(\*) Note: the name and the color of the column headings of the table correspond to the rank of the area in the ecological gradations shown in the ordination matrix (Fig. 7a). The unsuitable area in relation to the moisture factor is not included in the area of the ecological-geographical niche.



**Рисунок 7.** Карта фитосанитарного риска распространения и натурализации *Ipomoea hederacea* в градациях экологических оптимумов и пессимумов. 7а – ординационная матрица-легенда градаций экологической пригодности территорий по потребностям вида к суммам температур и влаги; 7б, 7с – карты зон фитосанитарного риска в градациях экологических оптимумов и пессимумов для территорий США и России. Серым показана зона фитосанитарного риска для орошаемых земель

**Figure 7.** Map of phytosanitary risk of *Ipomoea hederacea* spread and naturalization in gradations of ecological optimums and pessimums. 7a - ordination matrix and legend of the ecological suitability gradations of territories according to the species requirements to degree-days and moisture; 7b, 7c - maps of phytosanitary risk zones in gradations of ecological optimums and pessimums for the USA and Russia. The grey is zone of phytosanitary risk for irrigated lands



### Заключение

Технологии эколого-географического моделирования ниш представляются необходимым элементом для системы анализа, оценки и мониторинга фитосанитарного риска. Для функционирования системы необходимо иметь базы данных о современном распространении, натурализации и вредоносности биологических объектов, представляющих потенциальную угрозу проникновения или дальнейшего их распространения по территории РФ. Поскольку распространение разных вредоносных объектов может лимитироваться различными экологическими факторами среды, следует предусмотреть необходимость работ по созданию уточненных компьютерных ГИС-карт экологических факторов среды, лимитирующих распространение вредных объектов. Сопряженное воздействие экологических факторов на биообъект в рамках использования описанной технологии моделирования также может быть учтено созданием и использованием экологических карт, количественно описывающих пространственное распределение рассчитанных комплексных экологических показателей. Простым примером таких карт могут служить разнообразные карты гидротермических индексов, учитывающих одновременное сопряженное влияние на организмы осадков и температур. Эколого-географический анализ и моделирование может проводиться посредством широко

используемых универсальных ГИС программ: ArcGIS (ESRI, 2011), QGIS (<http://qgis.org>) и других. Вспомогательными инструментами могут служить специализированные программные пакеты и алгоритмы: Maxent (Phillips et al., 2006), Random Forest (Breiman, 2001) и другие. Результатом эколого-географического анализа и моделирования является создание карт экологического потенциала или вероятностей распространения вредоносных объектов. Подобные карты служат основой для количественной и вместе с тем адресной оценки риска проникновения и натурализации вредоносных видов. Полученная при этом информация необходима при составлении списков карантинных видов, выборе направлений профилактических фитосанитарных обследований, а в случае проникновения вредного объекта на территорию РФ, может служить основой для оперативного адресного применения комплекса мер противодействия распространению вредного объекта. Это позволяет значительно повысить эффективность превентивных и защитных мероприятий, поскольку при наличии карт потенциального распространения вредного объекта основные оперативные действия сосредотачиваются именно и точно в районах, для которых существует наибольшая угроза закрепления и распространения вредного объекта.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 19-05-00610А.

Выражаем благодарность Москаленко Галине Павловне за ценную консультационную помощь.

### Библиографический список (References)

- Афонин АН, Соколова ЮВ (2018) Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб.: Изд-во ВВМ. 121 с.
- Афонин АН, Федорова ЮА, Ли ЮС (2019) Характеристика частоты встречаемости и обилия амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) В связи с оценкой потенциала ее распространения на европейской территории России. *Российский Журнал Биологических Инвазий* 12(2):30–38
- Афонин АН, Милютин ЕА, Федорова ЮА (2019) Создание глобальных карт сумм активных температур в связи с составлением долгосрочных прогнозов распространения биологических объектов. Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы: Материалы международной научно-практической конференции. 1:32–34
- Вредители, болезни и сорняки, обнаруженные в импортных растительных грузах (Всесоюзная сводка с 1937 по 1959 гг.). – М.: Издательство Колос, 1964. – 614 с.
- ГОСТ 34309-2017 Карантин растений. Анализ фитосанитарного риска для карантинных вредных организмов. Структура и требования (2017) <http://docs.cntd.ru/document/1200158016> (27.11.2020)
- Кельчевская ЛС (1971) Методы обработки наблюдений в агроклиматологии. Л.: Гидрометеиздат. 216 с.
- Москаленко ГП (2001) Карантинные сорные растения России. М: Гос. инспекция по карантину растений Рос. Федерации. 277 с.
- МСФМ №11 (2017) Анализ фитосанитарного риска для карантинных вредных организмов. ФАО. [https://www.ippc.int/static/media/files/publication/ru/2019/06/ISPM\\_11\\_2013\\_Ru\\_2019-06-13\\_PostCPM-14\\_InkAm.pdf](https://www.ippc.int/static/media/files/publication/ru/2019/06/ISPM_11_2013_Ru_2019-06-13_PostCPM-14_InkAm.pdf) (27.11.2020)
- Решение Совета Евразийской экономической комиссии от 30 ноября 2016 года № 158 «Об утверждении единого перечня карантинных объектов Евразийского экономического союза». <http://docs.cntd.ru/document/456047397/> (07.01.2021)
- Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 05.02.2018 №46 «Об утверждении Методики осуществления анализа фитосанитарного риска». <http://docs.cntd.ru/document/542618212> (27.11.2020)
- Ситникова НВ (2013) Карантинные сорные растения. Учебное пособие. Казань: Казанский (Приволжский) Федеральный Университет. 141 с.
- Федеральный закон «О карантине растений» №206-ФЗ (2014) <http://docs.cntd.ru/document/420208822> (27.11.2020)
- Breiman L (2001) Random forests. *Mach Learn* 45(1):5–32
- Chandler R, Royle A, Kindt R (2019) Model Species Distributions by Estimating the Probability of Occurrence

- Using Presence-Only Data. R Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/maxlike/maxlike.pdf> (27.11.2020)
- Clark Labs (2012). IDRISI Selva 17.0. Clark University Clark University, Worcester MA
- Didan K (2015) *MOD13C1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 0.05Deg CMG V006*. [Набор данных]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD13C1.006>
- EDDMapS (2020). Early Detection & Distribution Mapping System. The University of Georgia – Center for Invasive Species and Ecosystem Health. <http://www.eddmaps.org/> (27.11.2020)
- EPPO (2019) EPPO Global Database. *Ipomoea hederacea* distribution. <https://gd.eppo.int/taxon/IPOHE/distribution> (27.11.2020)
- Erwin A (2013) *Ipomoea hederacea* on Michigan Plant Diversity Website, University of Michigan. Sondag R, Burnham RJ (eds.) <http://climbers.lsa.umich.edu/?p=237> (27.11.2020)
- ESRI (2011). ArcGIS Desktop: Release 10.4.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute
- GBIF.org (2019) *Ipomoea hederacea* GBIF Occurrence Download, 18 June 2019 [Набор данных]. <https://doi.org/10.15468/dl.wxat3r>
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427
- Imamura S., Takimoto A (1955) Photoperiodic Responses in Japanese Morning Glory, *Pharbitis nil* Choisy, a Sensitive Short Day Plant. *Bot Mag (Tokyo)* 68:235–241.
- Nix HA (1986) A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. *Atlas of Australian Elapid Snakes* 7:4–15
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell* 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- USDA (2019) Natural Resource Conservation Service, The PLANTS Database. <https://plants.sc.egov.usda.gov/core/profile?symbol=IPHE> (27.11.2020)
- Wan Z, Hook S, Hulley G (2015) MOD11C3 MODIS/Terra Land Surface Temperature/Emissivity Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. [Набор данных]. NASA EOSDIS LP DAAC. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD11C3.006> (27.11.2020)
- Wilson HP, Cole RH (1966) Morningglory Competition in Soybeans. *Weeds* 14(1):49–51. <https://doi.org/10.2307/4041122>
- Zia-UI-Haq M, Riaz M, De Feo V (2012) *Ipomoea hederacea* Jacq.: A Medicinal Herb with Promising Health Benefits. *Molecules* 17(11):13132–13145. <https://doi.org/10.3390/molecules171113132>

#### Translation of Russian References

- Afonin AN, Sokolova YV (2018) [Ecological-geographical analysis and biological objects distribution modelling using GIS]. Saint-Petersburg: VVM Publ. 121 p. (In Russian)
- Afonin AN, Fedorova YA, Li YuS (2019) [Characterization of the occurrence and abundance of the common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with regard to assessment of its expansion potential in European Russia]. *Russian Journal of Biological Invasions* 10(3):220–226 <https://doi.org/10.1134/S2075111719030032> (In Russian)
- Afonin AN, Miliutina EA, Fedorova YA (2019) [Creating global degree day maps in relation to making long-term forecasts of biological objects distribution]. Global climatic changes: regional effects, models, forecasts: Materials of international scientific–practical conference. 1:32–34 (In Russian)
- GOST 34309-2017 Plant quarantine. Pest risk analysis for quarantine pests. The structure and requirements (2017) <http://docs.cntd.ru/document/1200158016> (27.11.2020) (In Russian)
- Kelchevskaya LS (1971) [Methods of processing the observations in agroclimatology]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 216 p. (In Russian)
- Moskalenko GP (2001) [Quarantine weed plants of Russia]. Moscow: Gos.Inspektsiya po karantinu rasteniy Ros. Federatsii. 277 p. (In Russian)
- ISPM №11 (International standards for phytosanitary measures №11) Pest risk analysis for quarantine pests (2017) FAO. <http://www.fao.org/3/a-j1302e.pdf> (27.11.2020)
- Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation from 15.12.2014 № 501 «On the approval of the List of quarantine objects». <http://docs.cntd.ru/document/420245004> (27.11.2020) (In Russian)
- Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation from 05.02.2018 №46 «On the Methodology of phytosanitary risk analysis». <http://docs.cntd.ru/document/542618212> (27.11.2020) (In Russian)
- Sitnikova NV (2013) [Quarantine weed plants. Textbook]. Kazan: Kazan Federal University Publ. 141 p. (In Russian)
- [Federal law «On plant quarantine» №206-FL]. (2014) <http://docs.cntd.ru/document/420208822> (27.11.2020) (In Russian)

## ENVIRONMENTAL NICHE MODELLING AS TOOL FOR PEST RISK ASSESSMENT

A.N. Afonin<sup>1\*</sup>, Yu.Yu. Kulakova<sup>2</sup>, Yu.A. Fedorova<sup>3</sup><sup>1</sup>*Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia*<sup>2</sup>*All-Russian Plant Quarantine Center, Moscow, Russia*<sup>3</sup>*Institute of Biology, Ufa Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*\*corresponding author, e-mail: [afonin-biogis@yandex.ru](mailto:afonin-biogis@yandex.ru)

The article reviews the concept and technology of pest risk assessment for the spread of quarantine species based on ecological and geographical analysis and ecological niche modeling. Using a quarantine species *Ipomoea hederacea* (L.) Jacq. as an example, we calculated the ecological requirements of the species. The main ecological factors limiting the spread of *I. hederacea* were determined and the ecological amplitudes of the species in relation to each factor limiting its distribution were quantitatively estimated. We identified ecologically suitable habitats and compiled a map of the ecological-geographical niche of the species using specially created environmental maps based on the obtained data of the ecological limits of the species. Using the map of the ecological-geographical niche, the *I. hederacea* distribution risk in the regions of the Russian Federation was estimated. Similar maps can be used for basis of quantitative as well as targeted risk assessment of penetration and establishment of harmful organisms. Obtained information will be useful to compile lists of quarantine species, estimate the potential areas of geographic distribution of pests into Russian Federation, and make decisions for introduction of effective phytosanitary measures to prevent the penetration of these invasive organisms. It can also be used as the basis for organizing and conducting phytosanitary monitoring in the Russian Federation.

**Keywords:** ecological-geographical niche, GIS, invasion, quarantine species, *Ipomoea hederacea*

Received: 12.11.2020

Accepted: 18.02.2021

**IS *APORIA CRATAEGI* AN UNSUITABLE HOST OF *WOLBACHIA* SYMBIONTS?****R.A. Bykov\*, G.V. Yurlova, M.A. Demenkova, Yu.Yu. Ilinsky***Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia*\*corresponding author, e-mail: [bykovra@bionet.nsc.ru](mailto:bykovra@bionet.nsc.ru)

The Black-veined White *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) is a trans-Palaearctic species causing damage to various fruit and berry crops. Here we analyzed *Wolbachia* infection in *A. crataegi* populations. *Wolbachia* bacteria are maternally transmitted intracellular symbionts of many arthropods, including numerous Lepidoptera. We have studied 376 samples of *A. crataegi* collected in 10 regions of Russia from the Far East to Kaliningrad. *Wolbachia* prevalence was very low; only eight *Wolbachia*-positive specimens of *A. crataegi* were detected in Yakutia, Republic of Buryatia, Sverdlovsk and Kaliningrad Provinces, and no infection was found in other localities. Two *Wolbachia* haplotypes, ST-19 and ST-109, from A and B supergroups respectively, were identified using the multilocus sequence typing (MLST) protocol. These haplotypes were also previously reported in different lepidopteran species. Both *Wolbachia* haplotypes were associated with the same mtDNA haplotype (as inferred from the cytochrome oxidase subunit I gene) of *A. crataegi*, and ST-19 with two mtDNA haplotypes. This incongruence of maternally inherited agents indicates independent cases of the bacteria acquisition in *A. crataegi* history. The above data suggest that *Wolbachia* can infect *Aporia crataegi* but cannot establish in the host populations.

**Keywords:** *Wolbachia*, Pieridae, Lepidoptera, *Aporia*, mtDNA

Received: 10.01.2021

Accepted: 30.03.2021

**Introduction**

The Black-veined White *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) is a pest of various fruit and berry crops. The larvae damage the species of *Prunus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Pyrus*, *Padus*, *Sorbus* and several other genera (Emmet, Heath 1989; Gorbunov, Kosterin, 2003). Population outbreaks result in complete defoliation of trees (Ilyinskiy, Tropin, 1965; Maximov, Marushchak, 2012). This butterfly is a trans-Palaearctic species with high migratory activity (Tolman and Lewington 2008). The abundance of *A. crataegi* varies in different regions, for instance, in Russia it is rare in Ural, Amurland and Primorye, but abundant in most of West Siberia (Gorbunov, Kosterin, 2003). In some regions, populations of *A. crataegi* fluctuate greatly from year to year, e.g., in Ural (Gorbunov, Kosterin, 2003) or have long-term fluctuations, e.g., in Finland (Kuussaari et al. 2007). Decreasing *A. crataegi* populations (Fokin, Korovin, 2001; Kim et al., 2015; Jugovic et al., 2017), have been observed in the territories of Northern, Central, Eastern and Southern Europe, and North Africa, primarily due to human activity (van Swaay et al., 2010; Todisco et al., 2020). Extinction of *A. crataegi* has been reported in England, Czech Republic, The Netherlands, and South Korea (Asher et al. 2001; van Swaay et al., 2010; Park et al., 2013; Kim et al., 2020).

Bacteria of the *Wolbachia* genus are maternally inherited intracellular symbionts found in many insects (Hilgenboecker et al., 2008; Zug, Hammerstein, 2012). *Wolbachia* can affect host biology in different ways. Reproductive abnormalities, such as male killing, feminization of males, thelytokous parthenogenesis and cytoplasmic incompatibility (CI) are the ways for *Wolbachia* to spread in a host population (Werren et al., 2008). *Wolbachia* can also be a mutualist by providing

for essential nutrients, protecting from viruses and parasites or increasing lifespan and fecundity of the hosts (De Barro, Hart, 2001; Dong et al., 2007; Hosokawa et al., 2010; Nikoh et al., 2014; Van Nouhuys et al., 2016; Mariño et al., 2017). Such deep involvement of the symbiont in the host biology allowed considering *Wolbachia* a potential agent for pest control (Zabalou et al., 2008; Bourtzis, 2008). Laboratory experiments of *Wolbachia* transmission from *Rhagoletis cerasi* (Diptera: Tephritidae) to *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), an important agricultural pest, resulted in total progeny death due to complete CI in the new host (Zabalou et al., 2008). Transmission of CI-induced *Wolbachia* strain from *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) to a dangerous rice pest *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) results in high levels of CI as well, resulting in rice protection from *Rice ragged stunt virus* transmitted by the pest (Gong et al., 2020). However, most of such studies currently are limited to laboratory tests.

*Wolbachia* are divided into 17 phylogenetic clades, namely ‘supergroups’ which are denoted from A to S, excluding G and R (Werren et al., 1995; Lo et al., 2002; Baldo, Werren, 2007; Augustinos et al., 2011; Glowska et al., 2015; Gerth, 2016; Lefoulon et al., 2020). Supergroups A and B are the most common in insects, while the others are not so widespread, and some lineages are specific to the certain insect host taxa. The same *Wolbachia* variants could be found in hosts belonging to different taxa, which implies horizontal transmission (HT) of the symbiont (Werren 1997; Vavre et al., 1999; Dedeine et al., 2005; Haine et al., 2005; Stahlhut et al., 2010; Zug, Hammerstein, 2012; Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017; Shaikevich et al., 2019). In spite of numerous cases of

HT, maternal transmission within a host is rather stable, and the co-evolution of the symbiont and host mtDNA lineages is observed (Rousset, Solignac, 1995; Marcade et al., 1999; Hinrich et al., 2002; Mercot, Charlat., 2004; Shoemaker et al., 2004; Hurst, Jiggins, 2005; Ilinsky, 2013; Cariou et al., 2017; Chen et al., 2017). MtDNA of *Wolbachia*-infected species may undergo indirect selection that lead to reduction or increase in mtDNA diversity, changes in mtDNA variation, and to paraphyly of mtDNA (Hurst, Jiggins, 2005).

*Wolbachia* are found in a wide range of Lepidoptera species, and its prevalence greatly varies from low levels to totally infected populations (Tagami, Miura, 2004; Salunke et al., 2012; Ahmed et al., 2015; Solovyev et al., 2015; Ilinsky, Kosterin, 2017; Tokarev et al., 2017; Bykov et al., 2020; Malysh et al., 2020). Genetic diversity of *Wolbachia* in Lepidoptera hosts has been studied in detail employing the MLST protocol (Russell et al., 2009; Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017; Duploux et al., 2020). This protocol uses five bacterial loci: *gatB*, *coxA*, *hcpA*, *ftsZ* and *fbpA*; and a combination of alleles forms a Sequence Type (ST) or a haplotype (Baldo et al., 2006). Lepidopteran hosts often harbour *Wolbachia* strains

of ST-41 and other ST-41-related haplotypes which belong to the supergroup B (Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017). Certain haplotypes of the supergroup A have been also found in Lepidoptera (Russell et al., 2009; Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017; Duploux et al., 2020). In some Lepidoptera, *Wolbachia* induce feminization, male killing, and CI (Hiroki et al., 2004; Charlat et al., 2006, 2007; Narita et al., 2007; Graham, Wilson, 2012; Salunkhe et al., 2014; Arai et al., 2019).

Previously, *Wolbachia* symbionts were found in some species of the Pieridae family, with high infection rates in *Leptidea*, *Colias* and *Eurema* species (Tagami, Miura, 2004; Solovyev et al., 2015; Ilinsky, Kosterin, 2017; Duploux et al., 2020). For *A. crataegi*, *Wolbachia* infection was only noted in Novosibirsk population (see discussion in Ilinsky, Kosterin, 2017) without the data on the symbiont prevalence. Here, we analyzed *Wolbachia* prevalence in populations of *A. crataegi* throughout the Russian Federation from the Far East to Kaliningrad. Additionally, we studied mtDNA haplotypes and *Wolbachia* variants of *A. crataegi* to reveal their associations.

### Materials and Methods

A total of 376 adults of *A. crataegi* were collected from 2001 to 2019 in 16 localities of 10 regions of Russian Federation from the Far East to Kaliningrad (Fig. 1; Table 1).

Total DNA was extracted from abdomens of air-dried or fresh samples in CTAB buffer by standard protocol (see Bykov et al., 2020). The DNA extraction quality was determined by PCR with the primer set HCO2198/LCO1490 (Vrijenhoek et al., 1994) for the mitochondrial cytochrome-c oxidase subunit 1 gene (*COI*). *Wolbachia* infection was examined by PCR with primers for *coxA* gene (Baldo et al., 2006). Six out of eight *Wolbachia*-positive samples were genotyped according to MLST protocol (Baldo et al., 2006). Additionally, we sequenced the 658 bp part of *COI* gene for these six *Wolbachia*-infected samples and eight uninfected

samples (one per region) to determine the mtDNA haplotypes of *A. crataegi*. Amplicons were purified with exonuclease I *E. coli* (New England Biolabs) and further were sequenced using BrilliantDye Terminator Cycle Sequencing kit v3.1 (Nimagen). All sequences were analyzed in FinchTV v1.4.0 (Geospiza Inc). All sequences were deposited to the GenBank database under accession numbers MW243570 - MW243583 for *COI* gene and MW246635 - MW246664 for MLST *Wolbachia* genes. The alignments were performed in MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Phylogenetic reconstructions were performed in MEGA 6 by the maximum likelihood algorithm. The data on other populations of *A. crataegi* (Park et al., 2013; Kim et al., 2020; Todisco et al., 2020) with *A. hippia* as an outgroup taxon were used for mtDNA tree reconstruction.



**Figure 1.** Sampling sites for *Aporia crataegi*: 1 – Khabarovsk Krai; 2 – Yakutia, Oymyakonsky District; 3 – Yakutia, Yakutsk; 4 – Yakutia, Namsky District; 5 – Yakutia, Khangalassky District; 6 – Yakutia, Suntarsky District; 7 – Yakutia, Lensky District; 8 – Republic of Buryatia, Yeravninsky District; 9 – Republic of Buryatia, Khorinsky district; 10 – Altai Republic; 11 – Altai Krai; 12 – Kemerovo Province; 13 – Tomsk Province; 14 – Novosibirsk Province; 15 – Sverdlovsk Province; 16 – Kaliningrad Province. Dot size indicates sample size. Filled dots indicate localities where *Wolbachia* infection was found

**Table 1.** *Wolbachia* infection in populations of *Aporia crataegi*

Region, locality	Year	N <sub>w+</sub> /N*
<b>Khabarovsk Krai</b>	2018	0/12
<b>Yakutia</b> , Oymyakonsky District	2017	0/1
<b>Yakutia</b> , Yakutsk	2003	0/2
	2015	0/1
<b>Yakutia</b> , Namsky District	2002	0/1
	2016	1/2
	2017	0/1
<b>Yakutia</b> , Khangalassky District	2001	0/4
	2016	0/1
<b>Yakutia</b> , Suntarsky District	2017	2/5
<b>Yakutia</b> , Lensky District	2012	0/4
<b>Republic of Buryatia</b> , Yeravninsky District	2018	0/1
<b>Republic of Buryatia</b> , Khorinsky district	2018	1/1
	2016	0/4
<b>Kemerovo Province</b>	2017	0/15
	2019	0/6
<b>Tomsk Province</b>	2016	0/67
	2017	0/49
	2018	0/2
	2019	0/72
<b>Novosibirsk Province</b>	2016	0/4
	2017	0/15
<b>Altai Republic</b>	2017	0/14
	2018	0/35
<b>Altai Krai</b>	2015	1/20
	2016	2/20
	2017	0/16
<b>Sverdlovsk Province</b>	2017	1/1
	2017	1/1
<b>Total:</b>		<b>8/376</b>

\* N<sub>w+</sub> – number *Wolbachia*-positive specimens; N – total number of analyzed insects.

## Results

Screening of 376 *A. crataegi* specimens from the vast territory revealed only eight cases of *Wolbachia* infection (2%). No specific geographic pattern of *Wolbachia* infection in populations of *A. crataegi* has been found. The symbiont has been detected in Yakutia, Republic of Buryatia, Sverdlovsk, and Kaliningrad Provinces (Table 1). In other regions, *Wolbachia* symbionts were not found even in large samples from Novosibirsk Province and Altai Krai.

Analysis of *Wolbachia* genetic diversity based on the MLST protocol revealed two haplotypes of the symbiont. *Wolbachia* ST-19 was found in samples from Yakutia, Sverdlovsk, and Kaliningrad Provinces, and ST-109 – in the sample from Buryatia. These haplotypes belonged to different *Wolbachia* supergroups: ST-19 – to A, and ST-109 – to B-supergroup (Fig. 2B).

We found discordance between mtDNA haplotypes of *A. crataegi* and *Wolbachia* haplotypes. *Wolbachia* haplotype ST-19 associated with two different mtDNA haplotypes of the host, and ST-109 – with one haplotype shared with ST-19 (Fig. 2A, B). One of these mtDNA haplotypes associated with *Wolbachia* haplotypes belongs to the most common and widespread «Eurasian» haplogroup (Todisco et al., 2020). This mtDNA haplotype was found in infected samples from Sverdlovsk and Kaliningrad Provinces and in uninfected samples from Novosibirsk, Kemerovo and Tomsk Provinces, Altai Krai, Republic of Buryatia and Altai Republic. The other mtDNA haplotype was found in infected and uninfected samples from Yakutia, and in uninfected samples from the Khabarovsk Krai. This haplotype belongs to the haplogroup previously described in Central and East Asia and Yakutia (Todisco et al., 2020), and it is probably typical for Asian populations of *A. crataegi*.

## Discussion

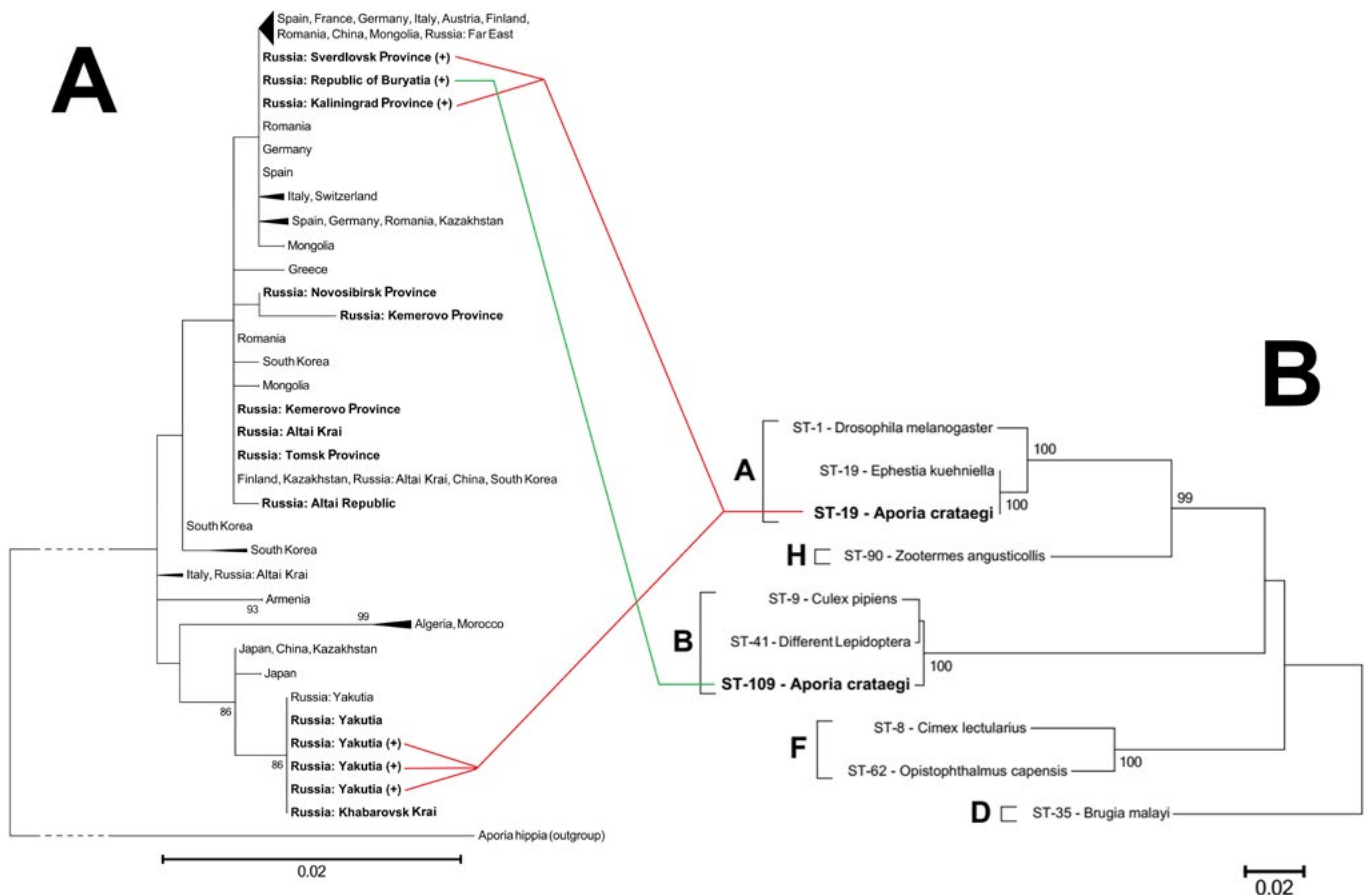
*Wolbachia* prevalence in *A. crataegi* populations was very low. Similar cases of low *Wolbachia* prevalence were previously described in *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) populations, where 3.4% infection prevalence was detected (Tagami, Miura, 2004). Possible explanation of such low *Wolbachia* prevalence may be the absence of any advantages given by the symbiont to its host and no reproductive abnormalities induced by *Wolbachia*. Besides, host immunity may be able to suppress the symbiont. There are species that are reported to be *Wolbachia* free based on hundreds of screened samples, such as *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) (Martemyanov et al., 2014; Ilinsky et al., 2017), *Agriocnemis pygmaea* (Odonata: Coenagrionidae) (Thipaksorn et al., 2003), *Aedes caspius* (Diptera: Culicidae) (Bozorg-Omid et al., 2020), *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) (Scholz et al., 2020). Reasons for *Wolbachia* absence in some species remain unclear.

In *A. crataegi*, we found two diverged *Wolbachia* haplotypes ST-19 and ST-109 that were also reported in different hosts. ST-109 (B supergroup) was found in *Colotis amata* (Pieridae), *Minois dryas* (Nymphalidae) and several Lycaenidae butterflies (Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017). Haplotype ST-19 (A supergroup) was previously found in Pieridae, Pyralidae, Nymphalidae and Lycaenidae

butterflies (Russell et al., 2009; Ahmed et al., 2016; Ilinsky, Kosterin, 2017; Duploux et al., 2020), and also reported for Coleoptera and different Hymenoptera species, including parasitic wasps of the *Apanteles* and *Chelonus* genera (Russell et al., 2009; Tseng et al., 2020; pubMLST database <https://pubmlst.org/organisms/wolbachia-spp>). These wasps are parasitoids of different Lepidoptera, including *A. crataegi* (Wilbert, 1960); therefore, HT of *Wolbachia* between parasitic wasps and *A. crataegi* could not be ruled out. Reports of different *Wolbachia* supergroups in a single species are numerous (Tsutsui et al., 2003; Arthofer et al., 2009; Chai, Duo, 2011; Wiwatanaratanabutr, Zhang, 2016; Duploux, Brattström 2018). For instance, in *Homona magnanima* (Lepidoptera: Tortricidae) there were three *Wolbachia* strains, two from the supergroup A and one from the supergroup B (Arai et al., 2019).

Long-term *Wolbachia*-host association leads to a specific pattern of *Wolbachia* variants and mitochondrial DNA. When a particular *Wolbachia* variant is coinherited with a particular maternal lineage, co-cladogenesis of these inherited factors could be observed. Recent *Wolbachia* acquisitions would not demonstrate any specific pattern of coinheritance. Assuming the co-evolution of *Wolbachia* and host mtDNA, we expected to find similar mtDNA haplotypes in *A. crataegi* specimens





**Figure 2. (A)** – Maximum likelihood (ML) tree of *A. crataegi* mtDNA was reconstructed using the Tamura 3-parameter model of nucleotide replacement based on the 658bp region of the COI gene. Regions of collection are indicated. Samples investigated in this study are indicated in **bold**. *Wolbachia*-infected samples are indicated with (+); **(B)** – The ML tree of *Wolbachia* haplotypes was reconstructed based on concatenated sequences of five MLST genes using the GTR model of nucleotide replacement. Host species and *Wolbachia* haplotypes (STs) are indicated. Studied haplotypes ST-19 and -109 are in **bold**. Seven *Wolbachia* haplotypes (ST-1, -8, -9, -35, -41, -62, and -90) were used as references for the supergroups. Associations of *Wolbachia* haplotypes with mtDNA haplotypes of *A. crataegi* are indicated. Bootstrap values higher than 75 (1000 replicates) are indicated on both trees

infected with the same *Wolbachia* haplotype. However, two symbiont haplotypes were linked to the same host mtDNA haplotype and different mtDNA haplotypes co-occurred with ST-19 *Wolbachia* haplotype. Those *Wolbachia* haplotypes

belonged to supergroups A and B, which diverged 58-200 Mya (Werren et al., 1995; Gerth, Bleidorn, 2017). Thus, we suppose that *Wolbachia* has recently emerged in *A. crataegi* populations.

### Conclusion

Our data showed that widespread *Wolbachia* variants has recently infected *A. crataegi*, as inferred from the incongruence of *Wolbachia* and host mtDNA haplotypes.

Low *Wolbachia* prevalence might indicate the difficulty of the symbiont establishment in *A. crataegi* populations, suggesting that *A. crataegi* is not a suitable host of *Wolbachia*.

### Acknowledgments

The study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (grants # 18-316-00099 and 19-04-00983) and the State Budgeted Project #0259-2021-0016\*.

The authors express sincere gratitude to our colleagues who collected and kindly provided us with material from different regions: V.V. Dubatolov (Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS) – from the Khabarovsk Krai; S.V. Shehovtsov (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS) – from the Republic of Buryatia; I.A. Kerchev (Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS) – from Tomsk; A.P. Burnasheva (Institute for Biological Problems of Cryolithozone, SB RAS) – from Yakutia; I.A. Solonkin and E.Yu. Zakharova (Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS) – from Sverdlovsk Province, and to O.E. Kosterin (Institute of Cytology & Genetics, SB RAS) – from Novosibirsk.

\*acknowledgment of project # 0259-2021-0016 is lacking in the hardcopy version of the manuscript due to technical reasons



## References

- Ahmed MZ, Araujo-Jnr EV, Welch JJ, Kawahara AY (2015) *Wolbachia* in butterflies and moths: geographic structure in infection frequency. *Front Zool* 12 (1):1–16. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0107-z>
- Ahmed MZ, Breinholt JW, Kawahara AY (2016) Evidence for common horizontal transmission of *Wolbachia* among butterflies and moths. *BMC Evol Biol* 16(1):1–16. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0660-x>
- Arai H, Hirano T, Akizuki N, Abe A et al (2019) Multiple infection and reproductive manipulations of *Wolbachia* in *Homona magnanima* (Lepidoptera: Tortricidae). *Microb Ecol* 77(1):257–266. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1210-4>
- Arthofer W, Riegler M, Avtzis DN, Stauffer C (2009) Evidence for low-titre infections in insect symbiosis: *Wolbachia* in the bark beetle *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytinae). *Environ Microbiol* 11(8):1923–1933. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01914.x>
- Asher J, Warren M, Fox R, Harding P et al (2001) The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press.
- Augustinos AA, Santos-Garcia D, Dionyssopoulou E, Moreira M et al (2011) Detection and characterization of *Wolbachia* infections in natural populations of aphids: is the hidden diversity fully unraveled? *PLoS One* 6(12):e28695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028695>
- Baldo L, Hotopp JCD, Jolley KA, Bordenstein SR et al (2006) Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. *Appl Environ Microbiol* 72(11):7098–7110. <https://doi.org/10.1128/AEM.00731-06>
- Baldo L, Werren JH (2007) Revisiting *Wolbachia* supergroup typing based on WSP: spurious lineages and discordance with MLST. *Curr Microbiol* 55(1):81–87. <https://doi.org/10.1007/s00284-007-0055-8>
- Bourtzis K (2008) *Wolbachia*-based technologies for insect pest population control. *Transgenesis and the management of vector-borne disease* 104–113.
- Bozorg-Omid F, Oshaghi MA, Vahedi M, Karimian F et al (2020) *Wolbachia* infection in West Nile Virus vectors of northwest Iran. *Appl Entomol Zool* 55(1):105–113. <https://doi.org/10.1007/s13355-019-00658-6>
- Bykov RA, Yudina MA, Gruntenko NE, Zakharov IK et al (2019) Prevalence and genetic diversity of *Wolbachia* endosymbiont and mtDNA in Palearctic populations of *Drosophila melanogaster*. *BMC Evol Biol* 19(1):45–53. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1372-9>
- Bykov RA, Yurlova GV, Demenkova MA, Dubatolov VV et al (2020) [High *Wolbachia* prevalence in populations of Siberian silk moth *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) in the territory of Russia]. *Zhurnal obshchey biologii* 81(5):387–393. (In Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044459620050036>
- Cariou M, Duret L, Charlat S (2017) The global impact of *Wolbachia* on mitochondrial diversity and evolution. *J Evol Biol* 30(12):2204–2210. <https://doi.org/10.1111/jeb.13186>
- Chai HN, Du YZ (2011) Detection and phylogenetic analysis of *Wolbachia wsp* in the *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) in China. *Ann Entomol Soc Am* 104(5):998–1004. <https://doi.org/10.1603/AN11072>
- Charlat S, Engelstädter J, Dyson EA, Hornett EA et al (2006) Competing selfish genetic elements in the butterfly *Hypolimnas bolina*. *Curr Biol* 16(24):2453–2458. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.062>
- Charlat S, Hornett EA, Fullard JH, Davies NR et al (2007) Extraordinary flux in sex ratio. *Science* 317(5835):214–214. <https://doi.org/10.1126/science.1143369>
- Chen F, Coates B, He KL, Bai SX et al (2017) Effects of *Wolbachia* on mitochondrial DNA variation in populations of *Athetis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae) in China. *Mitochondrial DNA Part A* 28(6):826–834. <https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1197216>
- Chu D, Gao CS, De Barro P, Zhang YJ et al (2011) Further insights into the strange role of bacterial endosymbionts in whitefly, *Bemisia tabaci*: Comparison of secondary symbionts from biotypes B and Q in China. *Bull Entomol Res* 101(4):477. <https://doi.org/10.1017/S0007485311000083>
- De Barro PJ, Hart PJ (2001) Antibiotic curing of parthenogenesis in *Eretmocerus mundus* (Australian parthenogenic form). *Entomol Exp Appl* 99:225–230. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00821.x>
- Dedeine F, Ahrens M, Calcaterra L, Shoemaker DD (2005) Social parasitism in fire ants (*Solenopsis* spp.): a potential mechanism for interspecies transfer of *Wolbachia*. *Mol Ecol* 14(5):1543–1548. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02499.x>
- Dong P, Wang JJ, Hu F, Jia FX (2007) Influence of *Wolbachia* infection on the fitness of the stored-product pest *Liposcelis tricolor* (Psocoptera: Liposcelididae). *J Econ Entomol* 100:1476–1481. <https://doi.org/10.1093/jee/100.4.1476>
- Duploux A, Brattström O (2018) *Wolbachia* in the genus *Bicyclus*: a forgotten player. *Microb Ecol* 75(1):255–263. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1024-9>
- Duploux A, Pranter R, Warren-Gash H, Tropek R et al (2020) Towards unravelling *Wolbachia* global exchange: a contribution from the *Bicyclus* and *Mylothris* butterflies in the Afrotropics. *BMC Microbiol* 20(1):1–9. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-02011-2>
- Emmet AM, Heath J (1989) The moths and butterflies of Great Britain and Ireland, vol 7, part 1. Harley Books
- Fokin AV, Korovin AA (2001) [Effect of biopreparations on trophic activity of caterpillars of lackey moth and pierid butterfly]. *Zashchita i Karantin Rastenii* 5:20 (In Russian)
- Gerth M (2016) Classification of *Wolbachia* (Alphaproteobacteria, Rickettsiales): No Evidence for a Distinct Supergroup in Cave Spiders. *Infect Genet Evol* 43:378–380. <https://doi.org/10.1101/046169>
- Glowska E, Dragun-Damian A, Dabert M, Gerth M (2015) New *Wolbachia* supergroups detected in quill mites (Acari: Syringophilidae). *Infect Genet Evol* 30:140–146. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.12.019>
- Gorbunov PI, Kosterin OE (2007) The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature (Vol. 2). Rodina & Fodio. 408 p.
- Gong JT, Li Y, Li TP, Liang Y et al (2020) Stable introduction of plant-virus-inhibiting *Wolbachia* into planthoppers for rice protection. *Curr Biol* 30(24):4837–4845. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.09.033>
- Graham RI, Wilson K (2012) Male-killing *Wolbachia* and mitochondrial selective sweep in a migratory

- African insect. *BMC Evol Biol* 12(1):204. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-204>
- Haine ER, Pickup NJ, Cook JM (2005) Horizontal transmission of *Wolbachia* in a *Drosophila* community. *Ecol Entomol* 30(4):464–472. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00715.x>
- Hilgenboecker K, Hammerstein P, Schlattmann P, Telschow A et al (2008) How many species are infected with *Wolbachia*?—a statistical analysis of current data. *FEMS Microbiol Lett* 281(2):215–220. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2008.01110.x>
- Hinrich J, Vd Schulenburg G, Hurst GD, Tetzlaff D et al (2002) History of infection with different male-killing bacteria in the two-spot ladybird beetle *Adalia bipunctata* revealed through mitochondrial DNA sequence analysis. *Genetics* 160(3):1075–1086. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1075>
- Hiroki M, Tagami Y, Miura K, Kato Y (2004) Multiple infection with *Wolbachia* inducing different reproductive manipulations in the butterfly *Eurema hecabe*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271(1549):1751–1755. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2769>
- Hosokawa T, Koga R, Kikuchi Y, Meng XY et al (2010) *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:769–774. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911476107>
- Hurst GD, Jiggins FM (2005) Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 272(1572):1525–1534. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3056>
- Ilyinskiy AI, Tropin IV (1965) [Surveillance, Registration, and Prognosis of Mass Growth of Needle and Leaf Eating Insects in the Forests of the USSR]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost. 525 p. (In Russian).
- Ilinsky Y (2013) Coevolution of *Drosophila melanogaster* mtDNA and *Wolbachia* genotypes. *PLoS One* 8(1):e54373. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054373>
- Ilinsky Y, Kosterin OE (2017) Molecular diversity of *Wolbachia* in Lepidoptera: prevalent allelic content and high recombination of MLST genes. *Mol Phylogenet Evol* 109:164–179. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.034>
- Ilinsky YY, Tokarev YS, Bykov RA, Yudina MA et al (2017) Detection of bacterial symbionts (*Wolbachia*, *Spiroplasma*) and eukaryotic pathogen (*Microsporidia*) in Japanese populations of gypsy moth species (*Lymantria spp.*). *Evrziatskiy Entomologicheskiy Zhurnal* 16(1):1–5.
- Jing LI, Wang ZY, Bourguet D, He KL (2013) *Wolbachia* infection in populations of *Ostrinia furnacalis*: diversity, prevalence, phylogeny and evidence for horizontal transmission. *J Integr Agric* 12(2):283–295. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60227-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60227-0)
- Jugovic J, Črne M, Luznic M (2017) Movement, demography and behaviour of a highly mobile species: A case study of the black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae). *Eur J Entomol* 114:113–122. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.016>
- Kawasaki Y, Schuler H, Stauffer C, Lakatos F, Kajimura H (2016) *Wolbachia* endosymbionts in haplodiploid and diploid scolytine beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Environ Microbiol Rep* 8(5):680–688. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12425>
- Kim TG, Han YG, Kwon O, Cho Y (2015) Changes in *Aporia crataegi*'s potential habitats in accordance with climate changes in the northeast Asia. *J Ecol Environ* 38(1):15–23. <https://doi.org/10.5141/eoenv.2015.002>
- Kim MJ, Cho Y, Wang AR, Kim SS et al (2020) Population genetic characterization of the black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae), using novel microsatellite markers and mitochondrial DNA gene sequences. *Conserv Genet* 21(2):359–371. <https://doi.org/10.1007/s10592-020-01257-7>
- Kuussaari M, Heliölä J, Pöyry J, Saarinen K (2007) Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *J Insect Conserv* 11(4):351–366. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9052-7>
- Lefoulon E, Clark T, Borveto F, Perriat-Sanguinet M et al (2020) Pseudoscorpion *Wolbachia* symbionts: diversity and evidence for a new supergroup S. *BMC Microbiol* 20(1):1–15. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01863-y>
- Lo N, Casiraghi M, Salati E, Bazzocchi C, Bandi C (2002) How many *Wolbachia* supergroups exist? *Mol Biol Evol* 19(3):341–346. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004087>
- Malysh JM, Malysh SM, Kireeva DS, Kononchuk AG et al (2020) Detection of *Wolbachia* in larvae of *Loxostege sticticalis* (Pyraloidea: Crambidae) in European and Asian parts of Russia. *Plant Protection News* 1:49–52. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-1-49-52>
- Marcade I, Souty-Grosset C, Bouchon D, Rigaud T, Raimond R (1999) Mitochondrial DNA variability and *Wolbachia* infection in two sibling woodlice species. *Heredity* 83(1):71–78. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885380>
- Mariño Y, Rodrigues VJ, Bayman P (2017) *Wolbachia* affects reproduction and population dynamics of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*): Implications for biological control. *Insects* 8(1):8. <https://doi.org/10.3390/insects8010008>
- Martemyanov VV, Iudina MA, Belousova IA, Bykov RA, Ilinsky YuYu (2014) [The screening of *Wolbachia* infection in gypsy moth (*Lymantria dispar*) populations in Siberia] *Evrziatskiy Entomologicheskiy Zhurnal* 13(5):494–496 (In Russian).
- Maximov SA, Marushchak VN (2012) [Towards reasons of outbreaks of the Black-veined White in the Ural] *Agrarnyy vestnik Urala* 11(103):28–30 (In Russian).
- Merçot H, Charlat S (2004) *Wolbachia* infections in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: polymorphism and levels of cytoplasmic incompatibility. *Genetica* 120:51–59. <https://doi.org/10.1023/b:gene.0000017629.31383.8f>
- Narita S, Kageyama D, Nomura M, Fukatsu T (2007) Unexpected mechanism of symbiont-induced reversal of insect sex: feminizing *Wolbachia* continuously acts on the butterfly *Eurema hecabe* during larval development. *Appl Environ Microbiol* 73(13):4332–4341. <https://doi.org/10.1128/AEM.00145-07>
- Nikoh N, Hosokawa T, Moriyama M, Oshima K (2014) Evolutionary origin of insect–*Wolbachia* nutritional mutualism. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:10257–10262. <https://doi.org/10.1073/pnas.1409284111>

- Park HC, Han T, Kang TW, Yi DA et al (2013) DNA barcode analysis for conservation of an endangered species, *Aporia crataegi* (Lepidoptera, Pieridae) in Korea. *Journal of Sericultural and Entomological Science* 51(2):201–206. <https://doi.org/10.7852/jses.2013.51.2.201>
- Rousset F, Solignac M (1995) Evolution of single and double *Wolbachia* symbioses during speciation in the *Drosophila simulans* complex. *Proc Natl Acad Sci USA* 92(14):6389–6393. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.14.6389>
- Russell JA, Goldman-Huertas B, Moreau CS, Baldo L et al (2009) Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and lycaenid butterflies. *Evolution* 63(3):624–640. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00579.x>
- Solovyev VI, Ilinsky Y, Kosterin OE (2015) Genetic integrity of four species of *Leptidea* (Pieridae, Lepidoptera) as sampled in sympatry in West Siberia. *Comp Cytogenet* 9(3):299. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v9i3.4636>
- Salunke BK, Salunke RC, Dhotre DP, Walujkar SA et al (2012) Determination of *Wolbachia* diversity in butterflies from Western Ghats, India, by a multigene approach. *Appl Environ Microbiol* 78(12):4458–4467. <https://doi.org/10.1128/AEM.07298-11>
- Salunke RC, Narkhede KP, Shouche YS (2014) Distribution and evolutionary impact of *Wolbachia* on butterfly hosts. *Ind J Microbiol* 54(3):249–254. <https://doi.org/10.1007/s12088-014-0448-x>
- Sazama EJ, Bosch MJ, Shouldis CS, Ouellette SP et al (2017) Incidence of *Wolbachia* in aquatic insects. *Ecol Evol* 7(4):1165–1169. <https://doi.org/10.1002/ece3.2742>
- Scholz M, Albanese D, Tuohy K, Donati C et al (2020). Large scale genome reconstructions illuminate *Wolbachia* evolution. *Nat Commun* 11(1):1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19016-0>
- Shaikovich E, Bogacheva A, Rakova V, Ganushkina L et al (2019) *Wolbachia* symbionts in mosquitoes: Intra- and intersubgroup recombinations, horizontal transmission and evolution. *Mol Phylogenet Evol* 134:24–34. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.01.020>
- Shoemaker DD, Dyer KA, Ahrens M, McAbee K, Jaenike J (2004) Decreased diversity but increased substitution rate in host mtDNA as a consequence of *Wolbachia* endosymbiont infection. *Genetics* 168(4):2049–2058. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.030890>
- Stahlhut JK, Desjardins CA, Clark ME, Baldo L et al (2010) The mushroom habitat as an ecological arena for global exchange of *Wolbachia*. *Mol Ecol* 19(9):1940–1952. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04572.x>
- Tagami Y, Miura K (2004) Distribution and prevalence of *Wolbachia* in Japanese populations of Lepidoptera. *Insect Mol Biol* 13(4):359–364. <https://doi.org/10.1111/j.0962-1075.2004.00492.x>
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A et al (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol* 30:2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- Thipaksorn A, Jannongluk W, Kittayapong P (2003) Molecular evidence of *Wolbachia* infection in natural populations of tropical odonates. *Curr Microbiol* 47(4):0314–0318. <https://doi.org/10.1007/s00284-002-4010-4>
- Todisco V, Vodă R, Prosser SW, Nazari V (2020) Next generation sequencing-aided comprehensive geographic coverage sheds light on the status of rare and extinct populations of *Aporia* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Sci Rep* 10(1):1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70957-4>
- Tokarev YS, Yudina MA, Malyshev JM, Bykov RA et al (2018) Prevalence Rates of the Endosymbiotic Bacterium of the *Wolbachia* Genus in Natural Populations of *Ostrinia nubilalis* and *Ostrinia scapularis* (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae) in Southwestern Russia. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 8(2):172–177. <https://doi.org/10.1134/S2079059718020119>
- Tolman T, Lewington R (2008) Collins butterfly guide. Harper Collins Publishers Ltd., London, p 384
- Tseng SP, Hsu PW, Lee CC, Wetterer JK et al (2020) Evidence for Common Horizontal Transmission of *Wolbachia* among Ants and Ant Crickets: Kleptoparasitism Added to the List. *Microorganisms* 8(6):805. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060805>
- Tsutsui ND, Kauppinen SN, Oyafuso AF, Grosberg RK (2003) The distribution and evolutionary history of *Wolbachia* infection in native and introduced populations of the invasive argentine ant (*Linepithema humile*). *Mol Ecol* 12(11):3057–3068. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01979.x>
- Van Nouhuys S, Kohonen M, Duploux A (2016) *Wolbachia* increases the susceptibility of a parasitoid wasp to hyperparasitism. *J Exp Biol* 219:2984–2990. <https://doi.org/10.1242/jeb.140699>
- van Swaay C et al. *Aporia crataegi*. The IUCN Red List of Threatened Species (2010) <https://www.iucnredlist.org> (10.11.2019)
- Vavre F, Fleury F, Lepetit D, Fouillet P, Boulétreau M (1999) Phylogenetic evidence for horizontal transmission of *Wolbachia* in host-parasitoid associations. *Mol Biol Evol* 16(12):1711–1723. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026084>
- Verspoor RL, Haddrill PR (2011) Genetic diversity, population structure and *Wolbachia* infection status in a worldwide sample of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* populations. *PLoS One*. 6(10):e26318. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026318>
- Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol* 3(5):294–299.
- Weinert LA, Tinsley MC, Temperley M, Jiggins FM (2007) Are we underestimating the diversity and incidence of insect bacterial symbionts? A case study in ladybird beetles. *Biol Lett* 3(6):678–681. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0373>
- Werren JH, Zhang W, Guo LR (1995) Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 261(1360):55–63. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0117>
- Werren JH (1997) Biology of *Wolbachia*. *Annu Rev Entomol* 42(1):587–609.
- Werren JH, Windsor DM (2000) *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267(1450):1277–1285. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1139>

- Werren JH, Baldo L, Clark ME (2008) *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nat Rev Microbiol* 6(10):741–751. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1969>
- Wilbert EL (1960) *Apanteles pieridis* a parasite of *Aporia crataegi*. *Entomophaga* 5(3):183–211
- Wiwatanaratnabutr I, Zhang C (2016) *Wolbachia* infections in mosquitoes and their predators inhabiting rice field communities in Thailand and China. *Acta tropica* 159:153–160. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2016.03.026>
- Zabalou S, Riegler M, Theodorakopoulou M, Stauffer C et al (2004) *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(42):15042–15045. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403853101>
- Zug R, Hammerstein P (2012) Still a host of hosts for *Wolbachia*: analysis of recent data suggests that 40% of terrestrial arthropod species are infected. *PLoS One* 7(6):e38544. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038544>

Вестник защиты растений, 2021, 104(1), с.

OECD+WoS: 1.06+IY (Entomology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-1-14945>

**Полнотекстовая статья**

## *APORIA CRATAEGI* НЕУДОБНЫЙ ХОЗЯИН ДЛЯ *WOLBACHIA*?

Р.А. Быков\*, Г.В. Юрлова, М.А. Деменкова, Ю.Ю. Илинский

*Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск*

\*ответственный за переписку, e-mail: bykovra@bionet.nsc.ru

Боярышница *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) – Транспалеарктический вид, который вредит различным плодово-ягодным культурам. Мы проводим анализ инфицированности *Wolbachia* популяций *A. crataegi*. Бактерии *Wolbachia* – это матерински-наследуемые внутриклеточные симбионты многих членистоногих, в том числе Чешуекрылых. Мы изучили 376 образцов *A. crataegi*, собранных в 10 регионах России от Дальнего Востока до Калининграда. Частота встречаемости *Wolbachia* была очень низкой, только восемь *Wolbachia*-положительных образцов *A. crataegi* было обнаружено в Якутии, Республике Бурятия, Свердловской и Калининградской областях, и не было выявлено инфекции в других локалитетах. Два гаплотипа *Wolbachia*, ST-19 и ST-109, из А и В супергрупп соответственно, были определены с использованием протокола мультилокусного генотипирования (MLST). Эти гаплотипы также встречаются у разных видов чешуекрылых. Оба гаплотипа *Wolbachia* ассоциированы с одним гаплотипом мтДНК *A. crataegi* (определенным на основании анализа гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы), а ST-19 – с двумя гаплотипами мтДНК. Это несоответствие матерински наследуемых агентов указывает на случаи независимого приобретения бактерий в истории *A. crataegi*. Все вышеперечисленные данные позволяют предположить, что *Wolbachia* может инфицировать *Aporia crataegi*, но не способна закрепиться в популяциях хозяина.

**Ключевые слова:** *Wolbachia*, Pieridae, Lepidoptera, *Aporia*, мтДНК

Поступила в редакцию: 10.01.2021

Принята к печати: 30.03.2021

## ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ТИХОНОВИЧА АЛЁХИНА

IN MEMORY OF VLADIMIR T. ALYOKHIN



20 февраля 2021 года на 70 году ушел из жизни Владимир Тихонович Алёхин – директор Всероссийского НИИ защиты растений, кандидат биологических наук, почетный работник агропромышленного комплекса России.

Владимир Тихонович родился 26 марта 1951 г в Севастополе. Окончив Воронежский лесотехнический институт и отслужив в армии, в 1974 году В.Т. Алехин поступил на работу во Всероссийский НИИ защиты растений МСХ РФ, в котором прошёл большой и сложный путь творческого роста от лаборанта до авторитетного ученого и (с 2002 г) директора института.

За 18 лет работы директором ФГБНУ «ВНИИЗР» Владимир Тихонович проявил высокие организаторские способности в управлении научной, финансовой и производственной деятельностью института. Под его руководством институт внес существенный вклад в стабилизацию фитосанитарной обстановки в сельском хозяйстве России в

сложных условиях его реформирования. При его активном участии в различных регионах страны разрабатывались и внедрялись интегрированные системы защиты посевов зерновых колосовых, кукурузы, свеклы, картофеля, подсолнечника, рапса, сои и других культур от вредителей, возбудителей болезней и сорных растений. Его научные разработки по методам учета и прогноза особо опасных вредителей, современным технологиям борьбы с вредными объектами востребованы производителями сельскохозяйственной продукции и используются в практике подразделений ФГУ «Россельхозцентра». По заданию Министерства сельского хозяйства РФ он неоднократно выезжал на Северный Кавказ, в Поволжье, Центрально-Черноземный район и Сибирь для оказания научно-методической помощи в ликвидации вспышек массового размножения лугового мотылька, стадных саранчовых и вредной черепашки.





Алехин В.Т. с сотрудниками ФГБНУ «ВНИИЗР»

Владимира Тихоновича всегда отличала глубокая осведомленность об актуальных фитосанитарных проблемах и заинтересованность в их решении, и к нему всегда обращались сельхозпроизводители за помощью и советом.

Им подготовлено и опубликовано 167 научных работ. Он являлся соавтором 10 патентов на изобретения. За плодотворную научную деятельность и многолетний труд Владимир Тихонович был награжден медалями ВДНХ СССР, Почетными грамотами Министерства сельского хозяйства РФ, Российской академии сельскохозяйственных наук и Правительства Воронежской области, Почетным знаком «За заслуги перед Рамонским районом» (2008 г.). Он удостоен звания «Почетный работник агропромышленного комплекса России». В.Т. Алехин регулярно выступал с докладами на научных мероприятиях и производственных совещаниях, читал лекции руководителям и агрономам сельскохозяйственных предприятий, вызывая живой интерес среди слушателей.

Много сил В.Т. Алехин отдавал научно-организационной и общественной работе. Он избирался депутатом Совета народных депутатов Рамонского муниципального района Воронежской области (2005–2008 гг.), входил в состав научно-производственного совета по защите растений Министерства сельского хозяйства РФ и в бюро Отделения защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук. Не менее важной была его роль в качестве председателя Ученого совета и методической комиссии ФГБНУ «ВНИИЗР» и члена Территориального координационного совета «Проблемы земледелия ЦЧЗ», а также редакционной коллегии журнала «Защита и карантин растений» и «Агропром сегодня».

В научной деятельности Владимир Тихонович активно сотрудничал с коллективом ФГБНУ ВИЗР. В результате многие теоретические разработки ВИЗР нашли практическое технологическое воплощение в сельском хозяйстве по фитосанитарной диагностике, прогнозу появления и развития саранчовых, лугового мотылька, колорадского жука, зерновой совки и вредной черепашки, появлению и развитию наиболее опасных возбудителей болезней сельскохозяйственных растений, уточнениям зональных порогов вредоносности вредных организмов и освоению интегрированных систем защиты растений ведущих культур. В период реформирования сельского хозяйства специалистами ВИЗР и ВНИИЗР совместно были разработаны документы по описанию работ и расценок на платные и бесплатные государственные услуги по защите растений, которые активно используются в настоящее время. Совместно учеными ВИЗР и ВНИИЗР разработана База данных «Объемы и эффективность применения средств защиты растений в Российской Федерации (1990–2017 гг.)». Ведутся широкие совместные исследования по формированию ассортимента средств защиты растений в Российской Федерации.

Владимир Тихонович прожил яркую и активную жизнь; его характерными чертами всегда были глубокая человечность, подлинная интеллигентность, высокий профессионализм, жизнелюбие и оптимизм. Нет никаких сомнений, что научное и методическое наследие В.Т. Алехина ещё долгое время будет служить развитию растениеводства и защиты растений нашей страны, а память об этом талантливом ученом и замечательном человеке навсегда сохранится в сердцах его коллег и близких.



Главный корпус ФГБНУ «ВНИИЗР», пос. ВНИИС, Воронежская область

### Избранные труды Алехина В.Т.

Selected papers by Alyokhin V.T.

- Алехин ВТ, Березников ГА, Бутова НМ, Володичев МА, Гулидов АМ и др. (1988) Контроль за фитосанитарным состоянием посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации. Воронеж. 334 с.
- Наумович ОН, Столяров МВ, Долженко ВИ, Никулин АА, Алехин ВТ (2000) Рекомендации по мониторингу и борьбе с вредными саранчовыми. Приложение к журналу *Защита и карантин растений*. 5
- Алехин ВТ Луговой мотылек (2002) М. Библиотечка по защите растений. *Защита и карантин растений* 6. 72 с.
- Алехин ВТ (2004) Пути стабилизации фитосанитарной обстановки. *Защита и карантин растений* 1:9–10
- Алехин ВТ, Володичев МА (2004) Вредители зерновых культур. М., Приложение к журналу *Защита и карантин растений*. 6.
- Алехин ВТ (2014) Пути оптимизации защиты зерновых культур. *Защита и карантин растений* 8:3–8
- Алехин ВТ (2016) В авангарде фитосанитарных исследований. *Защита и карантин растений* 11:9–14
- Бухонова ЮВ, Михина НГ, Алехин ВТ (2018) Методические указания по мониторингу вредителей и болезней зернобобовых культур. Воронеж. 117 с.
- Михина НГ, Бухонова ЮВ, Алехин ВТ, Костылев ПИ (2019) Методические указания по мониторингу вредителей риса. Воронеж. 80 с.
- Михина НГ, Бухонова ЮВ, Алехин ВТ (2019) Мониторинг вредителей и болезней сахарной, кормовой, столовой свеклы (методические указания) Воронеж, 138 с.
- Бухонова ЮВ, Михина НГ, Алехин ВТ (2019) Мониторинг вредителей и болезней картофеля (методические указания) Воронеж. 140 с.
- Михина НГ, Бухонова ЮВ, Алехин ВТ (2020) Мониторинг вредителей зерновых культур (методические указания) Воронеж. 128 с.
- Бухонова ЮВ, Михина НГ, Алехин ВТ (2020) Мониторинг болезней зерновых культур (методические указания) Воронеж. 99с.
- Михина НГ, Бухонова ЮВ, Алехин ВТ (2020) Мониторинг вредителей и болезней рапса и горчицы (методические указания) Воронеж. 155 с.
- Михина НГ, Бухонова ЮВ, Алехин ВТ (2020) Мониторинг вредителей и болезней кукурузы (методические указания) Воронеж. 110 с.



## НАУЧНЫЕ МЕРОПРИЯТИЯ В 2021 ГОДУ SCIENTIFIC EVENTS IN 2021

### XVI СЪЕЗД РУССКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Москва, 22–26 августа 2022 г.



**Рабочие языки съезда:** русский и английский.

**Формы докладов:** пленарные общие, пленарные секционные, регулярные секционные, короткие секционные, стендовые сообщения.



#### Информация о съезде:

entomology.bio.msu.ru/res-2022  
www.zin.ru/conferences/cres16  
vk.com/reo2022  
www.facebook.com/groups/reo2022/

#### Важные даты:

До 1 июня 2021 г. — первичная регистрация участников на портале [lomonosov-msu.ru/rus/event/6323](http://lomonosov-msu.ru/rus/event/6323).

До 1 марта 2022 г. — прием тезисов докладов.

22–26 августа 2022 г. — сроки проведения съезда.

**Основное место проведения:** биологической факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Информация об оргвыносе, составе секций и программе съезда будет представлена в следующих информационных письмах.

**Контакты оргкомитета:** +7 (495) 939-16-95, +7 (925) 860-24-71, 2022reo@gmail.com



### ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ Л.М. ЧЕРЕПНИНА

и VII Всероссийская конференция с международным участием

«Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока»

Россия, Красноярск, 25–26 ноября 2021 г.

ПЕРВОЕ ИНФОРМАЦИОННОЕ ПИСЬМО



Глубокоуважаемые коллеги!

Чтения памяти Л. М. Черепнина и Всероссийская конференция «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока» проводятся традиционно один раз в 5 лет, начиная с 1991 г. Они посвящены светлой памяти талантливого ученого и педагога, одного из первых исследователей флоры и растительности Средней Сибири, человека высокой культуры и необычайной доброжелательности, сделавшего очень много для развития науки и просвещения Красноярского края. В 2021 г. исполняется 115 лет со дня рождения Л.М. Черепнина, с деятельностью которого связано создание Гербария КГПУ им. В.П. Астафьева, носящего в настоящее время его имя, и основание Красноярской ботанической научной школы. Развитием школы занимались ученики Леонида Михайловича – к.б.н.,



доцент кафедры ботаники Л.И. Кашина, д.б.н., профессор, заслуженный деятель науки РФ и республики Тува И.М. Красноров, который воспитал целую плеяду ботаников-флористов Сибири.

25–26 ноября 2021 года в Красноярском государственном педагогическом университете им. В. П. Астафьева состоятся Чтения памяти Л. М. Черепнина и VII Всероссийская конференция "Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока", посвященные 90-летию КГПУ им. В.П. Астафьева и кафедры биологии, химии и экологии, а также 115-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 85-летию Гербария им. Л.М. Черепнина.

Основная цель проведения Чтений и конференции заключается не столько в подведении итогов работы за прошедшие 5 лет, сколько в оценке направленности.



## НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ

Научно-практический центр НАН Беларуси  
по земледелию

Республиканское унитарное предприятие  
«Институт защиты растений»



Уважаемые коллеги!

Приглашаем Вас принять участие в работе **Международной научно-практической конференции «Защита растений в условиях перехода к точному земледелию»**, посвященной 50-летию со дня организации Института защиты растений, которая состоится 27–29 июля 2021 г. в РУП «Институт защиты растений» (аг. Прилуки).

### Направления работы конференции

- Методологические и методические аспекты научных исследований в защите растений от вредителей, болезней и сорной растительности;
- совершенствование и разработка новых методов мониторинга и прогноза вредных организмов;
- экологическое обоснование формирования ассортимента средств защиты растений и технологий их применения, не оказывающих вредного воздействия на окружающую среду;
- разработка и применение биологических средств защиты растений.

Программа конференции будет включать пленарное и секционные заседания по следующим направлениям: гербология, фитопатология, энтомология, биологический метод защиты растений.

### Организационный комитет

Председатель оргкомитета: Сорока Сергей Владимирович, доктор с.-х. наук, директор.

Зам. председателя: Жуковский Александр Геннадьевич, канд. с.-х. наук, зам. директора.

Члены оргкомитета: Якимович Е.А., Привалов Д.Ф., Ярчаковская С.И., Трепашко Л.И., Буга С.Ф., Сорока Л.И., Крупенько Н.А., Бойко С.В., Войтка Д.В., Комардина В.С., Волчкович И.Г., Запрудский А.А., Мышкевич Е.А., Кислушко П.М., Головач В.В., Гончар Е.Н., Супранович Ч.В.

### Место проведения конференции

РУП «Институт защиты растений»  
ул. Мира, 2, аг. Прилуки, Минский район, Минская область  
223011, Республика Беларусь  
Тел/факс: 375 - (17) 509 23 39,  
Тел. оргкомитета: 375 - (17) 509 23 68; 509-23-50,  
E-mail: belizr@tut.by

### Порядок участия в работе конференции

Рабочие языки конференции: белорусский, русский, английский.

Для участия в работе конференции необходимо до **20 мая 2021 г.** выслать на электронный адрес Оргкомитета (belizr@tut.by) регистрационную форму и материалы докладов объемом от 1 до 3 страниц формата **A4**, набранные в редакторе Word. Представленные к публикации материалы должны соответствовать тематике конференции. Авторы полностью несут ответственность за содержание и правильность оформления.

После получения от участников конференции анкеты-заявки и материалов для опубликования будет сформирована и размещена на сайте института Программа конференции.



## НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ

Институт леса НАН Беларуси  
Совет молодых ученых

II Международная школа-конференция молодых ученых

«Лесная наука, молодежь, будущее – 2021»

6–9 июля 2021 г.

г. Гомель, Республика Беларусь



Институт леса НАН Беларуси, Совет молодых ученых приглашают Вас принять участие во II Международной школе-конференции молодых ученых «Лесная наука, молодежь, будущее – 2021», которая состоится 6–9 июля 2021 г. в г. Гомеле. К участию приглашаются магистранты, аспиранты, молодые учёные и специалисты в возрасте до 35 лет (включительно).

II Международная школа-конференция молодых

ученых «Лесная наука, молодежь, будущее – 2021» проводится с целью привлечения аспирантов, магистрантов, специалистов и молодых ученых к обсуждению актуальных научных проблем и инноваций в области ведения комплексного лесного хозяйства, повышения их квалификации, развития творческих научных связей между поколениями ученых, интеграции с зарубежными специалистами.

**Основные направления конференции:**

- лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация;
- лесная селекция и семеноводство, генетика и биотехнология;
- воспроизводство лесов, агротехнологии выращивания лесного посадочного материала;
- охрана и защита леса;
- биология и экология леса, лесная радиоэкология, биоэнергетика;
- побочное лесопользование, экотуризм и охотничье хозяйство;
- лесопарковое хозяйство, ландшафтная архитектура;
- лесное образование и заповедное дело;
- междисциплинарные исследования о лесе.

**Рабочие языки:** белорусский, русский, английский.

**Форма участия:** для участников школы-конференции будут прочитаны лекции приглашенных ведущих ученых (40–60 мин.). На секционных заседаниях заслушаются предварительно отобранные Оргкомитетом устные доклады участников. Предусмотрено проведение стендовой сессии, а также заочное участие.

В рамках школы-конференции планируются экскурсии, учебно-практические полевые занятия в Корневской экспериментальной лесной базе Института леса. Полная

информация о программе школы-конференции будет представлена во втором информационном письме.

**Прием материалов** до 31 мая 2021 года.

**Организационный комитет школы-конференции:**

Председатель: Ковалевич Александр Иванович, директор ГНУ «Институт леса НАН Беларуси», канд. сельхоз. наук, доцент

Заместители председателя:

Чурило Егор Васильевич, зам. директора по научной и инновационной работе ГНУ «Институт леса НАН Беларуси», канд. сельхоз. наук

Можаровская Людмила Валентиновна, председатель Совета молодых ученых, науч. сотр. ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»

**Адрес Оргкомитета школы-конференции:**

ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»

246001, г. Гомель, ул. Пролетарская, д. 71

тел./факс: +375 (232) 32-73-73,

веб-сайт: [www.forinst.basnet.by](http://www.forinst.basnet.by)

e-mail: [forestschool2021@yandex.by](mailto:forestschool2021@yandex.by)

+375 (29) 945-69-94 Можаровская Людмила Валентиновна

+375 (29) 197-82-64 Пантелеев Станислав Викторович

Первое информационное письмо доступно по адресу: <http://www.forinst.basnet.by/node/78>



## II МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «КАМЕЛИНСКИЕ ЧТЕНИЯ»

Россия, г. Барнаул, 27–29 сентября 2021 г.

Конференция посвящена памяти выдающегося русского ботаника, Президента Русского ботанического общества, члена-корреспондента РАН Рудольфа Владимировича Камелина, который посвятил много времени и сил работе на Алтае. Сотрудничество Рудольфа Владимировича с коллегами из Алтайского государственного университета (г. Барнаул) на поприще научной и преподавательской деятельности началось с 1992 г. Он принимал участие в многочисленных экспедициях по Алтаю и стоял у истоков создания научной ботанической школы Южно-Сибирского ботанического сада, существующей до сих пор и выпустившей много квалифицированных специалистов ботаников – кандидатов и докторов наук. В 1998 г. Рудольф Владимирович совместно с Александром Ивановичем Шмаковым организовали научный журнал “Turzaninowia”, в котором Р. В. Камелин был главным редактором. В настоящее время журнал широко известен и входит в мировые базы данных цитирования. В г. Барнауле было издано несколько монографий и учебных пособий Р. В. Камелина. Также Рудольф Владимирович выступил идейным вдохновителем и главным руководителем коллектива по подготовке первой Красной книги Алтайского края.

Цель конференции – популяризация и развитие идей Рудольфа Владимировича Камелина, обсуждение теоретических и практических вопросов систематики, флористики, ботанической географии, современного состояния и перспектив ботанической науки.

**Место и время проведения**

Конференция будет проходить в Южно-Сибирском ботаническом саду Алтайского государственного университета (г. Барнаул) 27–29 сентября 2021 г.

**Научные направления конференции**

1. Систематика высших растений.
2. Флористика (современное состояние флор, генезис флор, методы исследования и анализа).
3. Ботанико-географическое и флористическое районирования.

**Форма участия**

Предусмотрено только очное участие в конференции, что подразумевает предоставление пленарных и секционных докладов (в случае ухудшения эпидемиологической обстановки в стране и мире предусматривается проведение конференции в онлайн режиме).



В рамках конференции будет проведена выездная экскурсия в живописные места Алтая. Организаторами конференции выступают Южно-Сибирский ботанический сад Алтайского государственного университета, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН и Русское ботаническое общество.

#### Организационный комитет

Председатель – Шмаков Александр Иванович, д. б. н., директор Южно-Сибирского ботанического сада.

Заместители председателя – Баранова Ольга Германовна, д. б. н., проф. БИН РАН

Буданцев Андрей Львович, д. б. н., проф. БИН РАН.

Секретариат – Шибанова Алёна Алексеевна, к. б. н., научный сотрудник ЮСБС;

Шалимов Александр Петрович, к. б. н., научный сотрудник ЮСБС.

**Регистрация на конференцию** осуществляется на сайте <http://konf.asu.ru/kamelin/> в личном кабинете до 15 апреля 2021 г.

По результатам конференции будет выпущен сборник статей. Материалы для публикации статьи прикрепляются также в личном кабинете на сайте (правила оформления см. ниже в информационном письме и на сайте). Объем статьи не более 10 страниц. Срок предоставления статей – до 6 сентября 2021 года. Подача материалов производится только через личный кабинет на сайте конференции! <http://konf.asu.ru/kamelin/>

Обращаем ваше внимание, что на базе Южно-Сибирского ботанического сада будет проведена XX Международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» с 30 сентября по 2 октября 2021 года. Подробная информация на сайте конференции <http://konf.asu.ru/botany-altai/>

По всем организационным вопросам обращаться к ответственному секретарю оргкомитета Шибановой Алёне Алексеевне по адресу: [kamelin\\_konf2021@mail.ru](mailto:kamelin_konf2021@mail.ru).

#### Контакты

656049, Барнаул, пр. Ленина, 61, Алтайский госуниверситет, Южно-Сибирский ботанический сад. Оргкомитет конференции. Тел.: 8 (3852) 29-66-50, +7 905-929-51-06



## VI НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ЛЕСА РОССИИ: ПОЛИТИКА, ПРОМЫШЛЕННОСТЬ, НАУКА, ОБРАЗОВАНИЕ»

посвящается 140-летию со дня рождения академика В.Н. Сукачева  
26–28 мая 2021 г.

Санкт-Петербург, Россия

Сайт конференции: <http://spbftu.ru/lesarf2021/>

#### Место проведения конференции

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова  
(<http://www.spbftu.ru/>)

Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5, литер У;  
тел. +7-812-670-93-63

#### Секции

1. Лесная биогеоценология
2. Лесная политика, экономика и управление
3. Современные проблемы и перспективы лесостроительства, лесной таксации и государственной инвентаризации лесов (посвящается 210-летию со дня основания первой в России кафедры лесной таксации, лесостроительства и ГИС)
4. Ведение лесного хозяйства на землях сельскохозяйственного назначения: проблемы и пути их решения
5. Химическая переработка биомассы дерева и биоэнергетика
6. Современные проблемы использования, восстановления, охраны и защиты лесов
7. Система насаждений и лесопарковый зелёный пояс города
8. Современные проблемы лесозаготовок и российского лесного машиностроения

9. Современные проблемы древесиноведения, обработки древесины и деревянного домостроения

10. Технология блокчейн в лесном секторе

#### Регистрация

Регистрация участников конференции осуществляется в режиме он-лайн на сайте <http://spbftu.ru/lesarf2021/>

Окончательный срок регистрации – 10 мая 2021 г.

#### Публикация материалов конференции

1. Вы можете опубликовать материалы в сборнике материалов конференции, который будет издан на русском языке и включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ).

2. Вы можете опубликовать статью в специальном номере журнала IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (<http://iopscience.iop.org/journal/1755-1315>). Опубликованные статьи будут распространены по лицензии Creative Commons Attribution (CC BY) ([creativecommons.org/licenses/by/4.0](http://creativecommons.org/licenses/by/4.0)).

#### Повышение квалификации

Межотраслевой институт дополнительного образования СПбГЛТУ (МИДО) предоставляет возможность участникам конференции в рамках мероприятия пройти обучение по дополнительной профессиональной

программе повышения квалификации «Особенности нормативно-правовой базы использования сельскохозяйственных земель для выращивания древесины» с получением удостоверения о повышении квалификации (16 ч).

Стоимость обучения – 3800 руб./чел.

Мероприятия, проводимые в рамках конференции 26–28 мая 2021 г. (пленарное и секционные заседания, экскурсия в Лисинский учебно-опытный лесхоз с посещением объектов лесного хозяйства) входят в программу обучения. Время дополнительных занятий будет установлено по согласованию с обучаемыми.

**Контактное лицо:**

ведущий специалист МИДО Грунева Людмила Борисовна (+7 911-238-92-93, e-mail: L\_gruneva@mail.ru)

**Важные даты**

Прием статей на английском языке и материалов конференции на русском языке на ftulesarf@gmail.com	до 15.04.2021
Уведомление авторов о получении материалов (до 3 стр., рус.) и статей (5–8 стр., англ.)	до 20.04.2021
Уведомление авторов о приеме материалов (до 3 стр., рус.) к публикации в сборнике	30.04.2021
Уведомление авторов о приеме статей (5–8 стр., англ.) к публикации в журнале	30.05.2021
Регистрация участия	до 10.05.2021
Конференция	26–28.05.2021

---



---

Редакция журнала "Вестник защиты растений" напоминает, что подача рукописей осуществляется через личный кабинет автора на сайте журнала по адресу <http://plantprotect.ru>

Актуальные Правила для авторов доступны онлайн по адресу <http://plantprotect.ru/index.php/vizr/about/submissions>

---



---

Научное издание

**Индекс 36189**

Подписано к печати 13 апреля 2020 г.

Формат 60x84/8. Объем 8 1/2 п.л. Тираж 250 экз. Заказ