

Освоение биоресурсов энтомофагов: проблемы и дальнейшие пути развития

Н.А. Белякова^{1*}, В.А. Павлюшин¹, Д.А. Попов²

Screening of natural enemies: problems and further development directions

N.A. Belyakova^{1*}, V.A. Pavlyushin¹, D.A. Popov²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин 196608, Россия. E-mail: biocontrol@vizr.spb.ru

² НИИП Институт прикладной энтомологии (ИНАППЕН), ул. Лётчика Паршина, 9, Санкт-Петербург, 197350, Россия. E-mail: info@inappen.com

¹ All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskiy Shosse, 3, St Petersburg, Pushkin 196608, Russia

² RDE Institute of applied entomology (INAPPEN), Letchika Parshina Street, 9, Saint-Petersburg, 197350, Russia

* Автор-корреспондент

Резюме. Проведен анализ новых тенденций в развитии технологий массового разведения и применения энтомофагов для биологического контроля вредителей в защищенном грунте. Широкое использование новых сортов сельскохозяйственных культур, повсеместный переход отечественного тепличного растениеводства на новые технологии возделывания, рост числа вредителей-инвайдеров – все это приводит к усложнению критериев отбора энтомофагов и повышению требований к адаптационным способностям хищников и паразитоидов. В данной ситуации усиливается роль селекционно-генетических методов улучшения энтомофагов, в том числе для получения линий, резистентных к препаратам разного фитосанитарного назначения. В обзоре приведены сведения о современном ассортименте энтомофагов и направлениях их дальнейшего скрининга. Отмечен имеющийся разрыв между текущими научными усилиями в изучении экологии энтомофагов и теми знаниями, которые насущно необходимы для эффективного скрининга видов и дальнейшей их адаптации в современных промышленных теплицах.

Ключевые слова. Энтомофаги, инвазии, скрининг, массовое разведение, селекция.

Abstract. An analysis of new trends in the development of technologies for mass breeding and the use of entomophages for biological control of the pests in greenhouses was carried out. The widespread use of new varieties of agricultural crops, the widespread transition of domestic greenhouse crop production to new cultivation technologies, an increase in the number of pest invaders – all this leads to a complication of the selection criteria for entomophages and to an increase of the requirements for the adaptability of predators and parasitoids. The role of genetic selection methods of improving entomophages properties is increasing, including methods for obtaining lines that are resistant to drugs of various phytosanitary purposes. The review provides information on the current range of entomophages and directions for their further screening. A gap is noted between current scientific efforts in the field of entomophage ecology and the knowledge that is urgently needed for effective screening of species and their further adaptation in modern industrial greenhouses.

Key words. Entomophages, invasions, screening, mass breeding, selection.

https://doi.org/10.47640/1605-7678_2022_93_5

Введение

Использование насекомых и клещей в качестве агентов биологического контроля является самым безопасным и наиболее эффективным методом защиты растений в теплицах и при органическом земледелии, где использование химических пестицидов запрещено или ограничено. Выпуски энтомофагов (естественных врагов вредителей) являются важным элементом экологически чистых технологий выращивания растений (Павлюшин, Белякова, 2018; van Lenteren et al., 2020a, 2020b).

Активное развитие технологий тепличного растениеводства, в том числе появление теплиц нового поколения, вносит коррективы в системы биологической защиты растений, что, в свою очередь, требует новых подходов к отбору энтомофагов. Меняются критерии эффективности энтомофагов. Одновременно с введением новых технологий возделывания тепличных культур идет расширение видового состава вредителей, в том числе за счет инвазионных видов, поэтому постоянный поиск новых видов хищников и паразитоидов для биологического контроля вредителей – одна из актуальных задач науки по защите растений (Белякова, 2008, 2013; Heimpel, Cock, 2018; van Lenteren, Bueno, 2019).

Необходимость расширения объемов скрининга энтомофагов для защиты растений привела к росту числа публикаций о прикладных аспектах их биологии. Основными направлениями работ являются исследования влияния плотности и разнообразия добычи на репродукцию, экспериментальное изучение межвидовых взаимодействий хищников и паразитоидов, оценка влияния генотипических свойств растений-хозяев и эффективности энтомофагов на различных сельскохозяйственных культурах (Messelink et al., 2008; Buitenhuis et al., 2010; van Houten et al., 2013; Buitenhuis et al., 2014; Gacheri et al., 2015; Sampson, Kirk, 2016).

Многочисленные статьи, посвященные экологии отдельных видов энтомофагов, заканчиваются схожими фразами о том, что полученные результаты важны для развития биологического контроля вредителей. Однако авторы этих статей редко задаются вопросом, можно ли действительно использовать исследуемый вид в производственной защите растений. Одна из актуальнейших проблем в биологическом контроле вредителей – как быстро найти эффективного энтомофага из сотен видов, имеющих пищевые связи с вредителем. На современном этапе развития биологической защиты растений необходимо выяснить, существуют ли надежные и поддающиеся количественной оценке экологические критерии для быстрого исключения тех естественных врагов, которые могут оказаться неэффективными в агроценозах, нерентабельными в разведении или вызывать неприемлемые негативные последствия для местных видовых сообществ. Анализ перечисленных выше вопросов посвящен настоящему обзору.

1. Особенности современного тепличного растениеводства и критерии скрининга энтомофагов

Критерии отбора энтомофагов для современного тепличного растениеводства определяются концепцией биологической защиты растений в защищенном грунте (Павлюшин, 1998; Белякова, Павлюшин, 2013). В соответствии с концепцией для эффективного использования энтомофагов и биопрепаратов необходимо выполнение следующих условий:

1. Проведение фитосанитарного мониторинга с регистрацией и оценкой биоценотического состояния в тепличном агробиоценозе.
2. Создание постоянно действующего паразитоценоза за счет профилактической колонизации энтомофагов в течение всего культурооборота.
3. Совпадение оптимумов температуры и влажности для защищаемых растений с таковыми для энтомофагов и штаммов-продуцентов.
4. Технологическая совместимость энтомофагов с биологическими и химическими средствами защиты растений. Отсутствие патогенного и токсического действия между элементами биологической защиты.

5. Достижения гарантированного защитного эффекта за счет одновременного действия комплекса биологических средств на популяции вредителей и болезней и перевод популяций вредителей в состояние долгосрочной депрессии при питании на устойчивых сортах и/или под воздействием микробиопрепаратов.

К факторам, ограничивающим эффективность энтомофагов в теплицах, следует отнести новые сорта, обилие искусственных материалов, неполный паразитоценоз, стресс у энтомофагов, вызванный транспортировкой к местам выпуска, а также применением пестицидов и агрохимикатов.

Требования тепличного растениеводства к энтомофагам постоянно повышаются во многом из-за расширения видового состава насекомых-вредителей в защищенном грунте и появления новых инвазионных видов. Случайному завозу насекомых (в том числе опасных вредителей) способствует импорт растениеводческой продукции, а также семенного и посадочного материала. Фитофаги-инвайдера разрушают систему биологической защиты. В борьбе с западным цветочным трипсом *Frankliniella occidentalis* (Pergande), табачной белокрылкой *Bemisia tabaci* (Gennadius), южноамериканским минером *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) и томатной минирующей молью *Tuta absoluta* (Meyrick) сельхозпроизводители на первых этапах инвазии были вынуждены проводить химические обработки. Только спустя несколько лет удалось подобрать энтомофагов, которые отчасти «закрыли брешь», пробитую в системе биологической защиты данными инвазионными вредителями (Calvo et al., 2011). Для быстрого реагирования на участвовавшие инвазии опасных вредителей целесообразно сформировать пул энтомофагов с широкой пищевой специализацией – «универсальных солдат» биологического контроля. Против новых вредителей на первом этапе инвазии перспективно применение многоядных хищников пока не будут интродуцированы специализированные энтомофаги (Jacas et al., 2006).

Помимо инвазий, есть еще один фактор, значительно усложняющий фитосанитарную обстановку в современных теплицах. Это – широкое внедрение интенсивных агротехнологий возделывания сельскохозяйственных культур (светокультура, продленный оборот). Соответственно развитие технологий производства и применения энтомофагов во многом определяется теми качественными переменами в возделывании сельскохозяйственных культур, которые произошли за последнее десятилетие в теплицах. Например, при продленном обороте в теплицу с плодоносящей культурой периодически подсаживают молодые растения (интерплантинг) (Король, 2020). Этот прием широко используется при выращивании овощных культур, а также на салатных линиях, где рассаду зеленых культур содержат в одной теплице с готовой продукцией. Для поддержания удовлетворительного фитосанитарного состояния в теплице с разновозрастными растениями необходимо повышать нормы внесения энтомофагов и дополнять их комплекс новыми видами и популяциями с повышенной поисковой активностью и агрессивностью особей, чтобы предотвратить формирование очагов вредителей на молодых растениях, которые наименее устойчивы к повреждению фитофагами.

Усложняет проведение защитных мероприятий наличие посадок сортов с разным уровнем устойчивости в одной теплице, как это практикуется, например, при выращивании роз и других цветочных культур (Моор и др., 2021). На посадках неустойчивых сортов происходит постоянное накопление вредителя. Из этих очагов вредитель расселяется по всей теплице.

Все перечисленные выше особенности современных технологий тепличного растениеводства приводят к усложнению критериев отбора энтомофагов. Прежде всего повышаются требования к адаптационным способностям видов (Sørensen et al., 2012).

2. Исследования в области экологии энтомофагов

Базовыми факторами и показателями, которые определяют эффективность энтомофагов в тепличных агроценозах, являются:

1) устойчивость к пищевому стрессу при превентивной колонизации в отсутствие вредителя; наличие пищевой базы (суррогатных кормов и лабораторных жертв, безопасных для растений) для размножения энтомофагов на растениях-накопителях; высокий биотический потенциал, в том числе и на суррогатных кормах;

2) устойчивость (в том числе за счет резистентности) к обработкам пестицидами и другими агрохимикатами; технологическая совместимость энтомофагов с пестицидами в системах защиты и технологиях возделывания растений;

3) комплекс поведенческих реакций (отрицательный геотаксис, высокая двигательная активность, способность откладывать яйца при низкой численности жертвы или хозяина), необходимый для эффективного поиска жертвы и расселения из мест выпуска как вертикального – по ярусам растений, так и горизонтального – по площади теплицы.

Перечисленные выше критерии отбора охватывают практически все аспекты биологии энтомофагов, поэтому складывается впечатление, что любое новое знание в этой области может быть полезно для практики биологической защиты растений. Однако необходимо учитывать не только предмет исследования, но и методы, которые используются для получения результата.

Применительно к скринингу энтомофагов методические подходы могут обесценить полученные данные или существенно ограничить их интерпретацию. Ярким примером этого является оценка биотического потенциала энтомофагов с использованием таблиц жизни (life table), которые были разработаны еще в 40-е годы XX в. (Birch, 1948). Сравнительно недавно этот метод обрел «второе дыхание». Это произошло после того, как для расчета биотического потенциала по таблицам жизни была разработана программа TWOSEX-MSChart, учитывающая индивидуальные показатели особей обоих полов, а не только самок (Zhao et al., 2015; Wei et al., 2022). Но, несмотря на очевидный методический прогресс, суть таблиц жизни осталась прежней: скорость роста популяции рассчитывают на основе результатов лабораторных опытов в режиме индивидуального разведения. В этом случае проводят посемейный учет суточной плодовитости, продолжительности развития от яйца до яйца, выживаемости за период от яйца до яйца и соотношения полов (Chi et al., 2020). Проблема в том, что при индивидуальном разведении яйцекладущая самка (или пара самец–самка) изолирована от популяции, следовательно, исключено влияние плотности на тестируемые параметры. В связи с этим условия индивидуального содержания пригодны только для оценки максимальных величин биотического потенциала, свойственного виду (популяции). Все факторы, зависящие от плотности популяции, исключены из таблиц жизни, что снижает ценность полученных результатов для практики биологического контроля, прежде всего для массового разведения энтомофагов.

Другим примером масштабных исследований, результаты которых пока малоприменимы на практике, является оценка типа и параметров функциональной реакции хищников с использованием квадратичной модели логистической регрессии, которая позволяет вычислить скорость атаки и время обработки жертвы (Juliano, 2001; Ingegno et al., 2019; Keser et al., 2022). Следует подчеркнуть, что оба показателя получают не в эксперименте, а рассчитывают, аппроксимируя экспериментальные данные (зависимость прожорливости от плотности жертвы). Возможно, в будущем, когда будут накоплены значительные объемы таких данных, можно будет сделать их мета-анализ, который откроет нам что-то новое о функциональной реакции как важном аспекте экологии хищных насекомых. Но при скрининге энтомофагов сведения о скорости атаки и времени обработки жертвы, полученные косвенным путем, вряд ли окажут существенное влияние на принятие решения о перспективности того или иного вида в качестве агента биологического контроля.

Новые фундаментальные знания (особенно на этапе их первичного накопления) не обязательно способствуют прогрессу биологического контроля. Это можно проиллюстрировать на примере многочисленных исследований внутригруппового хищничества (Intraguild predation = IGP). Это – аспект межвидовых взаимодействий энтомофагов является важным фактором их эффективности при совместном применении. Кроме того, интенсивность IGP у многоядных хищников определяет силу их влияния на местные видовые сообщества, поэтому IGP изучают особенно пристально у видов-интродуцентов, в том числе при непреднамеренной акклиматизации и неконтролируемом расселении энтомофагов с мест колонизации. Важность IGP для отбора новых энтомофагов очевидна как с точки зрения их эффективности, так и безопасности для местной энтомофауны, однако проблема опять заключается в методике проведения опытов. Подавляющее большинство тестов проводят в ограниченном пространстве садков (нередко используют чашки Петри), что не дает адекватной картины (Burgio et al., 2002; Ingels, De Clercq, 2011; Golsteyn et al., 2021). Как правило, IG-жертва в природной среде имеет возможность убежать, найти убежище и пр. В садке жертва

лишена возможности использовать защитные поведенческие реакции. Кроме того, в лаборатории не учитывается биотопическая приуроченность взаимодействующих видов. В результате некоторые IG-хищники по результатам лабораторных экспериментов выглядят как смертельная угроза для десятков видов IG-жертв, однако полевые данные не подтверждают данных прогнозов. В частности, *Harmonia axyridis* (Pallas), исходя из результатов лабораторной оценки, должна оказывать существенное негативное влияние на целый ряд более мелких кокциnellид из родов *Propylea*, *Coccinella* и др. Однако в реальности *H. axyridis* сосуществует с этими видами в пределах своего естественного ареала в Сибири и Юго-Восточной Азии. Да и на территории инвазионного ареала в Европе не подтверждаются прогнозы о деструктивном влиянии данного вида на местных коровок, за исключением *Adalia bipunctata* (L.) (Kenis et al., 2020).

Возвращаясь к вопросу, какие знания в области экологии энтомофагов действительно полезны для скрининга энтомофагов, можно сказать, что весьма актуальна разработка количественных критериев для контроля качества при их массовом разведении, хранении и выпуске. Необходимо лучшее понимание устойчивости растений-хозяев к вредителям и их влияние на энтомофагов.

3. Современный ассортимент и направления дальнейшего скрининга энтомофагов

Биоресурсы энтомофагов и акарифагов весьма обширны. Потенциально в защите растений могут быть использованы представители как минимум 15 семейств перепончатокрылых (Hymenoptera), двукрылых (Diptera), жесткокрылых (Coleoptera), полужесткокрылых (Homoptera) и сетчатокрылых (Neuroptera) насекомых, а также клещей (Arachnida). При этом в практику биологической защиты растений введены не более 300 видов, из которых коммерчески доступны 230 видов. Иными словами, несмотря на вековую историю применения энтомофагов в защите растений, их природные ресурсы еще во многом остаются неосвоенными. Это нередко связано с тем, что ключевые семейства энтомофагов слабо изучены с точки зрения систематики. Для полноценного освоения биоресурсов необходима таксономическая разработка трудных для определения групп, таких как фитосейидные клещи, галлицы и др. Известен случай, когда один из видов хищных галлиц из биоресурсной коллекции ВИЗРа был вначале введен в культуру как перспективный агент биоконтроля, а позднее этот вид был описан как новый для науки – *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova, 2019 (Федотова, Козлова, 2019).

Как уже упоминалось, для биологического контроля вредителей широко используют более 300 видов естественных врагов. За последние 20 лет число торговых марок, под которыми зарегистрированы энтомофаги, увеличилось в 2 раза. Эта тенденция лишь отчасти обусловлена появлением новых вредоносных объектов. Основной причиной апробации в биологическом контроле новых видов является повышение требований к их экологической пластичности в условиях современных технологий растениеводства (van Lenteren, 2012; van Lenteren et al., 2017, 2020a, 2020b; Arnó et al., 2018).

Большинство из используемых энтомофагов являются паразитическими перепончатокрылыми с узкой пищевой специализацией. Они сфокусированы на целевых вредителях и, как правило, более эффективны как агенты биологического контроля. Биоресурсы паразитических перепончатокрылых обширны. Только в отечественной фауне их известно около 10 тыс. видов, а в мировой фауне их по разным оценкам в 5–6 раз больше. При этом только несколько сотен их видов уже апробированы в биологическом контроле, из которых 179 активно используется методом сезонной колонизации для защиты овощных, плодовых и др. культур (van Lenteren, 2012; van Lenteren et al., 2018).

Второе место по масштабам производства и применения в мире занимают клещи сем. Phytoseiidae (Arachnida): 54 вида данного семейства используют в системах биологического контроля вредителей в основном против паутиных клещей, трипсов и белокрылок. Одним из первых представителей этого семейства, который был успешно использован в защите растений, является специализированный хищник паутиных клещей *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot. Из-за его узкой пищевой специализации для разведения фитосейюлуса необходимы вегетирующие растения, на которых накапливают его жертву – паутинового клеща. Отделение хищника от вредителя на заключительном этапе

производства существенно повышает себестоимость и снижает качество акарифага, однако стабильный защитный эффект от выпусков фитосейулюса в значительной степени компенсирует затраты на его производство.

Следует отметить, что подавляющее большинство фитосейид, которые используют в защите растений, в отличие от фитосейулюса имеют более широкую пищевую специализацию. Это несколько снижает их эффективность и требует более высоких норм выпуска, но при этом кардинально упрощает их массовое разведение и применение. Высокая технологичность производства многоядных видов фитосейид обусловлена следующими причинами:

1) разведение на сыпучем субстрате, который одновременно служит пищей для жертвы (акариформные клещи); возможность использования заменителей природного корма – пыльцы и яиц рачка-артемии;

2) механизированный способ дозирования, упаковки и внесения: клещей фасуют исходя из титра и объема в сыпучем субстрате; внесение (рассевание) происходит без существенных потерь биоматериала и его качества;

3) сроки хранения упакованного продукта до двух недель.

Таким образом, фитосейиды в значительной степени отвечают требованиям современного тепличного растениеводства, которое ориентировано на превентивные выпуски энтомофагов, когда норма внесения определяется площадью теплицы, а не локализацией очагов вредителя.

Многоядные хищные клопы (около 30 видов из сем. Miridae, Anthocoridae и Pentatomidae) также широко используются как естественные враги вредителей. Востребованность энтомофагов данной группы возросла за последнее десятилетие в основном благодаря их способности выживать в современных системах защиты растений, которые основаны на профилактической колонизации, – выпуске энтомофагов до выявления вредителей. Но повреждения растений, вызванные миридами-зоофитофагами, частично ограничивают их использование. Помимо этого, мириды и антокориды откладывают яйца в ткани растений: эта репродуктивная особенность хищников усложняет их массовое разведение и использование (De Clercq, 2002; Albajes et al., 2006).

Другая группа хищников-полифагов – жуки-кокцинеллиды – может быть идеально использована для профилактической колонизации. Они выживают на альтернативных диетах в отсутствие целевого вредителя, не имеют тесной связи с растениями и поэтому не могут причинить им вреда (Albajes, Alomar, 1999, 2008; Лежнёва, 2001; Семьянов, 2004). Только 26 видов кокцинелл (около 7 % всех доступных коммерческих агентов биологической защиты растений) используют в мире для биологического контроля. В последнее время коровки занимают менее 1 % объема рынка энтомофагов (van Lenteren, Bueno, 2019). Например, в закрытом грунте они в основном используются при наводняющих выпусках на личиночной стадии как «живой инсектицид» для устранения очагов тли на зеленых культурах, огурце и баклажане. Такой узкий подход отчасти объясняет малые масштабы освоения природных ресурсов кокцинелл, однако настало время пересмотреть значение этой группы хищников. В частности, кокцинелл-афидофагов можно использовать на стадии имаго для профилактической борьбы с тлями-переносчиками вирусов на картофеле в теплицах (Belyakova, Polikarova, 2018). Такой же подход может быть использован в тепличном растениеводстве в целом.

Существуют два основных способа применения коровок-кокцинелл в биологическом контроле: 1) выпуск личинок II–III возрастов; 2) выпуск зрелых имаго. При профилактической инокуляции лучше использовать имаго из-за их высокой поисковой активности (и в т.ч. способности летать), что жизненно важно для отслеживания и уничтожения первичных очагов заселения (единичных тлей). Это означает, что высокая способность уничтожать вредителей (прожорливость), которая увеличивается с размерами тела хищника, не так важна для превентивной колонизации имаго по сравнению с выпуском личинок в очаги вредителей. Высокая прожорливость, которая ранее считалась одним из важнейших критериев эффективности хищников, в значительной степени утратила свою актуальность в данных обстоятельствах.

Если при профилактических выпусках не имеет значения прожорливость и, как следствие, размер хищника, то будет более выгодно производить мелкие виды, что требует меньше времени и ресурсов. Нормы профилактических выпусков рассчитывают по площади теплиц, а не по численности

вредителей, что делает использование мелких видов кокцинеллид намного более рациональным. Например, родственные виды *Cheilomenes sexmaculatus* (F.) и *C. propinqua* (Muls.) при относительно небольшой длине тела (4–5 мм) отличаются высокой прожорливостью и плодовитостью порядка 1000 яиц на самку (Mirhosseini et al., 2015; Zhao et al., 2015; Белякова, Поликарпова, 2016; Nordey et al., 2021; Reznik et al., 2021). Такое сочетание морфологических и биологических особенностей свидетельствует о том, что кокцинеллиды мелкого размерного класса могут быть эффективным средством биологического контроля.

4. Скрининг энтомофагов и инвазии насекомых

Ключевая проблема скрининга энтомофагов заключается в том, что быстрая адаптация к новым условиям – обязательный атрибут не только эффективных агентов биологического контроля, но и злостных инвайдеров (Зайцев, Резник, 2004; Abram, Moffat, 2018). Выпуски энтомофагов в агробиоценозы для контроля вредителей и инвазии насекомых имеют много общего. Известны случаи, когда интродуцированные энтомофаги из-за их негативного влияния на природные сообщества со временем были признаны опасными инвайдерами (Bigler et al., 2006; Roy et al., 2016).

Сложившаяся за последние 150 лет практика скрининга энтомофагов базируется на сравнительном анализе видов по отдельным признакам. Среди критериев эффективности энтомофагов основными считают пищевую специализацию, репродуктивный потенциал, поисковую активность и потенциальную вредоносность для защищаемых растений. Кроме того, учитывают целый ряд дополнительных показателей, связанных с поведением и сезонными адаптациями вида. Обилие учитываемых признаков затрудняет принятие решения, тем более что полезные с точки зрения биологического контроля признаки нередко являются потенциально опасными с позиций инвазионной биологии. Стоит насущный вопрос: как найти золотую середину и избежать крайностей, которые мы сейчас наблюдаем в ряде европейских стран. Там запрещено использовать завозные виды энтомофагов, в результате чего число новых апробируемых видов сократилось в несколько раз, а число инвазионных вредителей ежегодно увеличивается, причем этот рост носит экспоненциальный характер (Secretariat of the Convention..., 2011; Cock et al., 2016; Heimpel, Cock, 2018; Cock, 2019).

С нашей точки зрения, нецелесообразно ограничивать использование видов, которые уже акклиматизировались в ходе реализации программ классического биоконтроля, а также в результате непреднамеренной интродукции энтомофагов. Если вид уже акклиматизировался на новом месте, то вернуть интродуцента в границы его исходного ареала невозможно. Поскольку новый вид уже стал частью местной фауны и необратимо изменил ее – в чем тогда смысл запрещать использование данного энтомофага, эффективность которого, очевидно, будет выше средней, что доказывает факт успешного освоения им новых территорий?! Сходная точка зрения на применение акклиматизированных энтомофагов была высказана рядом авторов в статье о распространении афро-азиатского вида златоглазки *Chrysoperla zastrowi* (Esben-Petersen), который использовался за пределами своего ареала для борьбы с вредителями и в итоге акклиматизировался в Северной Америке (Mandese et al., 2021). Авторы предлагают использовать данного хищника в США, но исключительно на территориях, где он уже обосновался.

Расширение ареала энтомофагов не обязательно связано с деятельностью человека в области биологической защиты растений. На это могут быть и другие причины, такие как глобализация и изменение климата. Например, коровку *Harmonia axyridis* (Pallas) до момента ее акклиматизации использовали десятилетиями в Северной Америке и Европе, но масштабное расширение ее ареала произошло только на рубеже веков (1990–2000 гг.), когда изменение климата стало прогрессировать, а интенсивность мировой торговли и туризма возросли в несколько раз (Roy et al., 2016). Представляется целесообразным вернуться к использованию *H. axyridis*, учитывая, что этот вид уже распространен на 4 континентах. «Отменить» инвазию *H. axyridis* нельзя, а польза от ее использования в защите растений будет существенная. С нашей точки зрения, *H. axyridis* целесообразно использовать на европейской части России теми же методами, как это в течение долгого времени делалось в Приморском крае, т.е. на территории исходного ареала. В Приморье практикуют ежегодный сбор имаго в

местах зимовки в значительном количестве (сотни тысяч), подавление их миграционного состояния в условиях биолaborаторий и последующий выпуск жуков в теплицы (Яркулов и др., 2006).

Предложенный подход в использовании инвазионных популяций *H. axyridis* является, по сути, вариантом внутриареального расселения, которое ранее практиковалось в отношении энтомофагов, интродуцированных намеренно в рамках программ классического биоконтроля. Следует отметить, что частичное истощение зимующего запаса *H. axyridis* на территории инвазионного ареала можно рассматривать как позитивное явление, так как это приведет к снижению плотности популяции вида в естественных стациях и тем самым снизит ингибирующее влияние *H. axyridis* на местные виды кокциnellид и других насекомых, которые являются жертвами этого полифага.

С нашей точки зрения, ограничивая себя в использовании завозных энтомофагов, мы не остановим их дальнейшего распространения. Более того, мы ослабим наши системы защиты, которые из года в год подвергаются проверке на прочность со стороны новых видов вредителей, частота инвазий которых в сравнении с энтомофагами растет с большей скоростью, так как хищники и паразиты традиционно отстают от фитофагов в инвазионном процессе.

5. Новые тенденции в развитии технологий разведения энтомофагов для применения в защищенном грунте

Основными способами применения энтомофагов в настоящее время является их превентивная колонизация и наводняющие выпуски, которые требуют регулярного внесения биоматериала в агробиоценозы. Поэтому системы защиты растений (особенно в современных промышленных теплицах) ориентированы на массовые выпуски с высокой кратностью, когда норма внесения хищника или паразита определяется площадью теплицы, а не количеством и локализацией вредителя. Этот способ применения, во-первых, обеспечивает высокую эффективность защитных мероприятий, а, во-вторых, не требует высокой квалификации работников в отличие от сезонной колонизации энтомофагов (Messelink et al., 2008, 2014).

Исходя из описанных выше методов применения энтомофагов, необходимо обеспечить их круглогодичное производство на уровне тысяч гектарных норм или миллионов особей в день (неделю). Для этого энтомофаг должен обладать рядом признаков, которые позволят ему успешно адаптироваться к биотехнологическому производству (табл.).

Важным элементом технологий производства энтомофагов является их подсчет и упаковка. Основными недостатками расфасованных энтомофагов являются повышенная стоимость и потери в качестве биоматериала, который при упаковке подвергался голоданию, температурному и механическому стрессу при отделении от растительного субстрата. Все перечисленные операции негативно влияют на жизнеспособность и эффективность энтомофагов.

Основным трендом в развитии технологий крупномасштабного производства энтомофагов является их удешевление за счет замены вегетирующих растений на искусственные субстраты и поиска новых видов энтомофагов, пригодных для разведения на яйцах чешуекрылых (зерновая моль, мельничная огневка) и акариформных клещах [*Acarus farris* (Oudemans), *A. siro* L.], а также других кормах, производство которых обходится без вегетирующих растений. Второе важное направление развития технологий массового разведения – разработка способов упаковки, транспортировки и внесения энтомофагов без потери их качества.

При разведении на фитофагах-вредителях готовый продукт (хищника или паразита) необходимо отделить от лабораторной жертвы (или хозяина) и кормовых растений. Для этого используют холодовую анестезию, свет, повышенные температуры, голод (Пилипюк и др., 1995; Пазюк, Белякова, 2009). Сложнее всего упаковать энтомофагов на движущихся стадиях (личинки и имаго). Наиболее остро эта проблема проявляется при массовом разведении акарифагов. Основным средством биологической защиты от паутинного клеща в теплице является фитосейулюс, эффективность которого определяется его узкой пищевой специализацией (поедает клещей рода *Tetranychus*). Как уже упоминалось выше, фитосейулюса разводят исключительно на обыкновенном паутинном клеще, для накопления которого необходимы растения фасоли, сои или бобов. Узкая специализация

Таблица. Ключевые критерии отбора хищников-полифагов* для их массового разведения

Основные этапы жизненного цикла	Технологические задачи массового разведения	Требования производства	Признаки
Линька на имаго	Сбор и количественный учет взрослых особей для их дозировки	Автоматизация для снижения трудозатрат	Фото- или геотаксис, двигательная реакция на неоптимальные гигротермические условия или на отсутствие корма
	Разработка упаковки (при выпуске энтомофага на стадии имаго): определение плотности популяции энтомофага в упаковке, подбор наполнителя, гигротермических условий и режима дополнительного питания при транспортировке и хранении	Минимальный объем упаковки для сокращения расходов на транспортировку	Низкий уровень каннибализма при высокой плотности, устойчивость к пониженным температуре и влажности
	Хранение имаго: гигротермические условия, питание перед хранением (если необходимо)	Долгосрочное хранение биоматериала	Регуляция диапаузы внешними факторами (температура, фотопериод). Диапауза на стадии имаго
Преовипозиционный период	Обеспечение оптимальной плотности популяции и гигротермических условий для оплодотворения самок (у обоеполых видов). Стимуляция откладки яиц, особенно при питании заменителями природного корма	Максимально короткий преовипозиционный период на суррогатных кормах	Широкая пищевая специализация и/или генетическая гетерогенность по факторам, стимулирующим яйцекладку
Овипозиционный период	Создание условий для полной реализации репродуктивного потенциала: режим кормления яйцекладущих самок, поддержание необходимого соотношения полов (при необходимости многократного спаривания). Подбор оптимальных заменителей субстрата для откладки яиц. Сбор яиц. Очистка яиц от субстрата (если необходимо)	Быстрое увеличение объемов производства	Высокая плодовитость. Сохранение репродукции при высокой плотности (устойчивость к скученности). Пластичность репродуктивного поведения
Эмбриональное развитие	Режимы инкубации и хранения (накопление) яиц. Минимизация каннибализма личинок 1-го возраста	Синхронизация развития биоматериала в отдельных контейнерах (сидках)	Высокая фертильность яиц, в том числе при низких температурах инкубации
	Разработка упаковки (при выпуске энтомофага на стадии яйца): подбор наполнителя и климатических условий при транспортировке и хранении	Минимальный объем упаковки при максимальной плотности	Устойчивость к пониженным температуре и влажности
Развитие личинок младших возрастов	Подбор диеты для личинок младших возрастов	Быстрое увеличение объемов производства	Высокая выживаемость при питании суррогатными кормами

Основные этапы жизненного цикла	Технологические задачи массового разведения	Требования производства	Признаки
Развитие личинок старших возрастов	Подбор плотности, диеты и климата для максимально быстрого развития с минимальными потерями по выживаемости. Поиск оптимального соотношения между скоростью развития и размером имаго (trade-off). Удаление экскрементов, защита от микробной инфекции	— // —	Устойчивость к скученности (стабильность размера тела имаго при развитии личинок в условиях высокой плотности популяции). Устойчивость к пищевому стрессу – правило Ренша (Rensch, 1950)
Куколочное развитие (для насекомых с полным превращением)	Субстрат для окукливания. Минимизация каннибализма личинок последнего возраста. Хранение куколок	Долгосрочное хранение биоматериала	Факультативная пауза на стадии куколочки
На всех этапах жизненного цикла	Подбор климатических условий для круглогодичного разведения	Высокопродуктивное производство независимо от сезона	Отсутствие облигатной паузы

Примечание. * – хищные насекомые с широкой пищевой специализацией (большинство кокцинеллид, златоглазки, некоторые виды клопов-щитников и др.).

фитосейулюса дает ему преимущество в теплице, но при его разведении это становится проблемой. Основными недостатками такой технологии являются:

- 1) затраты на содержание значительных площадей защищенного грунта, семенной материал, грунты и средства защиты кормовых растений от болезней (чаще всего корневых гнилей и черной ножки);
- 2) трудность контролирования гигротермических условий в теплице, особенно в летнее время (зависимость от погодных условий, в частности от инсоляции);
- 3) потери от миграции хищника в разводочной теплице;
- 4) потери при сборе и упаковке конечного продукта. Для сбора хищника в пластиковые тубусы (объем около 1 л) накопившихся клещей оставляют без корма. Голод в сочетании с высокой плотностью вызывает миграцию фитосейулюса с растений фасоли. Эту технологическую операцию выдерживают преимущественно устойчивые к голоду взрослые особи, а личинки и яйца гибнут.

Одним из путей преодоления перечисленных выше недостатков является содержание фитосейулюса в климатических боксах при строгом контроле температуры и влажности, в герметично закрытых контейнерах на вермикулите. Выкармливают хищника яйцами паутиного клеща, которые предварительно смывают с листьев фасоли. В сравнении с разведением в теплице использование боксов позволяет сократить потери фитосейулюса в ходе его накопления, оптимизировать гигротермические условия разведения. Для дозирования и упаковки клеща фасуют вместе с субстратом (вермикулитом) и остатками корма, что сохраняет все стадии развития хищника, однако предложенный способ не избавляет производителя от необходимости выращивать фасоль и накапливать на ее растениях паутиного клеща. Кроме того, остается открытым вопрос, являются ли яйца паутиного клеща полноценным кормом для фитосейулюса.

Кардинальным решением проблемы является переход на другие виды акарифагов, которых можно разводить без растений на сыпучем субстрате, который служит одновременно пищей и для жертвы (как правило, из отряда акариформных клещей). Именно для технологий такого типа в ВИЗРе разработан и запатентован способ внесения фитосейидных клещей (патент РФ № 2351126 от 10.04.2009). За счет разницы в размере между клещами и частицами субстрата хищника вносят

на растения в чистом виде, не используя пакетирование и не загрязняя защищаемую культуру отрубями или иным кормовым субстратом, на которых может развиваться гнилостная микрофлора, особенно при высокой влажности в теплице. Для разработки технологий разведения энтомоакарифагов на заменителях природного корма перспективными являются фитосейидные клещи и божьи коровки, многие из которых отличаются широкой пищевой специализацией.

Среди фитосейидных клещей можно выделить группу хищников-полифагов, которые пригодны для разведения на акариформных клещах при подкормке пылью. Это – *Typhlodromus pyri* Scheuten, *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans), *Kampimodromus aberrans* (Oudemans), *Amblyseius andersoni* (Chant), *Amblydromalus manihoti* (Moraes), *Typhlodromalus aripo* De Leon и *Scapulaseius newsami* Evans. Некоторые из перечисленных видов с успехом используются против трипсов, однако в борьбе с паутинным клещом по эффективности они уступают фитосейулюсу (Messelink et al., 2006). Перспективными являются фитосейидные клещи *Galendromus occidentalis* (Nesbitt) и *Amblyseius* (= *Neoseiulus*) *fallacies* Garman, которые предпочитают паутинных клещей, но могут питаться другими жертвами, в том числе насекомыми. В частности, *A. fallacies* пригоден для использования в теплицах для защиты земляники и перца от паутинного клеща. Этот хищник способен выживать в отсутствие целевого вредителя, питаясь мелкими членистоногими и пылью. В отличие от термо- и гигрофильного фитосейулюса *A. fallacies* питается и развивается в широком диапазоне температур, а также при влажности ниже 50 %. Кроме обыкновенного паутинного клеща, *A. fallacies* также поедает и растительноядных клещей следующих видов: *Panonychus ulmi* (Koch), *Oligonychus ununguis* (Jacobi), *Oligonychus ilicis* (McGregor), *Aculus schlectendali* Nalepa, *Steneotarsonemus pallidus* (Banks) и *Aculops lycopersici* (Massee). Однако при массовом разведении *A. fallacies*, несмотря на его широкую пищевую специализацию, пока не удалось найти замену обыкновенному паутинному клещу в качестве корма. Акарифага вносят на листьях бобов с примесью паутинного клеща. Внесение хищника на срезанных растениях – это давно известный способ, разработанный для фитосейулюса и обеспечивающий сохранность хищника на всех стадиях развития. При внесении на растение хищный клещ быстро начинает размножение на местах выпуска, однако данный способ базируется на использовании вегетирующих растений, что не технологично. Кроме того, для упаковки хищника на срезанных растениях необходимы контейнеры больших объемов, что затрудняет транспортировку акарифагов, особенно авиаперевозку.

Подводя итоги освоения природных ресурсов фитосейидных клещей, можно сделать вывод о том, что пока для борьбы с паутинным клещом не удастся найти вид, который сочетал бы в себе эффективность олигофага фитосейулюса и экологическую пластичность многоядных фитосейид, пригодных для разведения на заменителях природного корма.

Второй систематической группой, в составе которой был проведен поиск акарифага, которого можно разводить без растений, являются кокцинеллиды. В мировой практике биозащиты особое внимание уделяется представителям рода *Stethorus* Weise, которые поедают преимущественно паутинных клещей. На территории Российской Федерации наибольшее видовое разнообразие стеторусов отмечено на Дальнем Востоке, где обитают *S. punctillum* Weise и *S. amurensis* Iablokoff-Khnzorian, питающиеся тетраниховыми клещами как в естественных ценозах, так и на посадках сельскохозяйственных культур. В агроценозах открытого грунта чаще других встречается стеторус точечный (*S. punctillum*), который является одним из массовых видов кокцинеллид в плодовых садах. Остальные виды рода приурочены в основном к станциям широколиственного леса (Кузнецов, 1988). Однако на открытых посадках овощных культур (огурец, томат) стеторус точечный не отмечен, а именно эти овощные культуры особенно нуждаются в защите от паутинного клеща в теплицах.

В лаборатории для разведения стеторуса используют паутинного клеща на растениях бобов (*Vicia faba*), листья которых отличаются гладкой поверхностью, что чрезвычайно важно для хищника. Растения с развитыми трихомами малопригодны, так как они травмируют личинок стеторуса. Разведение стеторуса в традиционной системе «растение – паутинный клещ – хищник» не отличается принципиально от разведения фитосейулюса, т.е. имеет все перечисленные выше недостатки. Кроме того, имаго стеторуса в отличие от фитосейулюса имеют крылья и могут разлетаться при открытом содержании.

Стеторус как акарифаг для теплиц перспективен только при одном условии – его массовое разведение должно проходить на заменителе природного корма, т.е. без растений. Попытки перевести

имаго и личинок *S. punctillum* на питательную среду предпринимались неоднократно. Стеторуса разводили на среде из тростникового сахара, меда, агара и маточного молочка (royal jelly). Успешное использование продуктов пчеловодства в разведении кокцинеллид известно по опытам японских исследователей, которые использовали гомогенат из личинок трутней для выкармливания коровок-афидофагов (Nijjima et al., 1986). По-видимому, разработка питательной среды для стеторуса должна идти в данном направлении, однако пока из-за нетехнологичного метода разведения *S. punctillum* является одним из самых дорогих средств биологической защиты от паутиных клещей: стоимость 100 имаго составляет 30–50 \$ (производитель Applied Bionomics, Виктория, Британская Колумбия, Канада).

Есть целый ряд видов многоядных энтомофагов, для которых уже найден полноценный заменитель природного корма. Это – клопы-слепняки и ориусы, которых выкармливают яйцами зерновой моли. В коллекции ВИЗРа эти хищники представлены 4 видами: *Macrolophus pygmaeus* (Rambur), *Nesidiocoris tenuis* (Reuter), *Orius laevigatus* (Fieber) и *O. majusculus* (Reuter). В теплицах целевыми объектами клопов-слепняков являются оранжерейная и табачная белокрылки, а клопов-ориусов – трипсы (в том числе западный цветочный и эхинотрипс американский). Основной проблемой в разведении данных клопов является сбор яиц, которые самки откладывают в ткани растений. Апробация искусственных субстратов (пластинок из агара или воска) пока не дала стабильных положительных результатов. Сотрудниками ВИЗРа было найдено другое решение – использовать срезанные растения-суккуленты, которые без воды сохраняют тургор в течение 10–15 дней и поэтому не требуют ухода в период эмбрионального развития ориусов (Трапезникова и др., 2011). Новый субстрат компактен, что позволяет использовать садки меньшего объема, в которых проще контролировать использование корма (яиц зерновой моли) и собирать биоматериал. Фрагменты суккулентов предлагается использовать не только для сбора яиц, но и для внесения ориусов на эмбриональной стадии в теплицу. Это позволяет исключить из технологического цикла массового размножения хищных клопов холодовую анестезию, необходимую для сбора высокоподвижных нимф и имаго. Таким образом, было найдено комплексное решение для двух проблем: сбор яиц и внесение ориусов в теплицу.

Отказ от кормовых растений не является обязательным для современных технологий массового разведения. Есть варианты использования вегетирующих растений, которые по себестоимости вполне оправданы за счет сопряжения технологий разведения нескольких видов энтомофагов.

Например, комплекс хищных и паразитических видов [галлица афидимиза *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), кокцинеллиды, клопы ориусы, наездники-афидииды (Braconidae: Aphidiinae)] разводят на злаковой тле, для которой в ВИЗРе разработан газонный способ массового разведения на проростках пшеницы. Выигрыш от сопряжения технологий основан на том, что требования у паразитов и хищников к качеству газонного субстрата различны. В частности, наездники чрезвычайно разборчивы. Если плотность колоний или возрастной состав хозяина не оптимальны, то продуктивность паразитов резко сокращается. Приходится выбраковывать до 20–30 % газона, получаемого по имеющейся технологии разведения злаковой тли. Оптимальным вариантом утилизации некондиционного газона является его использование для сбора яиц и выкармливания личинок кокцинеллид-афидофагов и ориусов.

6. Селекционно-генетические методы улучшения энтомофагов и акарифагов

Основные направления, по которым проводятся современные исследования по оптимизации технологий биоконтроля: 1) анализ генетических процессов, связанных с адаптацией энтомофагов и акарифагов; 2) выбор оптимальных критериев отбора видов, выявление генетической основы признаков, определяющих эффективность агентов биоконтроля; 3) изучение наследуемой изменчивости по этим признакам внутри и между популяциями; 4) выбор адекватных методов селекционно-генетического улучшения; 5) разработка методов поддерживающей селекции по ключевым признакам при массовом разведении; 6) преодоление негативных последствий нежелательного отбора в популяциях энтомофагов и акарифагов под влиянием условий массового разведения на биотехнологических производствах, поддержание генетического разнообразия в популяциях при длительном содержании в культуре (Wajnberg, 2004; Arora, Shera, 2014; Lommen et al., 2018; Le Hesran et al., 2019).

В текущих исследованиях проводится оценка микроэволюционных изменений в популяциях энтомофагов и акарифагов. Обсуждается, как естественный отбор в полевых условиях может повысить эффективность видов-интродуцентов, а также перспективы использования данных позитивных изменений в технологиях их разведения (Lirakis, Magalhaes, 2019). Отмечается, что эволюционные изменения в популяциях энтомоакарифагов, отмеченные в ходе их акклиматизации к новым местам обитания, значительно глубже и обширнее, чем это предполагалось ранее (Szucs et al., 2019).

Заключение

Переход на современные технологии производства энтомофагов требует выполнения двух условий. Во-первых, необходимы культуры хищников и паразитов с заданными свойствами, которые обеспечат эффективный контроль вредителей в современных теплицах. Во-вторых, необходимы существенные капиталовложения в строительство нового поколения биофабрик. В контексте первого условия ВИЗР располагает обширной коллекцией энтомофагов, специалистами по их видовой диагностике и селекции, методическими разработками, необходимыми для сохранения высокого качества коллекционных культур при длительном хранении. В коллекцию ВИЗРа входят виды, на использовании которых базируются современные системы биологической защиты. Общий их объем в 2022 г. достиг 42 видов энтомофагов и 12 фитофагов. В коллекции хранятся редчайшие культуры тропического происхождения, которые были завезены в Россию в середине прошлого века из Америки и Австралии, а также уникальные селекционные линии энтомофагов. В течение последних 5 лет коллекцию дополнили новые виды восточноазиатской фауны, которые в ближайшем будущем найдут применение в защите растений.

В соответствии с тенденциями развития тепличного растениеводства в России стала очевидной необходимость создания отечественного промышленного производства энтомофагов, которое обеспечит сельхозпроизводителям широкий ассортимент биологических средств защиты растений, стабильность поставок в течение всего года, строгий контроль качества энтомофагов (прежде всего видовую чистоту культур), рентабельность массового разведения энтомофагов, основанную на значительных объемах производства и сопряжении технологических циклов разных видов энтомофагов.

Благодарности

Авторы благодарны рецензентам И.С. Агасевой (ВНИИБЗР, Краснодар) и В.А. Раздобурдину (ВИЗР, С.-Петербург) за полезные советы, замечания и предложения.

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

Литература

- Белякова Н.А. 2008. Особенности современных технологий массового разведения энтомофагов. *Защита и карантин растений*, 10: 18–19.
- Белякова Н.А. 2013. Производство энтомофагов для тепличного растениеводства. *Защита и карантин растений*, 5: 9–12.
- Белякова Н.А., Павлюшин В.А. 2013. Концепция развития биологической защиты растений. *Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Материалы III Всероссийского съезда по защите растений. Санкт-Петербург, 16–20 декабря 2013 г.* СПб: ВИЗР: 7–10.
- Белякова Н.А., Поликарпова Ю.Б. 2016. Скрининг энтомофагов для защиты семенного картофеля от тлей-переносчиков вирусов в современных теплицах. *Вестник защиты растений*, 4: 44–50.
- Зайцев В.Ф., Резник С.Я. 2004. Биометод и биоразнообразие: два взгляда на проблему инвазий. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. М.: Товарищество научных изданий КМК: 44–52.
- Король В.Г. 2020. Особенности использования интерплантинга при выращивании культуры огурца в условиях световой культуры. *Овощи России*, 3: 3–9. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-3-3-9>
- Кузнецов В.Н. 1988. Дальневосточные кокцинелиды в Закавказье. *Защита растений*. 5: 19–21.

- Лежнёва И.П.** 2001. Тропическая кокцинеллида *Leis dimidiata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae) как афидофаг в системе интегрированной защиты растений закрытого грунта. *Труды Русского энтомологического общества*, **72**: 59–64.
- Моор В.В., Анисимов А.И., Козлова Е.Г.** 2021. Вариабельность заселяемости сортов розы паутинным клещом *Tetranychus urticae* на фоне биологической и химической защиты. *Вестник защиты растений*, **4**: 218–222.
- Павлюшин В.А.** 1998. *Научные основы использования энтомопатогенов и микробов-антагонистов в фитосанитарной оптимизации тепличных агробиоценозов*. Диссертация на соискание степени доктора биологических наук. СПб: ВИЗР. 66 с.
- Павлюшин В.А., Белякова Н.А.** 2018. Инновационные процессы в биологической защите растений. *Материалы международной научно-практической конференции «Современные технологии и средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России»*. СПб–Пушкин: 116–118.
- Пазюк И.М., Белякова Н.А.** 2009. Технологический регламент на производство и применение незидиокориса *Nesidiocoris tenuis* Reuter (сем. Miridae, Heteroptera). *Биотехнологии создания биологических средств защиты растений на основе энтомофагов*, СПб–Пушкин, ВИЗР: 4–23.
- Пилипюк В.И., Бугаева Л.Н., Пилипюк В.В.** 1995. Использование холодовой анестезии при производстве криптолемуса. *Тезисы докладов Всероссийского съезда по защите растений, Санкт-Петербург, декабрь 1995*. СПб: 357.
- Семьянов В.П.** 2004. *Разведение, длительное хранение и применение тропических видов кокцинеллид для борьбы с тлями в теплицах (методические рекомендации)*. СПб: ЗИН РАН. 24 с.
- Трапезникова О.В., Красавина Л.П., Белякова Н.А.** 2011. Регламенты массового разведения энтомофагов для защиты растений от трипсов. СПб: ВИЗР. 36 с.
- Федотова З.А., Козлова Е.Г.** 2019. Галлицы рода *Feltiella* Rübsaamen (Diptera, Cecidomyiidae) на северо-западе России и описание нового вида. *Энтомологическое обозрение*, **98**(4): 843–869.
- Яркулов Ф.Я., Белякова Н.А., Леднев Г.Р., Новикова И.И.** 2006. Экологические основы биологической защиты овощных культур в теплицах Приморского края. СПб: ВИЗР. 182 с.
- Abram P.K., Moffat C.E.** 2018. Rethinking biological control programs as planned invasions. *Current Opinion in Insect Science*, **27**: 9–15.
- Albajes R., Alomar O.** 1999. Current and potential use of polyphagous predators. In: **Albajes R., Gullino M.L., van Lenteren J.C., Elad Y.** (Eds). *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers: 265–275.
- Albajes R., Alomar O.** 2008. Facultative predators. In: **Capinera J.L.** (ed.). *Encyclopedia of Entomology*: 1400–1405.
- Albajes R., Castañé C., Gabarra R., Alomar O.** 2006. Risks of plant damage caused by natural enemies introduced for arthropod biological control. In: **Bigler F., Babendreier D., Kuhlmann U.** (Eds). *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment*. Oxon: CABI Publishing: 132–144.
- Arnó J., Castañé C., Alomar O., Riudavets J., Agustí N., Gabarra R., Albajes R.** 2018. Forty years of biological control in Mediterranean tomato greenhouses: the story of success. *Israel Journal of Entomology*, **48**(2): 209–226.
- Arora R., Shera P.S.** 2014. Genetic improvement of biocontrol agents for sustainable pest management. In: **Sahayraj K.** (ed.). *Basic and Applied Aspects of Biopesticides*. New Delhi: Springer: 255–285.
- Belyakova N.A., Polikarpova Yu.B.** 2018. Lady beetles for biocontrol of aphids, the vectors of viruses, on seed potato plants in greenhouses. *Agricultural Biology (Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya)*, **53**(1): 140–150.
- Bigler F., Babendreier D., Kuhlmann U.** 2006. *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods. Methods and Risk Assessment*. Wallingford: CABI. 299 pp.
- Birch L.C.** 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, **17**: 15–26.
- Buitenhuis R., Shipp L., Scott-Dupree C.** 2010. Intra-guild vs extra-guild prey: effect on predator fitness and preference of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research*, **100**: 167–173. <http://doi.org:10.1017/S0007485309006944>
- Buitenhuis R., Shipp L., Scott-Dupree C., Brommit A., Lee W.** 2014. Host plant effects on the behavior and performance of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, **62**(2): 171–180. <http://doi.org:10.1007/s10493-013-9735-1>
- Burgio G., Santi F., Maini S.** 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) *Biological Control*, **24**(2): 110–116.
- Calvo F.J., Bolckmans K., Belda J.E.** 2011. Control of *Bemisia tabaci* and *Frankliniella occidentalis* in cucumber by *Amblyseius swirskii*. *BioControl*, **56**: 185–192.

- Chi H., You M.S., Athlan R., Smith C.L., Kavousi A., Özgökçe M.S., Günçan A., Tuan S.J., Fu J.W., Xu Y.Y., Zheng F.-Q., Ye B.-H., Chu D., Yu Y., Gharekhani G., Saska P., Gotoh T., Schneider M.I., Bussaman P., Gökçe A., Liu T.-X. 2020. Age-stage, two-sex life table: an introduction to theory, data analysis, and application. *Entomologia Generalis*, **40**(2): 103–124.
- Cock M.J.W. 2019. Unravelling the status of partially identified insect biological control agents introduced to control insects: an analysis of BIOCAT2010. *BioControl*, **64**: 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-09921-1>
- Cock M.J.W., Murphy S.T., Kairo M.T.K., Thompson E., Murphy R.J., Francis A.W. 2016. Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database. *BioControl*, **61**: 349–363.
- De Clercq P. 2002. Dark clouds and their silver linings: exotic generalist predators in augmentative biological control. *Neotropical Entomology*, **31**(2): 169–176.
- Gacheri C., Kigen T., Sigsgaard L. 2015. Hot-spot application of biocontrol agents to replace pesticides in large scale commercial rose farms in Kenya. *BioControl*, **6**: 795–803.
- Golsteyn L., Mertens H., Audenaert J., Verhoeven R., Gobin B., De Clercq P. 2021. Intraguild interactions between the mealybug predators *Cryptolaemus montrouzieri* and *Chrysoperla carnea*. *Insects*, **12**: 655. <https://doi.org/10.3390/insects12070655>
- Heimpel G.E., Cock M.J.W. 2018. Shifting paradigms in the history of classical biological control. *BioControl*, **63**: 27–37. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9841-9>
- Ingegno B.L., Messelink G.J., Bodino N., Iliadou A., Driss L., Woelke J.B., Leman A., Tavella L. 2019. Functional response of the mirid predators *Dicyphus bolivari* and *Dicyphus errans* and their efficacy as biological control agents of *Tuta absoluta* on tomato. *Journal of Pest Science*, **92**(4): 1457–1466. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01079-8>
- Ingels B., De Clercq P. 2011. Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *BioControl*, **56**(6): 871–882. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9363-9>
- Jacas J.A., Urbaneja A., Viñuela E. 2006. History and future of introduction of exotic arthropod biological control agents in Spain: a dilemma? *BioControl*, **51**: 1–30.
- Juliano S. 2001. Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. In: Scheiner S., Gurevitch J. (Eds). *Design and analysis of ecological experiments. 2nd edition*. New York: Chapman & Hall: 178–196.
- Kenis M., Nacambo S., van Vlaenderen J., Zindel R., Eschen R. 2020. Long term monitoring in Switzerland reveals that *Adalia bipunctata* strongly declines in response to *Harmonia axyridis* invasion. *Insects*, **11**: 883. <https://doi.org/10.3390/insects11120883>
- Keser B., Karaca M.M., Karut K. 2022. Reproductive performance and functional response of *Eretmocerus mundus* Mercet (Hymenoptera: Aphelinidae) obtained from cold-stored red-eyed pupae. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, **32**: 72. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00574-y>
- Le Hesran S., Ras E., Wajnberg E., Beukeboom L.W. 2019. Next generation biological control – an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **167**(7): 579–583. <https://doi.org/10.1111/eea.12805>
- Lirakis M., Magalhaes S. 2019. Does experimental evolution produce better biological control agents? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **167**(7): 584–597. <https://doi.org/10.1111/eea.12815>
- Lommen S.T.E., de Jong P.W., Pannebakker B.A. 2018. Time to bridge the gap between exploring and exploiting: prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimise arthropods for augmentative pest control. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **162**: 108–123.
- Mandese Z., Taylor K.L., Duelli P., Gallou A., Henry C.S. 2021. An important Afro-Asian biological control agent, *Chrysoperla zastrowi sillemi* (Neuroptera: Chrysopidae), invades the New World. *Annals of the Entomological Society of America*, **114**(3): 355–364. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa055>
- Messelink G.J., Bennison J., Alomar O., Ingegno B.L., Tavella L., Shipp L., Palevsky E., Wäckers F.L. 2014. Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl*, **59**: 377–393.
- Messelink G.J., van Maanen R., van Steenpaal S.E.F., Janssen A. 2008. Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: two pests are better than one. *Biological Control*, **44**(3): 372–379.
- Messelink G.J., van Steenpaal S.E.F., Ramakers P.M.J. 2006. Evaluation of phytoseiid predators for control of western flower thrips on greenhouse cucumber. *BioControl*, **51**: 753–768.
- Mirhosseini M.A., Hosseini M.R., Jalali M.A. 2015. Effects of diet on development and reproductive fitness of two predatory coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, **112**(3): 446–452. doi: 10.14411/eje.2015.051

- Nijjima K., Matsuka M., Okada I.** 1986. Artificial diet for an aphidophagous coccinellid *Harmonia axyridis*. In: **Hodek I.** (ed.). *Ecology of Aphidophaga*. New York: Academic Press: 37–50.
- Nordey T., Boni S.B., Agbodzavu M.K., Mwashimaha R., Mlowe N., Ramasamy S., Deletre E.** 2021. Comparison of biological methods to control *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae) on kalanchoe crops in East Africa. *Crop Protection*, **142**(105520): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105520>
- Rensch B.** 1950. Die Abhängigkeit der relativen sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge*, **1**: 58–69.
- Reznik S., Ovchinnikov A., Ovchinnikova A., Bezman-Moseyko O., Belyakova N.** 2021. Photoperiodic, thermal and trophic responses of a predatory ladybird *Cheilomenes propinqua*. *Journal of Applied Entomology*, **145**: 134–144. <https://doi.org/10.1111/jen.12833>
- Roy H.E., Brown P.M.J., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S., Comont R.F., De Clercq P., Eschen R., Estoup A., Evans E.W., Facon B., Gardiner M.M., Gil A., Grez A.A., Guillemaud T., Haelewaters D., Herz A., Honek A., Howe A.G., Hui C., Hutchison W.D., Kenis M., Koch R.L., Kulfan J., Handley L.L., Lombaert E., Loomans A., Losey J., Lukashuk A.O., Maes D., Magro A., Murray K.M., Martin G.S., Martinkova Z., Minnaar I.A., Nedved O., Orlova-Bienkowskaja M.J., Osawa N., Rabitsch W., Ravn H.P., Rondoni G., Rorke S.L., Ryndevich S.K., Saethre M.-G., Sloggett J.J., Soares A.O., Stals R., Tinsley M.C., Vandereycken A., van Wielink P., Vigiřásová S., Zach P., Zakharov I.A., Zaviero T., Zhao Z.** 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions* **18**(4): 997–1044. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1077-6>
- Sampson C., Kirk W.D.J.** 2016. Predatory mites double the economic injury level of *Frankliniella occidentalis* in strawberry. *BioControl*, **61**: 661–669. <http://doi.org/10.1007/s10526-016-9747-y>
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity.** 2011. *Nagoya protocol on access to genetic resources and the fair and equitable sharing of benefits arising from their utilization to the convention on biological diversity: text and annex*. Convention on Biological Diversity. United Nations, Montreal, Canada. 25 pp.
- Sørensen J.G., Addison M.F., Terblanche J.S.** 2012. Mass-rearing of insects for pest management: challenges, synergies and advances from evolutionary physiology. *Crop Protection* **38**: 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.03.023>
- Szucs M., Vercken E., Bitume E.V., Hufbauer R.A.** 2019. Review of the implications of rapid eco-evolutionary processes for biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **167**(7): 598–615. <https://doi.org/10.1111/eea.12807>
- Van Houten Y.M., Glas J.J., Hoogerbrugge H., Rothe J., Bolckmans K.J.F., Simoni S., van Arkel J., Alba J.M., Kant M.R., Sabelis M.W.** 2013. Herbivory-associated degradation of tomato trichomes and its impact on biological control of *Aculops lycopersici*. *Experimental & Applied Acarology*, **60**(2): 127–138. <http://doi.org/10.1007/s10493-012-9638-6>
- Van Lenteren J.C.** 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, **57**: 1–20.
- Van Lenteren J.C., Alomar O., Ravensberg W.J., Urbaneja A.** 2020a. Biological control agents for control of pests in greenhouses. In: **Gullino M.L., Albajes R., Nicot P.C.** (Eds). *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops. Plant Pathology in the 21st Century; Vol. 9*. Springer International Publishing: 409–439.
- Van Lenteren J.C., Bolckmans K., Kohl J., Ravensberg W.J., Urbaneja A.** 2017. Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, **63**: 39–59. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9801-4>
- Van Lenteren J.C., Bolckmans K., Kohl J., Ravensberg W.J., Urbaneja A.** 2018. Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, **63**: 39–59.
- Van Lenteren J.C., Bueno V.H.P.** 2019. Advances in augmentative biological control in integrated pest management. In: **Kogan M., Heinrichs E.A.** (Eds). *Integrated Management of Insect Pests: Current and Future Developments*. Cambridge: Burleigh Dodds Science Publishing Limited: 481–508. <https://doi.org/10.19103/as.2019.0047.15>
- Van Lenteren J.C., Bueno V.H.P., Luna M.G., Colmenarez Y.C.** 2020b. *Biological control in Latin America and the Caribbean: its rich history and bright future*. Wallingford, UK: CABI. xxvii + 522 pp.
- Wajnberg E.** 2004. Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how. *Genetics, Evolution and Biological Control*. Wallingford, UK: CABI: 19–37.
- Wei X.-Y., Chen Y.-M., Wang X., Lv R.-E., Zang L.-S.** 2022. Demography and fitness of *Anastatus japonicus* reared from *Antheraea pernyi* as a biological control agent of *Caligula japonica*. *Insects*, **13**(4): 349. <https://doi.org/10.3390/insects13040349>
- Zhao J., Li S., Gao X.W., Zhang F., Wang S.** 2015. Comparison of life tables of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under laboratory and greenhouse conditions. *Journal of Economic Entomology*, **108**(4): 1700–1707. doi: 10.1093/jee/tov178