

ВОСПРИИМЧИВОСТЬ РАЗНЫХ ВИДОВ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ К ШТАММУ *BACILLUS THURINGIENSIS* SSP. *AIZAWAI*

Андреева И.В., Шаталова Е.И., Калмыкова Г.В., Акулова Н.И., Ульянова Е.Г.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук
Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

Для цитирования: Андреева И.В., Шаталова Е.И., Калмыкова Г.В., Акулова Н.И., Ульянова Е.Г. Восприимчивость разных видов чешуекрылых насекомых к штамму *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai* // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2019. Т. 49. № 6. С. 44–52. DOI: 10.26898/0370-8799-2019-6-5

For citation: Andreeva I.V., Shatalova E.I., Kalmykova G.V., Akulova N.I., Ulyanova E.G. Vospriimchivost' raznykh vidov cheshuekrylykh nasekomykh k shtammu *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai* [Susceptibility of different species of lepidoptera insects to strain *Bacillus thuringiensis* ssp. *Aizawai*]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Herald of Agricultural Science], 2019, vol. 49, no. 6, pp. 44–52. DOI: 10.26898/0370-8799-2019-6-5

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Представлены результаты оценки специфичности действия штамма *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai* по отношению к пяти видам чешуекрылых вредителей (Lepidoptera), относящихся к разным семействам. Смертность личинок, зараженных штаммом *B. thuringiensis*, значительно варьировала в зависимости от вида насекомого. У четырех видов – капустной белянки (*Pieris brassicae* L.), капустной совки (*Mamestra brassicae* L.), большой вошинной огневки (*Galleria melonella* L.) и боярышницы (*Aporia crataegi* L.) – гибель особей отмечена на вторые сутки опыта. При этом она существенно различалась между видами и увеличивалась со временем. Капустная моль (*Plutella xylostella* L.) была более восприимчива к патогену. Существенную смертность личинок этого фитофага наблюдали уже через одни сутки после заражения, на вторые сутки эксперимента погибали все особи. ЛТ₉₀ у устойчивого (боярышница) и чувствительного (капустная моль) видов насекомых различалась в 7 раз. Определены полужетальные концентрации изучаемого штамма *B. thuringiensis* для тестируемых видов насекомых: на третьи сутки опыта ЛК₅₀ для личинок капустной совки, большой вошинной огневки и боярышницы составляла от 1,7 до 4,5 × 10⁸ спор/мл. У капустной белянки она была на порядок ниже – 1,8 × 10⁷ спор/мл. Для гусениц капустной моли ЛК₅₀ уже через сутки после заражения со-

SUSCEPTIBILITY OF DIFFERENT SPECIES OF LEPIDOPTERA INSECTS TO STRAIN *BACILLUS THURINGIENSIS* SSP. *AIZAWAI*

Andreeva I.V., Shatalova E.I., Kalmykova G.V., Akulova N.I., Ulyanova E.G.

Siberian Federal Scientific Centre of AgroBioTechnologies of the Russian Academy of Sciences

Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

The results of assessing the effect of *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai* strain on five species of lepidopteran pests (Lepidoptera) belonging to different families are presented. The mortality of larvae infected with *B. thuringiensis* strain varied significantly depending on the species of insect. In four species: the cabbage white butterfly (*Pieris brassicae* L.), the cabbage moth (*Mamestra brassicae* L.), the greater wax moth (*Galleria melonella* L.) and the black-veined white (*Aporia crataegi* L.), death of individuals was noted on the second day of the experiment. However, mortality rate was significantly different between species and increased over time. The diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) was more susceptible to the pathogen. Significant mortality of the larvae of this phytophage was observed already on the first day after infection; while on the second day of the experiment all individuals died. Lethal time LT₉₀ of more resistant species (black-veined white) and more sensitive ones (diamondback moth) differed sevenfold. Semi-lethal concentrations of *B. thuringiensis* strain for the tested insect species were determined: on the third day of the experiment, lethal concentration LC₅₀ for the cabbage moth larvae, the greater wax moth and black-veined white ranged from 1.7 to 4.5 × 10⁸ spores/ml. For the cabbage white butterfly, it was much lower (1.8 × 10⁷ spores/ml). For diamondback moth caterpillars, LC₅₀ was 4.25 × 10⁷ spores/ml already

ставляла $4,25 \times 10^7$ спор/мл. Отмечено, что специфичность действия штамма *B. thuringiensis* связана с различными механизмами системы защиты насекомых от патогенов и обусловлена индивидуальными особенностями вида. В частности, показатель pH экскрементов интактных гусениц чувствительного к *B. thuringiensis* вида – капустной белянки – был в 2 раза выше, чем у гусениц вошинной огневки – 8,9 и 4,3 соответственно, что является одной из причин восприимчивости (или устойчивости) вида к бактериальному энтомопатогену.

Ключевые слова: *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai*, штамм, Lepidoptera, фитофаг, энтомопатоген, pH кишечника, LC_{50}

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях защита растений во всем мире ориентирована на использование биологических средств контроля численности вредителей. Представители отряда чешуекрылых насекомых (Lepidoptera) повреждают широкий круг сельскохозяйственных культур, причиняя значительный экономический ущерб отрасли растениеводства [1, 2]. В частности, ежегодно наблюдается возрастание вредоносности капустной моли – *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) и появление устойчивых к химическим инсектицидам популяций этого фитофага [1–3]. За последние 5 лет (2015–2019) в условиях Западной Сибири массовое размножение этого вредителя на капустных культурах отмечено в четырех вегетационных периодах, при этом аномальными по численности моли были 2015 и 2019 гг. [1]. Такие фитофаги, как капустная совка – *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae) и капустная белянка – *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae), ежегодно снижают урожайность и качество капусты – ключевой овощной культуры в Сибири¹ [4]. На плодовых и декоративных культурах отмечено увеличение численности и усиление вредоносности боярышницы –

one day after infection. It was noted that the specificity of *B. thuringiensis* strain is associated with various mechanisms of insect protection from pathogens, and is due to individual characteristics of the species. In particular, the pH of excrement of intact caterpillars of the cabbage white butterfly, a species sensitive to *B. thuringiensis*, was 2 times higher than that of caterpillars of the greater wax moth – 8.9 and 4.3, respectively, which is one of the reasons for the susceptibility (or resistance) of the species to bacterial entomopathogen.

Keyword: *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai*, strain, Lepidoptera, phytophage, entomopathogen, intestinal pH, LC_{50} .

Aporia crataegi L. (Lepidoptera: Pieridae) [5]. Большая вошинная огневка – *Galleria melonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae) – серьезный вредитель пчел. Гусеницы ее питаются пергой, пыльцой и медом, поедают воск, делают в сотах оплетенные паутиной ходы, загрязняя улей и продукты пчеловодства [6].

Из биологических средств наибольшее распространение для контроля численности чешуекрылых вредителей в мировой практике получили биопрепараты на основе бактерий *Bacillus thuringiensis* (*Bt*). В России зарегистрированы бактериальные препараты на основе *B. thuringiensis* ssp. *kurstaki* и *B. thuringiensis* ssp. *thuringiensis* (Лепидоцид, Битоксибациллин, Лептоцид, Лепидобактерицид)², применение которых в нашей стране насчитывает несколько десятков лет. Однако в результате длительного применения ограниченного ассортимента биопрепаратов у насекомых возникает устойчивость к токсинам *B. thuringiensis* [7–10]. Отмечено, что гусеницы капустной моли, устойчивые к *Bt* ssp. *kurstaki*, погибали от *Bt* ssp. *aizawai* [11]. Ведущие мировые производители биологических средств защиты растений предлагают инсектициды на основе штаммов *B. thuringiensis* ssp. *kurstaki* и *B. thuringiensis* ssp. *aizawai*, различающихся по спектру син-

¹Штерниш М.В., Андреева И.В., Шаталова Е.И., Шульгина О.А. Применение биопрепаратов для защиты капусты от фитофагов в Западной Сибири: реком. производству. Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2012. 26 с.

²Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации на 2019 г.

тезируемых Сгу-белков. Так, основой препаратов Agree, Florbac, Xen Tari являются штаммы *B. thuringiensis* ssp. *aizawai*, обладающие широким спектром восприимчивых видов чешуекрылых насекомых [12].

Восприимчивость к бактериям *B. thuringiensis* у чешуекрылых фитофагов – представителей разных семейств – обусловлена различными механизмами внешней и внутренней систем защиты насекомого и зависит от количества токсина, необходимого для наступления гибели, а также кишечной микрофлоры, рН кишечника и других условий [13–17].

Цель исследований – оценить степень восприимчивости разных видов чешуекрылых насекомых к штамму *Bacillus thuringiensis* ssp. *aizawai*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в лаборатории биологического контроля фитофагов и фитопатогенов Сибирского научно-исследовательского института кормов Сибирского федерального научного центра агротехнологий Российской академии наук.

Объектами исследований служили насекомые отряда *Lepidoptera* пяти различных видов и штамм *B. thuringiensis* ssp. *aizawai*, выделенный из природных источников. Культуру *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* поддерживали на среде «А» (0,7% пептона, 0,5 – NaCl, 0,4 – рыбного гидролизата, 1,2% агара) при температуре 4 °С. Для оценки инсектицидного действия штамма выращивали на среде «А» в течение 5 сут при 28 °С до полного высыпания спор и кристаллов. Далее споры и кристаллы собирали шпателем в физраствор, в полученной суспензии определяли концентрацию спор методом серийных разведений на среде «А» и подсчетом выросших на ней колоний.

Для изучения эффективности штамма использовали лабораторные культуры капустной моли (*Plutella xylostella* L.) и большой вошинной огневки (*Galleria melonella* L.). Разведение их поддерживают в лабораторных условиях круглогодично. Культивирование капустной моли осуществляли на проростках рапса по оригинальной мето-

дике. Разведение большой вошинной огневки проводили на искусственной питательной среде согласно известной методике [18]. В работе использовали также лабораторно-полевые популяции капустной совки (*Mamestra brassicae* L.), капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и боярышницы (*Aporia crataegi* L.), которых собирали на стадии яиц в природе, гусениц воспитывали до 2-го возраста на естественном корме – листьях капусты и яблони соответственно.

Эксперименты по оценке инсектицидного действия штамма *Bt* проводили чашечным методом, включающим нанесение бактериальной суспензии с соответствующим титром на кормовой субстрат из расчета 0,1 мл на одну повторность с дальнейшей посадкой тестируемых насекомых. В опытах использовали одновозрастных личинок капустной моли и большой вошинной огневки 3-го возраста; капустной совки, капустной белянки и боярышницы 2-го возраста. Варианты закладывали в 3–4-кратной повторности. Число тестируемых насекомых в повторности составляло 10 особей. Летальную концентрацию штамма ЛК₅₀ определяли по формуле Кербера

$$\lg \text{ЛК}_{50} = \lg C_m - \sigma (\sum Li - 0,5), \quad (1)$$

где C_m – максимальная из испытанных концентраций; σ – логарифм кратности разведения суспензии; Li – отношение числа погибших насекомых к их общему числу в группе;

$$Li = \frac{P_o - P_k}{K - P_k}, \quad (2)$$

где P_o – число погибших особей в опыте в i -й концентрации, шт.; P_k – число погибших особей в контроле; K – общее число испытанных тест-особей.

Для сравнительной оценки энтомопатогенной активности на разных видах насекомых использовали спорокристаллическую суспензию ($\sim 3 \times 10^8$ спор/мл). В опытах по определению ЛК₅₀ использовали рабочие суспензии штамма с титром $10^7 - 10^9$ спор/мл, с кратностью разведения от 2 до 5 в зависимости от вида насекомого. Расчеты гибели

50 и 90% особей (ЛТ₅₀ и ЛТ₉₀) выполнены с использованием программы Microsoft Excel 2007. На рН-метре Ohaus Starter 2100 по методике, описанной в работе [19], определяли рН экскрементов личинок насекомых.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили методом многофакторного дисперсионного анализа с использованием стандартного пакета программ Snedecor.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Штамм *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* в первичных биотестах показал более высокую инсектицидную активность по сравнению с остальными испытанными штаммами, относящимися к различным подвидам *B. thuringiensis*. Специфичность действия выбранного штамма оценивали на пяти видах чешуекрылых фитофагов. Выбор данных фитофагов был обусловлен, с одной стороны, их особой вредоносностью для сельскохозяйственных культур, с другой – принадлежностью к разным семействам отряда Lepidoptera и, как следствие, разной степенью устойчивости к энтомопатогену.

Экспериментально установлено, что гибель гусениц всех видов тест-объектов, за исключением капустной моли, начиналась на вторые сутки после заражения культурой

Bt, постепенно увеличиваясь по суткам. При этом она существенно различалась в зависимости от вида вредителя (см. табл. 1).

Значительную гибель личинок капустной моли отмечали уже через сутки после заражения, через двое суток смертность достигала 100%. По остальным видам насекомых на вторые сутки эксперимента доказаны существенные различия на уровне 1% ($p < 0,01$) как по действию бактериальной суспензии в сравнении с контролем, так и в зависимости от вида тест-объекта. Также установлено синергическое взаимодействие факторов. На 5-е и 7-е сутки эксперимента с увеличением смертности насекомых различия по активности штамма на разных видах чешуекрылых насекомых становились менее значительными, а взаимодействие факторов имело аддитивный характер.

На основании полученных данных определено время гибели 50 и 90% особей тестируемых насекомых (см. табл. 2). У высокочувствительных к действию штамма видов – капустной моли и капустной белянки – гибель 50% (ЛТ₅₀) особей определить не удалось вследствие их массовой гибели на первые и вторые сутки соответственно. ЛТ₉₀ у устойчивого (боярышница) и чувствительного (капустная моль) видов насекомых различалось в 7 раз.

Табл. 1. Действие штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* (титр 3×10^8 спор/мл) на личинок различных представителей отряда Lepidoptera

Table 1. The effect of *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* strain (titre 3×10^8 spores/ml) on larvae of various representatives of Lepidoptera order

Вид насекомого	Вариант	Смертность личинок по суткам, %				
		1-е	2-е	3-и	5-е	7-е
<i>Plutella xylostella</i> (семейство Plutellidae)	Контроль	0	0	–	–	–
	<i>Bt</i> ssp. <i>aizawai</i>	86,7	100	–	–	–
<i>Mamestra brassicae</i> (семейство Noctuidae)	Контроль	0	3,3	16,6	16,6	16,6
	<i>Bt</i> ssp. <i>aizawai</i>	0	63,3	66,6	83,3	100
<i>Pieris brassicae</i> (семейство Pieridae)	Контроль	0	3,3	6,7	–	–
	<i>Bt</i> ssp. <i>aizawai</i>	0	83,3	100	–	–
<i>Aporia crataegi</i> (семейство Pieridae)	Контроль	0	2,5	7,5	10,0	12,5
	<i>Bt</i> ssp. <i>aizawai</i>	0	30,0	65,0	80,0	85,0
<i>Galleria melonella</i> (семейство Pyralidae)	Контроль	0	3,3	3,3	3,3	3,3
	<i>Bt</i> ssp. <i>aizawai</i>	0	20,0	53,3	80,0	83,3
НСР ₀₁	По фактору А	–	11,24	16,35	24,23	25,13
	По фактору В	–	18,51	23,28	28,77	29,17

Примечание. Фактор А – вариант (контроль и *Bt*), фактор В – вид насекомого.

Табл. 2. Влияние штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* на скорость гибели пяти видов чешуекрылых насекомых

Table 2. The effect of *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* strain on the death rate of five Lepidoptera species

Вид насекомого	Летальное время (ЛТ), сут	
	ЛТ ₅₀	ЛТ ₉₀
<i>Plutella xylostella</i>	—*	1,1 ± 0,1
<i>Mamestra brassicae</i>	2,5 ± 0,1	5,33 ± 0,2
<i>Pieris brassicae</i>	—	2,1 ± 0,1
<i>Aporia crataegi</i>	3,62 ± 0,1	7,75 ± 0,3
<i>Galleria melonella</i>	2,95 ± 0,2	7,15 ± 0,1

*Гибель более 90% тестируемых особей.

Сравнение ЛК₅₀ между видами можно оценить на 3-и сутки после заражения тест-насекомых. У более устойчивых к энтомопатогену личинок капустной совки, большой вошинной огневки и боярышницы полумлетальная концентрация составляла от 1,7 до 4,5 × 10⁸ спор/мл, у капустной белянки она была на порядок ниже (см. табл. 3). Наиболее чувствительными к бактериальному штамму оказались гусеницы капустной моли, для которой ЛК₅₀ уже через сутки после заражения составила 4,25 × 10⁷ спор/мл.

Различия в чувствительности личинок насекомых, относящих к разным семействам отряда чешуекрылых, к энтомопатогенам могут быть обусловлены рядом причин. На первом этапе патологического процесса наличие пищеварительных ферментов и (или) определенный pH кишечника необходим для активации токсинов *B. thuringiensis* и развития болезни. Известно, что растворение белкового кристалла (протоксина) и превращение его в истинный токсин происходит под действием щелочного pH в среднем отделе кишечника [8, 13]. У представителей различных отрядов, семейств и бо-

лее мелких таксонов насекомых показатели pH кишечника (а также экскрементов) существенно различаются, что отражается на их восприимчивости к патогенам [17, 19, 20]. По результатам наших экспериментов, pH экскрементов интактных гусениц чувствительного к *B. thuringiensis* вида – капустной белянки – был в 2 раза выше, чем у гусениц вошинной огневки, – 8,9 и 4,3 соответственно, что не противоречит общепризнанной концепции механизма действия *B. thuringiensis*. Однако pH кишечного сока не единственный показатель, влияющий на степень чувствительности насекомых к бактериям. Например, pH кишечника гусениц капустной совки сильнощелочная. Одной из причин устойчивости данного вида является аккумуляция в кишечном соке гусениц метаболитов, способных инактивировать дельта-эндотоксин или чувствительные к нему центры на поверхности клеток кишечного эпителия. Предполагается, что веществами-инактиваторами белкового токсина могут служить ионы-комплексообразователи. В частности, в результате сравнительного анализа установле-

Табл. 3. ЛК₅₀ штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* на разных видах чешуекрылых насекомых

Table 3. LC₅₀ of *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* strain on different Lepidoptera species

Вид насекомого	ЛК ₅₀ по суткам, спор/мл		
	1-е	2-е	3-и
<i>Plutella xylostella</i>	4,25 × 10 ⁷	> 50%**	> 50%
<i>Mamestra brassicae</i>	—*	< 5 0%	4,5 × 10 ⁸
<i>Pieris brassicae</i>	—	1,3 × 10 ⁸	1,8 × 10 ⁷
<i>Aporia crataegi</i>	—	< 50%	1,7 × 10 ⁸
<i>Galleria melonella</i>	—	< 50%	2,1 × 10 ⁸

*Отсутствие гибели насекомых.

**Гибель насекомых более (или менее) 50% во всех испытанных титрах рабочей суспензии штамма.

но почти в 5 раз более высокое содержание ионов Ca^{2+} в кишечном соке гусениц капустной совки пятого возраста по сравнению с капустной белянкой [21]. Другими исследованиями показано, что у некоторых видов личинок чешуекрылых фитофагов под действием *B. thuringiensis* изменяется состав и численность микрофлоры кишечника, тем самым оказывается влияние на их восприимчивость к энтомопатогену [15, 22]. Таким образом, специфичность действия штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* обусловлена комплексом причин и может существенно различаться в зависимости от вида насекомого, что необходимо учитывать при биологическом контроле численности чешуекрылых вредителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительная оценка специфичности действия штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* показала разную степень восприимчивости к нему пяти видов чешуекрылых вредителей, относящихся к разным семействам. Наибольшей чувствительностью к патогену отличались личинки капустной моли и капустной белянки. Гусеницы капустной совки, боярышницы и большой вошинной огневки были более устойчивыми к действию штамма, что проявлялось в увеличении инкубационного периода инфекционного процесса и процента смертности личинок. ЛК₅₀ у данных видов насекомых на 3-и сутки после заражения составляла от 1,7 до $4,5 \times 10^8$ спор/мл, в то время как у капустной белянки она была на порядок ниже. Высоко восприимчивой к испытанному штамму оказалась капустная моль, массовая гибель личинок которой наступала уже через одни сутки после заражения, полулетальная концентрация составляла $4,25 \times 10^7$ спор/мл. Показатель ЛТ₉₀ варьировал от 1,1 до 7,75 сут в зависимости от вида насекомого.

Специфичность действия штамма *B. thuringiensis* ssp. *aizawai* связана с различными механизмами внешней и внутренней систем защиты насекомых от энтомопатогенов и обусловлена индивидуальными особенностями вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева И.В., Ашмарина Л.Ф., Шаталова Е.И. Особенности изменения фитосанитарного состояния кормовых культур в условиях Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. 2019. № 10. С. 26–30. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11006.
2. Коваленков В.Г. Антропогенные факторы и фитосанитарная дестабилизация // Защита и карантин растений. 2015. № 9. С. 3–8.
3. Андреева И.В., Шаталова Е.И. Сезонное развитие капустной моли и ее энтомофагов в Западной Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2017. № 3. С. 42–48.
4. Андреева И.В., Шаталова Е.И., Штерншис М.В., Шульгина О.А., Бехтольд В.В. Роль кормового ресурса в численности фитофагов капусты и их биоконтроле // Сибирский экологический журнал. 2013. № 3. С. 439–446.
5. Кузнецова В.В., Пальникова Е.Н. Факторы динамики численности боярышницы (*Aporia crataegi* L.) в пригородных насаждениях г. Красноярск // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 207. С. 49–59.
6. Kwadha C., Ong'amo G., Ndegwa P., Raina S., Fombong A. The biology and control of the greater wax moth, *Galleria mellonella* // Insects. 2017. Vol. 9; N 8(2). DOI: 10.3390/insects8020061.
7. Калмыкова Г.В., Горобей И.М., Осунцова Г.М. Перспективы использования *Bacillus thuringiensis* как биологического агента защиты растений // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2016. № 4. С. 12–19.
8. Штерншис М.В., Беляев А.А., Цветкова В.П., Шпатова Т.В., Леляк А.А., Бахвалов С.А. Биопрепараты на основе бактерий рода *Bacillus* для управления здоровьем растений: монография. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2016. 284 с.
9. Yutao Xiao, Kongming Wu. Recent progress on the interaction between insects and *Bacillus thuringiensis* crops // Philosophical transactions of the royal society B: Biological sciences. 2019. Vol. 374. Published: 14 January 2019. DOI: org/10.1098/rstb.2018.0316.
10. White paper on resistance in Lepidopteran pests of *Bacillus thuringiensis* (Bt) plant-incorporated protectants in the United States //

- Environmental Protection Agency. 2018. 11 April. 82 p.
11. Liao J., Xue Y., Xiao G., Xie M., Huang S., You S., You S., Wyckhuys K.A.G., You M. Inheritance and fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry2Ad in laboratory strains of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. P. 1–8. DOI: 10.1038/s41598-019-42559-2.
 12. Yul R.J., Choi J.Y., Li M.S., Jin B.R., Je Y.H. *Bacillus thuringiensis*: as a specific, safe, and effective tool for insect pest control // *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2007. N 17 (4). P. 547–559.
 13. Глунов В.В., Бахвалов С.А., Соколова Ю.А., Слепнева И.А. Механизмы резистентности насекомых // Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты. М.: Круглый год, 2001. С. 475–557.
 14. Broderick N.A., Robinson C.J., McMahon M.D., Holt J., Handelsman J., Raffa K.F. Contributions of gut bacteria to *Bacillus thuringiensis*-induced mortality vary across a range of Lepidoptera // *BMC Biology*. 2009. Vol. 7 (1). N 11. DOI: 10.1186 / 1741-7007-7-11.
 15. Grizanov E.V., Dubovskiy I.M., Whitten M.M.A., Glupov V.V. Contributions of cellular and humoral immunity of *Galleria mellonella* larvae in defence against oral infection by *Bacillus thuringiensis* // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2014. Vol. 119. P. 40–46.
 16. Hammer T.J., Janzen D.H., Hallwachs W., Jaffe S.P., Fierer N. Caterpillars lack a resident gut microbiome // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2017. Vol. 114. P. 9641–9646. DOI: org/10.1073/pnas.1707186114.
 17. Grizanov E.V., Krytsyna T.I., Surcova V.S., Dubovskiy I.M. The role of midgut nonspecific esterase in the susceptibility of *Galleria mellonella* larvae to *Bacillus thuringiensis* // *Journal of Invertebrate Pathology*. 2019. P. 107166–107208. DOI: 10.1016/j.jip.2019.107208.
 18. Коновалова Т.В. Лабораторное содержание и разведение большой восковой огневки *Galleria mellonella* L. // Российский ветеринарный журнал. 2009. № 4. С. 5–49.
 19. Dow J.A.T., Harvey W.R. Role of midgut electrogenic K⁺ pump potential difference in regulating lumen K⁺ and pH in larval Lepidoptera // *Journal Experimental Biology*. 1988. Vol. 140. P. 455–463.
 20. Johnson K., Felton G. Potential influence of midgut pH and redox potential on protein utilization in insect herbivores // *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 1996. Vol. 32. P. 85–105.
 21. Каменек Л.К., Новикова Л.К. Действие дельта-эндотоксина *Bacillus thuringiensis* и бактериальных препаратов на его основе на капустную совку (*Mamestra brassicae* L.) // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 1984. № 4. С. 52–54.
 22. Dubovskiy I.M., Grizanov E.V., Whitten M.M.A., Mukherjee K., Greig C., Alikina T., Kabilov M., Vilcinskis A., Glupov V.V., Butt T.M. Immuno-physiological adaptations confer wax moth *Galleria mellonella* resistance to *Bacillus thuringiensis* // *Virulence*. 2016. Vol. 7. P. 860–870. DOI: org/10.3390/insects8020061.

REFERENCES

1. Andreeva I.V., Ashmarina L.F., Shatalova E.I. Osobennosti izmeneniya fitosanitarnogo sostoyaniya kormovykh kul'tur v usloviyakh Zapadnoi Sibiri [Features of changes in the phytosanitary condition of forage crops in Western Siberia]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* [Achievements of Science and Technology of AIC], 2019, no.10, pp. 26–30. (In Russian). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11006.
2. Kovalenkov V.G. Antropogennye faktory i fitosanitarnaya destabilizatsiya [Anthropogenic factors and phytosanitary destabilization]. *Zashchita i karantin rastenii* [Board of Plant Protection and Quarantine], 2015, no. 9, pp. 3–8. (In Russian).
3. Andreeva I.V., Shatalova E.I. Sezonnoe razvitiye kapustnoi moli i ee entomofagov v Zapadnoi Sibiri [Seasonal development of diamondback moth and its entomophages in Western Siberia]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Herald of Agricultural Science], 2017, no. 3, pp. 42–48. (In Russian).
4. Andreeva I.V., Shatalova E.I., Shternshis M.V., Shul'gina O.A., Bekhtol'd V.V. Rol' kormovogo resursa v chislennosti fitofagov kapusty i ikh biokontrol'e [Role of food resource in the number of cabbage phytophages and their biocontrol]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology], 2013, no. 3, pp. 439–446. (In Russian).

5. Kuznetsova V.V., Pal'nikova E.N. Faktory dinamiki chislenosti boyaryshnitsy (*Aporia crataegi* L.) v prigorodnykh nasazhdeniyakh g. Krasnoyarska [Factors affecting abundance dynamics of the thorn butterfly (*Aporia crataegi* L.) in suburban standing woods of Krasnoyarsk city]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii* [Izvestia of St. Petersburg Forestry Academy], 2014, no. 207, pp. 49–59. (In Russian).
6. Kwadha C., Ong'amo G., Ndegwa P., Raina S., Fombong A. The biology and control of the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Insects*, 2017, vol. 9, no. 8 (2). DOI: 10.3390/insects8020061.
7. Kalmykova G.V., Gorobei I.M., Osipova G.M. Perspektivy ispol'zovaniya *Bacillus thuringiensis* kak biologicheskogo agenta zashchity rastenii [Prospects to use *Bacillus thuringiensis* as agent for biological plant protection]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Herald of Agricultural Science], 2016, no. 4, pp. 12–19. (In Russian).
8. Shternshis M.V., Belyaev A.A., Tsvetkova V.P., Shpatova T.V., Lelyak A.A., Bakhvalov S.A. *Biopreparaty na osnove bakterii roda Bacillus dlya upravleniya zdorov'em rastenii* [Bacillus-based biological products for plant health management]. Novosibirsk: Izdatel'stvo Sibirskogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk [Novosibirsk: Publishing House of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences], 2016, 284 p. (In Russian).
9. Yutao Xiao, Kongming Wu. Recent progress on the interaction between insects and *Bacillus thuringiensis* crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, vol. 374. Published: 14 January 2019. DOI: org/10.1098/rstb.2018.0316.
10. White paper on resistance in Lepidopteran pests of *Bacillus thuringiensis* (Bt) plant-incorporated protectants in the United States. *Environmental Protection Agency*, 2018, 11 April, 82 p.
11. Liao J., Xue Y., Xiao G., Xie M., Huang S., You S., You S., Wyckhuys K.A.G., You M. Inheritance and fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry2Ad in laboratory strains of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, pp. 1–8. DOI: 10.1038/s41598-019-42559-2.
12. Yul R.J., Choi J.Y., Li M.S., Jin B.R., Je Y.H. *Bacillus thuringiensis*: as a specific, safe, and effective tool for insect pest control. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2007, no. 17 (4), pp. 547–559.
13. Glupov V.V., Bakhvalov S.A., Sokolova Yu.A., Slepneva I.A. Mekhanizmy rezistentnosti nasekomykh [Insect resistance mechanisms]. *Patogeny nasekomykh: strukturnye i funktsional'nye aspekty* [Insect pathogens: structural and functional aspects.]. M.: Kruglyi god Publ., 2001, pp. 475–557. (In Russian).
14. Broderick N.A., Robinson C.J., McMahon M.D., Holt J., Handelsman J., Raffa K.F. Contributions of gut bacteria to *Bacillus thuringiensis*-induced mortality vary across a range of Lepidoptera. *BMC Biology*, 2009, vol. 7 (1), no. 11. DOI: 10.1186 / 1741-7007-7-11.
15. Grizanov E.V., Dubovskiy I.M., Whitten M.M. A., Glupov V.V. Contributions of cellular and humoral immunity of *Galleria mellonella* larvae in defense against oral infection by *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2014, vol. 119, pp. 40–46.
16. Hammer T.J., Janzen D.H., Hallwachs W., Jaffe S.P., Fierer N. Caterpillars lack a resident gut microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, vol. 114, pp. 9641–9646. DOI: org/10.1073/pnas.1707186114.
17. Grizanov E.V., Krytsyna T.I., Surcova V.S., Dubovskiy I.M. The role of midgut nonspecific esterase in the susceptibility of *Galleria mellonella* larvae to *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2019, pp. 107166–107208. DOI: 10.1016/j.jip.2019.107208.
18. Konovalova T.V. Laboratornoe soderzhanie i razvedenie bol'shoi voskovoi ognevki *Galleria mellonella* L. [Laboratory rearing of the greater wax moth *Galleria mellonella* L.]. *Rossiiskii veterinarnyi zhurnal* [Russian Veterinary Journal], 2009, no. 4, pp. 5–49. (In Russian).
19. Dow J.A.T., Harvey W.R. Role of midgut electrogenic K⁺ pump potential difference in regulating lumen K⁺ and pH in larval Lepidoptera. *Journal Experimental Biology*, 1988, vol. 140, pp. 455–463.
20. Johnson K., Felton G. Potential influence of midgut pH and redox potential on protein utilization in insect herbivores. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1996, vol. 32, pp. 85–105.
21. Kamenek L.K., Novikova L.K. Deistvie del'ta-endotoksina *Bacillus thuringiensis* i bakterial'nykh preparatov na ego osnove na ka-

pustnuyu sovku (*Mamestra brassicae* L.) [The effect of delta-endotoxin *Bacillus thuringiensis* and bacterial preparations based on it on cabbage moth (*Mamestra brassicae* L.)]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Herald of Agricultural Science], 1984, no. 4, pp. 52–54. (In Russian).

22. Dubovskiy I.M., Grizanova E. V., Whitten M.M.A., Mukherjee K., Greig C., Alikina T., Kabilov M., Vilcinskas A., Glupov V.V., Butt T.M. Immuno-physiological adaptations confer wax moth *Galleria mellonella* resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Virulence*, 2016, vol. 7, pp. 860–870. DOI: org/10.3390/insects8020061.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ **Андреева И.В.**, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией биологического контроля фитофагов и фитопатогенов; **адрес для переписки:** Россия, 630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, СФНЦА РАН; а/я 463; e-mail: iva2008@ngs.ru

Шаталова Е.И., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Калмыкова Г.В., кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник

Акулова Н.И., старший научный сотрудник

Ульянова Е.Г., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

✉ **Andreeva I.V.**, Candidate of Science in Agriculture, Laboratory Head of the Laboratory of biological control of phytophages and phytopathogens; **address:** PO Box 463, SFSCA RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: iva2008@ngs.ru

Shatalova E.I., Candidate of Science in Biology, Senior Researcher

Kalmykova G.V., Candidate of Science in Biology, Lead Researcher

Akulova N.I., Senior Researcher

Ulyanova E.G., Candidate of Science in Biology, Senior Researcher

Дата поступления статьи 20.05.2019
Received by the editors 20.05.2019