

УДК 595.753:632.937.14

**ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ПЕРСИКОВОЙ
ТЛИ *MYZUS PERSICAE* (SULZER, 1776) (HEMIPTERA, ARNIDIDAE)
НА ЛЕТУЧИЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ
ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ
РОДА *LECANICILLIUM***

©2021 г. Г. В. Митина,* Е. А. Степанычева,** А. А. Чоглокова,***
М. А. Черепанова****

Всероссийский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: galmit@rambler.ru (автор, ответственный за переписку),
e-mail: stepanycheva@yandex.ru, *e-mail: 4oglik@inbox.ru
**** e-mail: cherepma@mail.ru

Поступила 12.05.2021 г
После доработки 20.09.2021 г.
Принята к публикации 20.09.2021 г.

При оценке эффективности энтомопатогенных грибов для контроля численности опасного фитофага и переносчика вирусов растений тли *Myzus persicae* необходимо учитывать влияние спор и спорулирующего мицелия грибов на ее поведение, связанное с выбором растений для питания и развития потомства. В лабораторных опытах установлено, что 5 штаммов грибов рода *Lecanicillium* (из 13 изученных), отличавшихся видовой принадлежностью, вызывали выраженную репеллентную реакцию у самок персиковой тли. Индекс агрегации (ИА) варьировал от –22.7 до –39.7, при этом отмечено снижение числа личинок дочернего поколения в 1.6–4.2 раза на опытных листьях. Выявлены существенные различия в способности различных видов грибов заражать личинок персиковой тли: наиболее вирулентным был *L. longisporum* (89 % смертности личинок при концентрации конидий 1×10^7 спор/мл), а *L. psalliotae* был практически непатогенным для тли. Все штаммы, проявившие репеллентность, обладали и выраженной патогенностью, обратное не всегда верно.

Ключевые слова: *Myzus persicae*, поведенческие реакции, энтомопатогенные грибы, *Lecanicillium*, летучие органические соединения, вирулентность.

DOI: 10.31857/S0367144521040018

Персиковая тля (синонимы: персиковая зеленая, оранжерейная, табачная) *Myzus persicae* (Sulzer) (Масляков, Ижевский, 2011) распространена во многих географических регионах и относится к числу наиболее важных вредителей, в том числе в России. Этот вид представляет опасность для более чем 400 видов растений из 50 семейств – плодовых (персик, миндаль, абрикос, дикая вишня, слива), зеленных, овощных – открытого и закрытого грунта (Васильев, Лившиц, 1984; Blackman, Eastop, 2000). В те-

плицах встречается форма с неполным циклом развития, способная размножаться непрерывно в течение всего года с высоким уровнем воспроизводства (Попов, 1988). Помимо прямого повреждения растений при питании зеленая персиковая тля может передавать более 100 вирусов растений (Eskandari et al., 1979; Wbye et al., 1997; Пазюк и др., 2017), причем нимфы и имаго способны участвовать в этом в равной степени (Namba, Sylvester, 1981; Какарека и др., 2019). При производстве семенного безвирусного картофеля в теплицах появление даже единичных особей *M. persicae* может быть опасным (Зейрук и др., 2017). В настоящее время в мире отмечается развитие популяций тлей, устойчивых к инсектицидам из различных химических групп (Foster et al., 2003; Dewar et al., 2007; Leeuwen et al., 2010). Благодаря своим биологическим и экологическим особенностям тли проявляют чувствительность к энтомопатогенным грибам (ЭГ) – важным компонентам экосистем, которые существенно сокращают численность тлей, формируя устойчивые очаги инфекции (Samson et al., 1988; Steinkraus, 2006; Sinha et al., 2016). Для биологической борьбы с тлями в мировой практике применяются природные патогены сосущих насекомых и клещей, например, ЭГ из рода *Lecanicillium* W. Gams et Zare (Hypocreales, Cordycipitaceae) (Faria, Wraight, 2007; Goettel et al., 2008).

В современных работах изучаются многофакторные взаимодействия ЭГ с членистоногими, включая не только патогенность, но и влияние грибов на поведенческие реакции хозяев (Lord, 2001; Roy et al., 2006; Baverstock et al., 2010). Поскольку распознавание запахов важно для обеспечения выживания и размножения насекомых, их поведенческие реакции на грибной патоген могут оказывать существенное влияние на эффективность грибов как средств биологической защиты. Споры и мицелий ЭГ могут выделять летучие органические соединения (ЛОС) – продукты их метаболизма (Crespo et al., 2008; Müller et al., 2013) из разных химических групп (Splivallo et al., 2007; Campos et al., 2010; Kramer, Abraham, 2012), которые распространяются с воздушными потоками или через почву (Morath et al., 2012) и могут непосредственно влиять на поведенческие реакции членистоногих. Например, ЭГ из родов *Metarhizium* и *Beauveria* выделяют ЛОС, действующие на насекомых и других беспозвоночных как аттрактанты и/или репелленты; они могут идентифицироваться насекомыми как сигналы о наличии возможных партнеров, пищи, подходящих мест для откладывания яиц или опасностей, которых следует избегать (Rohlf's et al., 2005). Негативное влияние конидий ЭГ на выбор кормового растения обнаружено для бахчевой тли *Aphis gossypii* Glover (Gurulingappa et al., 2010). ЭГ также могут проявлять эндوفитные свойства, проникая в ткани растения и влияя на его метаболизм, в результате чего выделяются ЛОС, которые изменяют пищевую привлекательность растений для тлей (Manoussopoulos et al., 2019). Такие особенности могут быть использованы при оценке эффективности ЭГ в отношении опасного фитофага *M. persicae*. Влияние ЭГ на поведение *M. persicae* ранее не изучалось, поэтому в нашей работе мы сфокусировались на изучении поведенческих реакций *M. persicae* на летучие соединения мицелия и спор ЭГ из рода *Lecanicillium* и на оценке патогенности грибов в отношении этого фитофага.

Энтомологический материал

Культуру персиковой тли *M. persicae* содержали на проростках конских (садовых, обыкновенных) бобов (*Vicia faba* L.) при температуре 24 ± 1 °С и продолжительности светового дня 18 ч. Реакции на ЛОС оценивали в опытах с половозрелыми самками. Для определения вирулентности ЭГ самок отсаживали на лист боба на сутки с целью получения личинок одного возраста.

Микологический материал

В экспериментах использовали 7 видов грибов (всего было отобрано 13 штаммов) из рода *Lecanicillium* (табл. 1), хранящихся в Коллекции патогенных микроорганизмов ВИЗР (WFCC WDCM № 760, УНО). Штаммы VI 5-VI 71 собраны и выделены Б. А. Борисовым (Россия, Москва).

Типовой штамм ARSEF 8057 *Lecanicillium pissodis* Kope et I. Leal и штамм ARSEF 2332 *Lecanicillium dimorphum* (J. D. Chen) Zare et W. Gams получены из коллекции ARSEF USDA (США). Штаммы Vit 71 и Vit 117 *Lecanicillium attenuatum* Zare et W. Gams были получены от Г. Р. Леднева (Россия, С.-Петербург). Изучаемые штаммы были выделены из различных насекомых и субстратов. Виды грибов ранее были идентифицированы с помощью метода мультилокусного генотипирования (Mitina et al., 2017; Леднев и др., 2019). Штаммы поддерживались в пробирках на агаризованной среде Чапека при 4 °С и пересевались 1 раз в год.

Влияние грибов рода *Lecanicillium* на поведенческие реакции персиковой тли *Myzus persicae*

Опыты проводились со спорующим мицелием (агаровые блоки диаметром 9 мм, которые вырезали микробиологическим пробойником из свежей 10-суточной культуры ЭГ, выращенной на среде Чапека). В качестве камеры использовали чашки Петри с двумя листьями боба, на которых размещали по агаровому блоку (с мицелием и с чистой средой), в центр камеры выпускали по 20 самок персиковой тли. Учет распределения тлей на листьях и числа отродившихся личинок проводили через сутки.

Характер реакции насекомых на ЛОС оценивали по индексу агрегирования (ИА), рассчитываемому по формуле (Pascual-Villalobos, Robledo, 1998):

$$\text{ИА} = (O - K / O + K) \times 100,$$

где O – количество насекомых в опыте, K – количество насекомых, находившихся в контроле.

При положительной величине ИА реакция оценивается как аттрактивная, при отрицательной – как репеллентная.

Изменение числа личинок дочернего поколения по отношению к контролю = (число личинок в контроле – число личинок в опыте) / число личинок в контроле $\times 100$.

Вирулентность штаммов грибов рода *Lecanicillium* в отношении персиковой тли *Myzus persicae*

Оценку вирулентности ЭГ в отношении персиковой тли проводили по разработанной авторами методике в пластиковых камерах объемом 50 см³ с микроотверстиями. В камеры заливали 1%-ный агар толщиной 5 мм и после застывания агара размещали лист боба диаметром 3–3.5 см абаксиальной стороной вверх. Для получения личинок младших возрастов на лист боба помещали по 7 самок тли, затем камеры закрывали и оставляли при дневном свете и 25 °С. Через сутки самок тли удаляли, оставляя только отрожденных личинок (10–25 особей на лист). Концентра-

Таблица 1. Список штаммов и видов ЭГ рода *Lecanicillium*

Вид*	Штамм	Хозяин, субстрат	Географическое происхождение
<i>L. attenuatum</i>	Vit 71 Vit 117	Большой еловый короед <i>Ips typographus</i> (L.) (Coleoptera: Curculionidae)	Россия: Карелия
<i>L. dimorphum</i>	V1 79 2332	Почва Тли (Hemiptera: Aphididae)	Кипр США: Айдахо (г. Парма)
<i>L. lecanii</i>	F 2 V1 5 V1 29	Неидентифицированное насекомое Ежевичная белокрылка <i>Pealius setosus</i> Danzig (Hemiptera: Aleyrodidae) Жимолостная белокрылка <i>Aleyrodes loniceriae</i> Walker (Hemiptera: Aleyrodidae)	Молдова Грузия: Аджария Грузия: Аджария
<i>L. longisporum</i>	V1 13	Тля (Hemiptera: Aphididae)	Англия
<i>L. muscarium</i>	V1 21 V1 61 V1 72	Оранжерейная белокрылка <i>Trialeurodes vaporariorum</i> Westw. (Hemiptera: Aleyrodidae) Урединиопустулы возбудителя ржавчины <i>Phragmidium</i> sp. на <i>Rubus</i> sp. Жимолостная белокрылка <i>Aleyrodes loniceriae</i> Walker (Hemiptera: Aleyrodidae)	Центральная Россия: Московская обл. (г. Раменское) Юг России: Краснодарский край (Мостовской р-н) Центральная Россия: Московская обл. (г. Долгопрудный)
<i>L. pissodis</i>	8057	Coleoptera: Curculionidae	Канада: Ванкувер
<i>L. psalliotae</i>	V1 78	Неидентифицированное насекомое	Кипр

Примечание. * В современной классификации часть видов рода *Lecanicillium* перенесена в род *Akanthomyces*: *Akanthomyces muscarius* (= *L. muscarium*), *Akanthomyces lecanii* (= *L. lecanii*), *Akanthomyces dipterigenus* (= *L. longisporum*) и *Akanthomyces pissodis* (= *L. pissodis*) (Kepler et al., 2017). Поскольку принадлежность этих видов к роду *Akanthomyces* остается дискуссионной, в нашей работе используются традиционные названия видов.

ция конидиальной суспензии была подобрана с учетом устойчивости тест-объекта к заражению и составила 1×10^7 спор/мл. Листья бобов вместе с тлей окунали в суспензию на 5 сек, подсушивали на воздухе и раскладывали на агар в камеры. Подсчитывали число живых личинок на листе сразу после обработки, а затем число живых и мертвых личинок и личинок с внешними признаками микоза на 3-и и 7-е сутки после заражения.

Расчет биологической эффективности проводили путем оценки снижения численности подопытных особей относительно исходной с поправкой на контроль по формуле Хендерсона–Гилтона:

$$\mathcal{E} = 100 \times (1 - \text{Оп} \times \text{Кд}/\text{Од} \times \text{Кп}),$$

где \mathcal{E} – эффективность, выраженная процентом снижения численности насекомых с поправкой на контроль; Од – число живых особей перед обработкой в опыте; Оп – число живых особей после обработки в опыте; Кд – число живых особей в контроле в предварительном учете; Кп – число живых особей в контроле в последующие учеты.

Статистическая обработка

Результаты были статистически обработаны с помощью однофакторного анализа ANOVA (SigmaPlot версия 12.5 Systat Software), для сравнения средних значений использовали тест Tukey's HSD.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение поведенческих реакций самок персиковой тли в ответ на присутствие спорулирующего мицелия ЭГ показало, что из 13 протестированных штаммов мицелий пяти штаммов (V1 13, V1 21, V1 79, 2332, Vit 117) оказывал выраженное репеллентное действие на самок тли. Индекс агрегации (ИА) варьировал от -22.7 до -39.7, при этом отмечено снижение числа личинок дочернего поколения на опытных листьях в 1.6–4.2 раза (табл. 2). Наиболее репеллентными были штаммы V1 13 *L. longisporum*, а также штаммы 2332 и V1 79 *L. dimorphum*. Таким образом, в условиях свободного выбора самки для питания и развития потомства отдавали явное предпочтение контрольным листьям (с блоками агара без гриба) перед листьями, содержащими на поверхности блоки с культурой грибов этих штаммов.

ЭГ рода *Lecanicillium* сильно различались по способности заражать личинок персиковой тли. Наиболее вирулентным для персиковой тли был штамм V1 13 *L. longisporum*, который уже на 3-и сутки вызывал заражение 89 % личинок, все они на 7-е сутки обростали мицелием (табл. 3). Высокую смертность на 3-и сутки вызывал также штамм V1 5 *L. lecanii* – 76.7 %. Заражение остальными штаммами происходило медленнее: смертность на 3-и сутки не превышала 50 %, но на 7-е сутки заражение большинством этих штаммов приводило к гибели более 70 % особей. У штамма V1 78 *L. psalliotae* патогенность практически отсутствовала, смертность тли на 7-е сутки составила около 10 %. Штамм V1 79 *L. dimorphum* был средневирulentным и вызывал 56.5%-ную смертность личинок на 7-е сутки.

Проявление признаков микоза не всегда было напрямую связано с показателем смертности личинок. Отдельные штаммы (V1 61 *L. muscarium* и Vit 71 *L. attenuatum*) вызывали высокую смертность тли, что может быть связано с проявлением токсических свойств этих штаммов, и гриб на погибших особях часто не развивался.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что споры и мицелий изученных видов и штаммов ЭГ рода *Lecanicillium* могут не только проявлять патогенные свойства, но и выделять ЛОС, влияющие на поведенческие реакции персиковой тли. Преобладающими были реакции репеллентности.

Штамм V1 13 *L. longisporum*, вызывающий максимальную смертность личинок персиковой тли, характеризовался и самой высокой степенью репеллентности в отношении самок этого вида (ИА=-39.7). ЛОС мицелия высокопатогенных для тли штаммов 2332 и V1 79 *L. dimorphum*, V1 21 *L. muscarium* и Vit 117 *L. attenuatum* проявляли репеллентные свойства, при этом происходило существенное снижение числа личинок дочернего поколения. И, напротив, у штамма V1 78 *L. psalliotae*, не патогенного для личинок тли, ЛОС не оказывали влияния и на поведение фитофага. Штамм V1 5 оказывал слабое аттрактивное действие и также не оказывал влияния на числен-

Таблица 2. Влияние мицелия грибов рода *Lecaniscium* на ольфакторные реакции персиковой гни *Muszus persicae* (Sulz.)

Вид	Штамм	Число самок на лист		ИА	F	p	Число личинок дочернего поколения		Уменьшение числа личинок дочернего поколения, %	F	p
		Опыт	Контроль				Опыт	Контроль			
<i>L. attenuatum</i>	Vit 71	7.2 ± 0.6 a	8.6 ± 0.6 a	-8.9	2.938	0.095	5.0 ± 0.4 a	5.7 ± 0.8 a	11.5	0.549	0.463
	Vit 117	5.4 ± 0.8 a	9.0 ± 0.9 b	-25.0	9.228	0.007	4.5 ± 0.4 a	9.9 ± 0.7 b	54.5	42.743	3.818 ^{E-6}
<i>L. dimorphum</i>	V1 79	4.9 ± 1.2 a	11.2 ± 1.1 b	-39.1	14.375	0.001	3.4 ± 0.8 a	7.3 ± 1.0 b	53.4	8.747	0.008
	2332	5.3 ± 0.6 a	11.3 ± 0.4 b	-36.1	73.303	9.201 ^{E-8}	3.4 ± 0.4 a	5.5 ± 0.4 b	38.2	18.990	0.000
<i>L. lecanii</i>	F2	7.3 ± 0.6 a	8.4 ± 0.7 a	-7.0	1.502	0.236	4.6 ± 0.4 a	5.3 ± 0.6 a	13.2	1.089	0.311
	V1 5	9.1 ± 1.2 a	6.9 ± 1.2 a	+13.8	1.801	0.196	5.6 ± 0.7 a	5.0 ± 0.6 a	12.0	0.403	0.534
<i>L. longisporum</i>	V1 29	7.1 ± 0.5 a	9.1 ± 0.8 a	-12.3	4.401	0.050	4.6 ± 0.3 a	5.4 ± 0.6 a	14.8	1.346	0.261
	V1 13	4.7 ± 0.8 a	10.9 ± 0.8 b	-39.7	30.083	0.000	1.3 ± 0.2 a	5.4 ± 0.6 b	75.9	41.449	4.653 ^{E-6}
<i>L. muscarium</i>	V1 21	5.8 ± 0.6 a	9.2 ± 0.8 b	-22.7	10.929	0.004	1.5 ± 0.3 a	3.1 ± 0.4 b	51.6	8.409	0.010
	V1 61	7.9 ± 0.5 a	7.8 ± 0.7 a	+0.3	0.004	0.953	4.0 ± 0.4 a	4.1 ± 0.5 a	2.4	0.027	0.871
<i>L. pissodis</i>	V1 72	6.6 ± 0.7 a	8.6 ± 0.9 a	-13.2	3.435	0.080	4.3 ± 0.5 a	5.1 ± 0.8 a	15.7	0.748	0.398
	8057	6.4 ± 0.6 a	7.9 ± 0.9 a	-10.5	1.960	0.178	3.9 ± 0.5 a	4.7 ± 0.6 a	17.0	1.047	0.320
<i>L. psalliotae</i>	V1 78	7.5 ± 1.0 a	7.8 ± 0.9 a	-2.0	0.054	0.819	4.5 ± 0.8 a	5.4 ± 0.9 a	16.7	0.566	0.463

Пр и м е ч а н и е. Одинаковыми буквами отмечены варианты, достоверно не отличающиеся от контроля при $P \leq 0.05$, попарное сравнение.

Таблица 3. Вирулентность энтомопатогенных грибов из рода *Lecanicillium* для персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.)

Вид	Штамм	Смертность личинок в разные сроки после заражения, среднее \pm , %		Доля личинок с признаками микоза на 7-е сутки, %
		3-и сутки	7-е сутки	
<i>L. attenuatum</i>	Vit 71	43.3 \pm 2.6	87.7 \pm 4.6	60.8 \pm 6.5
	Vit 117	41.3 \pm 2.7	81.3 \pm 7.2	84.3 \pm 8.1
<i>L. dimorphum</i>	V1 79	0	56.5 \pm 5.6	86.2 \pm 3.9
	2332	9.5 \pm 3.2	73.4 \pm 9.9	82.9 \pm 6.3
<i>L. lecanii</i>	F2	43.9 \pm 1.7	89.2 \pm 3.1	90.0 \pm 3.4
	V1 5	76.7 \pm 4.1	95.9 \pm 4.1	85.7 \pm 4.9
	V1 29	4.98 \pm 4.2	97.3 \pm 1.8	84.1 \pm 2.6
<i>L. longisporum</i>	V1 13	88.7 \pm 5.5	100.0	90.4 \pm 7.4
<i>L. muscarium</i>	V1 21	0	90.0 \pm 3.6	84.3 \pm 8.4
	V1 61	28.2 \pm 8.1	97.9 \pm 2.1	58.7 \pm 13.6
	V1 72	42.7 \pm 2.3	74.8 \pm 11.1	78.2 \pm 9.4
<i>L. pissodis</i>	8057	0	84.6 \pm 6.2	83.1 \pm 2.07
<i>L. psalliotae</i>	V1 78	0	9.6 \pm 6.9	37.6 \pm 23.9
Контроль	–	0	3.6 \pm 2.9	0

ность потомства. Снижение количества личинок дочернего поколения могло происходить не только из-за меньшего количества самок тли, находящихся на растениях, но и из-за снижения привлекательности пищевого субстрата для питания и рождения личинок. Эти сведения согласуются с данными других авторов, изучающими проблему на других видах ЭГ и насекомых. Так, установлено негативное влияние ЭГ видов *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare et W. Gams и *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. на выбор и количество проколов кормового растения бахчевой тлей *Aphis gossypii* (Gurulingappa et al., 2010). Репеллентные для бананового долгоносика *Cosmopolites sordidus* Germar соединения обнаружены в составе ЛОС гипокреальных грибов, выделенных из этого же хозяина (Lozano-Soria et al., 2020). Нашими исследованиями ранее было показано, что в реакциях личинок и имаго западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* Pergande на летучие соединения мицелия грибов *L. muscarium* и *B. bassiana* преобладал репеллентный эффект, приводящий к существенному снижению численности потомства (Митина и др., 2019).

В настоящей работе установлено, что все штаммы ЭГ, спорулирующий мицелий которых значительно снижал привлекательность пищевого субстрата для питания и развития потомства фитофага, обладали и выраженной патогенностью. Можно предположить, что штаммы, патогенные для тли, отличаются составом ЛОС, при этом тля может обнаруживать присутствие патогена и избегать контакта с инфицированным субстратом. Подобная связь между патогенностью и репеллентностью установлена для грибов из родов *Metarhizium* и *Beauveria* в отношении термитов (Mburu et al.,

2011), обнаружена также связь между патогенностью и составом ЛОС (Hussain et al., 2010; Holighaus et al., 2019). Предполагается, что реакции, направленные на обнаружение патогена и его избегание, выработаны насекомыми для защиты от грибной инфекции в процессе коэволюции (Roy et al., 2006; Baverstock et al., 2010; Ortiz-Urquiza, Keyhani, 2013).

Однако не всегда высокопатогенные штаммы проявляют репеллентность. В наших опытах штамм VI 5, ЛОС которого обладали слабым аттрактивным действием, можно охарактеризовать как высоковирулентный в отношении персиковой тли (гибель достигала 95.9 % особей на 7-е сутки). Аттрактивные свойства имели патогенные для коллембол грибы *Beauveria bronginiartii* (Saccardo) Petch и *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin (Dromph, Vestergaard, 2002).

Пока нами не установлено прямой зависимости активности ЛОС от видовой принадлежности грибов. Рядом авторов показаны различия в количественном и качественном составе ЛОС у различных штаммов *B. bassiana* (Mburu et al., 2013; Weikl et al., 2016). Ходжа с соавт. (Khoja et al., 2021) показали, что состав ЛОС и их концентрация различаются у конидий разных штаммов *M. brunneum*, штаммы по-разному влияли на поведение нематоды *Meloidogyne hapla* Chitwood. Реакция жуков амбарного долгоносика на присутствие летучих соединений разных штаммов *L. muscarium* была от слабо репеллентной и нейтральной до аттрактивной (Митина и др., 2020).

Нами показано, что ЛОС двух штаммов – 2332 и VI 13, относящихся к разным видам, но выделенных из тлей (Hemiptera: Aphididae), характеризуются близкой степенью репеллентности в отношении самок персиковой тли. Можно предположить, что источник выделения штамма ЭГ (хозяин, субстрат) имеет большее значение для проявления репеллентных и патогенных свойств, но для подтверждения этой гипотезы необходимо расширение круга исследуемых штаммов и изучение состава их ЛОС.

Выявленное нами репеллентное действие ЛОС некоторых ЭГ может играть значительную роль в процессе колонизации персиковой тли, характеризующейся высокой степенью воспроизводства, что позволит не только снизить поврежденность растений фитофагом, но и минимизировать возможность передачи вирусной инфекции (Stevens, Lacomme, 2017).

Новые данные важно учитывать при выборе штаммов ЭГ и оценке их эффективности против *M. persicae*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 20-016-00241).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев В. П., Лившиц И. З. 1984. Вредители плодовых культур. М.: Колос, 399 с.
- Зейрук В. Н., Белякова Н. А., Белов Г. Л., Васильева С. В., Деревягина М. К., Митина Г. В. 2017. Биологическая защита меристемного семенного картофеля от вредителей-переносчиков вирусов в закрытом грунте. Защита картофеля 4: 3–11. <http://www.kartofel.org/>
- Какарека Н. Н., Толкач В. Ф., Сапоцкий М. В., Волков Ю. Г., Щелканов М. Ю. 2019. Насекомые – переносчики вирусных заболеваний картофеля на Дальнем Востоке. Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова 30: 191–199. doi: 10.25221/kurentzov.30.18

- Леднев Г. Р., Левченко М. В., Казарцев И. А. 2019. Энтомопатогенные грибы в популяциях жуков-короедов Карелии: видовой состав и вирулентность. В кн.: Материалы Второй Всероссийской конференции с международным участием «Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике». Красноярск: Институт леса СО РАН, с. 107–108.
- Масляков В. Ю., Ижевский С. С. 2011. Инвазии растительоядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 289 с.
- Митина Г. В., Степаньчева Е. А., Петрова М. О. 2019. Особенности влияния летучих соединений мицелия энтамопатогенных грибов и экстрактов из них на поведенческие реакции и жизнеспособность западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* (Pergande). Паразитология **53** (3): 230–240. doi: 10.1134/S00311847190330050
- Митина Г. В., Селицкая О. Г., Щеникова А. В. 2020. Влияние летучих соединений энтамопатогенных грибов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. и *Lecanicillium muscarium* R. Zare et W. Gams на поведение жуков амбарного долгоносика *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Dryophthoridae) и оценка вирулентности разных штаммов этих грибов. Энтомологическое обозрение **99** (2): 307–316. doi: 10.31857/S0367144520020069
- Пазюк И. М., Фоминых Т. С., Медведева К. Д. 2017. Оценка возможности переноса Y вируса картофеля хищным клопом *Orius majusculus* Reuter (Hemiptera, Anthocoridae) и обыкновенной злаковой тлей *Schizaphis graminum* Rondani (Homoptera: Aphididae). Вестник защиты растений **91** (1): 26–33.
- Попов Н. А., Белоусов Ю. В. 1988. Методика массового разведения хищной галлицы на злаковых тлях. В кн.: Применение биологических методов защиты растений в сельскохозяйственном производстве. Кишинев, с. 3–9.
- Baverstock J., Helen E. R., Pell J. K. 2010. Entomopathogenic fungi and insect behavior: from unsuspecting hosts to targeted vectors. BioControl **55**: 89–102. <https://doi.org/10.1007/s10526-009-9238-5>
- Blackman R. L., Eastop V. F. 2000. Aphids on the World's Crops: an Identification and Information Guide. 2nd ed. NY: John Wiley et Sons Ltd, 476 p.
- Bywe A. M., Proudlove W., Berlandier F. A., Jones R. A. C. 1997. Effects of applying insecticides to control aphid vectors and cucumber mosaic virus in narrow-leafed lupins (*Lupinus angustifolius*). Australian Journal of Experimental Agriculture **37**: 93–102. <https://doi.org/10.1071/EA96041>
- Campos V. P., De Pinho S. C. R., Freire E. S. 2010. Volatiles produced by interacting microorganisms potentially useful for the control of plant pathogens. Ciência e Agrotecnologia **34** (3): 525–535. doi: 10.1590/S1413-70542010000300001
- Crespo R., Pedrini N., Juárez M. P., Bello G. M. D. 2008. Volatile organic compounds released by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. Microbiological Researches **163** (2): 148–151. doi: 10.1016/j.micres.2006.03.013
- Dewar A. M. 2007. Chemical control. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). Aphids as Crop Pests. Wallingford: CAB International, p. 391–422. doi: 10.1079/9780851998190.0000
- Dromph K. M., Vestergaard S. 2002. Pathogenicity and attractiveness of entomopathogenic hyphomycete fungi to collembolans. Applied Soil Ecology **21** (3): 197–210. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00092-6
- Eskandari F., Sylvester E. S., Richardson J. 1979. Evidence for lack of propagation of potato leaf roll virus in its aphid vector, *Myzus persicae*. Phytopathology **69**: 45–47.
- Faria M. R., Wraight S. P. 2007. Mycoinsecticides and mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. Biological Control **43** (3): 237–256. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.08.001
- Foster S. P., Denholm I., Thompson R. 2003. Variation in response to neonicotinoid insecticide in peach-potato aphids, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). Pest Management Science **59** (2): 166–173. <https://doi.org/10.1002/ps.570>
- Goettel M. S., Koike M., Kim J. J., Aiuchi D., Shinya R., Brodeur J. 2008. Potential of *Lecanicillium* spp. for management of insects, nematodes and plant diseases. Journal of Invertebrate Pathology **98** (3): 256–261. doi: 10.1016/j.jip.2008.01.009
- Gurulingappa P., McGee P. A., Sword G. 2011. Endophytic *Lecanicillium lecanii* and *Beauveria bassiana* reduce the survival and fecundity of *Aphis gossypii* following contact with conidia and secondary metabolites. Crop Protection **30**: 349e353. doi: 10.1016/j.cropro.2010.11.017
- Holighaus G., Rohlf M. 2019. Volatile and non-volatile fungal oxylipins in fungus-invertebrate interactions. Fungal Ecology **38**: 28–36. doi: 10.1016/J.FUNECO.2018.09.005
- Hussain A. I., Anwar F., Shahid M., Ashraf M., Przybylski R. 2010. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of essential oil of spearmint (*Mentha spicata* L.) from Pakistan. Journal of Essential Oil Research **22**: 78–84. <https://doi.org/10.1080/10412905.2010.9700269>
- Kepler R. M., Luangsa-ard J. J., Hywel-Jones N. L., Quandt C. A., Gi-Ho Sung, Rehner S. A., Aime M. C., Henkel T. W., Sanjuan T., Zare R., Chen M., Zhengzhi L., Rossman A. Y., Spatafora J. W., Shrestha B. 2017.

- A phylogenetically-based nomenclature for Cordycipitaceae (Hypocreales). *IMA Fungus* **8** (2): 335–353. doi: 10.5598/imafungus.2017.08.02.08
- Khoja S., Eltayef K. M., Baxter I., Myrta A., Bull J. C., Butt T. M. 2021. Volatiles of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, attract and kill plant parasitic nematodes. *Biological Control* **152**:104472. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104472>
- Kramer R., Abraham W. R. 2012. Volatile sesquiterpenes from fungi: What are they good for? *Phytochemistry Reviews* **11**: 15–37. <https://doi.org/10.1007/s11101-011-9216-2>
- Leeuwen T. V., Vontas J., Tsagkarakou A., Dermauw W., Tirry L. 2010. Acaricide resistance mechanisms in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and other important Acari: A review. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **40** (8): 563–572. doi: 10.1016/j.ibmb.2010.05.008
- Lord J. C. 2001. Desiccant dusts synergize the effect of *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes: Moniliales) on stored-grain beetles. *Journal of Economic Entomology* **94** (2): 367–372. doi: 10.1603/0022-0493-94.2.367
- Lozano-Soria A., Picciotti U., Lopez-Moya F., Lopez-Cepero J., Porcelli F., Lopez-Llorca L. V. 2020. Volatile organic compounds from entomopathogenic and nematophagous fungi, repel banana black weevil (*Cosmopolites sordidus*). *Insects* **11** (8): 509. <https://doi.org/10.3390/insects11080509>
- Manoussopoulos Y., Mantzoukas S., Lagogiannis I., Goudoudaki S., Kambouris M. 2019. Effects of three strawberry entomopathogenic fungi on the prefeeding behavior of the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Behavior* **32**: 99–108. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09709-w>
- Mburu D. M., Ndung'u M. W., Maniania N. K., Hassanali A. 2011. Comparison of volatile blends and gene sequences of two isolates of *Metarhizium anisopliae* of different virulence and repellency toward the termite *Macrotermes michaelseni*. *Journal of Experimental Biology* **214**: 956–962. doi: 10.1242/jeb.050419
- Mburu D. M., Maniania N. K., Hassanali A. 2013. Comparison of volatile blends and nucleotide sequences of two *Beauveria bassiana* isolates of different virulence and repellency towards the termite *Macrotermes michaelseni*. *Journal of Chemical Ecology* **39**: 101–108. doi: 10.1007/s10886-012-0207-6
- Mitina G., Kazartsev I., Vasileva A., Yli-Mattila T. 2017. Multilocus genotyping based species identification of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium* (= *Verticillium lecanii* s. l.). *Journal of Basic Microbiology* **57** (11): 950–961. doi: 10.1002/jobm.201700092
- Morath S. U., Hung R., Bennett J. W. 2012. Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential. *Fungal Biology Reviews* **26**: 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.07.001>
- Müller A., Faubert P., Hagen M., Castell W., Polle A., Schnitzler J. P., Rosenkranz M. 2013. Volatile profiles of fungi—chemotyping of species and ecological functions. *Fungal Genetics and Biology* **54**: 25–33. doi: 10.1016/j.fgb.2013.02.005
- Namba R., Sylvester E. S. 1981. Transmission of cauliflower mosaic virus by the green peach, turnip, cabbage, and pea aphids. *Journal of Economic Entomology* **74** (5): 546–551. <https://doi.org/10.1093/jee/74.5.546>
- Ortiz-Urquiza A., Keyhani N. O. 2013. Action on the surface: entomopathogenic fungi versus the insect cuticle. *Insects* **4** (3): 357–374. doi: 10.3390/insects4030357
- Pascual-Villalobos M. J., Robledo A. 1998. Screening for anti-insect activity in Mediterranean plants. *Industrial Crop and Products* **8** (3): 183–194. [https://doi.org/10.1016/S0926-6690\(98\)00002-8](https://doi.org/10.1016/S0926-6690(98)00002-8)
- Rohlf M., Obmann B. R., Petersen R. 2005. Competition with filamentous fungi and its implication for a gregarious lifestyle in insects living on ephemeral resources. *Ecological Entomology* **30**: 556–563. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00722.x>
- Roy H. E., Steinkraus D. C., Eilenberg J., Hajek A. E., Pell J. K. 2006. Bizarre interactions and endgames: entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology* **51**: 331–357. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.150941
- Samson R. A., Evans H. C., Latgé J.-P. 1988. *Atlas of Entomopathogenic Fungi*. Berlin: Springer-Verlag, 187 p.
- Sinha K. K., Choudhary A. K., Kumari P. 2016. Entomopathogenic fungi. In: *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. San Diego: Academic Press, p. 475–505.
- Splivallo R., Bossi S., Maffei M., Bonfante P. 2007. Discrimination of truffle fruiting body versus mycelial aromas by stir bar sorptive extraction. *Phytochemistry* **68**: 2584–2598. doi: 10.1016/j.phytochem.2007.03.030
- Steinkraus D. C. 2006. Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids. *Journal of Invertebrate Pathology* **92** (3): 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.03.009>
- Stevens M., Lacomme C. 2017. Transmission of plant viruses. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). *Aphids as Crop Pests*. 2nd ed. UK: CAB International, p. 323–361. doi 10.1079/9781780647098.0000
- Weigl F., Ghirardo A., Schnitzler J. P., Pritsch K. 2016. Sesquiterpene emissions from *Alternaria alternata* and *Fusarium oxysporum*: effects of age, nutrient availability, and co-cultivation. *Scientific Reports* **6** (1): 22152. <https://doi.org/10.1038/srep22152>

FEATURES OF THE BEHAVIORAL REACTIONS OF THE PEACH APHID
MYZUS PERSICAE (SULZER, 1776) (HEMIPTERA, APHIDIDAE) TO VOLATILE
ORGANIC COMPOUNDS OF ENTOMOPATHOGENIC FUNGI
OF THE GENUS *LECANICILLIUM*

G. V. Mitina, E. A. Stepanycheva, A. A. Choglokova, M. A. Cherepanova

Key words: *Myzus persicae*, behavioral reactions, entomopathogenic fungi, *Lecanicillium*, volatile organic compounds, virulence.

SUMMARY

For evaluating the effectiveness of entomopathogenic fungi against the dangerous phytophage and virus carrier *Myzus persicae* Sulzer it is necessary to take into account the effect of fungal spores and mycelium on the behaviour of aphids connected with the selection of plant and offspring development. In the laboratory experiments it was found that five out of 13 strains of different species of the genus *Lecanicillium* caused the repellency reaction of the peach aphid females. The aggregation index (AI) varied from -22.7 up to -39.7, and a decrease in the number of larvae of the daughter generation by 1.6–4.2 times was observed. Significant differences in the ability of various fungi species to infect peach aphid larvae were revealed: *Lecanicillium longisporum* was the most virulent against the peach aphid (89% of larval mortality at a conidia concentration of 1×10^7 spores / ml), while *L. psalliotae* was practically non-pathogenic for aphids. All strains showing a significant repellency possessed also pronounced pathogenicity, the opposite is not always correct.