

Э. К. АФРИКЯН

ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ СВОЙСТВА БАКТЕРИИ И ИХ
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В последние годы значительно расширились и углубились исследования по изучению энтомопатогенных микроорганизмов, вызывающих различные болезни насекомых. Возросший интерес к этой области объясняется в первую очередь большой практической важностью и широкими перспективами использования микроорганизмов в борьбе с вредными насекомыми. Усиление работ по энтомопатогенным микроорганизмам находится в общей связи с бурным развитием разделов микробиологии и биохимии, посвященных изысканию и применению биологически активных микробных метаболитов-антибиотиков, гормонов, ферментов, разнообразных ростовых и других ценных продуктов. В нашей и некоторых других странах налажено заводское получение специальных энтомопатогенных микробных препаратов; изыскиваются новые, более активные виды энтомопатогенных микроорганизмов, изучаются условия и пути их эффективного применения, механизм и специфика действия на насекомых и различные другие вопросы.

Первые работы по использованию микроорганизмов против насекомых относятся ко времени становления микробиологии и были проведены И. И. Мечниковым в 1879 г. Мечников выделил культуры спорообразующей бактерии, определенной им как *Bac. salutaris*, и гриба *Metarhizium anisopliae*, которые обладали патогенным действием к личинкам хлебного жука. Мечников провел успешные опыты и по использованию выделенных им энтомопатогенных микроорганизмов. В последующие годы эти работы успешно развивал И. М. Красильщик, организовавший в 1884 г. при Одесском университете специальную лабораторию для разработки микробиологических методов борьбы с вредными насекомыми. Идея использования микробов в борьбе с вредными насекомыми имела горячих поборников среди ученых нашей страны. Это в значительной мере объяснялось широким и всесторонним изучением вопросов использования против насекомых разнообразных биологических методов вообще. Работы Л. С. Ценковского, Д. И. Ивановского, И. Л. Сербинова, В. П. Поспелова, Е. Н. Павловского, Н. А. Теленги, И. А. Рубцова, В. И. Полтева, Я. В. Чугунина и многих других отечественных ученых имели решающее значение в успешной разработке принципиально важных разделов патологии насекомых, изучения и внедрения в практику различных методов биологической борьбы с насекомыми [1].

В настоящее время микробиологический метод охватывает использование для борьбы с вредными насекомыми различных простейших,

грибов, бактерий и вирусов. Хронологически основное внимание уделялось грибам, но в дальнейшем главным объектом исследований служили бактерии и грибы. Вирусы и особенно простейшие, несмотря на большое разнообразие форм, обнаруживаемых у насекомых, незаслуженно слабо изучены для целей использования в борьбе с вредными насекомыми. Исключение в этом отношении составляет, пожалуй, вирус полиэдренной болезни. Сравнительно слабый интерес к использованию этих групп организмов во многом обусловлен и тем, что в отличие от грибов и бактерий, условия их выращивания весьма трудоемки и пока недоступны в технико-экономическом отношении для целей массового производства.

Наиболее обнадеживающие результаты в борьбе с вредными насекомыми получены от использования бактериальных организмов.

Из группы неспороносных бактерий было описано много видов — возбудителей болезней разных насекомых, однако лишь немногие из них нашли практическое применение как средство борьбы с вредными насекомыми. *B. prodigiosum* неоднократно описывался как возбудитель болезней разных насекомых, а иногда и как причина эпизоотий таких видов, как свекловичный долгоносик [2], тутовый шелкопряд [3] и термиты *Reticulitermes santonensis* [4]. Большая работа по изучению энтомопатогенных культур *B. prodigiosum* проведена группой украинских ученых. Вирулентная культура этого вида была успешно использована в производственных условиях в борьбе со свекловичным долгоносиком (В. С. Деркач, К. И. Бельтюкова, М. Г. Гайдамак, М. С. Сегаль, А. И. Сидоренко и др. [5]).

Другой вид энтомопатогенных неспороносных бактерий, в свое время нашумевшая культура Д'Эрелля *Coccobacillus acridiorum*, с некоторым успехом применялся в борьбе с саранчей. Культура эта является представителем группы *coli-aerogenes* и в дальнейших работах давала переменный энтомопатогенный эффект. Хорошие результаты применения этой и родственных ей бактерий были получены многими отечественными исследователями. Близкий к данному виду штамм был выделен и успешно испытан в 1935 г. в борьбе с карадриной в Армении [6].

Различными авторами было описано много видов неспороносных бактерий-возбудителей болезней насекомых, однако использование их для борьбы с вредными насекомыми, как правило, не выходило из рамок лабораторных испытаний. В ряде случаев весьма обнадеживающие результаты, которые получались на первых этапах работ, не подтверждались в дальнейшем, при массовых полевых испытаниях. Наблюдались случаи, когда весьма активные энтомопатогенные культуры неспороносных бактерий оказывались совершенно не эффективными в последующем. Нет сомнений, что группа неспороносных бактерий является богатым арсеналом для получения активных энтомопатогенных культур для целей микробиологической борьбы с насекомыми. Однако предстоит провести большую работу по выяснению многих вопросов биологии чрезвычайно распространенных у насекомых неспороносных бактерий, раз-

работать их систематику и самое главное — вскрыть условия и механизмы развития болезней и эпизоотий, вызываемых этой группой бактерий.

Спорообразующие бактерии являются в настоящее время наиболее признанной и перспективной группой микроорганизмов для микробиологической борьбы с вредными насекомыми.

В изучении и применении энтомопатогенных спорообразующих бактерий следует особо выделить работы С. И. Метальникова и его сотрудников (В. Шорин, И. Ермолаев, С. С. Метальников и др. [7]). Можно твердо сказать, что работы Метальникова и его сотрудников (1914—1942 гг.) явились наиболее глубокими, всесторонними и, что особенно важно — практически результативными. Они имели важное значение для развития в целом микробиологического метода борьбы с хозяйственно вредными видами насекомых. Усилиями этих ученых было выделено значительное число активных культур энтомопатогенных спорообразующих бактерий и установлена их высокая эффективность в борьбе с опасными вредителями кукурузы, хлопчатника, виноградной лозы и некоторых других видов сельскохозяйственных культур. Было организовано для того времени довольно большое производство специальных бактериальных инсектицидов, которые с успехом применялись во Франции, Югославии, Египте и других странах. Некоторые препараты давали на отдельных видах насекомых 100-процентную смертность. Обнадеживающие результаты работ Метальникова и его сотрудников по использованию спорообразующих бактерий в борьбе с вредными насекомыми привлекли всеобщий интерес к данной группе микроорганизмов.

Весьма перспективным оказалось использование энтомопатогенных спорообразующих бактерий в борьбе с сибирским шелкопрядом — опаснейшим вредителем лесного хозяйства Сибири. Широко известны исследования Е. В. Талалаева [8], который выделил возбудителя инфекционной эпизоотии сибирского шелкопряда, разработал и широко внедрил в практику бактериологический метод борьбы с этим вредителем. Этой области посвящены также работы А. Б. Гукасяна [9], получившего практически ценные результаты от применения других видов энтомопатогенных спорообразующих бактерий.

Большая работа по изучению энтомопатогенных свойств спороносных бактерий — также как и других видов микроорганизмов — была проведена сотрудниками лаборатории микробиометода Всесоюзного института защиты растений (О. И. Швецова, А. А. Евлахова, Н. А. Федоринчик, Н. П. Исакова, Э. Р. Зурабова и др.). В данной лаборатории была выделена культура спороносной бактерии, идентифицированная как *Bac. segeus* var. *galleriae* [10] и оказавшаяся чрезвычайно патогенной к насекомым некоторых семейств отряда чешуекрылых. Налажено производство бактериального инсектицида-энтобактерина-З, с успехом используемого для борьбы со многими вредителями растений [11—15].

В настоящее время в нашей стране различные вопросы микробиологического метода с использованием культур спороносных бактерий для

борьбы с вредными насекомыми интенсивно изучаются во многих лабораториях.

Привлечению большого интереса к группе энтомопатогенных спороносных бактерий сильно способствовало открытие в 1953 г. особых кристаллических включений и установление их роли в энтомопатогенном действии [16, 17].

Задолго до этого при описании таких видов, как *Bac. thuringiensis* и *Bac. sotto* имелись наблюдения о тесной связи патогенности их к насекомым с возрастом культуры и ее споруляцией. В настоящее время образование кристаллических включений, называемых часто параспоральными тельцами, как правило, устанавливается у энтомопатогенных спороносных бактерий [18, 19]. Наиболее часто подобные включения имеют ромбовидную форму, но описаны культуры, образующие кубические, серповидные и конусовидные кристаллы. Образование кристаллов тесно связано с процессом спорообразования. Экспериментально полученные аспорогенные варианты энтомопатогенных спороносных бактерий теряют способность образования подобных включений и не обладают вирулентностью к насекомым [20].

Разработаны методы выделения энтомопатогенных кристаллических токсинов, установлены их полипептидная природа, аминокислотный состав и другие биохимические особенности [21].

Мало данных о сравнительной биохимической и энтомопатогенной характеристике кристаллических токсинов, образуемых различными энтомопатогенными культурами; нельзя считать выясненным и механизм их действия. По-видимому, токсины разных культур энтомопатогенных спорообразующих бактерий имеют неодинаковый состав, поскольку характер их действия на насекомых часто имеет существенные отличия [22].

Тесная корреляция токсичности энтомопатогенных культур спорообразующих бактерий с их способностью к образованию кристаллических включений является чрезвычайно важным ориентиром в производстве бактериальных инсектицидов. С другой стороны, это является довольно надежным признаком в работах по изысканию новых активных культур энтомопатогенных спороносных бактерий и искусственного получения более вирулентных форм с использованием различных методов экспериментальной изменчивости.

Видовой состав энтомопатогенных спороносных бактерий изучен слабо. В значительной мере это обусловлено скудными сведениями о многих культурах указанных бактерий, описанных различными авторами как возбудителей болезней насекомых. Описания новых видов, как правило, давались без достаточной дифференциации с другими и не обосновывались вескими доводами. В последнее время отмечается значительный интерес к классификации энтомопатогенных спороносных бактерий. К сожалению, проводимые в этом направлении работы основаны на изучении единичных культур, главным образом музейных, а авторы используют совершенно различные принципы дифференциации видов.

Большинство описанных в литературе энтомопатогенных культур

спорообразующих бактерий следует отнести к группе близко родственных организмов *Bac. cereus* и *Bac. thuringiensis*. По-видимому, в эту группу входит преобладающая часть спороносных бактерий, описанных под разными названиями как возбудители болезней различных насекомых. Сюда относятся и многие энтомопатогенные спороносные бактерии, которые описаны под родовым названием *Bacterium*, в частности культуры, выделенные Метальниковым и Шориным. В этом вопросе немалую роль сыграло то, что *Bac. thuringiensis* был описан Берлинером как *Bact. thuringiensis*, а другие авторы не всегда придерживались той таксономике спороносных бактерий, которая принята сейчас.

Бактерии группы *Bac. cereus* неоднократно давались под видовым названием *Bac. ellenbachensis* (*Bac. ellenbachii*), признаваемых ныне за синоним первого вида. В связи с изложенным, спороносные бактерии указанных видов считаем целесообразным трактовать как группы *Bac. cereus—thuringiensis*.

Как совершенно отдельные видовые категории энтомопатогенных спороносных бактерий, отличные от группы *Bac. cereus-thuringiensis*, следует считать *Bac. alvei*, *Bac. larvae*, *Bac. laterosporus*, *Bac. orpheus*, *Bac. subrugosum*, *Bac. lentimorbus* и *Bac. popilliae*. Систематическое положение других описанных культур или неясно, или они примыкают к отмеченным видовым категориям.

Для микробиологической борьбы с насекомыми широкое практическое использование имели культуры спорообразующих бактерий, образующих кристаллические включения: *Bac. dendrolimus*, *Bac. popilliae*, различные разновидности *Bac. cereus—thuringiensis*. Культуры *Bac. popilliae* (а также *Bac. lentimorbus*)—возбудители молочной болезни японского жука—применяются в США в производстве препаратов бактериальных инсектицидов против личинок этого опасного вредителя. Препарат широко используется в практике и является, пожалуй, единственным эффективным средством в борьбе с японским жуком. *Bac. popilliae*—строгий энтомофильный организм имеет характерный цикл развития с образованием кристаллических параспоральных включений.

Наибольший интерес для целей микробиологической борьбы с вредными насекомыми привлекают кристаллообразующие энтомопатогенные культуры *Bac. cereus—thuringiensis*.

Культура *Bac. popilliae*, выделенная и описанная Дутки [23], как возбудитель молочной болезни японского жука, поражает и другие виды насекомых. Бактерии этого вида были выделены при сходных проявлениях болезни из погибших гусениц *Melolontha melolontha* L. во Франции [24] и Швейцарии [25]. *Bac. popilliae* является кристаллофором, т. е. образует параспоральные кристаллические включения, которые сильно токсичны по отношению к насекомым. Эти включения имеют ромбовидную, а иногда и кубическую форму; токсины по химической природе—полипептид. Подобно ранее описанным кристаллофорным культурам *Bac. cereus—thuringiensis*, образование токсина у *Bac. popilliae* тесно связано с процессом споруляции. Размеры включений в два-три раза меньше

спор и лежат в пределах 0,3—0,7 μ [26]. Биохимический состав токсинов культур данного вида не изучен.

Другие известные энтомофильные виды бактерий особого интереса с целью их практического использования для борьбы с вредными насекомыми не представили. Такие культуры, как *Bac. larvae* и *Strept. pluton*, являющиеся возбудителями соответственно американского и европейского гнильца пчел, по понятным причинам не могут найти подобного применения. Некоторые другие культуры облигатных энтомофильных бактерий слабо изучены и перспективы работ с ними в этом направлении остаются открытыми.

Чрезвычайно слабо исследована группа анаэробных энтомопатогенных бактерий. Имеется лишь единичное число работ в этой области, которые крайне недостаточны для выявления роли этой важной и, по-видимому, распространенной группы бактерий в этиопатогенезе различных болезней у насекомых.

Данные работ последнего времени указывают на наличие в группе анаэробных спороносных бактерий активных культур, могущих быть успешно использованными в борьбе с вредными насекомыми. Так, в полевых опытах против *Malacosoma americanum* Fabr., весьма эффективно были использованы культуры *Cl. brevifaciens* и *Cl. malacosoma* [27]. К сожалению, подобно некоторым другим строго энтомофильным видам, эти культуры анаэробных бактерий являются облигатными, специфически приспособленными к условиям обитания в организме насекомых микроорганизмами, и значительные трудности их выращивания не позволяют пока признать их перспективными для использования в производстве бактериальных инсектицидов.

Имеющийся фактический материал исследований говорит о неодинаковом механизме действия различных видов энтомопатогенных бактерий. Понятно, что наибольший интерес в этом отношении представляет группа спорообразующих бактерий, образующих кристаллические околоспоровые включения. Для действия этих бактерий и образуемых ими токсинов весьма характерными являются симптомы общего паралича гусениц. Они обычно теряют аппетит, становятся малоподвижными уже спустя несколько минут после введения в их организм токсина. Рентгеноскопическое изучение гусениц тутового шелкопряда, вскармливаемых культурами — продуцентами токсинов, выявило, что наиболее ранним проявлением их действия является паралич кишечника [28]. Весьма интересно, что после введения токсина у гусениц тутового шелкопряда в пятом возрасте отмечаются характерные изменения в рН гемолимфы и кишечного содержимого. Устанавливается закономерное изменение рН гемолимфы в щелочную сторону, причем можно отметить определенное соответствие его сдвигов с наступлением явлений паралича у гусениц [29].

Ряд авторов в механизме энтомопатогенного действия бактерий придает важное значение образованию фосфолипазы С (лецитиназы Д). Установлено, что культуры бактерий группы *Bac. cereus—thuringiensis*, являющейся наиболее богатым источником энтомопатогенных штаммов,

являются активными продуцентами этого фермента [30, 31]. Важно, что другие представители группы спорообразующих бактерий, лишенных энтомопатогенного действия, не образуют фосфолипазы. Данные исследований вскрыли ряд сходных особенностей между фосфолипазой из *Bac. cereus—thuringiensis* и α -токсином, образуемым *Cl. welchii*. Помимо этих работ имеются также указания об образовании энтомопатогенными культурами *Bac. thuringiensis* особого термостабильного вещества, оказывающего токсичное действие при парэнтеральном введении некоторым видам насекомых [32].

Ванкова [20] изучила антибиотические свойства чехословацкого штамма *Bac. thuringiensis*. Она не установила антагонистических свойств у обследованной культуры, почему и отрицает роль антибиотика в энтомопатогенном действии. Следует отметить, что особых исследований в этом направлении не проведено, и данный вопрос нельзя считать разрешенным. Наши работы показывают, что группа *Bac. cereus—thuringiensis* достаточно богата антагонистическими свойствами. Возможно, что в ряде случаев образование токсического антибиотика может играть определенную роль в энтомопатогенном действии бактерий этой группы. Из погибшей гусеницы тутового шелкопряда нами был выделен штамм *B. prodigiosum*, который образовывал пигмент типа продигиозина с очень широким спектром антибиотического действия. Многие другие культуры *B. prodigiosum*, не образующие подобный антибиотик, были лишены энтомопатогенного действия. Подкормка гусениц тутового шелкопряда листом, обработанным в растворе этого антибиотика, сопровождалась токсическими явлениями у скормливаемых гусениц. Мы полагаем, что в данном случае образование токсичного антибиотика являлось одним из основных факторов в энтомопатогенном действии культуры *B. prodigiosum* [33].

В течение ряда лет нами проводились работы по изучению перспектив использования антибиотиков в борьбе с бактериозами в шелководстве. Одним из основных этапов указанной работы являлось испытание подкормки различными антибиотиками на рост и развитие гусениц тутового шелкопряда. В опытах применялись антибиотики различного происхождения. Они применялись в разных концентрациях путем вымачивания листьев шелковицы в их растворах. Как показывают данные табл. 1, большинство испытанных антибиотиков не оказывает токсичного действия на гусениц тутового шелкопряда. Важно, что все препараты, используемые в лечебной практике, лишены токсичности. Среди препаратов антибиотиков, вызывавших токсические явления у гусениц, были в основном антибиотики, которые токсичны и в отношении животного организма. В их числе ряд препаратов, полученных во Всесоюзном научно-исследовательском институте антибиотиков и Институте микробиологии АН СССР из культур *Act. violaceus* и других актиномицетов.

Приведенные данные говорят о возможной роли антибиотиков в энтомопатогенном действии разных видов микроорганизмов. С другой стороны, они могут послужить основанием для использования некоторых

Т а б л и ц а 1

Действие различных антибиотиков на гусениц тутового шелкопряда
(подкормка гусениц листом шелковицы, обработанным в растворах антибиотиков)

№ групп	Антибиотик	Концентрация раствора антибиотика	Гибель гусениц в %	Характер действия на гусениц
I	Пенициллин	1000—10000 ед/мл.	0	Поедаемость листа, обработанного в растворах антибиотиков, хорошая. Развитие гусениц нормальное, гусеницы активны и завивают нормальные коконы.
	Стрептомицин	"	0	
	Биомицин	"	0	
	Террамицин	"	0	
	Тетрациклин	"	0	
	Гризеофульвин	1—20 мг/мл	0	
	Гриземин	"	0	
	Фитобактериомицин	"	0	
	Эритромицин	"	0	
	Ф, магиллин	1—5 мг/мл	0	
	Канамицин А	1—20 мг/мл	0	
	Полимиксин М	"	0	
	Полимиксин В	"	0	
	Бацитрацин	"	0	
	Субтилин	1—10 мг/мл	0	
	Грамицидин	"	0	
	Тиротрицин	"	0	
	Левомецетин	"	0	
	Нистатин	"	0	
	№ 2789	"	0	
II	Актиномицин	1 мг/мл	5	Поедаемость листа слабая, гусеницы слабо активны, но завивают нормальные коконы.
III	№ 1811—19	10 мг/мл	100	Поедаемость очень слабая, гусеницы малоподвижны, погибают без явлений рвоты и судорог. Живые гусеницы завивают нормальные коконы.
	№ 2789	20 "	80	
IV	Виоларин	10 мг/мл	40	Поедаемость очень слабая. Гусеницы, съевшиеся, почти неподвижны, рвота. Часть гусениц образует недозавитые коконы.
	№ 1	5 "	90	
	№ 108	5 "	60	
	№ 719	10 "	100	
V	№ 1491	0,5 мг/мл	0	Поедаемость слабая, гусеницы слабо подвижны, завивают нормальные коконы.

высокотоксичных препаратов в борьбе с некоторыми вредными видами насекомых.

В настоящее время для микробиологической борьбы с вредными насекомыми наибольший интерес представляют спороносные бактерии группы *Bac. cereus—thuringiensis*, образующие кристаллические энтомопатогенные токсины. Помимо ранее известных культур *Bac. thuringiensis*, *Bac. sotto* и ряда штаммов, описанных Метальниковым и его сотрудниками, в последние годы различными авторами выделено много других

разновидностей данной группы. Сюда относятся *Bac. cereus* var. *alesti* французских авторов, чешский и венгерский штаммы *Bac. thuringiensis*, ряд наших отечественных культур, в частности *Bac. cereus* var. *galleriae* и др. Хотя указанные культуры бактерий объединяются в одну общую группу родственных организмов *Bac. cereus*—*thuringiensis*, их точное систематическое положение и отличительные признаки дифференциации нельзя считать ясными. Канадскими авторами проведен первый опыт таксономики культур разбираемой группы спороносных бактерий, который нельзя считать удовлетворительным из-за малого числа изученных штаммов и выбора неспецифических признаков дифференциации [34].

В наших исследованиях по систематическому разграничению большого числа культур группы *Bac. cereus*—*thuringiensis* мы широко использовали, наряду с другими морфо-физиологическими особенностями, данные по специфике межвидового антагонизма. В этой работе мы руководствовались развиваемым Н. А. Красильниковым [35] положением о специфичности внутри и межвидового антагонизма у микроорганизмов. Результаты этих исследований, которые будут подытожены в отдельной работе, выявили большую разнокачественность группы *Bac. cereus*—*thuringiensis*, включая энтомогенные штаммы. При микробиологических анализах погибших гусениц тутового шелкопряда нами было выделено два штамма данной группы, образующих параспоральные энтомопатогенные токсины. По ряду признаков эти культуры отличаются от ранее описанных другими авторами штаммов-кристаллофоров.

Таблица 2
Действие культур разных видов спорообразующих бактерий на гусениц тутового шелкопряда

Культуры бактерий	Число испытанных культур	Гибель гусениц в %	
		при инъекции	при подкормке
<i>Bac. mycoides</i> — левозавитые	8	92	7
<i>Bac. mycoides</i> — правозавитые	7	85	8
<i>Bac. cereus-thuringiensis</i> —неэнтомогенные . . .	15	14	5
<i>Bac. cereus-thuringiensis</i> —энтомогенные . . .	22	100	16
<i>Bac. cereus-thuringiensis</i> —кристаллофоры . . .	8	100	100
<i>Bac. subrugosum</i>	2	80	13
<i>Bac. subtilis-mesentericus</i>	37	22	18
<i>Bac. licheniformis</i>	3	0	0
<i>Bac. brevis</i>	5	58	26
<i>Bac. megaterium</i>	19	0	0
Группа пленчатых бактерий	11	0	0
<i>Bac. circulans</i>	2	0	12
<i>Bac. polymyxa</i>	2	0	0
<i>Bac. nov. sp.</i>	2	20	24

Как показали наши исследования, данные которых частично представлены в табл. 2, среди других видов аэробных спороносных бактерий, также встречаются культуры, обладающие энтомопатогенным действием. Опыты проводились на гусеницах тутового шелкопряда, причем спорулировавшая культура бактерий вводилась гусеницам 5-го возраста либо

инъекцией в гемолимфу (между 4-м и 5-м сегментами), либо подкормкой вместе с листом шелковицы.

Данные приведенной таблицы показывают, что кристаллофорные штаммы *Bac. cereus-thuringiensis* вызывают 100-процентную смертность у гусениц как при инъекции, так и подкормке. Другие группы спороносных бактерий, применяемые методом подкормки, значительной смертности гусениц не вызывают. Бактерии группы *Bac. cereus—thuringiensis*, не образующие параспоровых токсинов, а также родственные им виды *Bac. mycoides*, дают при методе инъекции высокую смертность гусениц.

В данном случае подобное действие, по-видимому, связано с фосфолипазной активностью этих видов бактерий. Среди остальных видов спороносных бактерий, вводимых в организм гусениц инъекцией в гемолимфу, патогенным оказался ряд культур *Bac. subtilis-mesentericus*, *Bac. subregosum*, *Bac. brevis* и нового вида, выделенного нами.

Следует отметить, что тутовый шелкопряд является весьма чувствительным организмом к действию энтомопатогенных бактерий. Ведущими группами возбудителей бактериозов тутового шелкопряда, наносящих большой урон шелководству, являются спороносные бактерии *Bac. cereus—thuringiensis* и неспороносные бактерии из группы дипло и стрептококков. Существующие средства борьбы с бактериозами нельзя считать эффективными, так как они сводятся в основном к различным санитарно-гигиеническим мерам предупреждения этих заболеваний. Указанные же виды бактерий широко распространены в почве, попадают с кормом в организм гусениц, создавая постоянную угрозу развития бактериозов. Особая предосторожность должна соблюдаться при использовании бактериальных инсектицидов из кристаллофорных спороносных бактерий, которые чрезвычайно вирулентны к гусеницам тутового шелкопряда. Положение усугубляется тем, что и в естественных условиях обнаружение кристаллофорных энтомопатогенных бактерий не является редким явлением. Так, в Японии, где не применяются бактериальные инсектициды, тем не менее кристаллофорные штаммы *Bac. thuringiensis* часто выделяются из погибших гусениц тутового шелкопряда или из микрофлоры воздуха в червоводнях [36].

В этой связи особую важность представляют работы по изысканию эффективных средств борьбы с энтомопатогенными бактериями полезных насекомых. Как показали наши исследования, сводные данные которых представлены в табл. 3, среди имеющихся в практическом использовании антибиотиков многие препараты высокоактивны по отношению к возбудителям наиболее опасных бактериозов тутового шелкопряда [37]. Подкормка гусениц листом шелковицы, обработанным в растворах активных антибиотиков, не оказывает токсического действия на их развитие и почти полностью предотвращает развитие бактериозов.

Специфика энтомопатогенного действия кристаллофорных штаммов *Bac. cereus—thuringiensis* на различные виды насекомых является основой для их рационального и эффективного практического использования. В табл. 4 сведены результаты полевых испытаний этих бактерий, полу-

Т а б л и ц а 3

Активность различных антибиотиков против возбудителей бактериальных болезней тутового шелкопряда

Группа бактерий— возбудителей бакте- риозов	Действие антибиотиков	
	высокоактивные препараты	слабоактивные препараты
Стрептококки, дипло- кокки	Эритромицин, канамицин, стрептомицин, тетрациклин, неомицин, колимицин, хлорамфеникол, амфомицин, бацитрацин.	Актиномицин, гриземин, пенициллин, субтилин, тиротрицин, фитобактериомицин, полимиксин, виоларин.
<i>Bac. cereus-thuringiensis</i>	Актиномицин, эритромицин, канамицин, стрептомицин, неомицин, ауреомицин (биомицин), тетрациклин, тетрамицин, амфомицин, хлорамфеникол.	Бацитрацин, субтилин, тиротрицин, полимиксин, гриземин, фитобактериомицин, фумагиллин, виоларин.

ченные различными авторами, по сводкам Штейнхауза [38] и Танада [39]. Как правило, полевые испытания проводились с теми видами вредных насекомых, подверженность которых к действию *Bac. cereus—thuringiensis* устанавливалась лабораторными опытами. Из хозяйственно полезных насекомых тутовый шелкопряд, как отмечалось, является весьма чувствительным организмом; медоносная пчела, по имеющимся данным, не подвержена действию указанных штаммов.

Принципиально важное значение имеет вопрос о вредности энтомопатогенных микроорганизмов для человека, животных и растений. Особый интерес проявлялся к изучению кристаллофорных штаммов *Bac. cereus—thuringiensis*. Специальные токсикологические исследования показали безвредность этих штаммов к теплокровным животным [40]. Штейнхауз [41] считает, что используемые препараты энтомопатогенных бактерий *Bac. cereus—thuringiensis* столь же безопасны для животных и растительных организмов, как и различные продукты бродильной и пищевой промышленности, получение которых основано на деятельности микроорганизмов. Поскольку бактерии *Bac. cereus—thuringiensis* по систематическому положению относятся к так называемой группе антракнозов, родственных сибиреязвенной бацилле, ряд авторов высказывал опасения о возможности превращения их в истинный *Bac. anthracis*. Однако подобные опасения не оправдались, и в настоящее время нет никаких ни теоретических, ни практических доводов о возможной реальности подобного превращения [41]. Тем не менее, в производстве бактериальных инсектицидов из культур *Bac. cereus - thuringiensis* должен осуществляться строгий микробиологический и токсикологический контроль для предотвращения загрязнения готовых продуктов патогенной микрофлорой, в частности *Bac. anthracis*.

Таблица 4

Эффективность кристаллофорных культур *Bac. cereus-thuringiensis* в борьбе с различными вредными насекомыми по данным полевых испытаний

Порядок и семейство	Вид насекомого	Степень эффективности
Lepidoptera		
Arctiidae	<i>Arctia caja</i> Linn.	+++
Crambidae	<i>Hyphantria cunea</i> Drury	+++
	<i>Crambus sperryellus</i> Knots	+++
Gelechiidae	<i>Gnorimoschema operculella</i> Zeller	++
	<i>Pectinophora gossypiella</i> Saunders	+++
Geometridae	<i>Alsophila pometaria</i> Harris	+++
	<i>Operophtera brumata</i> Linn.	+++
	<i>Thamnonoma wauaria</i> Linn.	+++
Hyponomeutidae	<i>Hyponomeuta malinellus</i> Zeller	+++
	<i>Plutella maculipennis</i> Curtis	+++
Lasioleptidae	<i>Dendrolimus sibiricus</i> Tschetv.	+++
	<i>Malacosoma neustria</i>	+++
Noctuidae	<i>Adisura atkinsoni</i> Mo. (вероятно <i>Heliothis obsoleta</i> Fabr.)	+++
	<i>Heliothis peltigera</i> Schiffermüller	+++
	<i>Heliothis virescens</i> Fabr.	—
	<i>Heliothis zea</i> Boddie	+-
	<i>Spodoptera exiqua</i> Hbn.	—
	<i>Trichoplusia ni</i> Hbn.	+++
Olethreutidae	<i>Carpocapsa pomonella</i> Linn.	++
Phycitidae	<i>Anagasta kuhniella</i> Zeller	+++
Pieridae	<i>Collas lesbia</i> Fabr.	+++
	<i>Collas philodicae eurytheme</i> Boisduval	+++
	<i>Pieris brassicae</i> Linn.	+++
	<i>Pieris rapae</i> Linn.	+++
Pterophoridae	<i>Platyptilia carduidactyla</i> Riley	++
Pyraustidae	<i>Pyrausta nubilalis</i> Hbn.	+++
	<i>Hellula undalis</i> Fabr.	+++
Sphingidae	<i>Protoparce quinquemaculata</i> Haworth	+++
	<i>Protoparce sexta</i> Johansson	+++
Thaumatopeidae	<i>Thaumatopea pityocampa</i> D. a. Sch.	+++
Tortricidae	<i>Archips crataegana</i> Hbn.	+++
	<i>Argyrotaenia velutinana</i> Walker	+++
	<i>Choristoneura murinana</i> Hbn.	+++
Zygaenidae	<i>Harrisina brillians</i> Barnes a. Mc Durnough	+
Coleoptera		
Curculionidae	<i>Hypera brunneipennis</i> Boheman	—
Diptera		
Culicidae	<i>Aedes nigromaculis</i> Ludlow	—
Muscidae	<i>Musca domestica</i> Linn.	+++

Высокая эффективность кристаллофорных штаммов *Bac. cereus—thuringiensis* ко многим видам вредных насекомых и их безвредность для животных и растительных организмов послужили основанием для организации все увеличивающегося производства бактериальных инсектицидов. Из культур данной группы в нашей стране выпускается препарат энтобактерин, ряд заграничных бактериальных инсектицидов выходит под названием: турицид, биотрол, агритрол, дум, бактоспеин, спорейн и др. Освоен выпуск сухих продуктов в виде смеси спорулировавшей бактериальной культуры с мелом, тальком и другими индифферентными наполнителями. Подобные препараты достаточно стойки, удобны в транспортировке и применении. Интенсивно разрабатываются возможности производства или использования бактериальных препаратов с различными другими химическими инсектицидами.

Изучение энтомопатогенных микроорганизмов выдвинуло разработку ряда важных общебиологических вопросов. В этой связи следует прежде всего подчеркнуть изучение экологии насекомых в связи с распространением различных групп энтомопатогенных микроорганизмов. К сожалению, исследований в этом направлении проведено мало, хотя многочисленные наблюдения указывают на большое практическое значение подобных работ. Надо полагать, что много ценного будет получено при всестороннем изучении биологии разных групп энтомопатогенных бактерий, выяснении характера их взаимодействия с насекомыми и самых разнообразных факторов, влияющих на этот процесс.

Микрофлора насекомых слабо изучена, в ее составе встречаются разнообразные виды микробов. Многие виды бактерий—возбудителей бактериозов часто обнаруживаются в организме здоровых насекомых, не причиняя им вреда. Они идентифицированы как культуры протей, группы кишечной палочки, рода *Pseudomonas* и других бактерий.

При вспышках различных эпизоотий неоднократно выделялись культуры бактерий, которые оказывались в последующем лишенными патогенного действия на тот же вид насекомого. Эти и многие другие известные факты указывают на сложный характер взаимоотношения микроорганизмов и насекомых и говорят об определяющем значении факторов внешней среды в патогенезе различных инфекций у насекомых.

Качественный и количественный состав микрофлоры насекомых, по данным ряда исследований, находится в тесной связи с разнообразными процессами жизнедеятельности насекомого, в первую очередь,—с процессами питания. Наблюдениями многих авторов с достоверностью установлена зависимость определенных нарушений обмена веществ, ведущих часто к гибели насекомого, от резких сдвигов в составе его микрофлоры [42].

В этом отношении интересные данные получены в нашей лаборатории по изучению витаминного и аминокислотного питания некоторых видов энтомопатогенных бактерий. В табл. 5 подытожены результаты этих исследований по группам бактерий, которые по нашим данным являются основными возбудителями бактериозов у тутового шелкопря-

Т а б л и ц а 5

Потребность в витаминах и аминокислотах у энтомопатогенных бактерий

Группы бактерий	Н е о б х о д и м ы е	
	аминокислоты	витамины
<i>Bac. mycoides</i>	глутаминовая кислота	тиамин
<i>Bac. cereus-thuringiensis</i>	глутаминовая кислота аланин, лизин, аспарагин, тирозин	тиамин, биотин
<i>Bac. nov. sp.</i>		биотин
Диплококки, стрептококки	аланин, метионин, глутаминовая кислота	тиамин биотин, фолиевая и пантотеновая кислоты

да. Исключение составляют, пожалуй, бактерии *Bac. mycoides*, которые однако также могут быть патогенными при введении непосредственно в гемолимфу. Как видно из приведенных данных, каждая группа энтомопатогенных бактерий характеризуется определенной потребностью в тех или иных витаминах или аминокислотах. Так, культуры энтомопатогенных спороносных бактерий, выделяемые нами в отдельный вид, нуждаются в присутствии биотина.

При микробиологических анализах нами устанавливалось широкое распространение в испражнениях гусениц стрептококков, близко родственных к *Strept. bombyci*. Отличительной особенностью бактерий данного вида является специфическая потребность в тиамине. Любопытно, что в 1959 г. на производственной выкормке в сел. Далар нами было отмечено массовое поражение бактериями этого вида гусениц 4-го возраста. Гусеницы были недоразвитые, съежившиеся, с явными признаками глубокого нарушения обмена веществ, если можно выразиться—своеобразного авитаминоза. Изученные группы бактерий особенно нуждаются в глутаминовой кислоте, аланине и некоторых других жизненно важных аминокислотах. Приведенные данные свидетельствуют о том, что виды бактерий, которые часто именуются «потенциальными» энтомопатогенными организмами, могут при наличии определенных условий интенсивно размножаться в кишечнике гусениц и привести к глубоким нарушениям их жизнедеятельности, а нередко и к гибели.

Исключительно важным является изучение изменчивости энтомопатогенных микроорганизмов. Предстоит решить ряд вопросов, связанных с естественной изменчивостью бактерий, которые в процессе своей эволюции стали патогенными для насекомых. Интересно, что все кристаллофорные спороносные бактерии *Bac. cereus-thuringiensis* были выде-

лены из насекомых. В то же время работами французских авторов показана возможность искусственного превращения сапрофитных культур *Bac. cereus* в энтомопатогенный кристаллофор посредством многократного пассирования через организм гусениц. Механизм и условия подобного превращения остаются невыясненными. С другой стороны, недавние успехи бурно развивающейся биохимии микробов дают возможность самого широкого использования методов экспериментальной изменчивости микроорганизмов для получения новых, еще более активных и специфичных штаммов энтомопатогенных микроорганизмов, чем те естественные культуры, которыми наука располагает сейчас для целей использования в борьбе с вредоносными насекомыми.

Институт микробиологии
Академии наук Армянской ССР

Поступило 14.VIII 1962 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Павловский Е. Н. Русская литература по патологии насекомых и сопредельным вопросам. В. кн. Э. Штейнхауза «Патология насекомых» М., 1952.
2. Бельтюкова К. И. и Романевич Б. В. Микробиологический журнал. Киев, 7, 4, 121—134, 1940.
3. Vago C. C. R. Acad. Agr., p. 530, seance 5 juillet, 1950.
4. Toumanoff C. et Toumanoff Chr. Acad. d'Agriculture de France, Seance 4, Mars, 1959.
5. Бактериальный метод борьбы со свекловичным долгоносиком. Труды Укр. ин-та эпидемиол. и микробиол. им. Мечникова. Харьков, т. 13, вып. 2, 1947.
6. Калантарян П. Б. и Петросян А. П. Бюлл. с/х ин-та АрмССР, 1, 1935.
7. Metalnikov S. a. Metalnikov S. S. Ann. Inst. Pasteur. 55, 709, 1935.
8. Талалаев Е. В. Энтомологическое обозрение, 37, 3, 641, 1958.
9. Гукасян А. Б. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 9, 87—91, 1959.
10. Исакова Н. П. Вопросы вирулентности энтомопатогенных бактерий в разработке микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми. Канд. дисс., Ленинград, 1959.
11. Биологический метод борьбы с вредителями с/х культур. М.—Л., 1937.
12. Инфекционные и протозойные болезни насекомых. Под ред. проф. В. И. Полтева и др., Л., 1954.
13. Материалы Совещания по микробиологической борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства. Новосибирск, 1960.
14. Федоринчик Н. А. Защита растений, 11, 1961.
15. Марджанян Г. М., Маркосян А. А. Изв. Управл. с/х науки. (Ереван) 3, 51, 1962.
16. Hapnau C. L. Nature, 172, 1004, 1953.
17. Хенней К. Л. Сб. Анатомия бактерий, 348—370, ИЛ, 1960.
18. Steinhaus E. A. a. Jerrel E. A. Hilgardia, 23, 1, 1954.
19. Toumanoff C. a. Le Coroller Y. Ann. Inst. Pasteur, 96, 680, 1959.
20. Vankova J. Folia Biol., (Prague), 3, 175, 1957.
21. Heimpel A. M. a. Angus T. A. Bact. Revs., 24, 266, 1960.
22. Toumanoff C. et Durand J. Ann. Inst. Pasteur, 100, 290, 1961.
23. Dutky S. R. J. Agric. Research, 61, 57, 1940.
24. Hurplin B. et Vago C. Entomophaga, 3, 285, 1958.
25. Wille H. Mitt. Schweiz. ent. Ges., 24, 271, 1956.
26. Vago C. et Delahaye F. Mikroskopie, 16, 198, 1961.

27. Bucher G. E. Journ. Insect. Pathol., 3, 439, 1961.
28. Heimpel A. M. a. Angus T. A. J. Insect. Pathol., 1, 152, 1959.
29. Angus T. A. a. Heimpel A. M. Can. Entomologist, 91, 352, 1959.
30. Toumanoff C. Ann. Inst. Pasteur, 85, 90, 1953.
31. Heimpel A. M. Can. J. Zool., 33, 311, 1955.
32. Mcconnell E. a. Richards A. G. Can. J. Microbiol., 5, 161, 1959.
33. Afrikian E. G. J. Insect. Pathol., 2, 299, 1960.
34. Heimpel A. M. a. Angus T. A. Can. J. Microbiol., 4, 531, 1958.
35. Красильников Н. А. Успехи совр. биол., 31, 3, 346, 1951.
36. Aizawa K., Takasu T. a. Kurata K. J. Sericult Sci., Japan, 30, 6, 451, 1961.
37. Африкян Э. К., Туманян В. Г., Чил-Акопян Л. А., Бобикян Р. А.,
Саруханян Л. Б., Авакян З. Г. ДАН АрмССР, 32, 3, 155, 1961.
38. Steinhaus E. A. Univ. Calif., Dept. Biol. control, Lab. Insect. Pathol., Mimeo,
Ser., 4, 1957.
39. Tanada Y. Journ. of A. V. C., 2, 114—116; 157, 1961.
40. Fisher R. a. Rosner R. Agr. Food. chem., 7, 686, 1959.
41. Steinhaus E. A. J. Econ. Entomol., 50, 715, 1957.
42. Vago C. Interaction de l'alimentation et des maladies chez les insectes. Cologue
Le probleme de l'alimentation ches l'insecte. Versailles, Mars, 1961.