

В. В. ГЛУПОВ, И. А. СЛЕПНЕВА

# ОБОРОНУ ДЕРЖАТ НАСЕКОМЫЕ

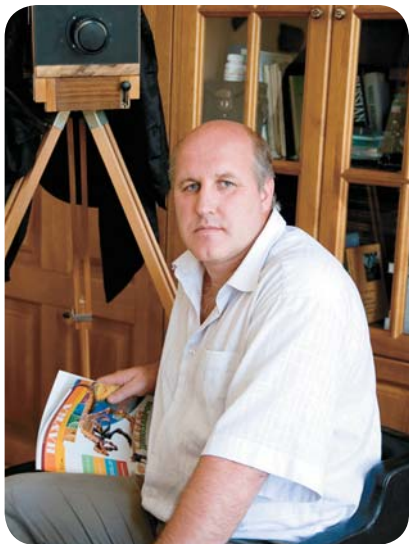
Среди множества известных человеку видов живых существ, обитающих на Земле, — от бактерий и грибов до растений и животных, — доля насекомых составляет не менее трети. И, по мнению энтомологов, число описанных до сих пор видов этих крайне разнообразных созданий составляет не более одной десятой от их реального количества. Одетые в жесткий внешний панцирь маленькие шестиногие монстры в основном являются добропорядочными, старательными существами, необходимыми для полноценного функционирования биосферы. Наши отношения с этими многочисленными соседями складываются не всегда по-добрососедски: часть из них ежегодно взимает с человека дань в виде четверти мирового урожая, пользуется его лесными посадками, постройками, да и самим телом не брезгует. Однако и на эту столь хорошо адаптированную группу организмов есть своя управа...

Несмотря на высокую пластичность и поразительную приспособляемость насекомых к самым разным условиям внешней среды, они, как и человек, подвержены болезням. Принимая во внимание бесчисленное многообразие видов, мест обитания, а также сложность жизненного цикла насекомых, не приходится удивляться и огромному числу и многообразию их заболеваний. Более того, ряд ученых вполне обоснованно полагает, что если учесть всех инфекционных агентов, которые могут поражать насекомых (в том числе и пока не известных науке), то их количество будет намного превышать число видов самих насекомых.

Все это многообразие сказывается на характере взаимоотношений

Этот муравей *Harpagoxenus sublaevis*, как и все насекомые, покрыт прочной хитиновой броней. Однако это не делает последних неуязвимыми для самых разных паразитов, включая бактерии, грибы, плоских червей и другие организмы





ГЛУПОВ Виктор Вячеславович — доктор биологических наук, профессор, директор Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), заведующий лабораторией патологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН. Автор и соавтор более 80 научных публикаций. Главный редактор «Евразийского энтомологического журнала»



СЛЕПНЕВА Ирина Алексеевна — кандидат химических наук, старший научный сотрудник Института химической кинетики и горения СО РАН (Новосибирск). Сфера научных интересов: исследование свободнорадикальных механизмов в иммунном ответе насекомых

насекомых с их паразитарным окружением: процесс формирования устойчивости насекомого к тому или иному патогену будет значительно различаться в зависимости от вида, стадии развития и физиологического состояния хозяина, а также от вида самого паразита.

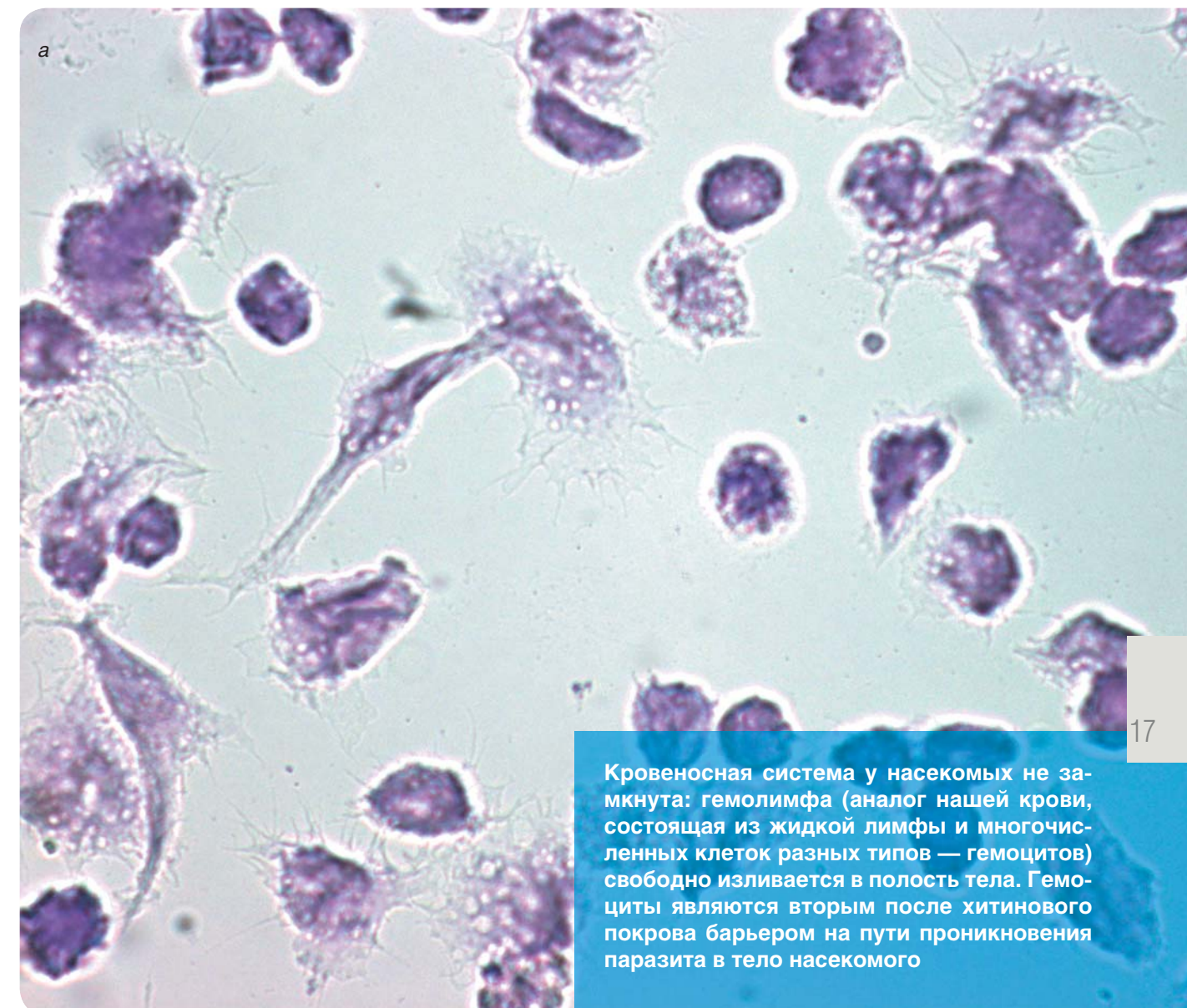
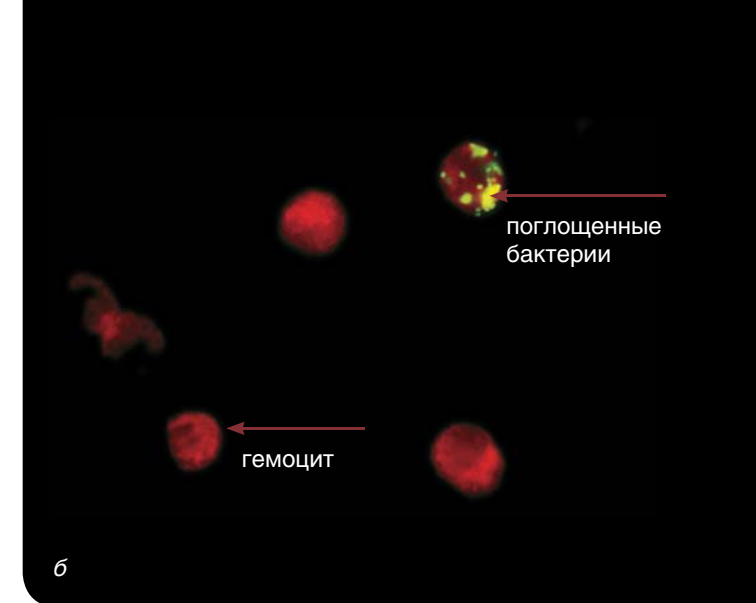
Тем не менее существуют общие принципы, характерные для всего класса насекомых, которые определяют их взаимодействие с патогенами и касаются работы физиологических систем, ответственных за устойчивость организма к болезням.

Однако прежде всего остановимся на существенных особенностях строения насекомых, отличающих их от многих других обитателей нашей планеты.

Отличительной особенностью насекомых является в первую очередь наличие так называемого внешнего скелета — *кутикулы*, прочного и гибкого наружного покрытия, состоящего преимущественно из хитина (полисахарида, близкого к растительной целлюлозе). Подобное эволюционное «приобретение» не только стало основным ограничителем размеров тела насекомых (как, впрочем, и других членистоногих — раков, пауков и т. д., а также ряда других беспозвоночных), но и сказалось на строении и функцио-

Если размеры паразитов окажутся малыми, а их число — небольшим, гемоциты (клетки крови) насекомого-хозяина займутся фагоцитозом (поглощением) чужеродных объектов.

На фото — гемоциты большой вошинной огневки (*Galleria mellonella*) при обычном (а) и ультрафиолетовом освещении (б). Хорошо видны поглощенные гемоцитом бактерии *Escherichia coli*, ранее помеченные флюоресцирующим красителем ФИТЦ. Световая микроскопия



Кровеносная система у насекомых не замкнута: гемолимфа (аналог нашей крови, состоящая из жидкой лимфы и многочисленных клеток разных типов — гемоцитов) свободно изливается в полость тела. Гемоциты являются вторым после хитинового покрова барьером на пути проникновения паразита в тело насекомого



Гемоциты гусеницы непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*), опасного вредителя многих древесных пород. Гемоциты окрашены флюоресцирующим красителем — хлортетрациклином, причем уровень его свечения коррелирует с метаболической активностью клеток





нировании многих физиологических систем, таких как дыхательная и пищеварительная.

Возникновение достаточно жесткого внешнего скелета у насекомых привело к появлению многократных линек, заключающихся в смене старого хитинового панциря новым, большего размера. Линька у насекомых — результат действия сложного комплекса физиологических механизмов — зачастую сопровождается полной перестройкой организма.

И, наконец, кровеносная система, которая у насекомых не замкнута: кровеносные сосуды открываются у них прямо в полость тела — *гемоцель*, в котором расположено сердце, свободно омываемое кровью.

Все вышеперечисленные особенности существенным образом сказались на формировании иммунной системы насекомых. И хотя традиционно считается, что для них характерен лишь так называемый *врожденный иммунитет*, вопрос о наличии у насекомых *адаптивного иммунитета* до сих пор остается открытым.

Что же произойдет, если паразит попытается проникнуть в организм насекомого?

### Сквозь хитиновые доспехи

Паразиты могут попасть в организм насекомого двумя основными путями — через кишечник и кутикулу, причем эти пути принципиально различаются только на первых этапах.

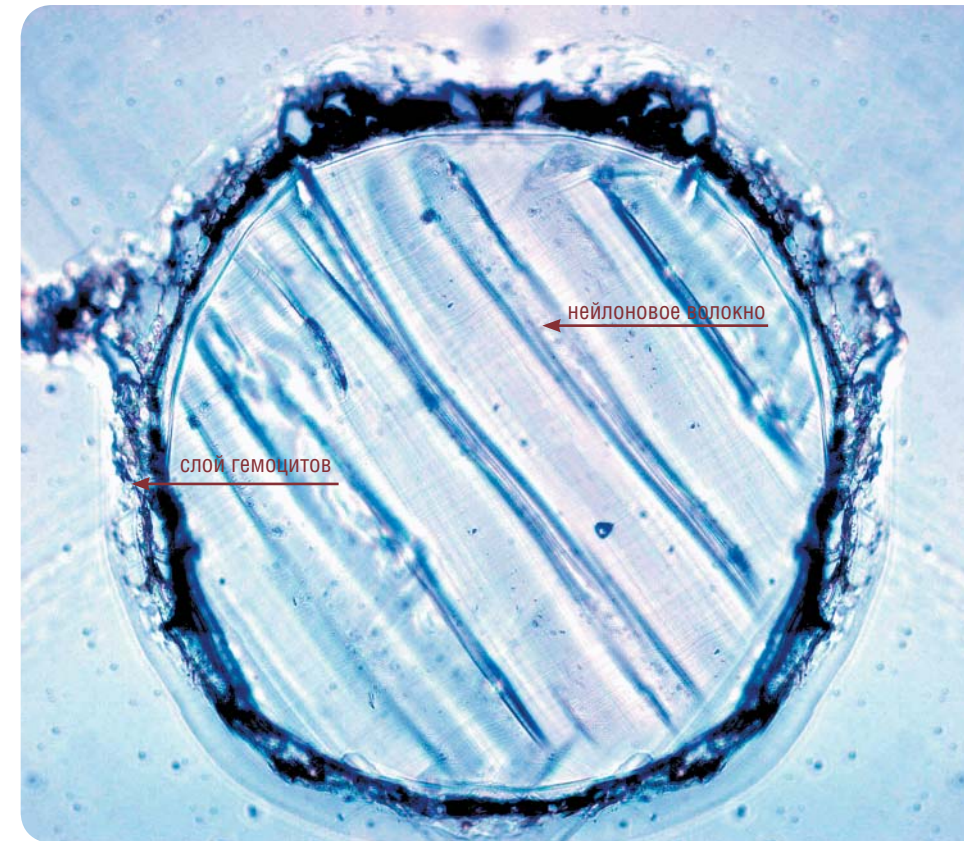
Для вскрытия своеобразного хитинового «сейфа» многие паразиты используют химические «инструменты» — гидролитические ферменты, которые разрушают структурные компоненты покровов насекомых. Кроме того, паразиты могут синтезировать ряд химических соединений (*токсинов*), которые способны проникать через кутикулу и угнетать некоторые физиологические функции хозяина, в том числе работу иммунной системы.

В любом случае при проникновении паразита повреждается не только сам бесклеточный покров, но и непосредственно эпидермальные клетки, подстилающие кутикулу. А это уже имеет самые серьезные последствия. К месту проникновения паразита устремляются *гемоциты* — клетки крови, среди которых есть так называемые *иммунокомпетентные клетки*, которые тут же пытаются поглотить паразита. Если это не удается по причине большого числа либо большого размера инфекционных агентов, гемоциты жертвуют собой: происходит их частичное или полное разрушение. Некоторые компоненты погибших клеток являются своего рода сигналом для гемоцитов других типов, которые также устремляются к месту чужеродного вторжения.

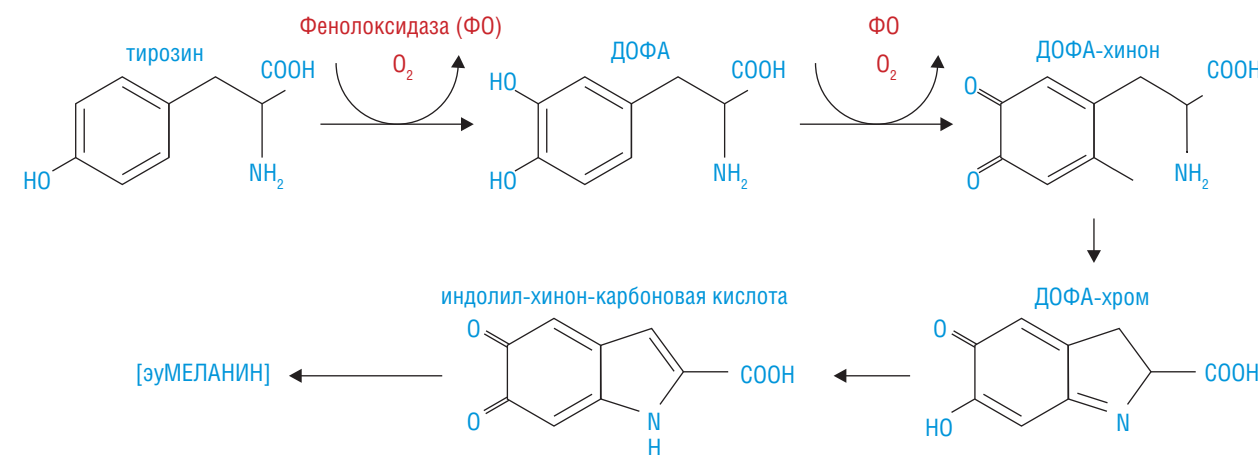
Одновременно в организме насекомого по каскадному принципу активируются ферменты, запускающие *меланогенез*, т. е. процесс образования вещества *меланина*.

Многие из гемоцитов насекомых синтезируют различные соединения, как правило, белковой природы, которые могут участвовать в различных процессах: от репарации тканей до иммунных реакций и морфогенеза. Этот гемоцит колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) синтезирует уникальный мембранотропный белок, обладающий гемолитическими свойствами. В эксперименте выделяемое гемоцитом соединение разрушает эритроциты. Подобное явление среди класса насекомых зарегистрировано впервые (Glupov, 1996)

Вокруг имплантированного личинкам большой вощиной огневки нейлонового волокна уже через час начинает формироваться капсула — также, как это происходит при проникновении паразита. Световая микроскопия



Последний представляет собой высокомолекулярный пигмент черного или темно-коричневого цвета, широко распространенный в живом мире (от бактерий и растений до животных). Ключевыми ферментами меланогенеза у насекомых являются *фенолоксидазы*, которые в неактивном виде «хранятся» в кутикуле, в клетках крови и в лимфе. Существенную роль в активации ферментов играют и различные *паттерн распознающие белки* (ПР), способные связываться с определенными веществами, входящими в состав грамм-отрицательных бактериальных и грибных клеток. Эти белки подобны тем, что участвуют в работе иммунной системы позвоночных животных.



Процесс образования пигмента меланина условно можно разделить на три этапа. Первый этап начинается с катализируемого ферментом фенолоксидазой (ФО) окисления аминокислоты тирозина. В течение первого этапа меланизации накапливается ДОФА-хром, являющийся относительно стабильным соединением. Последний этап завершается полимеризацией продуктов предыдущих реакций с образованием нерегулярного (т. е. состоящего из разных мономеров) полимера — меланина. Детали этого процесса еще до конца не изучены (Riley, 1993; Ito, 2003)



При проникновении паразита в организм насекомого у последнего активируются одновременно различные системы иммунитета. Во-первых — клеточное звено: гемоциты, клетки крови, поглощают (фагоцитируют) чужеродные клетки (бактерии, вирусы и т. д.). Если размеры паразита намного больше размеров гемоцитов, то последние частично или полностью разрушаются при контакте с паразитом. Такая запрограммированная смерть клеток крови через активацию ферментов феноксидаз стимулирует процессы синтеза меланина и ряда соединений с высокой реакционной способностью. Активации этих процессов способствуют и особые *паттерн распознающие белки* (ПРБ), узнающие определенные молекулярные структуры на поверхности бактериальных или грибных клеток. В итоге формируется многослойная капсула из гемоцитов, внутри которой находится паразит, окруженный разрушенными гемоцитами и меланином. Схожий сценарий реализуется и в случае большого числа микроскопических паразитов: в этом случае внутри капсулы (называемой уже гранулой) заключен конгломерат из «склеенных» чужеродных клеток. Одновременно в организме насекомого активируются так называемые антиоксидантная и детоксицирующая системы, защищающие его от воздействия как метаболитов паразитов, так и собственных высокорекреционных соединений



Привлечение новых гемоцитов

Фагоцитоз паразитов маленьких размеров

Выброс гидролитических ферментов

Частичное или полное разрушение гемоцитов

ПР-белки

Синтез высокорекреционных соединений

разрушение поверхностных покровов

Детоксицирующая и антиоксидантная системы

Синтез белковых антибиотиков

ПР-белки

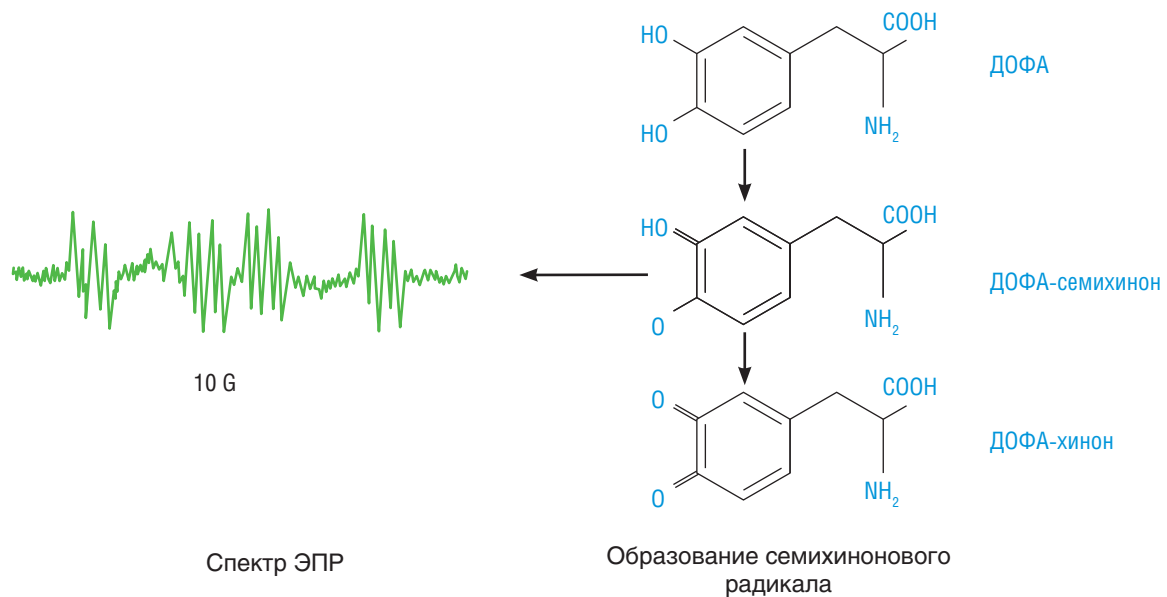
Синтез меланина

Формирование капсулы (или гранулы) вокруг паразита (паразитов)

паразит

**В природе среди паразитов не часто встречаются высоковирулентные виды: во многих случаях паразиту просто невыгодно убивать своего хозяина. Однако в бесконечной войне, которую насекомые ведут со своим паразитарным окружением, они несут немало потерь**

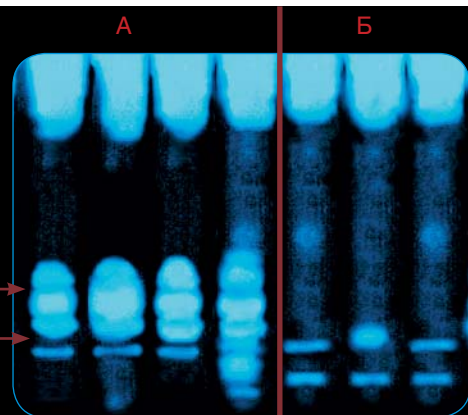




Для регистрации различных радикалов используется метод электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). Впервые семихиноновый радикал дигидрофенилаланина, образующийся в процессе меланизации, был обнаружен с помощью метода ЭПР в гемолимфе большой воштинной огневки (Slepneva, 2003). Этот радикал является высокореакционным соединением и способен взаимодействовать с различными биополимерами, от белков до нуклеиновых кислот. В результате его действия может происходить гибель патогена, проникшего в организм насекомого



Паразиты бывают большими и малыми. И микроскопический гриб белая мюскардина (*Beauveria bassiana*) (фото справа) не менее опасен для насекомых, чем гигантская личинка ежемухи (сем. Tachinidae). Развившись в теле жука листоеда (*Melasoma populi*), взрослая личинка покинула хозяина, от которого осталась практически одна хитиновая оболочка



Стрелками показана группа индуцибельных ферментов (эстераз).  
 А — образцы гемолимфы, полученные от личинок, ранее инфицированных энтомопатогенными грибами или микроспоридиями;  
 Б — контрольные образцы

**При синтезе меланина в ответ на паразитарную интервенцию возникает каскад химических реакций, в результате чего образуется большое количество разнообразных соединений с высокой реакционной способностью. Они могут непосредственно воздействовать на паразита, вызывая его гибель**

Под действием различных паразитов, а также инсектицидов и ряда других ксенобиотиков в организме насекомых индуцируется синтез ферментов детоксикации (на рис. — карбоксиэстеразы), повышается активность антиоксидантных ферментов и накапливаются окисленные неферментные антиоксиданты

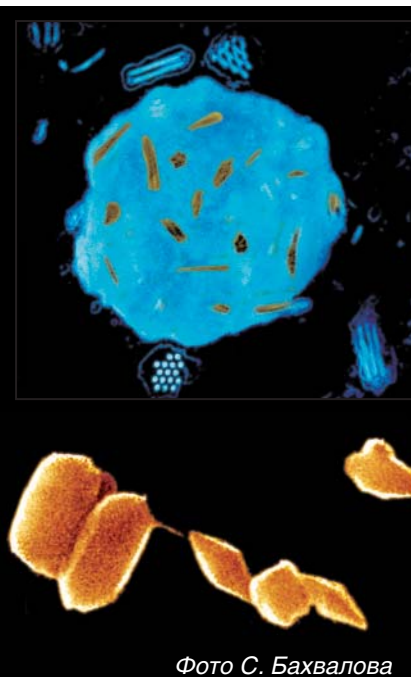


Фото С. Бахвалова

◀ Это образование — белковый матрикс, в который погружены пучки вирионов вируса полиэдроза непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*). Белковый матрикс защищает вирусы от неблагоприятных условий. Попадая в кишечник шелкопряда, он растворяется под действием ферментов, и вирионы выходят в межклеточное пространство, затем поражают эпителиальные клетки насекомого

◀ Широко распространенные в природе бактерии *Bacillus thuringiensis* при образовании спор формируют белковый кристалл, обладающий токсическим действием по отношению к ряду насекомых. Попадая в кишечник насекомых, токсин активируется, начиная растворять клетки кишечника. На основе именно этой бактерии производится большинство инсектицидных биопрепаратов





Личинка перелетной (азиатской) саранчи (*Locusta migratoria*), погибшая от микоза, вызванного грибом зеленой мюскардиной (*Metarhizium anisoplia*). Выделил этот гриб из хлебного жука-кузьки, вредителя хлебов на юге России, известный русский ученый, нобелевский лауреат И. И. Мечников в 1880 г. Для наработки и полевых испытаний препарата на основе спор гриба он привлек И. М. Красильщика, организовавшего под Киевом биостанцию — по сути, первый в мире завод по производству биопрепаратов на основе патогенов насекомых. Биостанция просуществовала с 1883 по 1908 г. (Штерншис и др., 2001)

Фото Г. Леднева

Куколка бабочки, пораженная грибом рода *Paecilomyces*



б



Для насекомых меланин является поистине универсальным веществом: входя в состав кутикулы, он не только определяет ее цвет, но и служит структурным компонентом наряду со склеротином, его близким «родственником». У меланина есть еще одно важное свойство: он способен формировать вокруг паразита, проникшего в полость тела насекомых, своеобразную пигментную оболочку. И если учесть, что как полимер меланин характеризуется высокой механической прочностью, то заключенный в подобную оболочку паразит в результате оказывается полностью изолированным.

Кроме того, при образовании меланина образуется большое количество высокореакционных соединений, в том числе ортохинонов и семихиноновых радикалов, которые при взаимодействии с кислородом способны образовывать спектр других радикалов (Nappi et al., 2000).

Погибшая личинка колорадского жука. Черное пигментированное пятно образовалось на месте проникновения энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana*

Многим паразитам невыгодна смерть хозяина, как, например, этой трематоды из сем. Prostogonimidae (а). В жизни ей надо пройти несколько «перерождений»: в виде яйца она попадает в организм моллюска, затем в тело стрекозы, где формирует цисту (б), и лишь потом — в окончательного хозяина, как правило, различных околотовных птиц. Чтобы успешно пройти промежуточные стадии, паразиту желательно скрыться от «всевидящего ока» иммунной системы хозяина, т. е. прибегнуть к своеобразной молекулярной мимикрии. При этом паразиты используют такие поверхностные материалы (в данном случае — находящиеся на поверхности оболочки цисты), которые не способна распознать иммунная система хозяина не только «родного», но и других видов. Так, при пересадке цист этих трематод в насекомых, принадлежащих не только к разным видам, но даже к разным отрядам, классических реакций иммунной системы насекомых, как правило, не наблюдалось



а



Процесс меланизации сопровождается генерацией всем известной перекиси водорода, которая также может приводить к возникновению высокорекреационных соединений (например, гидроксильного радикала). Все эти вещества способны непосредственно уничтожить паразита как при его проникновении в организм, так и во время образования капсулы.

Необходимо отметить, что вышеперечисленные соединения не являются специфичными и способны

действию на насекомых резких переохлаждений, а также при их обработке различными инсектицидами.

Таким образом, организм насекомого при проникновении в него паразита находится под своеобразным прессом воздействия различных систем. И хотя защитные системы насекомых способны предотвратить интоксикацию организма и в ряде случаев привести к выздоровлению, сверхактивность любой из них может привести к гибели самого насекомого.



Даже эта куколка булавоусых чешуекрылых (р. *Rhopalocera*), несмотря на свой защитный кокон, может стать жертвой паразитарной интервенции. Пример тому — куколка совковидки (сем. Thyatiridae), пораженная грибом *Beauveria bassiana*



уничтожить любые клетки, в том числе и собственного организма. Для предотвращения их пагубного действия в организме насекомых формируются специальные системы, детоксицирующие (нейтрализующие) высокорекреационные соединения меланогенеза. Одновременно они же участвуют и в детоксикации метаболитов паразитов.

Характер активации *детоксицирующей* и *антиоксидантной систем* организма зависит от вида паразита и стадии развития самого насекомого. В крови насекомых начинают появляться новые дополнительные изоформы (варианты) *эстераз* — детоксицирующих ферментов. Этот процесс, по-видимому, универсален: подобное явление ранее было зарегистрировано при

В частности, образование больших количеств высокорекреационных соединений сопровождается повреждением тканей и клеток собственного организма. И, напротив, повышенная активность антиоксидантной системы приводит к ингибированию защитной системы. Кроме того, в этом случае могут возникать существенные дисфункции ряда органов, так как определенное количество высокорекреационных соединений необходимо для нормального функционирования клеток.

## Паразит — стратег и тактик

Паразит использует разные стратегии, чтобы «перехитрить» иммунную систему организма-хозяина и успешно завершить свое развитие. Один из наиболее эффективных способов — *иммуносупрессия*, т. е. ингибирование определенных звеньев иммунитета насекомых. Например, ингибирование активности ферментов феноксидаз приводит к нарушению образования меланина и свободных радикалов. Такая стратегия характерна для наиболее агрессивных паразитов, которые, как правило, приводят к гибели хозяина-насекомого.

В других случаях паразит стремится скрыться от «всевидящего ока» иммунитета: их поверхностные молекулярные структуры не распознаются иммуннокомпетентными клетками организма-хозяина. Подобный камуфляж — *молекулярная мимикрия* — свойствен в первую очередь тем паразитам, которые используют насекомое в качестве дополнительного хозяина и которым невыгодна его гибель. Примером являются паразитические черви — трематоды, окончательным хозяином которых являются позвоночные, а насекомые используются лишь в качестве транспортного средства. При проникновении в организм насекомого эти паразиты становятся неактивными и покрываются многослойными оболочками, поверхность которых абсолютно инертна.

Иногда паразит «прячется» от иммунной системы внутри клеток организма-хозяина, как, например, микроспоридия, относящаяся к простейшим (одноклеточным организм-эукариотам). Этот паразит еще и активизирует некоторые защитные звенья хозяина, в частности, его детоксицирующую систему. Подобное «подстегивание» приводит к повышению устойчивости хозяина-насекомого к повторному заражению, что избавляет паразита от возможной «внутрихозяйинной» конкуренции.

Нужно заметить, что среди паразитов высоковирулентные встречаются в природе крайне редко. И это не удивительно. Например, агрессивные микроскопические грибы — возбудители микоза насекомых могут приводить к массовой гибели последних. В результате из природных сообществ практически исчезают чувствительные к этому патогену виды насекомых, причем восстановление их численности может затянуться на годы. При это сам паразит, естественно, также элиминируется из природного круговорота.

В случае, если паразит мало активен, он также элиминируется из сообщества. Наиболее выгодна позиция паразита с «умеренной» вирулентностью: при заражении погибает лишь незначительная часть популяции хозяина, а остальная сосуществует с паразитом, платя ему своеобразную дань. Пример — те же микроскопические грибы, поражающие кутикулу насекомых. Если

такой паразит сможет удержаться в кутикуле, но не проникнет в организм благодаря активным действиям иммунной системы, то в следующую линьку насекомое от него избавится. Однако паразиту это и нужно: он уже заселил высококалорийный субстрат, и на этом «аппетитном кусочке» может успешно развиваться дальше. И насекомое также не остается при этом в проигрыше: у него синтезируются дополнительные изоформы эстераз и активируется иммунная система, что будет способствовать не только отражению атак других паразитов, но и повышению устойчивости организма к различным инсектицидам.

Однако подобная идиллия между хозяином и паразитом может легко нарушиться, если насекомое подвергнется каким-либо неблагоприятным воздействиям: резкому перепаду температур, повышенной влажности, ухудшению качества корма и т. д. Снижение жизнеспособности насекомых может повышать их чувствительность к грибу-паразиту, и тогда их отношения начинают развиваться по первому варианту. В конечном счете все заканчивается *эпизоотией*, т. е. массовой гибелью.

В результате коэволюции паразита и хозяина формируются сложные многокомпонентные системы, которым свойствен определенный уровень динамического равновесия, что позволяет существовать в природе как хозяину (насекомому), так и паразиту. Естественно, что под воздействием различных факторов системы могут изменяться, но если рассматривать их с точки зрения достаточно больших временных отрезков, то можно говорить о их некоем постоянстве в природе.

## Держать на контроле

Фундаментальные исследования механизмов функционирования системы «паразит—хозяин» дают не только пищу для размышлений энтомологам, физиологам и эволюционистам. Полученную информацию можно использовать в сугубо практических целях — для разработки стратегий контроля за насекомыми-вредителями, дающими массовые вспышки численности.

В настоящее время для контроля численности насекомых используют биопрепараты на основе природных патогенов. Наиболее часто в качестве основы применяют бактерии *Bacillus thuringiensis*, образующие при спорообразовании белковый кристалл, токсичный для ряда видов насекомых. Есть биопрепараты, созданные на основе вирусов, патогенных грибов и простейших. Оказалось, что для контроля за численностью «нежелательных» насекомых можно также использовать вещества, которые будут не убивать их, а лишь ингибировать определенные звенья иммунной системы.

Например, в результате ингибирования детоксицирующих ферментов можно понизить устойчивость



насекомых к паразитам и в результате существенно повысить эффективность инсектицидных препаратов на основе природных патогенов. В частности, при испытании ряда фосфоорганических инсектицидов в крайне низких (на 2–3 порядка ниже обычной) дозах активность патогенных грибов увеличивалась в несколько раз.

Однако поскольку такие химические инсектициды экологически небезопасны даже в небольших количествах, исследователи ведут поиск альтернативных активаторов паразитов. Так, было обнаружено, что при обработке насекомых некоторыми веществами, выделенными из растений, активность ряда паразитов, в частности грибов и вирусов, повышается. Еще один путь создания эффективных инсектицидных биопрепаратов — использование одновременно двух патогенов в качестве основы (так называемые *микспрепараты*).

Особенно перспективным является использование паразитов, которые поражают различные ор-

ной саранчи, одного из массовых и опаснейших вредителей посевов. При совместном использовании этих бактерий и патогенных грибов первые вызывают гибель части насекомых уже в первые сутки болезни, тогда как в последующие дни насекомые гибнут от микоза. Причем практически сразу после инфицирования насекомых бинарной смесью их активность падает и передвижение замедляется. Последнее очень важно для предотвращения распространения и локализации очагов саранчовых.

При всех положительных сторонах биопрепаратов — экологической безопасности, возможности создания долговременных очагов циркулирующих (*персистирующих*) болезней в природных популяциях насекомых-вредителей — у них есть и свои недостатки, которые, в принципе, преодолимы.

Первое — нестабильность в природных условиях. Чтобы справиться с этим, необходимо использовать различные протекторы, защищающие их, в первую очередь, от

**Пока человек не использует в полной мере природный арсенал патогенов насекомых для контроля за их численностью. Результаты исследований механизмов, обеспечивающих устойчивость насекомых к паразитам, позволят в будущем увеличить эффективность подобных препаратов и обеспечить их безопасность для природных сообществ**

доемкость. Снизить расходы можно благодаря использованию химических «активаторов» и протекторов патогенов, а также оптимизации технологии наработки патогенных микроорганизмов.

Таким образом, при создании биопрепаратов необходимо учитывать как биологические особенности паразитов, используемых в качестве основы, так и физиологическое состояние самих объектов — насекомых. Наиболее перспективным, по-видимому, является создание комплексных препаратов на основе не менее двух патогенов в сочетании с химическими соединениями, снижающими устойчивость насекомых к заболеваниям.

При наличии подобных химических «супрессоров» можно вовлечь в борьбу против насекомых и микроскопических обитателей природных сообществ. Например, при повторных обработках можно использовать лишь химические инсектициды (но уже в гораздо меньших дозах), предоставив остальную работу по уничтожению вредителей их природным врагам. Подобная технология является сегодня своеобразным, но вполне приемлемым компромиссом на пути достижения абсолютно безопасных для окружающей среды биологических или биохимических препаратов, избирательно направленных на одну цель — насекомое-вредителя.

*Литература*

Воропцова Я. Л., Ершов Н. И., Глулов В. В. Влияние микроспоридии *Vairimorpha ephestiae* (Microsporidia: Burenellidae) на активность и спектр неспецифических эстераз различных тканей личинок большой вощинной огневки *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) // *Паразитология*. — 2006. — Т. 40. — С. 74–84.

Глулов В. В., Слепнева И. А. Механизмы цитотоксичности // *Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты*, под ред. В. В. Глулова. Москва: Изд-во «Круглый год», 2001. — С. 501–513.

Крюков В. Ю., Леднёв Г. Р., Дубовский И. М. Перспективы применения энтомопатогенных гифомицетов (Deuteromycota, Hyphomycetes) для регуляции численности насекомых // *Евразийский энтомологический журнал*. — 2007. — Т. 6. — С. 195–204.

Серебров В. В., Алексеев А. А., Глулов В. В. Изменение активности и спектра эстераз гемолимфы гусениц вощинной моли *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae) при микозах // *Изв. РАН. Сер. биол.* — 2001. — № 5. — С. 588–592.

Cerenius L., Soderhall K. The prophenoloxidase-activating system in invertebrates // *Immunol. Rev.* — 2004. — V. 198. — P. 116–126.

Dziarski R. Peptidoglycan recognition proteins (PGRPs) // *Mol. Immunol.* — 2004. — Vol. 40. — P. 877–886.

Komarov D. A., Slepneva I. A., Glupov V. V., Khrantsov V. V. Superoxide and hydrogen peroxide formation during enzymatic oxidation of DOPA by phenoloxidase // *Free Radical Res.* — 2005. — V. 39. — P. 853–858.

Nappi A. J., Christensen B. M. Melanogenesis and associated cytotoxic reactions: Applications to insect innate immunity // *Insect Biochem. Mol. Biol.* — 2005. — V. 35. — P. 443–459.

Slepneva I. A., Komarov D. A., Glupov V. V. Influence of fungal infection on the DOPA-semiquinone and DOPA-quinone production in haemolymph of *Galleria mellonella* larvae // *BBSR.* — 2003. — V. 300. — P. 188–191.

В публикации использованы фотографии В. Глупова. Фотографии клеточных препаратов с помощью световой микроскопии сделаны Н. Крюковой (ИСиЭЖ СО РАН)

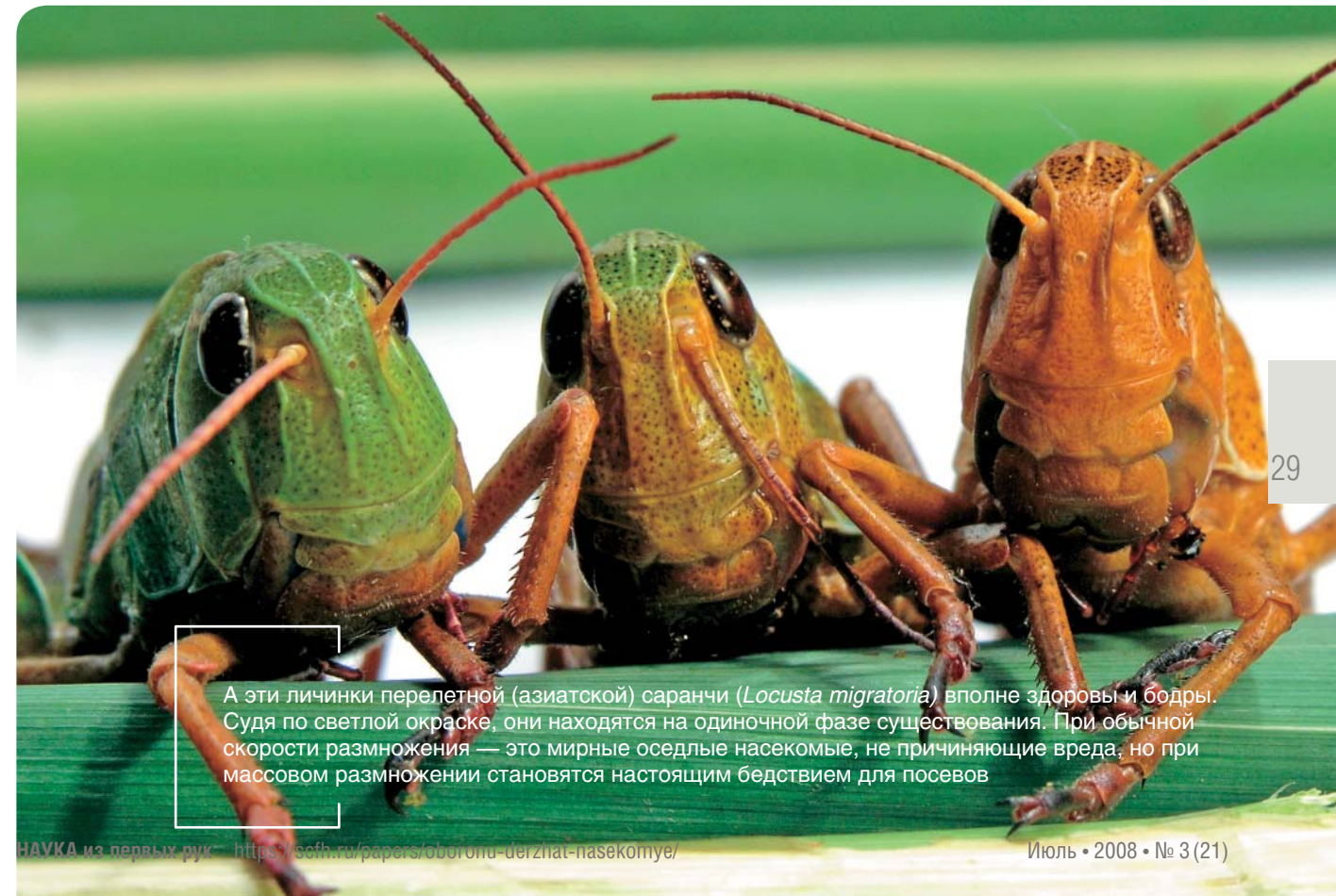
Редакция благодарит сотрудников ИСиЭЖ СО РАН к. б. н. В. Ю. Крюкова, к. б. н. И. М. Дубовского за помощь в подготовке публикации



Личинка пруса (итальянской саранчи — *Caloptenus italicus*), погибшая от заражения энтомопатогенным грибом

ганы насекомых в разные временные периоды. Пример — бактерия *Pseudomonas*, обладающая высокой токсичностью для саранчовых, и в первую очередь — для перелет-

солнечных лучей. Второе — большой период «отсрочки» действия препаратов. В этом случае может помочь использование двух и более патогенов микроорганизмов при одновременном применении химических «активаторов» патогенов. И, наконец, недостатком современных биопрепаратов является, безусловно, их дороговизна и тру-



А эти личинки перелетной (азиатской) саранчи (*Locusta migratoria*) вполне здоровы и бодрны. Судя по светлой окраске, они находятся на одиночной фазе существования. При обычной скорости размножения — это мирные оседлые насекомые, не причиняющие вреда, но при массовом размножении становятся настоящим бедствием для посевов