

МІКРОБНІ ПРЕПАРАТИ ДЛЯ КОНТРОЛЮ ЧИСЕЛЬНОСТІ ФІТОФАГІВ: МЕХАНІЗМИ ДІЇ ТА ПЕРЕВАГИ ЗАСТОСУВАННЯ

А.С. Левішко, І.І. Гуменюк

*Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: aلودua2@gmail.com; ORCID: 0000-0003-4037-1730
e-mail: gumenyuk.ir@gmail.com; ORCID: 0000-0002-6692-0171*

*Широко відомо, що як основний метод регуляції чисельності фітофагів, у переважній більшості, використовуються саме синтетичні інсектициди. Однак, через швидко виникаючу резистентність до них, інсектициди є неефективними. Майже всі синтетичні препарати для захисту рослин від шкідливих комах є високотоксичними та повільно розкладаються в агроценозах і ґрунті, що завдає постійної і неминучої шкоди навколишньому середовищу. Відомо, що всі сучасні агротехнології вирощування сільськогосподарських культур включають застосування альтернативних екологічно безпечних методів контролю комах фітофагів за допомогою біопрепаратів. На користь цього свідчить прогресивна динаміка світового ринку біопестицидів. У цьому огляді продемонстровано екологічно безпечні та дієві шляхи контролю чисельності фітофагів за допомогою біопрепаратів. Описано особливості цих препаратів залежно від їх природи — бактеріальної, грибової та вірусної. Охарактеризовано основних представників продуцентів біопрепаратів, їх механізми дії на шкідливих комах, а також переваги та особливості в застосуванні. Детально розкрито механізм дії препаратів на основі *Bacillus thuringiensis* та показано можливість використання цього мікроорганізму для створення стійких до фітофагів ГМ-культур рослин. Визначено основні механізми дії ентомопатогенних грибів на фітофагів і схема зараження, розмноження та їх розповсюдження. Відзначено, що саме ентомопатогенні віруси, серед усіх ентомопатогенних мікроорганізмів є найбільш специфічними. Їм притаманна надзвичайна вибірковість патогенної дії, тобто здатність уражувати один або декілька видів членистоногих без шкоди для інших. Ця їх особливість та гарантію безпеки для нецільових організмів, незважаючи на те, що вони є успішними у боротьбі з фітофагами, їх складність у масовому виробництві та легка втрата властивостей у навколишньому середовищі робить їх менш поширеними серед аграріїв. Також показана важливість інтеграції різних методів боротьби проти комах шкідників та комбінації багатьох біопрепаратів для отримання максимальних врожайів під час екологічно чистого вирощування рослин.*

Ключові слова: біопрепарати, пестициди, біоінсектициди, ентомопатогени, *Bacillus thuringiensis*, *Streptomyces avermitilis*, *Beauveria*, *Metarhizium*, інтегрований захист рослин.

ВСТУП

Постійне збільшення застосування пестицидів у агроecosистемах з метою забезпечення продовольством населення, яке постійно зростає, викликає дедалі значне занепокоєння для здоров'я людини та навколишнього середовища. Більшість препаратів для захисту рослин від фітофагів є високотоксичними й повільно розкладаються в агроценозах і ґрунтах, та їх вкрай необхідно обмежувати у застосуванні для

зменшення хімічного навантаження на агроценоз плодових культур [1–3].

Негативний вплив хімічних пестицидів на нецільові організми, безпеку харчових продуктів і розвиток стійкості комах змусили наукову спільноту зосередитися на розробці альтернативних екологічних заходів захисту. Вже давно відомо, що екологічно безпечною альтернативою хімічному впливу на екосистему є мікробіологічний контроль чисельності шкідливих організмів. Мікробні інсектициди містять активні

комахопатогенні мікроорганізми, проте їх застосування часто схоже із використанням традиційних хімічних інсектицидів. Їх застосування є формою біологічного контролю [2–4]. Сучасні агротехнології вирощування сільськогосподарських культур включають застосування альтернативних екологічно безпечних методів контролю шкідників із допомогою біопрепаратів. На користь цього свідчить прогресивна позитивна динаміка розвитку світового ринку біопестицидів із прогнозованим щорічним зростанням на 14,7% [1].

Тому, **метою нашої роботи** було розкрити питання різноманітності мікробних препаратів, які використовують для боротьби зі шкідниками, їх механізмів дії, застосування та переваги.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

З огляду на те, що багаторічне використання синтетичних пестицидів призвело до змін біологічних і екологічних особливостей шкідників, а також їх етіології, стало вкрай актуальним питання екологічного й ефективного вирощування важливих сільськогосподарських культур. З'явилась гостра потреба щодо впровадження у використання біопрепаратів, які згодом набули неабиякого поширення. Існує низка досліджень щодо ефективності застосування біопрепаратів на основі певних мікроорганізмів. Так, наприклад, Гунчак В.М. [5] провів дослідження порівняння ефективності різних мікробних препаратів для захисту плодів яблуневих насаджень від попелиця яблунева зелена (*Aphis pomi* (Degeer)). Його дослідження засвідчили, що найбільш доцільно використовувати препарат Актарофіт (Аверсектин С), у концентрації 0,26%, який проявив найвищу ефективність, порівняно з іншими препаратами. Найнижчу ефективність, у цьому досліді, на шкідника виявлено за застосування препарату Колорадоцид (спори *Bacillus thuringiensis*). Групою українських вчених було розроблено модель екологічно безпечного захисту плодів дерев від фітофагів, яка адаптована до певних ґрунтово-кліматичних умов та

особливостей фітосанітарного стану певного регіону України [6]. Вони показали, що існуючий асортимент біопрепаратів для захисту від шкідливих комах дає змогу розробити систему, що забезпечує ефективний екологічний захист рослин.

Загалом питання захисту сільськогосподарських культур від шкідливих фітофагів постійно зберігає свою актуальність. І, заважаючи на це, регулярно з'являються публікації щодо важливості екологічно безпечних методів контролю чисельності фітофагів у сучасних агротехнологіях, а також стосовно екологічної структури шкідливого ентомокомплексу важливих агроценозів України [1; 7].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Ентомопатогенні препарати є досить розповсюдженими серед біопрепаратів. Самі ентомопатогени, зазвичай, є елементами природного біоценозу та складають основу біопрепаратів проти шкідливих фітофагів. Залежно від своєї природи вони бувають: бактеріальні, грибні та вірусні. Важливою перевагою у їх використанні є те, що вони сприяють збереженню природного різноманіття, яке забезпечує участь природних агентів у регуляції чисельності шкідливих об'єктів та спрямовує до відновлення природної саморегуляції біоценозів.

Доволі часто мікробні інсектициди можуть містити токсичні сполуки, отримані з мікроорганізмів, але фактично не мають мікроорганізмів як активного інгредієнта. Багато бактерій та грибів природно синтезують хімічні речовини, які є токсичними для інших організмів [8; 9]. Такі мікроорганізми вирощують у ферментерах, після цього з біомаси видобувають токсини, концентрують, очищають і готують препаративні форми комерційних продуктів. Прикладом таких продуктів можуть бути спинозини та авермектини [10; 11]. Варто пам'ятати, що ці мікробні метаболіти — це компоненти живої природи та згідно з законом біологічної буферності, вони, на відміну від хімічних речовин, не можуть

тривало зберігатися в природі і тим паче накопичуватися. Все це робить цю групу біопрепаратів (біоінсектицидів) ідеальним рішенням для контролю чисельності шкідливих комах.

Інсектициди на основі бактерій. Ентомопатогенні бактерії давно відомі як регулятори чисельності шкідливих фітофагів у природних ценозах. Встановлено понад 100 видів бактерій патогенних для комах фітофагів. Серед ентомопатогенних груп бактерій *Bacillus thuringiensis*, *B. popilliae*, *B. sphaericus* і *B. cereus* найбільш широко використовуються як сучасні засоби біоконтролю. Родини бактерій, що мають патогенні властивості для комах, зокрема *Bacillaceae*, *Clostridiaceae*, *Enterobacteriaceae*, *Micrococcaceae*, *Pseudomonadaceae* і *Streptococcaceae* (рис. 1) [3; 4; 8].

Деякі з цих родин бактерій дуже смертельні для різних шкідливих фітофагів. Так, наприклад *Streptomyces* spp. виробляє такі речовини, як антиміцин А, флавенсоміцин, макротетраліди, пієрицидини та прасинони, які є токсичними для комах-шкідників. Авермектини, що виробляються *Streptomyces avermitilis*, демонструють його вплив на рецептор гамма-аміномасляної кислоти (ГАМК), присутній у периферичній нервовій системі комах, що пригнічує

нейротрансмісію та зумовлює нервово-м'язовий параліч. Інсектицид спинозин-А, отриманий із *Saccharopolyspora spinosa*, є високоефективним проти двокрилих та лускокрилих комах [9–11].

Серед цих вірулентних родин *Bacillaceae* є рід *Bacillus* із видами *B. popilliae*, які спричиняють захворювання жуків-скарabeїв та *B. sphaericus* дуже хвороботворний для комарів. Та найпоширенішого визнання отримала бактерія *Bacillus thuringiensis* (Bt). На ринку є понад 40 його комерційних форм. Цей мікроорганізм становить 75–85% від світового обсягу біоінсектицидів та 1% від загального обсягу інсектицидів. Відомо та ідентифіковано понад 70 його різновидів, які є ефективними проти фітофагів і кожен рік поповнюється новими серотипами. Вони володіють високою селективністю, безпечністю для корисної ентомофауни, риб та теплокровних [12–14].

Bacillus thuringiensis є ґрунтовими мікроорганізмами здатними до спорування, основною особливістю яких є формування білкових кристалів на стадії спорування. Вперше виділив цю бактерію із мертвої гусені шовкопряда японський вчений Шигетан Ішивата у 1901 р. та назвав її *Bacillus sotto*, за назвою хвороби гусені — «хвороби sotto». Пізніше, в 1911 р. Ернст Берлі-

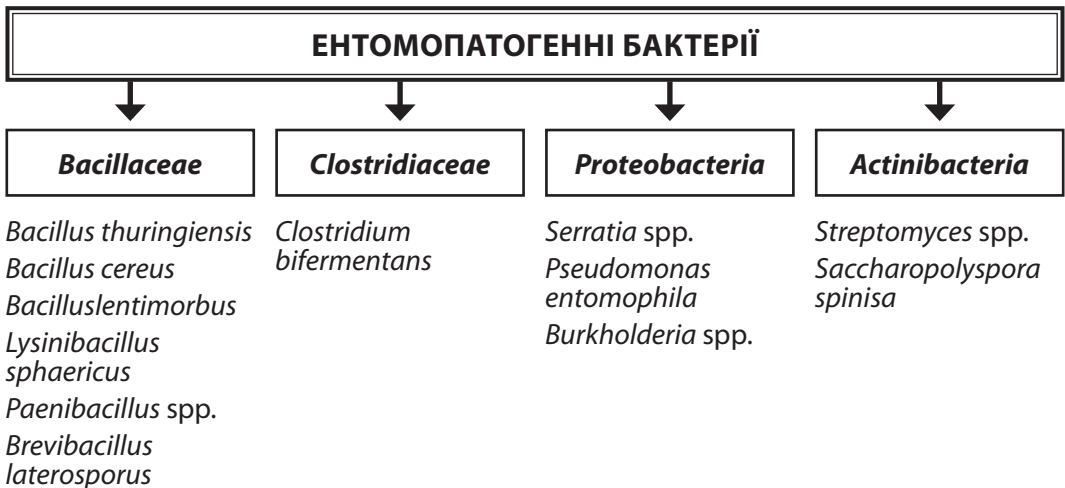


Рис. 1. Основні представники ентомопатогенних бактерій

Примітка: сформовано автором.

нер виділив цей штам із мертвих личинок Вогнівки млинарської (*Ephestia kuehniella*) (Zeller), яку знайшов у млині в Тюрінгії, на честь чого й назвали її. У 1953 р. кристали, які утворює ця бактерія, названо параспоральними, після чого було продемонстровано їх інсектицидну дію та білковий склад. Перший комерційний інсектицид на основі цього мікроорганізму Sporin, був створений у 1938 р. у Франції та використовувався для контролю чисельності амбарних вогнівків [14; 15].

B. thuringiensis зустрічається повсюдно в природі та його ізоляти виявляються на різних континентах у більшості країн світу. Препарати на основі цього мікроорганізму, як і препарати створені на основі інших бактерій, є безпечними для людей, теплокровних тварин, не цільових організмів та навколишнього середовища. Завдяки цьому, подібні біоінсектициди дозволені для використання за органічного агровиробництва, як за кордоном, так і в Україні, тому багато відомих виробників (як-от Valent BioSciences та Certis Biologicals LLC) випускають препарати на їх основі, наприклад: «Agree», «XenTari», «Dipel», «Deliver», «Javelin», «Lepinox», «BIO Genius Метабо», «Bio-Dart», а також «Скарадо-М», «Бітоксикацилін», «Колорадоцид», «Лепідоцид», «Актоверм» та ін.

Механізм дії препаратів на основі Bacillus thuringiensis. Інсектицидна дія цього мікроорганізму, а також його специфічність зазвичай обумовлюють або параспоральні токсини, що містять білкові кристали (Cry, Cyt), які продукуються бактеріями в стаціонарній фазі росту, або розчинними токсинами Vip та Sip, які виділяються вегетативними клітинами. Також у них є численні нетоксичні чинники вірулентності, як-от металопротеази, хітинази, амінополіолові антибіотики тощо. Такий набір чинників вірулентності діє різного ступеня та в різних поєднаннях на різні види комах. Різноманітні види білків Vt були ідентифіковані та позначені терміном Cry/Cyt/Vip (тип білка) з арабськими цифрами (1-й і 4-й ранги), великою (2-й ранг) і малою літерами (3-й ранг). Ця

точна 4-рангова система імен для білків Vt призначається відповідно до відсотка ідентичності попарних амінокислот порівняно з попередніми токсинами. Vt-білки мають менш ніж 45, 78 і 95% подібності на первинному, вторинному і третинному рангах відповідно. Наразі у всьому світі підтверджено понад 100 різних класів білків Vt, зокрема підвиди Cry1-Cry78, Cyt1-Cyt3 і Vip1-Vip3. Так, різні білки Vt вважаються селективними для деяких конкретних цільових шкідливих фітофагів. Наприклад, білки Cry1Ab і Cry2Ab можуть викликати загибель *Helicoverpa armigera* (Hübner). Білки Cry1Ac/Cry3A/Cry9Ec1 активні проти *Plutella xylostella* (Linnaeus), а білок Cry7Aa2 може специфічно взаємодіяти з *Leptinotarsa decemlineata* (Say). Однак точний механізм дії білкових токсинів Vt досі не повністю вивчений. Загальноприйнято вважати, що білки Vt спочатку потрапляють у середину комахи через травний канал. Коли вони досягають середньої кишки комахи, білки Vt можуть бути розчинені та активовані завдяки протеолітичному ефекту протеаз, що змусить білки розтріскатися та вивільнити активовані фрагменти токсинів. Ці токсичні поліпептиди можуть зв'язуватися зі специфічними рецепторами на мембрані епітелію середньої кишки та утворювати пори з невибірковою проникністю, що призводить до лізису клітин через осмотичний шок і загибелі комах [8; 13; 15].

Відсутність токсичності цих кристалів для ссавців пов'язано із тим, що у них первинне перетравлення їжі відбувається за низьких показників рН. Під дією шлункового ферменту пепсину, для якого оптимальне значення рН 2, кристал руйнується до нетоксичної сполуки. Тому, цей токсин є токсичним лише для вузької ентомофауни та повністю безпечний для ссавців. У жука колорадського, метелика білого американського та інших видів листогризувачів комах: листовійок, совок, плодожерок відсутня бар'єрна функція стінок кишківника, його вміст має лужний рН 8,4 і вище, а також присутні ферменти, що перетворюють протоксин на токсин. В ентомофагів, тоб-

то, комах, які не шкідливі для культурних рослин, теплокровних тварин та людини рН кишківника та травні ферменти значно відрізняються, що робить їх стійкими до дії *B. thuringiensis* — тобто несприйнятливими і до цього токсину.

Перевагу використання Bacillus thuringiensis. Ефективність *B. thuringiensis* чудово було продемонстровано проти жука коло-радського (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) на картоплі у роботі Шерстобоевої О.В. з співавт. [16]. У польовому досліді рослини картоплі автори обробляли препаратами на основі двох штамів *Bacillus thuringiensis* (Bt) і порівнювали їхню дію із хімічним інсектицидом кишкової дії Каліпсо, який вважається відносно нешкідливим з екологічної точки зору. Використані штами відрізняються тим, що штам 787 синтезує лише білковий кристал ендотоксину, а штам 994 — білковий ендотоксин та водорозчинний екзотоксин, дію якого можна порівняти з дією хімічних інсектицидів, тобто, дозволено спостерігати мутагенний ефект у наступних поколіннях мікроорганізмів і токсичність для більшого кола видів живих істот (для кожного визначається концентрацією токсину). Тому, в багатьох країнах заборонено використання бактерій-продуцентів екзотоксину для біозахисту та вважаються необхідними детальні їх дослідження. Як було встановлено, після обробки рослин біоінсектицидами, 97% комах гине лише на 10-ту добу, а за умов обробки хімічним препаратом Каліпсо — загибель усіх комах настає на 3-тю добу. На перший погляд, застосування хімічного пестициду ефективніше проти жука коло-радського, якщо оцінювати лише за летальним ефектом. Однак, ті комах, які вижили у першу добу після обробки, більш стійкі до хвороби порівняно з іншими, — але це хворі та інтоксиковані комах, вони не гинуть, а просто погано почуваються та перестають харчуватися — це антифідантний ефект, проте це і є мета обробки інсектицидом — зберегти зелену масу картоплі, тобто зупинити процес харчування фітофага шкідника. Згодом ці комах дають нове покоління неповноцінних, потворних особин,

які через відсутність жувальців або органів пересування повітрям і рослиною не можуть харчуватися. Це тератогенний ефект. Личинки, що зазнали дії Bt починають відставати у розвитку (це фізіологічний ефект). Також було відмічено, що існує ще одна перевага цього біозахисту, яка часто не враховується під час розрахунку ефективності: загибель комах викликається хворобою, яка майже завжди передається іншим. Тобто, особини, що вижили, своїми екскрементами забруднюють поверхню рослин, поїдаючи личинки, що знову вилупилися, заражаються і гинуть — це епізоотологічний ефект на популяційному рівні. Це істотно знижує загальну чисельність шкідливих комах. Хімічний препарат впливає лише на комах, що знаходяться тільки в момент обробки на рослинах. Також під час дії хімічних інсектицидів гине шкідлива та корисна ентомофауна. У посадках картоплі велике значення для природного регулювання чисельності шкідливих фітофагів, мають хижі комах: сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata* (Linnaeus)) і щипавка звичайна (*Forficula auricularia* (Linnaeus)). Також було показано, що пестицид Каліпсо знищує понад 30% сонечок семикрапкових (*Coccinella septempunctata* (Linnaeus)), а за біозахисту зберігається їх чисельність на рівні контролю.

Загалом, розуміння дії токсинів *Bacillus thuringiensis* і того, як комах реагують на атаку цих білків, дає можливість розробляти нові, більш ефективні Bt культури і препарати на їх основі. Тому, вважається блискуче майбутнє у використанні білків Bt Сту для боротьби зі шкідливими комахами в сільському господарстві. Це може зменшити залежність аграріїв від хімічних інсектицидів, що матиме позитивний вплив та допоможе зберегти довкілля [1; 14].

Однак, також існують дослідження, які підкреслюють ентеропатогенний потенціал *B. thuringiensis* для людини, навіть у тих штамів, які загалом не відрізняються від інших ізолятів у прикладних тестах [17]. Тому, вважається, що застосування цих пестицидів справді може становити небезпеку для здоров'я людини. З іншого боку,

використання *B. thuringiensis* у сільському господарстві значно скоротилось застосування хімічних інсектицидів. І загалом, вважається, що заборона біопестицидів *B. thuringiensis* неможлива через велику кількість його різноманітних переваг. Однак, штами, що використовуються, мають бути дуже добре охарактеризовані (наприклад, секвенуванням цілого геному) і позначені, щоб надати точну інформацію про їх безпеку та усунути будь-яку можливу небезпеку для здоров'я людини. До того ж регулярне розрізнення *B. cereus* і *B. thuringiensis* є таким самим важливим, як і контрольоване застосування біопестицидів. Також вважається, що чітке маркування харчових продуктів, оброблених *B. thuringiensis*, може бути корисним для усіх споживачів [17].

Використання *Bacillus thuringiensis* для створення стійких ГМ-культур. Також треба відмітити, що із швидким розвитком технологій генетичної модифікації, кілька генів *Vt* навчилися закодовувати в різноманітні культурні рослини. Тобто виявилось, що токсини *Vt Cry* є цінним інструментом для регуляції чисельності шкідливих комах, особливо у розробці трансгенних рослин, які експресують токсини *Cry*. Ця технологія показала величезні успіхи в зменшенні використання хімічних інсектицидів. Трансгенні помідори були висаджені

Фішгофом і могли викликати 50% або, іноді, повну загибель личинок хробака тютюнового (*Manduca sexta* (Linnaeus)). Vaeck та ін. розробили ГМ рослини тютюну, що призвело до майже 100% смертності личинок *M. sexta*. Згодом трансгенну технологію поступово використовували для вирощування інших ГМ-культур, як-от бавовна, кукурудза, рис і соя. Найважливіше те, що екстенсивне вирощування трансгенних культур швидко утворилося після того, як перша ГМ рослина була успішно комерціалізована в 1996 р. На сьогодні ГМ-культури та дерева, що охоплюють приблизно 200 млн га, широко вирощуються як у країнах, що розвиваються, так і в розвинених країнах. Як свідчить досвід, вирощування таких рослин є достатньо безпечним, але ще і досі викликає багато питань та дискусій [15].

Інсектициди на основі грибів. За останньою оцінкою науковців у світі існує від 1,5 до 5,1 млн видів грибів і приблизно від 750 до 1000 з них є ентомопатогенами, що відносяться до понад 100 родів. Тому гриби-ентомопатогени становлять найбільшу кількість таксонів, які є патогенами комах. Найважливішими їх представниками є: *Metarhizium*, *Beauveria*, *Entomophthora*, *Zoophthora*, *Verticillium*, *Paecilomyces*, *Acremonium* та багато інших (рис. 2) [4; 11; 18–20].

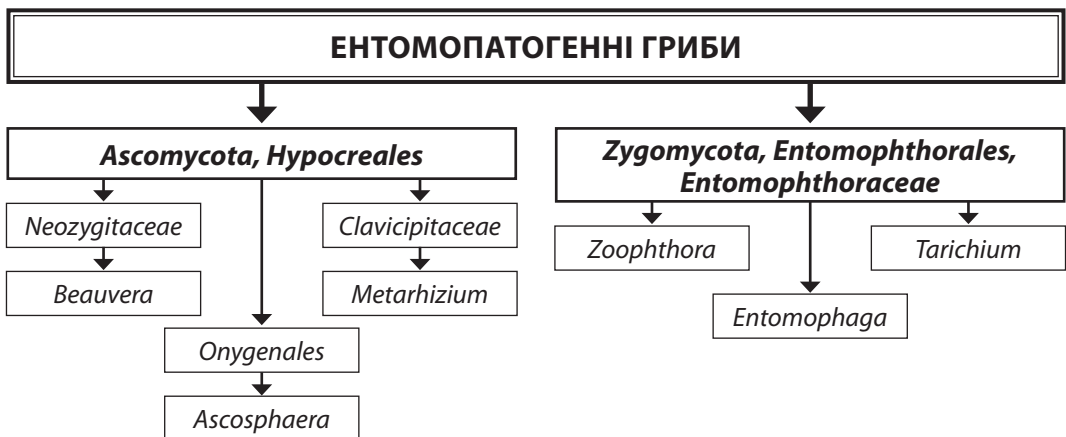


Рис. 2. Основні представники ентомопатогенних грибів

Примітка: сформовано автором.

Це найпоширеніші серед грибів, які використовуються у сільському господарстві проти шкідливих фітофагів як біопестициди, та мають широкий діапазон хазяїв, що включає в себе такі різноманітні групи, як от коники, попелиці та жуки [18–20].

Механізм дії ентомопатогенних грибів. Більшість грибів-ентомопатогенів мають контактний спосіб дії. Вони можуть потрапляти в тіло комах безпосередньо контактуючи з його покривними стінками, але також і через шлунково-кишковий канал, продири, рани тощо. Адгезія є найважливішою передумовою для інфікування. Цей процес передбачає хімічну й фізичну взаємодію епікутикули комах та спори гриба. Наприклад, повітряні спори деяких ентомопатогенних грибів контактують там, де вони просто потрапляють на поверхню комах, тоді як зигоспори *Coelomyces* виявляють свого хазяїна за допомогою хемотаксису. Адгезія зазвичай досягається шляхом секреції ферментів, що руйнують кутикулу, разом із слизом, який взаємодіє з епікутикулярними восками та змінює їх. Це також допомагає розпізнавати хазяїна і діє як цементувальна речовина для збудника та його «субстрату». Під час проникнення ви-

робляється низка ферментів, що руйнують кутикулу. Три найважливіші класи таких ферментів: ліпази, протеази та хітинази, які руйнують епікутикулярний віск, за яким йде білково-хітинова матриця і крім цього, трипсин, хімотрипсин, еластази, колагенази та хімоеластази також відіграють роль у процесі проникнення. Після адгезії патогенні гриби проникають всередину комах і уражують її завдяки утворенню різноманітних інфекційних структур, позаклітинних ферментів або появою токсинів, які, тим чи іншим чином, вбивають комах. Точний механізм варіюється від виду до виду ентомопатогена. Схему зараження, розмноження та розповсюдження ентомопатогенних грибів зображено на *рис. 3*.

Після проникнення всередину комахі гриб завжди починає швидко розмножуватися і намагається подолати імунну відповідь у гемоцелі тіла комах за допомогою різних механізмів, наприклад: а) утворення окремих тіл гіф шляхом поділу гіф, які не є такими антигенними, як гіфи; б) вироблення токсинів деякими представниками *Deuteromycetes*, як-от *Beauveria* та *Metarhizium*; в) розвиток безстінкового прото-



Гриби порядку *Entomophthorales* заражають переважно завдяки великим липким конідіям, що проникають безпосередньо в кутикулу, а *Hypocreales* інфікують дрібними конідіями, які утворюють апресорії. Спори *Ascospaera* також малі, потрапляють орально та уражують через кишковий епітелій.

Більшість представників *Hypocreales* і *Onygenales* ростуть і розмножуються через утворення гіф, а *Entomophthorales* проліферують через протопласти.

Безстатеві конідії грибів *Entomophthorales* і статеві аскоспори *Hypocreales* переважно примусово виділяються з поверхні трупів, тоді як (дуже великі й товстостінні) статеві спори грибів *Entomophthorales* і безстатеві конідії *Hypocreales* пасивно звільнюються. *Ascospaera* виробляє лише статеві спори, які виділяються пасивно.

Рис. 3. Зараження, розмноження та розповсюдження ентомопатогенних грибів

Примітка: сформовано автором.

пласта *Coelomycetes* та *Entomophthorales* у гемоцелі, які не розпізнаються хазяїном. Уражені грибами комахи мають такі фізіологічні симптоми, як судоми, відсутність координації, аномальне положення та розправлення інфікованих крил. Ці поведінкові зміни супроводжуються смертю комахи [19–22]. Загалом, механізм їх дії заснований на здатності проникати в організм комахи через кутикулу. Всі білки, хітин та ліпіди кутикули розкладаються під дією ферментів гриба і його міцелій проростає в порожнину тіла комах, що спричиняє мікоз та загибель фітофага [18].

З іншого боку, комахи також розвинули низку механізмів, щоб захищатися від подібних збудників захворювань, тому необхідно звертати увагу на інтегровані схеми захисту від фітофагів шкідників, які засновані на комплексній дії на нього. Наприклад, ентомопатогенні гриби та пестициди можна використовувати в програмах інтегрованої боротьби зі шкідливими комахами (ІРМ – integrated pest control), розглядаючи гриб як важливий агент боротьби з ними. *Beauveria bassiana* легко використовується разом з іншими хімічними інсектицидами (наприклад, речовини із групи хлоронікотинілів, такі як імідоклоприд) та забезпечує синергічний ефект у регуляції чисельності білокрилки тютюнової (*Bemisia tabaci* (Gennadius)). Це дає можливість знизити токсичне навантаження шляхом зменшення кількості внесеної хімічної речовини та подовжити інсектицидну дію за рахунок зараження мікозом більшого кола комах. Однак біоінсектициди на основі грибів ніколи не слід використовувати разом із будь-якими комерційно доступними фунгіцидами (наприклад, фосфорорганічні сполуки, азоксистромбін, флутриафол, тебуконазол, карбендазим тощо), оскільки ці комерційні фунгіциди є хімічними речовинами, які пригнічують ріст міцелію ентомопатогенних грибів [21].

Сучасні методи генної інженерії та біотехнології безумовно допомагають маніпулювати бажаними ознаками ентомопатогенних грибів, що лише покращує їх

біоактивність і спонукає до детального вивчення цих грибів із метою створення нових та ефективніших препаратів цього типу. Нині вдосконалене широке виробництво грибів й існує велика кількість комерційно доступних препаратів на основі таких мікроорганізмів [22]. Основними комерційними препаратами мікобіоконтролю (або на основі їх метаболітів) є «Requiem Ec», «Metronome Ec», «Velifer», «Met52 EC» (виробників Bayer, BASF та Novozymes), а також «Mycotrol WP», «Naturalis», «BioBlast», «Vertalec», «Green Muscle», «Meta guard», «Ентоцид», «Метавайт», «Хетомік», «Боверин», «АгриІнсекта» тощо.

Завдяки тому, що ентомопатогенні гриби мають ширший спектр хазяїнів, ніж інші агенти біологічного контролю (відомо, що вони заражають види *Lepidoptera*, *Hemiptera*, *Coleoptera* та *Diptera*) вони повсюдно використовуються у всьому світі.

Ентомопатогенні гриби можна виділити безпосередньо з різних природних об'єктів (як-от комахи-хазяїна, ґрунт, мульча та рослини), використовуючи селективні середовища або методи приманки для комах. У природі ентомопатогенні *Hypocreales* можна зібрати безпосередньо із комах, які загинули, та на яких утворилися спори гриба [20; 22].

Вважається, що *M. anisopliae* є найефективнішим агентом біологічного контролю та застосовується проти жуків, термітів і сарани. *B. bassiana* найефективніше використовується проти багатьох членистоногих, прямокрилих і лускокрилих шкідливих комах. Серед усіх грибів перспективних продуцентів біоінсектицидів (мікоінсектицидів) є мікроорганізми *B. bassiana* та *M. anisopliae* становлять 33,9%, *Isaria fumosorose* – 5,8% та *B. brongniartii* – 4,1% відповідно [11].

Ентомопатогенні віруси. З усіх ентомопатогенних мікроорганізмів віруси є найбільш специфічними. Їм притаманна надзвичайна вибірковість патогенної дії, тобто здатність уражувати один або декілька видів членистоногих без шкоди для інших. Ця їх особливість є теоретичною

гарантією безпеки для нецільових організмів. Віруси мають надзвичайну здатність до розмноження всередині живої клітини. Основними елементами частинки віріону, які укладені в білкову оболонку, що називається капсидом, є гени, що містять ДНК і РНК. Специфічні для комах віруси переважно спричиняють високу патогенність на стадії гусені у деяких комах. Комахи заражаються шляхом споживання частинок вірусу, тоді як інфекція від однієї комахи до іншої передається під час спарювання та відкладання яєць. Найбільш відомими ентомопатогенами є паличкоподібні бакуловіруси двох груп — віруси поліедрозів та віруси гранулозів. Вони спричиняють загибель лускокрилих шкідливих фітофагів бавовника, рису, фруктів та овочів. Серед 73 відомих родин вірусів 13 родин *Baculoviridae* належать до ентомопатогенних вірусів. Представники цих 13 родин виявляють високу патогенність щодо *Diptera*, *Hymenoptera*, *Isoptera*, *Lepidoptera*, *Neuroptera* та *Orthoptera*. Нуклеополіедровірус (NPV) і грануловірус (GV) є двома родами родини *Baculoviridae*. В Індії проводиться успішна боротьба із популяціями *Helicoverpa* spp. і *Spodoptera* spp. за допомогою NPV у цитрусових, на бавовні, какао, кукурудзі, арахісі, бобових, картоплі, сорго, тютюні, помідорах та інших овочах [11; 24; 25].

Незважаючи на те, що ентомопатогенні віруси є ефективними у регуляції чисельності фітофагів, їх складність у масовому виробництві, швидка деградація в навколишньому середовищі та висока видова специфічність зробили їх менш поширеними серед аграріїв. Однак, останні досягнення в розробці нових клітинних ліній комах, придатних для інфікування вірусом *in vitro*; і великий розвиток бакуловірусів, як векторів експресії гетерологічних білків, відчинив двері для розробки рекомбінантних вірусних частинок, які покращили вірулентність проти низки шкідливих фітофагів і мають підвищену польову ефективність [24; 31]. Найвідомішими препаратами на основі ентомовірусів вважаються «Мадекс Твін», «Хеліковек»,

«Вірин-ЕНШ», «Вірин-АБМ», «Вірин-ГЯП», «Вірин-ЕКС», «Вірин-ОС».

Біоінсектициди, розроблені на основі NPV, вважаються чудовою заміною хімічних пестицидів та найкращим варіантом для контролю чисельності комах, які стають стійкими до хімічних пестицидів. Було показано, що стійкі популяції комах *Helicoverpa zea* (Boddie) та *Helicoverpa armigera* (Übner) швидко знищуються подібними біоінсектицидами. Біоінсектициди, на основі бакуловірусів, використовуються для регуляції чисельності популяцій перетинчастокрилих і лускокрилих шкідливих фітофагів у всьому світі. Наприклад, в Індії, виробництво NPV у комерційних цілях здійснюється на невеликих підприємствах. У Хайдерабаді в Міжнародному науководослідному інституті рослинництва для напівзасушливих тропіків (ICRISAT) було проведено навчання для фермерів щодо виробництва вірусу нуклеополіедрозу *H. armigera* (HaNPV). Препарат використовували у вигляді сирого відфільтрованого екстракту, який вносять на поле. В Індії та Непалі, для захисту фермерських господарств від фітофагів, у 96 селах були створені виробничі підрозділи NPV. Незважаючи на те, що препарати на основі грануловірусу недоступні для вільного продажу в Індії, під час досліджень було виявлено, що вони дуже ефективні для контролю чисельності з *Chilo infuscatellus* (Snellen) на цукровій тростині та для регуляції кількості личинок молі діамантової [24].

Роль біоінсектицидів у захисті сільськогосподарських культур. Розглядаючи сільськогосподарські екосистеми, важко не виокремити, як основну проблему для врожайності та виробництва, збитки, спричинені шкідливими фітофагами та патогенами, що призводить до зниження родючості ґрунту в усьому світі. Біологічний спосіб боротьби з комахами-шкідниками на сільськогосподарських культурах є одним з екологічно визнаних методів [26]. За оптимальних польових умов застосування одного біопестициду може бути визнано ефективним, але його необхідно додатково покращувати шляхом поєднання кіль-

кох корисних мікроорганізмів. Вже давно було помічено, що шкідливі комахи стають стійкими за постійного впливу тих самих пестицидів (як хімічних, так і біологічних), які постійно використовуються. Тому, існує постійна потреба у розробці нових препаратів, та їх комбінацій, для регуляції чисельності популяції шкідливих фітофагів. Існує низка повідомлень щодо високо-ефективного застосування комбінації біоінсектицидів різних типів. Так, наприклад, застосування бактерії *B. thuringiensis* і вірусу поліедрозу засвідчили високу здатність до контролю популяції *Colias philodice* (Goddard) у Каліфорнії. У деяких випадках проводили застосування мікробних метаболітів разом із патогенними грибами для контролю популяції *Aedes aegypti* (Linnaeus) і такий синергічний вплив демонстрував більш ефективну дію. Багаторазово показано, що правильна комбінація ентомопатогенів контролює популяцію комах так само, як за використання інсектициду, наприклад, імідаклоприду. Отже, саме застосування ентомопатогенів, зокрема бактерії, гриби та віруси в поєднанні, є найбільш перспективним інтегрованим підходом до контролю популяцій шкідливих комах для сталого сільськогосподарства [11].

Синтетичні інсектициди використовуються переважно як основний метод контролю чисельності зі шкідливих фітофагів, але через швидко виникаючу резистентність більшість із них є неефективними. Наприклад, повідомляється, що резистентність комах спричиняє посилення використання хімічних пестицидів проти *Tuta absoluta* (Meugick) у багатьох країнах світу — Іспанії, Бразилії, майже по всій Африці тощо. Так, Туніс зареєстрував 18 нових інсектицидів упродовж 2009–2016 рр. після інвазії *T. absoluta* і всі вони виявилися неефективними [10; 23; 27; 28]. Інтенсивне використання синтетичних інсектицидів для регуляції чисельності цієї шкідливої комахи в поєднанні з біологічними посилює селективний тиск *T. absoluta* на стійкість до інсектицидів. У Південній Америці та Європі виявлено стійкість до звичайних інсектицидів, як-от органофосфати,

піретроїди, картап гідрохлорид, діаміди та авермектини [10; 27; 28; 30]. Основні механізми їх резистентності сформувалися через зміну чутливості мішені та/або посилення детоксикації, залежно від хімічного класу застосованого препарату. У Північній Нігерії відзначено про резистентність до цихалотрину (піретроїду типу II), пропоксуру та хлорпірифос-метилу через мутацію ферменту, що лежить в основі проблем регуляції чисельності інвазивної шкідливої комахи за допомогою пестицидів [29; 30]. Також враховуючи високу вартість синтетичних пестицидів для фермерів, еволюція стійкості до пестицидів значно збільшить втрати для фермерів, які й так обмежені в ресурсах. Загалом, застосування біопестицидів у інтегрованих системах захисту дає можливість стабілізувати екологічну рівновагу в агроценозі та істотно зменшити кількість хімічних пестицидів задля збереження корисних видів комах та мінімізації впливу на навколишнє середовище.

Тому, важливо використовувати розроблені для захисту безпечно для довкілля стратегії контролю, які включають такі заходи, як сівозмінна, видалення та знищення зараженого рослинного матеріалу, використання природних для фітофагів ворогів (паразитів, хижаків, ентомопатогенів тощо), застосування комбінації біоінсектицидів різних типів і вирощування стійких сортів рослин. Інтеграція цих методів одне із одним та з менш небезпечними для навколишнього середовища інсектицидами є важливою основою для регуляції чисельності шкідливих фітофагів без шкоди для довкілля. Особливо перспективною альтернативою використанню синтетичних пестицидів вважаються ентомопатогенні мікроорганізми та їх продукти життєдіяльності.

ВИСНОВКИ

Мікроорганізми мають безліч дієвих шляхів для контролю чисельності шкідливих фітофагів, що є дуже ефективними для біологічного контролю їх чисельності. Наразі існує багато природних ентомопатогенних штамів мікроорганізмів, на осно-

ві яких виготовляються біоінсектициди. Найдослідженішими й широко розповсюдженими серед бактерій є представники родин *Bacillaceae* і *Streptococcaceae*. Найпоширеніші серед грибів, які використовуються у сільському господарстві проти шкідливих фітофагів у якості біопестицидів є *Metarhizium* та *Beauveria*. Незважаючи на всі переваги ентомопатогенних вірусів, складність у їх масовому виробництві, легка втрата властивостей в навколишньому середовищі та висока видова специфічність збрили їх найменш поширеними серед

аграріїв. Загалом, вважається найбільш ефективним застосування комбінації біоінсектицидів різних типів та додаткова інтеграція інших методів захисту, як-от сівозміна та боротьба із бур'янами.

Розуміння механізмів дії біологічних препаратів, залежно від основної його діючої речовини (мікроорганізму чи продукту його життєдіяльності) може дати можливість якісніше та ефективніше їх застосовувати для отримання максимальних урожаїв за екологічно чистого вирощування рослин.

ЛІТЕРАТУРА

1. Федоренко В.П., Мостов'як С.М., Мостов'як І.І. Екологічно безпечні методи контролю чисельності шкідників у сучасних агротехнологіях. *Агроєкологічний журнал*. 2021. № 4. С. 64–74. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2021.252957>.
2. Dhuldhaj U.P., Singh R. and Singh V.K. Pesticide contamination in agro-ecosystems: toxicity, impacts, and bio-based management strategies. *Environmental Science and Pollution Research*. 2023. Vol. 30 (4). P. 9243–9270. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-022-24381-y>.
3. Фоменко О.О. Оцінка хімічних препаратів для захисту яблуні від шкідників за екотоксикологічними показниками. *Агроєкологічний журнал*. 2023. № 3. С. 116–127. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.3.2023.287770>.
4. Sinha K.K., Choudhary A.K. and Kumari P. Entomopathogenic fungi. *Ecofriendly pest management for food security* / Ed. by Omkar. 2016. P. 475–505. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803265-7.00015-4>.
5. Гунчак М. Біологічний метод захисту яблуні проти зеленої яблуневої попелиці. In: «ΛΟΓΟΣ»: *Collection of Scientific Papers* (May 20, 2022). Int. Cambridge, United Kingdom. P. 120–123. DOI: <https://doi.org/10.36074/logos-20.05.2022.036>.
6. Борзих О.І., Бублик Л.І., Гунчак М.В. та ін. Екотоксикологічні параметри застосування біопестицидів, розробка та адаптація біологічних систем захисту яблуні від шкідників та хвороб до ґрунтовокліматичних умов та фітосанітарного стану агроценозу. *Фітосанітарна безпека*. 2023. № 68. С. 3–26. DOI: <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.3-26>.
7. Мостов'як І.І., Дем'янюк О.С., Лісовий М.М. Екологічна структура шкідливого ентомокомплексу агроценозів зернових злакових культур центрального лісостепу України. *Агроєкологічний журнал*. 2020. № 2. С. 31–39. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2020.207678>.
8. Stahly D.P., Andrews R.E. and Yousten A.A. The genus *Bacillus*—Insect pathogens. *Prokaryotes*. 2006. Vol. 4. P. 563–608. DOI: https://doi.org/10.1007/0-387-30744-3_17.
9. Sharma L., Bohra N., Singh R.K. and Marques G. Potential of entomopathogenic bacteria and fungi. *Microbes for Sustainable Insect Pest Management. Sustainability in Plant and Crop Protection* / Khan M. and Ahmad W. (Eds.). Cham. 2019. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-23045-6_4.
10. Tarusikirwa V.L., Machezano H., Mutamiswa R., Chidawanyika F. and Nyamukondiwa C. *Tuta absoluta* (Meyrick) (*Lepidoptera: Gelechiidae*) on the «Ofensive» in Africa. *Prospects for Integrated Management Initiatives. Insects*. 2020. Vol. 11. P. 764. DOI: <https://doi.org/10.3390/insects11110764>.
11. Thakur N., Tomar P., Kaur S. and Jhamta S. Entomopathogenic soil microbes for sustainable crop protection. *Soil microbiomes for sustainable agriculture: functional annotation. Sustainable Development and Biodiversity* / Ed. by Ajar Nath. 2021. P. 529–571. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-73507-4_17.
12. Adepeju D.M., Uwanta L.I., Agu K.C. et al. Umeoduagu N.D. Mosquito larvae biocontrol potential of *Bacillus thuringiensis* isolated from soil samples. *International Journal of Research Publication and Reviews*. 2023. Vol. 4 (8). P. 1899–1906. URL: https://www.researchgate.net/publication/373237930_Mosquito_Larvae_Biocontrol_Potential_of_Bacillus_Thuringiensis_Isolated_from_Soil_Samples.
13. Astuto M.C. and Cattaneo I. *Bacillus thuringiensis*. *Encyclopedia of Toxicology* (Fourth Edition). 2024. Vol. 1. P. 893–901. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824315-2.00491-7>.
14. Bravao A., Likitvivatanavongb S., Gillb S.S. and Soberóna M. *Bacillus thuringiensis*: A story of a successful bioinsecticide. *Insect Biochem Mol Biol*. 2011. Vol. 41 (7). P. 423–431. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2011.02.006>.
15. Gu J., Ye R., Xu Y. et al. A historical overview of analysis systems for *Bacillus thuringiensis* (Bt) Cry proteins. *Microchemical Journal*. 2021. Vol. 165. P. 106137. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.microc.2021.106137>.
16. Шерстобоева О.В., Крижко А.В., Кузнецова Л.М. Екологічні аспекти застосування *Bacillus thuringiensis* у системі захисту картоплі від колорадського

- жука. *Агроекологічний журнал*. 2010. № 3. С. 234–236.
17. Schwenk V., Riegg J., Lacroix M., Martlbauer E. and Jessberger N. Enteropathogenic Potential of *Bacillus thuringiensis* isolates from soil, animals, food and biopesticides. *Foods*. 2020. Vol. 9 (10). P. 1484. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods9101484>.
 18. Mora M.A.E., Castilho A.M.C. and Fraga M.E. Classification and infection mechanism of entomopathogenic fungi. *Arquivos do Instituto Biológico*. 2017. Vol. 84. P. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1590/1808-1657000552015>.
 19. Dinkwar G.T. and Ashwini E. Entomopathogenic fungi: need of sustainable agriculture. *Biocita Research Today*. 2022. Vol. 4 (10). P. 657–661. URL: <https://www.biospub.com/index.php/bioretoday/article/view/1679>.
 20. Sandhu S.S., Shukla H., Aharwal R.P., Kumar S. and Shukla S. Efficacy of entomopathogenic fungi as green pesticides: current and future prospects. *Microorganisms for Green Revolution. Microorganisms for Sustainability* / Panpatte D. et al. (Eds.). Singapore. 2017. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-6241-4_17.
 21. Altinok H.H., Altinok M.A. and Koca A.S. Modes of action of entomopathogenic fungi. *Current Trends in Natural Sciences*. 2019. Vol. 8 (16). P. 117–124. URL: https://www.researchgate.net/publication/338390298_Modes_of_Action_of_Entomopathogenic_Fungi#fullTextFileContent.
 22. Bava R., Castagna F., Piras C. et al. Entomopathogenic fungi for pests and predators control in beekeeping. *Veterinary Sciences*. 2022. Vol. 9 (2). P. 95. DOI: <https://doi.org/10.3390/vetsci9020095>.
 23. Zekeya N., Chacha M., Ndakidem P.A. et al. Tomato Leafminer (*Tuta absoluta* Meyrick 1917). A threat to Tomato production in Africa. *Journal of Agriculture and Ecology Research International*. 2017. Vol. 10. P. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.9734/JAERI/2017/28886>.
 24. Raj M.N., Samal I., Paschapur A. and Subbana A.R.N.S. Entomopathogenic viruses and their potential role in sustainable pest management. *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering* / Harikesh Bahadur Singh et al. (Eds.). Elsevier, 2022. P. 47–72. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85579-2.00015-0>.
 25. Reid S., Malmanche H., Chan L., Popham H. and Van Oers M.M. Production of entomopathogenic viruses. *Mass Production of Beneficial Organisms (Second Edition)* / Juan A. Morales-Ramos et al. (Eds.). 2023. P. 375–406. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00020-8>.
 26. Deka B., Baruah C. and Babu A. Entomopathogenic microorganisms: their role in insect pest management. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 2021. Vol. 121 (31). DOI: <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00466-7>.
 27. Biondi A., Guedes R.N.C., Wan F.-H. and Desneux N. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive south american Tomato pinworm, *Tuta absoluta*: past, present, and future. *Annual Review of Entomology*. 2018. Vol. 63. P. 239–258. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-034933>.
 28. Silva G.A., Picanco M.C., Bacci L. et al. Control failure likelihood and spatial dependence of insecticide resistance in the tomato pinworm, *Tuta absoluta*. *Pest Management Science*. 2011. Vol. 67. P. 913–920. DOI: <https://doi.org/10.1002/ps.2131>.
 29. Bala I., Mukhtar M., Saka H., Abdullahi N. and Ibrahim S. Determination of insecticide susceptibility of field populations of tomato leaf miner (*Tuta absoluta*) in Northern Nigeria. *Agriculture*. 2019. Vol. 9 (1). P. 7. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture9010007>.
 30. Birhan A. Tomato leafminer [(*Tuta absoluta* Meyrick) (*Lepidoptera: Gelechiidae*)] and its current ecofriendly management strategies: A review. *Journal of agricultural biotechnology and sustainable development*. 2018. Vol. 10. P. 11–24. DOI: <https://doi.org/10.5897/JABSD2018.0306>.
 31. Harish S., Murugan M., Kannan M. et al. Entomopathogenic viruses. *Microbial Approaches for Insect Pest Management*. Singapore. 2021. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-16-3595-3_1.

REFERENCES

1. Fedorenko, V.P., Mostoviak, S.M. & Mostoviak, I.I. (2021). Ekologichno bezpechni metody kontroliu chyslenosti shkidnykiv u suchasnykh ahrotekhnolohiiah [Ecologically safe methods of controlling the number of pests in modern agricultural technologies]. *Ahroekologichnyi zhurnal — Agroecological journal*, 4, 64–74. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2021.252957> [in Ukrainian].
2. Dhuldhaj, U.P., Singh, R. & Singh, V.K. (2023). Pesticide contamination in agro-ecosystems: toxicity, impacts, and bio-based management strategies. *Environmental Science and Pollution Research*, 30 (4), 9243–9270. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-022-24381-y> [in English].
3. Fomenko, O.O. (2023). Otsinka khimichnykh preparativ dlia zakhystu yabluni vid shkidnykiv za ekotoksykologichnymy pokaznykamy [Evaluation of chemical preparations for apple tree protection against pests according to ecotoxicological indicators]. *Ahroekologichnyi zhurnal — Agroecological journal*, 3, 116–127. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.3.2023.287770> [in Ukrainian].
4. Sinha, K.K., Choudhary, A.K., Kumari, P. & Omkar (Ed.). (2016). Entomopathogenic fungi. *Ecofriendly pest management for food security*. (pp. 475–505). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803265-7.00015-4> [in English].
5. Gunchak, M.V. Biolohichnyy metod zakhystu yabluni proty zelenoyi yabluneyoyi popelytsi [Biological method of apple tree protection against green apple aphid]. «ΛΟΓΟΣ»: *Collection of Scientific Papers*. (pp. 120–123). Cambridge, United Kingdom. DOI: <https://doi.org/10.36074/logos-20.05.2022.036> [in Ukrainian].

6. Borzykh, O.I., Bublyk L.I., Hunchak M.V. et al. (2023). Ekotoksykologichni parametry zastosuvannya biopestytydiv, rozrobka ta adaptatsiia biolohichnykh system zakhystu yabluni vid shkidnyktiv ta khvorob do gruntovoklimatychnykh umov ta fitosanitarnoho stanu ahrotsenozu [Ecotoxicological parameters of the use of biopesticides, development and adaptation of biological systems for the protection of apple trees from pests and diseases to soil and climatic conditions and the phytosanitary state of the agrocenosis]. *Fito-sanitarna bezpeka — Phytosanitary safety*, 68, 3–26. DOI: <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.3-26> [in Ukrainian].
7. Mostoviak, I.I., Demyanyuk, O.S. & Lisovyy, M.M. (2020). Ekolohichna struktura shkidlyvoho entomokompleksu ahrotsenoziv zernovykh zlakovykh kul'tur tsentral'noho lisostepu ukrayiny [Ecological structure of harmful entomocomplex of agrocenoses of cereals culture of the central forest steppe of Ukraine]. *Ahroekolohichniy zhurnal — Agroecological journal*, 2, 31–39. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2020.207678> [in Ukrainian].
8. Stahly, D.P., Andrews, R.E. & Yousten, A.A. (2006). The genus *Bacillus*—Insect pathogens. *Prokaryotes*, 4, 563–608. DOI: https://doi.org/10.1007/0-387-30744-3_17 [in English].
9. Sharma, L., Bohra, N., Singh, R.K., Marques, G., Khan, M. & Ahmad, W. (Eds.). (2019). Potential of entomopathogenic bacteria and fungi. *Microbes for Sustainable Insect Pest Management. Sustainability in Plant and Crop Protection*. Cham. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-23045-6_4 [in English].
10. Tarusikirwa, V.L., Machekano, H., Mutamiswa, R., Chidawanyika, F. & Nyamukondiwa, C. (2020). *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on the «Offensive» in Africa: Prospects for Integrated Management Initiatives. *Insects*, 11, 764. DOI: <https://doi.org/10.3390/insects11110764> [in English].
11. Thakur, N., Tomar, P., Kaur, S., Jhamta, S. & Ajar, Nath Yadav (Ed.). (2021). Entomopathogenic soil microbes for sustainable crop protection. *Soil microbiomes for sustainable agriculture: functional annotation. Sustainable Development and Biodiversity*. (pp. 529–571). Springer. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-73507-4_17 [in English].
12. Adepeju, D.M., Uwanta, L.I., Agu, K.C. et al. (2023). Mosquito larvae biocontrol potential of *Bacillus thuringiensis* isolated from soil samples. *International Journal of Research Publication and Reviews*, 4 (8), 1899–1906. URL: https://www.researchgate.net/publication/373237930_Mosquito_Larvae_Biocontrol_Potential_of_Bacillus_Thuringiensis_Isolated_from_Soil_Samples [in English].
13. Astuto, M.C. & Cattaneo, I. (2024). *Bacillus thuringiensis*. *Encyclopedia of Toxicology* (Fourth Edition), 1, 893–901. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824315-2.00491-7> [in English].
14. Bravao, A., Likitvitanavongb, S., Gillb, S.S. & Soberóna, M. (2011). *Bacillus thuringiensis*: A story of a successful bioinsecticide. *Insect. Biochem. Mol. Biol.*, 41 (7), 423–431. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2011.02.006> [in English].
15. Gu, J., Ye, R., Xu, Y. et al. (2021). A historical overview of analysis systems for *Bacillus thuringiensis* (Bt) Cry proteins. *Microchemical Journal*, 165, 106137. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.microc.2021.106137> [in English].
16. Sherstoboieva, O.V., Kryzhko, A.V. & Kuznietsova, L.M. (2010). Ekolohichni aspekty zastosuvannya *Bacillus thuringiensis* u systemi zakhystu kartopli vid koloradskoho zhuka [Ecological aspects of the use of *Bacillus thuringiensis* in the potato protection system against the Colorado potato beetle]. *Ahroekolohichniy zhurnal — Agroecological journal*, 3, 234–236 [in Ukrainian].
17. Schwenk, V., Riegg, J., Lacroix, M., Märtlbauer, E. & Jessberger, N. (2020). Enteropathogenic Potential of *Bacillus thuringiensis* Isolates from Soil, Animals, Food and Biopesticides. *Foods*, 9 (10), 1484. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods9101484> [in English].
18. Mora, M.A.E., Castilho, A.M.C. & Fraga, M.E. (2017). Classification and infection mechanism of entomopathogenic fungi. *Arquivos do Instituto Biológico*, 84, 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1590/1808-1657000552015> [in English].
19. Dinkwar, G.T. & Ashwini, E. (2022). Entomopathogenic fungi: need of sustainable agriculture. *Biotica Research Today*, 4 (10), 657–661. URL: <https://www.biospub.com/index.php/bioretoday/article/view/1679> [in English].
20. Sandhu, S.S., Shukla, H., Aharwal, R.P., Kumar, S., Shukla, S. & Panpatte, D. et al. (Eds.). (2017). Efficacy of entomopathogenic fungi as green pesticides: current and future prospects. *Microorganisms for Green Revolution. Microorganisms for Sustainability*. Singapore. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-6241-4_17 [in English].
21. Altinok, H.H., Altinok, M.A. & Koca, A.S. (2019). Modes of action of entomopathogenic fungi. *Current Trends in Natural Sciences*, 8 (16), 117–124. URL: https://www.researchgate.net/publication/338390298_Modes_of_Action_of_Entomopathogenic_Fungi#fullTextFileContent [in English].
22. Bava, R., Castagna, F., Piras, C. et al. (2022). Entomopathogenic fungi for pests and predators control in beekeeping. *Veterinary Sciences*, 9 (2), 95. DOI: <https://doi.org/10.3390/vetsci9020095> [in English].
23. Zekeya, N., Chacha, M., Ndakidemi, P.A. et al. (2017). Tomato Leafminer (*Tuta absoluta* Meyrick 1917). A threat to Tomato production in Africa. *Journal of Agriculture and Ecology Research International*, 10, 1–10. DOI: <https://doi.org/10.9734/JAERI/2017/28886> [in English].
24. Raj, M.N., Samal, I., Paschapur, A. Subbanana, A.R.N.S. & Harikesh Bahadur, Singh et al. (Eds.). (2022). Entomopathogenic viruses and their potential role in sustainable pest management. *New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*. (pp. 47–72). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85579-2.00015-0> [in English].
25. Reid, S., Malmanche, H., Chan, L., Popham, H., Van Oers, M.M. & Juan A., Morales-Ramos et al. (Eds.). (2023). Production of entomopathogenic viruses. *Mass Production of Beneficial Organisms*

- (*Second Edition*). (pp. 375–406). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00020-8> [in English].
26. Deka, B., Baruah, C. & Babu, A. (2021). Entomopathogenic microorganisms: their role in insect pest management. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 121 (31). DOI: <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00466-7> [in English].
 27. Biondi, A., Guedes, R.N.C., Wan F.-H. & Desneux, N. (2018). Ecology, worldwide spread, and management of the invasive south american Tomato pinworm, *Tuta absoluta*: past, present, and future. *Annual Review of Entomology*, 63, 239–258. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-034933> [in English].
 28. Silva, G.A., Picanco, M.C., Bacci, L. et al. (2011). Control failure likelihood and spatial dependence of insecticide resistance in the tomato pinworm, *Tuta absoluta*. *Pest Management Science*, 67, 913–920. DOI: <https://doi.org/10.1002/ps.2131> [in English].
 29. Bala, I., Mukhtar, M., Saka, H., Abdullahi, N. & Ibrahim, S. (2019). Determination of insecticide susceptibility of field populations of tomato leaf miner (*Tuta absoluta*) in Northern Nigeria. *Agriculture*, 9 (1), 7. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture9010007> [in English].
 30. Birhan, A. (2018). Tomato leafminer [(*Tuta absoluta* Meyrick) (*Lepidoptera: Gelechiidae*)] and its current ecofriendly management strategies: A review. *Journal of agricultural biotechnology and sustainable development*, 10, 11–24. DOI: <https://doi.org/10.5897/JABSD2018.0306> [in English].
 31. Harish, S., Murugan, M., Kannan, M. et al. (2021). Entomopathogenic viruses. *Microbial Approaches for Insect Pest Management*. Singapore. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-16-3595-3_1 [in English].

Стаття надійшла до редакції журналу 29.04.2024