

Entomopatogeniniai grybai: įvairovė ir sąveikos su vabzdžiais ypatumai

Irena Nedveckytė,

Dalė Pečiulytė,

Vincas Būda

Gamtos tyrimų centras,
Akademijos 2,
LT-08412 Vilnius, Lietuva

Trumpai apžvelgiama entomopatogeninių grybų (EPG) įvairovė, taksonominė padėtis, gyvenimo ciklai. Aptariamas EPG patekimas į vabzdžio organizmą, šiam procesui svarbūs kai kurie ląsteliniai ir molekuliniai mechanizmai, specifiškumas (EPG plataus ir siauro spektro rūšys, jų poveikio vabzdžiams lyginamoji analizė), EPG sąveikos su vabzdžiais įvairovė. Nurodomi geriausiai žinomi EPG išskiriami mikotoksinai, pateikiamos jų molekulinės struktūros. Apžvelgiamos EPG praktiškai taikomos integruotos apsaugos nuo kenksmingų vabzdžių kontrolės sistemos strategijos, nurodoma konkrečių taikymo pavyzdžių. Pateikiami pramoninių EPG ar jų mikoinsekticidų preparatų pavadinimai, gamintojai, kenksmingų vabzdžių rūšys, kurioms naudojami preparatai siekiant apsaugoti kultūrinius augalus.

Raktažodžiai: apžvalga, mikotoksinai, gyvenimo ciklas, specifiškumas, augalų apsauga

ĮVADAS

Šiuo metu pasaulyje apie 750 grybų rūšių (priklaušančių maždaug 90 šeimų) yra laikomos patogeniškoms vabzdžiams (Gunde-Cimerman et al., 1998; Khachatourians, Sohail, 2008). Entomopatogeniniai grybai (toliau – EPG) tarpsita visose buveinėse, kuriose gyvena vabzdžiai. Šie grybai randami visose klimatinėse zonose, net už šiaurės ir pietų poliarinių ratų (Eilenberg et al., 2007). *Tolypocladium cylindrosporum* W Gams, *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. ir *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin rasti Norvegijos (Klingen et al., 2002), *B. bassiana*, *M. anisopliae* ir *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr. – Suomijos poliarinėje dalyje (Vänninen, 1995). Antarktyje iš kolembolų *Cryptopygus antarcticus* Willem išskirtas endeminis entomopatogenas *Paecilomyces antarcticus* (Bridge et al., 2005).

Aukštis virš jūros lygio taip pat turi įtakos EPG paplitimui. Nedidelis aukštis (iki 1 600 m) tokio poveikio neturi (Quesada-Moraga et al., 2007),

tačiau nuodugnesni EPG tyrimai įvairiose aukštumose (Sun, Liu, 2008) rodo ryškų poveikį patogeniškų grybų paplitimui ir įvairovei.

Nepriklausomai nuo geografinės vietovės EPG, susieti su įvairiomis vabzdžių rūšimis arba kaip saprotrofai, yra randami įvairioje aplinkoje (Samson et al., 1988). Jie aptinkami miško (Burgess, 1981; Evans, 1982; Aung et al., 2008), dirvožemio (Samson et al., 1988; Keller & Zimmerman, 1989) ir vandens (žr. Jeffs, 1999) ekosistemose.

EPG SISTEMATIKA

EPG, kaip ir kitų grybų, trofinių grupių klasifikacija sudėtinga ir iki šiol nėra nusistovėjusi. Ilgą laiką EPG buvo priskiriami šiems skyriams: chitridiomikotų (Chytridiomycota), oomikotų (Oomycota), zigomikotų (Zygomycota), papėdgrybūnų (Basidiomycota), aukšliagrybūnų (Ascomycota) ir deuteromikotų (Deuteromycota) (1 lentelė). Šiuo metu mokslininkai, turėdami naujų duomenų apie Deuteromycota skyriaus grybų vystymąsi ir genetiką, yra linkę atsisakyti (pvz., Sung et al., 2007) šio skyriaus.

*El. paštas: inedveckyte@gmail.com; vincas.buda@gamtostyrimai.lt; dalia.peciulyte@botanika.lt

1 lentelė. Vyraujanti pagrindinių entomopatogeninių grybų klasifikacija (pagal Jeffs, 1999)

Skyrius	Klasė	Eilė	Gentis	Rūšis
Ascomycota	Hemiascomycetes	<i>Endomycetales</i>	<i>Blastodendrion</i>	<i>pseudococci</i>
			<i>Monosporella</i>	<i>unicuspidata</i>
			<i>Mycoderma</i>	sp.
	Laboulbeniomyces	<i>Laboulbeniales</i>	<i>Fanniomyces</i>	<i>ceratophorus</i>
			<i>Filariomyces</i>	<i>forficulae</i>
			<i>Hesperomyces</i>	<i>virescens</i>
			<i>Trenomyces</i>	<i>histophthorus</i>
	Loculoascomycetes	<i>Pleosporales</i>	<i>Podenectria</i>	<i>coccicola</i>
		<i>Myriangiales</i>	<i>Myrangium</i>	<i>duriaei</i>
	Plectomycetes	<i>Ascosphaerales</i>	<i>Ascosphaera</i>	<i>apis</i>
	Pyrenomycetes	<i>Sphaeriales</i>	<i>Cordycepioideus</i>	<i>bisporus, octosporus</i>
			<i>Cordiceps</i>	<i>aphodii, lloydii, militaris, sphagnum, sphicocephalia, scotana, taylori</i>
			<i>Torrubiella</i>	<i>carnata, rubra</i>
			<i>Nectria</i>	<i>flammea</i>
			<i>Hypocrella</i>	<i>amomi</i>
			<i>Calonectria</i>	<i>pruinosa</i>
Basidiomycota	Phragmobasidiomycetes	<i>Septobasidiales</i>	<i>Septobasidium</i>	<i>clelandii</i>
			<i>Uredinella</i>	sp.
Chytridiomycota	Chytridiomycetes	<i>Blastocladales</i>	<i>Coelomomyces</i>	<i>opifexi, dodgei, sporophorae</i>
			<i>Coelomycidium</i>	<i>simulii</i>
			<i>Chytridiales</i>	<i>Myiophagus</i>
Oomycota	Oomycetes	<i>Legenidiales</i>	<i>Lagenidium</i>	<i>giganteum</i>
		<i>Saprolegniales</i>	<i>Aphanomyces</i>	<i>sexualis</i>
			<i>Leptolegnia</i>	<i>chapmanii</i>
			<i>Couchia</i>	sp.
Zygomycota	Trichomycetes	<i>Amoebidiales</i>	<i>Amoebidium</i>	<i>parasiticum</i>
		<i>Assellariales</i>	<i>Asellaria</i>	<i>aselli</i>
		<i>Eccrinales</i>	<i>Taeniella</i>	<i>carcini</i>
		<i>Harpellales</i>	<i>Legeriomyces</i>	spp.
	Zygomycetes	<i>Entomophthorales</i>	<i>Basidiobolus</i>	<i>ranarum</i>
			<i>Conidiobolus</i>	<i>coronata, major, obscurus</i>
			<i>Entomophaga</i>	<i>aulicae, grylli, kansana</i>
			<i>Entomophthora</i>	<i>culicis, erupta, muscae</i>
			<i>Erynia</i>	<i>zquatica, castrans, neoaphidis, radicans, rhizospora, virescens</i>
			<i>Massopora</i>	<i>cicadina, levispora</i>
			<i>Meristacrum</i>	sp.
			<i>Neozygites</i>	
		<i>Mucorales</i>	<i>Mucor</i>	<i>hiemalis</i>
			<i>Sporodiniella</i>	<i>umbellata</i>
			<i>Aschersonia</i>	<i>aleyrodii, turbinata</i>
Deuteromycota*	Coelomycetes		<i>Tetranacrium</i>	sp.
			<i>Akanthomyces</i>	<i>aculeatus</i>

1 lentelė (tęsinys)

Skyrius	Klasė	Eilė	Gentis	Rūšis
			<i>Aspergillus</i>	<i>flavus, parasiticus, niger</i>
			<i>Beauveria</i>	<i>alba, amorpha, bassiana, densa, brongniartii, velata, vermiconia</i>
			<i>Culicinomyces</i>	<i>clavisporus</i>
			<i>Engyodontium</i>	<i>araneorum</i>
			<i>Fusarium</i>	<i>avenaceum, coccophilum</i>
			<i>Gibellula</i>	<i>alata, letopus, pulchra</i>
			<i>Hirsutella</i>	<i>aphidis, citrifomis, entomophila, jonesii, saussurei, thompsonii, veriscolor</i>
			<i>Hemonostilbe</i>	<i>dipterigena, formicarum, muscaria</i>
			<i>Metarhizium</i>	<i>album, anisopliae, flavoviride</i>
			<i>Nomuraea</i>	<i>atypicola, rileyi</i>
			<i>Paecilomyces</i>	<i>amoeneroseus, cicadae, farinosus, fumosoroseus, lilacinus, temuipes</i>
			<i>Paraisaria</i>	<i>dubia</i>
			<i>Pleurodesmospora</i>	<i>cocurum</i>
			<i>Polycephalomyces</i>	<i>romosus</i>
			<i>Pseudogibellula</i>	<i>formicarum</i>
			<i>Sorospora</i>	<i>uvella</i>
			<i>Sporothrix</i>	<i>insectorum, isarioides</i>
			<i>Stilbella</i>	<i>buquetti, nigra</i>
			<i>Tetracrium</i>	<i>coccicolum</i>
			<i>Tilachlidium</i>	<i>cyindrosporum, nivea</i>
			<i>Verticillium</i>	<i>levanii</i>

* Formalus grybų skyrius, sudarytas iš Ascomycota ir Basidiomycota skyriams priskiriamų rūšių, kurių grybai nesudaro lytinių sporų

Pagal naujesnę sistematiką (Roy et al., 2006), dauguma EPG grybų priskiriami *Hypocreales* (iš Ascomycota skyriaus – aukšliagrybūnai) ir *Entomophthorales* (iš Zygomycota skyriaus – zigomikotai) eilėms (2 lentelė) (Roy et al., 2006; Hibbett et al., 2007). Šių grybų grupių gyvenimo ciklai skiriasi. *Entomophthorales* eilei priskiriamos penkios šeimos: *Ancylistaceae*, *Completoriaceae*, *Entomophthoraceae*, *Meristacraceae* ir *Neozygiteaceae* (Keller, Petrini 2005) su daugiau nei 220 rūšių (Keller, Wegensteiner, 2007). Pažymėtina, kad *Entomophthoraceae* ir *Neozygiteaceae* šeimas sudaro tik EPG.

Entomophthorales (2 lentelė) eilės grybai sudaro dviejų tipų nelytinio dauginimosi darinius – nelytines konidijas, arba sporas (priklausomai nuo grybo rūšies), ir lytines zigosporas. Dauginimasis nelytinėmis sporomis (konidijomis) padeda grybams greitai plisti vabzdžių populiacijose, o zigosporos padeda išgyventi nepalankias biotines ir abiotines sąlygas, tokias kaip šaltis, drėgmės stygius, šeimininko nebuvimas ir t. t. Šiems grybams būdinga ypač svarbi sporų ramybės stadija, leidžianti išgyventi iki kontakto su vabzdžiu šeimininku, (Augustyniuk-Kram, Kram, 2012). Daugelis *Entomophthorales* eilės grybų vystymosi ciklą

2 lentelė. Entomopatogeninių grybų klasifikacija (pagal Roy et al., 2006)*

Skyrius	Klasė	Eilė	Šeima	Gentis
Zygomycota	Zygomycetes	Entomophthorales	Entomophthoraceae	<i>Entomophaga</i>
				<i>Entomophthora</i>
				<i>Erynia</i>
				<i>Erynopsis</i>
				<i>Furia</i>
				<i>Massospora</i>
				<i>Strongwellsea</i>
				<i>Pandora</i>
				<i>Tarichium</i>
				<i>Zoophthora</i>
			Neozygitaceae	<i>Neozygites</i>
Ascomycota	Sordiomycetes	Hypocreales	Clavicipitaceae	<i>Beauveria</i>
				<i>Cordyceps</i>
				<i>Cordycepioideus</i>
				<i>Levanicillium</i>
				<i>Metarhizium</i>
				<i>Nomureae</i>

* Autorius (2006) pateikia tik geriausiai ištirtų grybų sistematiką ir neįtraukia Zygomycetes klasei priskiriamų *Mucor*, *Absidia* bei *Mortierella* genčių bei *Hypocreales* eilei priskiriamų *Aspergillus*, *Clonostachys*, *Fusarium*, *Penicillium* ir kitų genčių rūšių, tarp kurių randami vabzdžiams patogeniški grybai

sinchronizuoja su savo vabzdžio šeimininko vystymosi ciklu (Hajek, 1997) ir gali sukelti vabzdžių epizootijas (pvz., tokie yra *Entomophaga grylli* (Fresen.) A. Batko – skėrių, *Pandora neoaphidis* (Remaud. & Hennebert) Humber – amarų patogenai). Šių grybų pagrindu sukurti preparatai gali būti panaudojami biologinei kovai prieš augalų kenkėjus vabzdžius.

Hypocreales (2 lentelė) – monofiletinė grybų grupė, sudaryta iš augalams ir vabzdžiams patogeniškų rūšių bei augalui naudingų endofitų ir saprofitų (Rossman et al., 1999). Šios eilės entomopatogenai gamtoje dažniausiai aptinkami anamorfinės (nelytinės) stadijos ir daugelio jų lytinė fazė (telemorfa) nėra žinoma. Plinta nelytinėmis sporomis – konidijomis, kurios susidaro specialių hifų išaugų – konidijakočių – paviršiuje. Pagrindinis skirtumas nuo lytinių sporų tas, kad joms sudygas ir išauginus grybieną, susiformuoja grybo genotipas, kuris visiškai nesiskiria nuo tėvinio genotipo, t. y. susiformuoja grybų klonai. Į smulkesnius vienetus ši klasė yra skirstoma pagal konidijakočių išauginimo pobūdį ir formą. Vegetatyviškai dauginasi skleročiais. Yra žinomos tik *Cordyceps* ir *Torribiella* genčių lytinės dauginimosi stadijos. Nepalankiomis sąlygomis gali išgyventi mumifikuotame vabzdžio kūne arba

konidijų pavidalu dirvožemyje (Hajek, St. Leger, 1994; Hajek, Shimazu, 1996). Skirtingai nuo *Entomophthorales*, šie grybai lengvai auginami dirbtinėse terpėse. Šiai eilei priskiriami ir vieni patogeniškiausių kosmopolitinių grybų, tokie kaip *Aspergillus*, *Beauveria*, *Metarhizium*, *Lecanicillium* (Kavkova, Curn, 2005).

Nepaisant *Entomophthorales* ir *Hypocreales* morfologinių skirtumų, plitimas gamtoje, sugebėjimas išgyventi nepalankias sąlygas ir vabzdžio šeimininko žūtis būdinga abiejų šių taksoninių grupių grybams. Grybų parazitizmas vabzdžiams yra mirtinas. Išimtis – *Laboulbeniales* grybai, obligatiniai (ne tik vabzdžių, bet ir kitų nariuotakojų) ektoparazitai (Weir, 2004). Per vegetacijos sezoną tiek vienos, tiek kitos eilės grybų susidaro didžiuliai nelytinio dauginimosi sporų kiekiai. Sporos yra labai mažos (0,001–0,005 mm) ir lengvos, todėl oro srovių nesunkiai išnešiojamos dideliais atstumais. Šios sporos tai – nebeauganti grybo dalis (dažnai hifo fragmentas arba struktūra, susidaranti specifinio proceso metu), dauginimosi ar išlikimo nepalankioje aplinkoje stadija ir darinys. Jų citoplazma tankesnė, sienelė storesnė bei tvirtesnė, o metabolizmo greitis lėtesnis nei hifų (Jeffs, 1999), ir tas sąlygoja jų išlikimą aplinkoje.

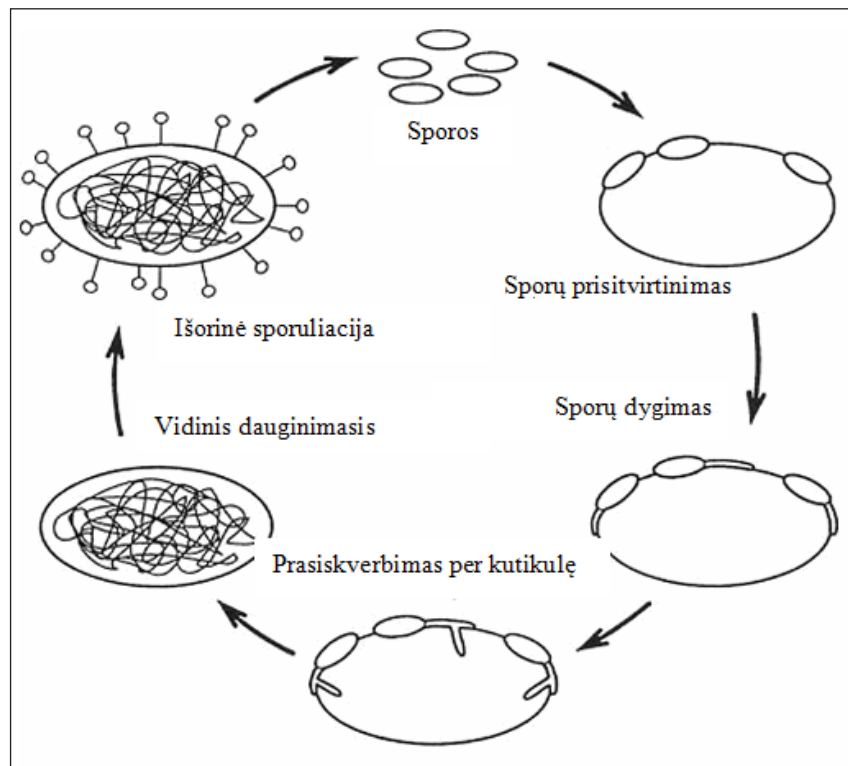
KONTAKTAS SU VABZDŽIU IR PARAZITAVIMO CIKLAS

Entomopatogeniniai grybai skiriasi nuo kitų entomopatogenų (pirmuonių, bakterijų, virusų, nematodų) tuo, kad gali patekti į šeimininką tiesiogiai pro kūno sienelę. Patogeninio grybo patekimas į šeimininką vyksta keliais etapais: sporos prisitvirtina prie kutikulės (adhezija), sudygsta, daigelis skverbiasi pro kutikulę, grybas aktyviai auga vabzdžio hemocelyje ir pagaliau grybas sporuliuoja vabzdžio kūno išorėje (1 pav.).

Svarbiausia EPG invazijos į vabzdžio kūną stadija yra sporų kontaktas ir prikibimas prie kutikulės (adhezija ant vabzdžio kūno paviršiaus). Vystymosi ciklas prasideda grybo sporai patekus ant vabzdžio. Konidija (spora) prisitvirtina prie vabzdžio kutikulės dviem etapais. Pirmasis etapas (dar vadinamas nespecifiniu) prasideda vabzdžiui atsidūrus netoli sporos, kai suveikia elektrostatinės jėgos. Užtenka vos 1 sekundės, kad spora priliptų prie šeimininko (Jeffs, 1999; Sung, 2007). Ląstelės sienelės hidrofobiškumas – vienas svarbiausių veiksmų šiame etape (Boucias, Pendland,

1991 (a, b); Holder, Keyhani, 2005). Patogeninio grybo sporą dengiantis gleivingas sluoksnis (kartais vadinamas adheziniu), sudarytas iš baltymų ir gliukanų, lengvai prisitvirtina prie vabzdžio kutikulės. Antrasis (specifinis) etapas – prisitvirtinimas pradėjus veikti specifiniams baltyminiams receptoriams – ligandams (Boucias, Pendland, 1991 (a); Boucias et al., 1988; Doss et al., 1993). Kadangi vabzdžio kutikulės pagrindiniai komponentai yra chitinas, baltymai, lipidai, pigmentai ir *N*-acilcatecholaminai (*N*-acylcatecholamines), EPG atakuoja kutikulę ekstraląstelinėmis (t. y. esančiomis ląstelės išorėje) proteazėmis, chitinazėmis, lipazėmis ar aminopeptidazėmis. EPG sporos paviršiuje esantys receptoriai atpažįsta vabzdžio kutikulės glikoproteinus, glikolipidus, kurie šiuo atveju veikia kaip kontaktiniai kairomonai. Spora pradeda dygti. Susiformuoja sporos dygimo vamzdelis ir jo tąša – pro kutikulę prasiskverbiantys hifai (Boucias, Pendland, 1991 (a); Hajek, Estabum, 2003).

Patekusios ant vabzdžio kūno ir radusios palankias temperatūros bei drėgmės sąlygas (ne žemesnę kaip 10 °C temperatūrą ir drėgną, ne mažesnę kaip 20 %), sporos pradeda dygti ir sudaro hifus.



1 pav. Bendra entomopatogeninių grybų invazyvumo schema (pagal Cheah et al., 2004)

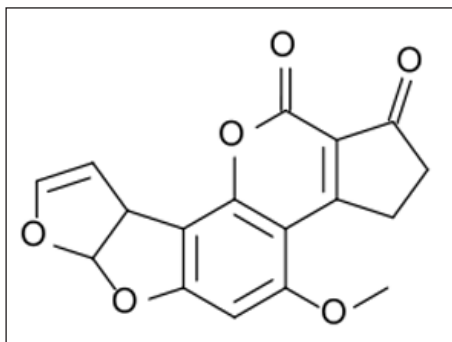
Tam tikrais fermentais (amilaze, proteaze, lipaze, esteraze, chitinaze ir kt.) ardydami kutikulę bei naudodami jos junginius mitybai, hifai skverbiasi tolyn, pasiekia vabzdžio hemolimfą bei vidaus organus. Taip plisdami skersai ir išilgai vabzdžio kūno jie greitai dauginasi ir sudaro grybieną (micelį). Subrendęs micelis skverbiasi į išorę ir išaugina dauginimosi struktūras su sporomis. Oro srovių dideliais atstumais nesunkiai išnešiojamos sporos sukelia kitų populiacijos individų mikozes.

Micelis auga greitai, absorbuodamas šeimininko maistines medžiagas. Taip grybas auga, kol pasirengia išorinei sporuliacijai (ant žuvusio vabzdžio paviršiaus). Vabzdys žūsta tuomet, kai patogenas pradeda sporuliuoti. Dažnai mechaninę pažeidimą lydi grybo išskiriami toksinai, dėl kurių poveikio vabzdys miršta dar neprasidėjus sporuliacijai. Invazyvumas ir toksiškumas lemia grybo virulentiškumą (Rohlf, Churchill, 2011).

Mikotoksinai tai – EPG antriniai medžiagų apykaitos produktai, dažniausiai mažo molekulinio svorio, pasižymintys bioaktyvumu (insekticidiniu, fitotoksiniu, antibiotiniu ir pan.). Kitaip nei pirminiai metabolitai, antriniai nėra tiesiogiai būtini EPG augimui ir reprodukcijai. Toksiški antriniai metabolitai, patekę į gyvą organizmą, sukelia mikotoksikozes (Rohlf, Churchill, 2011).

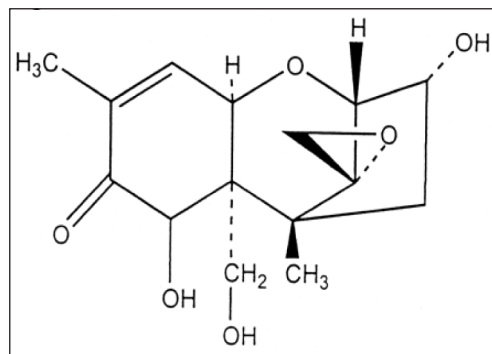
Antrinių metabolitų struktūra ir biologinis aktyvumas yra labai įvairūs. Šiuo metu yra žinoma, kad EPG gamina daugiau kaip 100 įvairių toksinų junginių. Vieni svarbiausių ir dažniausiai aptinkamų mikotoksinių yra aflatoksinai, trichotecenai, fumonizinais, ochratoksinai.

Aflatoksinai – mikotoksinių grupė, dažniausiai produkuojama *Aspergillus* genties grybų (*A. flavus*, *A. parasiticus* ir kt.). Išskiriami keturi pagrindiniai aflatoksinai – B₁, B₂, G₁, G₂ (2 pav.).



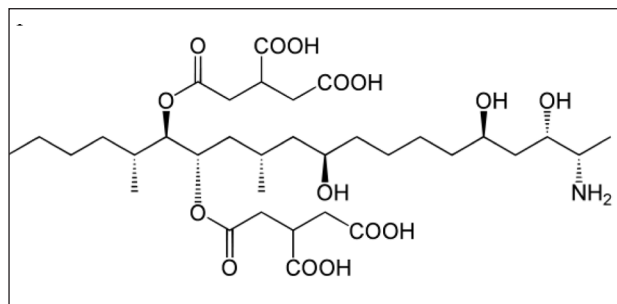
2 pav. Aflatoksinas B₁

Trichotecenai – produkuojami *Fusarium* ir kitų genčių grybų. Trichotecenai yra žinomi kaip toksikozų sukėlėjai, citotoksiški žinduolių ląstelėms (3 pav.), taip pat jie yra imunotoksiški ir stiprūs baltymų sintezės inhibitoriai (Prelusky et al., 1994).



3 pav. Deoksinivalenolis (DON) – vienas iš trichotecenų grupės mikotoksinių

Fumonizinais – kita svarbi mikotoksinių grupė. Juos sintetina *Fusarium*, *Paecilomyces*, *Metarhizium* ir kitų genčių grybai. Iš fumonizinių gamtoje gausiausiai produkuojamas fumonizinas B₁ (FB₁) (4 pav.) (Moss, 1998).

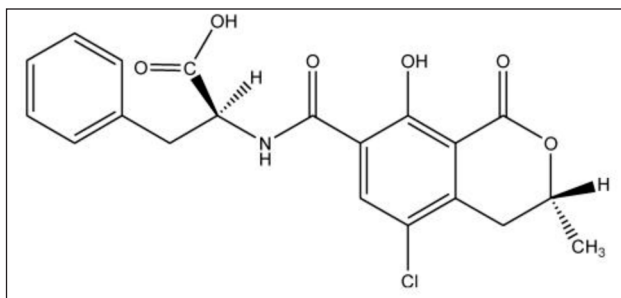


4 pav. Fumonizinas B₁

Iš ochratoksinių minėtinas *Aspergillus ochraceus* Wilh. gaminamas ochratoksinas A (OTA) (5 pav.). Šis EPG toksinas pasižymi imunotoksiniu ir neurotoksiniu poveikiu.

Be plačiai žinomų jau paminėtų mikotoksinių, EPG produkuoja ir specifinius toksinus, tokius kaip beavericinas, beauverolidai, destruksinai, hirsutelinai ir kt. (3 lentelė).

B. bassiana ir *M. anisopliae* išskiria junginius, veikiančius kaip insekticidai daugelį vabzdžių grupių

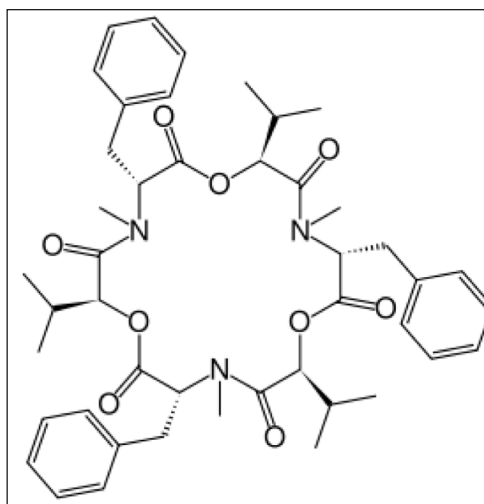


5 pav. Ochratoksinas A (OTA)

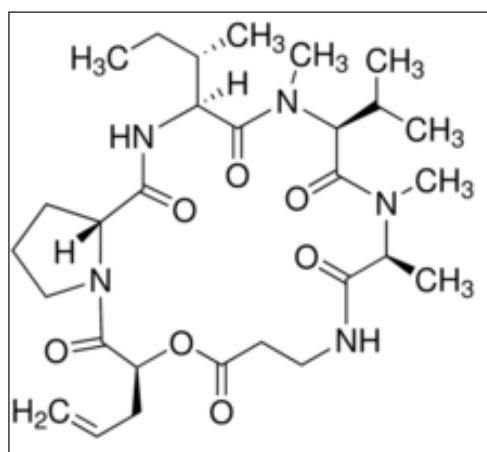
(Grove, Pople, 1980; Fornelli et al., 2004; Jestoi, 2008). Geriausiai ištirti beauvericinas ir destruksinas (abu priskiriami heksadepsipeptidams) (6, 7 pav.). Šie toksinai veikia membranų pralaidumą (jonų pernašą, lipofiliškumą) (Jestoi, 2008).

Beauvericinas – ciklinis heksadepsipeptidas (priskiriamas ir antibiotinių medžiagų grupei), sukeliantis ląstelių membranų pažeidimus (Steinrauf, 1985). Pavadintas pagal grybą, iš kurio buvo išskirtas pirmą kartą – *Beauveria bassiana*. Insekticidinis šio mikotoksino poveikis gerai dokumentuotas Hamill et al. (1969). Dabar yra žinoma, kad beauvericiną biosintetina ne tik *Beauveria*, bet ir *Paecilomyces*, *Polyporus*, *Isaria*, *Fusarium* genčių grybai (Logrieco et al., 1998; Luangsaard et al., 2009; Moretti et al., 2007).

Kitas toksinis EPG antrinis metabolitas – destruksinas yra ciklinis peptidas, sutrikdantis kalcio pusiausvyrą ląstelėje ir inhibuojantis vakuolinę



6 pav. Beauvericinas



7 pav. Destruktinas A

3 lentelė. Pagrindiniai entomopatogeninių grybų antriniai metabolitai, pasižymintys toksinėmis savybėmis (Vey et al., 2001; Male et al., 2009; Paterson, 2006; Wang, Xu, 2012)

Entomopatogeninis grybas	Antriniai metabolitai / toksinai
<i>Aspergillus flavus</i>	Aflatoksinai
<i>Aspergillus ochraceus</i>	Ochratoksinas A
<i>Beauveria bassiana</i>	Beauvericinas, dipikolininė rūgštis, oosporeinas, bassianolidas, tenelinas
<i>B. brongniartii</i>	Beauverolidas L, La
<i>Colletotrichum gloeosporoides</i>	Gloeosporonas
<i>Fusarium oxysporum</i>	Moniliforminas, hidroksilintas fumonizinas C ₁ , fumonizinas C ₄ , fuzarinė rūgštis, fuzarinas C, sambutoksinas A, benzoinė rūgštis, beauvericinas
<i>Hirsutella thompsonii</i>	Hirsutelinas A, B
<i>Levanicillium levanii</i>	Helvolio rūgštis, bassianolidas
<i>Metarhizium anispliae</i>	Citochalazinas C, D; helvolio rūgštis; destruksinas A, B, B ₂ , C, E
<i>Penicillium oxalicum</i>	Oksalo rūgštis, oksalinas, sekalono rūgštis A, D
<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	Beauverolidas L, La
<i>Trichoderma harzianum</i>	Trichorzianinas A, B; Koninginas A, C; tricholinas
<i>Verticillium lecanii</i>	Hidroksikarboksilinė rūgštis, ciklosporinas

ATPazę. Nustatyta, kad *M. anisopliae* išskiria daugiau nei 27 skirtingos struktūros destruksinus (Sihag, 2011).

Hirsutella thompsonii F. E. Fisher išskiria hirsuteliną A ir B. Hirsutelinas – antigeninis, termostabilus baltymas, priskiriamas ribotoksinų grupei. Žinoma, kad hirsutelinas A yra ypač toksiškas vaškinių kandžių (*Achroia grisella* Fabricius) vikšrams ir uodų lervoms (Sihag, 2011).

EPG SPECIFIŠKUMAS

Pagal veikimo spektrą EPG skirstomi į plataus ir siauro spektro rūšis (4 lentelė). Plataus veikimo spektro EPG paplitę visame pasaulyje, jie gali gyventi įvairiomis gamtinėmis sąlygomis ir parazituo-

ti daugelį vabzdžių rūšių. Vieni žinomiausių šiam veikimo spektrui priskiriamų rūšių – *Hypocreales* eilės grybai: *Aspergillus flavus* Link, *A. parasiticus* Speare, *Beauveria bassiana*, *B. brongniartii* (Sacc.) Petch, *Metarhizium anisopliae*, *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viėgas ir kt. Siauro veikimo spektro EPG yra specifiški ir parazituoja tik tam tikrą vabzdžių rūšį ar grupę. Tokie entomopatogeniniai grybai priskiriami *Entomophthorales* eilei. Pavyzdžiui, *Aschersonia aleyrodis* Webber parazituoja tik kelias lygiasparnių rūšis iš *Aleyrodidae* šeimos (Osborne, Landa, 1992); *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & R. S. Soper yra patogeniškas tik kelioms drugių rūšims (Goettel, 2004); *Pandora neoaphidis* parazituoja tik amarus.

4 lentelė. Plataus ir siauro veikimo spektro entomopatogeninių grybų palyginimas (pagal Pell et al., 2001; Butt, 2002; Goettel, 2004)

Entomopatogeninio grybo savybė	Siauro spektro EPG	Plataus spektro EPG
Sisteminė grupė	<i>Entomophthorales</i>	<i>Hypocreales</i>
Konidijų dydis ir sk. ant žuvusio vabzdžio	>10 µm ilgio, palyginti nedaug ant žuvusio vabzdžio	<10 µm ilgio, daug ant žuvusio vabzdžio
Konidijų sklaida	Aktyvi; išskyrus <i>Massospora</i> spp.	Neaktyvi
Gleivingas konidijos dangalas	Yra	Dažniausiai neturi; išskyrus <i>Verticillium</i> spp., <i>Hirsutella</i> spp., <i>Aschersonia</i> spp.
Protoplastai	Produkuoja daugelis rūšių	Paprastai neprodukuoja
Rizoidai	Yra	Nėra
Gebėjimas keisti vabzdžio elgseną	Gali keisti, pvz., <i>Entomophthora muscae</i> , <i>Entomophaga grylli</i>	Nekeičia
Sporuliacija iki šeimininko žūties	Dalis rūšių, pvz., <i>Strongwellsea castrans</i>	Reta
Epizootijos	Dažniausiai sukelia fitofagų epizootijas	Dažniausiai sukelia dirvožemio vabzdžių epizootijas
Šeimininkas	Parazituoja siaurą vabzdžių grupę	
Toksinai	Ištirti nepakankamai	Žinoma per 100 toksinų
Saprofitinė fazė	Dažna	Reta
Sporos ramybės stadijoje	Turi dauguma rūšių	Paprastai nėra
Virulentiškumas	Vabzdžiui infekuoti užtenka kelių sporų	Vabzdžiui infekuoti reikia daug konidijų
Sporuliacija ir sporų sudygimo laikas	Vyksta greitai	Vyksta lėtai
Antrinių, tretinių ir kt. konidijų formavimas	Dažnas	Retas
Masinė preparatų gamyba	Brangi	Pigi

Nustatyta, kad siauro spektro EPG rūšys yra patogeniškesnės toms vabzdžių rūšims, kurias veikia, pvz., šiai grupei priskiriami grybai prasišverbia pro vabzdžio kutikulę per kelias valandas ir savo auką užmuša per 4–6 dienas nuo užkrėtimo, o plataus veikimo spektro rūšims tam reikia iki paros; jos auką užmuša per 6–10 dienų (Goettel, 2004). Šiuo metu vabzdžių gausumui reguliuoti plačiau naudojami plataus veikimo spektro EPG. Tam turi įtakos kelios priežastys. Visų pirma specializuotos rūšys dažniau būna endeminės, prisitaikiusios prie specifinių biotopų ir labai konkrečių aplinkos sąlygų, kurių beveik neįmanoma atkurti laboratorijose (tas reikalinga EPG dauginimui), o tai riboja grybų platinimą įvairiuose biotopuose. Plataus veikimo spektro rūšims palankus daug platesnis aplinkos veiksmų spektras. Jie ne tokie jautrūs drėgmės stygiui, UV spinduliuotei ir kt. Taip pat vienas iš svarbių veiksmų naudojant EPG – patogeno ir šeimininko populiacijų tankumas ir sklaida. Gamtoje plataus veikimo spektro grybai aptinkami kur kas dažniau nei siauro (Goettel, 2004), todėl apie 33,9 % mikoinsekticidų gaminama *Beauveria bassiana* grybo pagrindu, 33,9 % – *Metarhizium anisopliae*, 5,8 % – *Isaria fumosorosea* ir 4,1 % – *B. brongniartii* pagrindu (de Faria, Wraight, 2007).

EPG SĄVEIKŲ SU VABZDŽIAIS ĮVAIROVĖ

Yra žinoma daugiau kaip 1 800 įvairių sąveikų tarp EPG ir vabzdžių (Jankevica, 2004). Sąveikų spektras platus – nuo antagonistinių iki simbiotinių. Vabzdys šeimininkas gali būti daugiau ar mažiau imlus EPG, ir tai priklauso nuo atsparumui palaikyti reikalingų energijos sąnaudų, konkrečios sąveikos ilgamžiškumo (filogenetinė prasme) (Resti and Koella, 2004) ir t. t. Parazitiniai EPG gali būti labai patogeniški, kai susidariusi parazito ir šeimininko sistema evoliucine prasme tebėra nauja. Vykstant koevoliucijai, grybo patogeniškumas silpnėja, vabzdžio atsparumas auga. Atsparumas patogeniui skiriasi net populiacijos viduje – tos pačios populiacijos ne visi individai yra vienodai atsparūs patogeniniam grybui. Šeimininko atsparumas / imlumas patogeniui kinta priklausomai nuo vabzdžio vystymosi stadijos – lervos stadijos mažiau atsparios nei suaugėliai (Augustyniuk-Kram, 2011).

EPG kamienų virulentiškumas tų pačių šeimininkų gali būti skirtingas priklausomai nuo

geografinės kamieno kilmės ir buveinės tipo (Biodochka et al., 2001).

Vabzdžio apsauga nuo EPG

Vabzdžio gynyba nuo EPG vyksta ląstelių lygmeniu – ji pasireiškia fagocitoze arba grybo struktūrų inkapsuliacija. Pastarasis procesas yra susijęs su melanino sinteze. Grybo propagulės, patekusios į vabzdžio hemocelį, gali būti inkapsuliuotos melanine (vykstant vadinamajam melanizacijos procesui), melaninas inhibuoja ir grybo augimą (Augustyniuk-Kram, Kram, 2012; Vestergaard et al., 1999).

Vabzdys kūno paviršiuje gali turėti fungistatinėmis savybėmis pasižyminčių junginių, inhibuojančių grybo sporų dygimą. Kai kurie nepatogeniški grybai ar bakterijos (saprofitai), esančios ant vabzdžio išorinės kutikulės, taip pat gali inhibuoti patekusių EPG dygimą (Smith, Grula, 1982).

EPG sąveikos su parazitoidais ir augalais

Atskirai paminėtina EPG sąveika su vabzdžio kūne esančiais kitais parazitiniiais vabzdžiais (parazitoidais). Parazitoidai – vienas iš biotinių veiksmų, darančių įtaką vabzdžių šeimininkų populiacijos dydžiui, o kartu (netiesiogiai) ir EPG gausai. Tuo pačiu metu viename šeimininke gali vystytis ir parazitoidas, ir patogeninis EPG. Jie konkuruoja dėl tų pačių maisto išteklių. Greičiau besivystydami EPG paprastai laimi šią kovą. Nustatyta, kad parazitoidai didina šeimininko imlumą entomopatogeniniams grybams (Brooks, 1993).

Įdomi, tačiau dar mažai ištirta EPG sąveika su vabzdžio šeimininko mitybiniais augalais. Yra duomenų, jog augalai gali naudotis EPG apsauga nuo jais mintančių vabzdžių (Elliot et al., 2000). EPG taip pat saugo augalus ir nuo fitopatogeninių grybų (rūdžių ir t. t.). Žinoma, jog *Beauveria bassiana*, *Verticillium lecanii* turi dvigubą augalui naudingą veikimą – naikina augalais mintančius vabzdžius bei slopina fitopatogeninius grybus (Burgs, 1981; Elliot et al., 2000). Nustatyta, kad nuo vabzdžio mitybinio augalo gali priklausyti EPG virulentiškumas, pvz., šiltadaržiniai baltasparniai (*Trialeurodes vaporariorum*, Westwood), kurie maitinasi agurkų lapais, yra imlesni *Paecilomyces fumosoroseus* (pagal naują sistematiką – syn. *Isaria fumosoroseus*) užkratui nei tie, kurie maitinasi pomidorų augmenija (Bolckmans et al., 1995).

EPG PRAKTINIS TAIKYMAS

Tik nedaugelis EPG rūšių yra plačiai paplitusios bei sukelia epizootines vabzdžių epidemijas – epizootijas, galinčias išnaikinti ištisas populiacijas. Ši grybų savybė ypač svarbi ekonominiu požiūriu. Viso pasaulio žemės ūkis per daug priklausomas nuo cheminių pesticidų. Tik 2 % investicijų nuo milijardinės pesticidų rinkos yra skiriama biologiniams kovos su kenkėjais metodams (Moore, Prior, 1993). Per pastaruosius 25 metus cheminiai pesticidai tampa vis mažiau populiarūs dėl įvairių priežasčių – nuolat augančios pesticidų kainos, neigiamos įtakos žmonių sveikatai, vabzdžių ir piktžolių didėjančio atsparumo cheminėms medžiagoms, neigiamo poveikio rūšims, kurios nėra tikslinės (Amuwitagama, 2004) ir pan. Todėl nuolat didėja domėjimasis biologiniais kenksmingų vabzdžių gausumo reguliavimo metodais pasitelkiant tokius agentus kaip bakterijas, virusus, pirmuonis ar grybus. Gamtoje visi šie organizmai atlieka vabzdžių populiacijų reguliatoriaus funkciją.

Pastaraisiais dešimtmečiais, siekiant sumažinti cheminių pesticidų daromą žalą, ypač susidomėta biokontrolės metodais. Biokontrolė – sąmoningas vieno organizmo naudojimas norint reguliuoti kito organizmo (kenkėjo) populiacijos dydį. Tai antagonistiniais santykiais paremtas kovos su kenkėjais būdas, kai naudojami natūralūs kenkėjų priešai ar jų veiklos produktai. 1949 m. buvo priimta *Integruota kenkėjų kontrolės* sistema (IKK, ang. *IPM – Integrated Pest Management*) (Smith, Smith, 1949), nustatanti neinsekticidinės kovos su kenkėjais priemonės, jų naudojimą. Biologinė kenkėjų kontrolė tapo svarbia IKK dalimi.

Šiuo metu išskiriami trys pagrindiniai kenkėjų biokontrolės metodai: klasikinis (introdukuojami specializuoti natūralūs kenkėjų priešai; šio metodo tikslas – sukurti ilgalaikę natūralių priešų populiaciją); apsauginis (šiuo metodu sudaromos kuo palankiausios sąlygos plisti natūraliems kenkėjų priešams, pvz., padidinamas drėgmės kiekis ir pan.); papildomasis (kai natūralioje kenkėjų aplinkoje papildomai ir ženkliai padidinamas patogeno kiekis ir taip sukeliamos dirbtinės epizootijos).

Kenksmingų vabzdžių biokontrolės būdas plačiai taikomas naudojant EPG ir priklausomai nuo naudojamo EPG kiekio kenkėjų populiacijose ski-

riamas į inokuliacijos ir masinio EPG panaudojimo metodus.

Inokuliacijos metodas – kai į kenkėjo populiaciją introdukuojami nedideli EPG kiekiai tam tikrais laiko intervalais, taip sudarant palankias sąlygas grybams prisitaikyti prie kenkėjo gyvenimo ciklo. Tai prevencinė kenksmingų vabzdžių gausumą reguliuojanti priemonė, padedanti parazitiniams grybams išlikti ir savarankiškai plisti gamtoje ilgą laiką ir neleidžianti kenkėjui sudaryti masinio dauginimosi židinių. Šiam biologinės kovos būdai tinkamiausi siauros specializacijos grybai (*Entomophthorales*) (Grund, Hirsch, 2010; Lord, 2005; Roy et al., 2006; Scholte et al. (a), 2004). Vienas iš pavyzdžių – kova su liucerniniu straubliuku – *Hypera postica* Gyllenhal. Šis vabalas iš Europos paplito JAV ir Kanadoje ir palaipsniui tapo vienu pagrindinių kenkėjų. Septintajame praėjusio amžiaus dešimtmetyje buvo nustatytas svarbus straubliuko patogeninis grybas – *Zoophthora phytonomi* (Arthur) A. Batko, sukeliantis periodines epizootijas šių vabzdžių populiacijose. Papildomai užkrėtus EPG, populiacijose galima sukelti dirbtines epizootijas (Kingsley et al., 1993). Analogiškai darbai atlikti ir reguliuojant amarų, straubliukų ir raudonųjų skruzdėlių populiacijas (Carruthers, Hural, 1990).

Masinio EPG panaudojimo metodas – kai į kenkėjų populiaciją introdukuojami dideli patogeninių grybų kiekiai, siekiant kuo greičiau sumažinti kenkėjų populiaciją. Šis kenkėjų gausumo reguliavimas taikomas tada, kai kenkėjai sudaro masinio dauginimosi židinius. Metodo paskirtis – pirmiausia sumažinti vabzdžių atsparumą aplinkos veiksniams ir, susilpnėjus jų imuniniam atsakui, sudaryti palankesnes sąlygas grybui plisti. Mikoinsekticidiniais preparatais dažniausiai naudojami *Hyphomycetes* klasės grybai (*Aspergillus*, *Beauveria*, *Metarhizium*, *Verticillium* ir kt.) (de Faria, Wraight, 2007).

EPG grybais ypač susidomėta norint sumažinti cheminių pesticidų, naudojamų kovai su kenksmingais vabzdžiais, daromą žalą. Grybai kur kas specifiskesni nei sintetiniai insekticidai, jie veikia tik tam tikrą (gana siaurą) kenkėjų grupę. Jų biodegradacijos produktai nėra tokie kenksmingi kaip cheminių insekticidų, be to, jie yra natūralus gamtos komponentas (5 lentelė).

Lietuvoje EPG tyrimai, pradėti apie 1973 m. tuometiniame LTSR Mokslų akademijos Zoologijos ir parazitologijos institute (Kabašinskaitė,

5 lentelė. Plačiausiai naudojami pramoniniai mikoinsekticidų preparatai (pagal Khachatourians, 1986; Jeffs, 1999; Butt et al., 2001; Wraight et al., 2001; Copping, 2004; Scholte et al. (a, b), 2004; Zimmermann, 2007)

Entomopatogeninis grybas	Produkto pavadinimas	Gamintojas	Gamintojo šalis	Vabzdys
<i>Aschersonia aleyrodis</i>	Aseronija		Buvusi Tarybų Sąjunga	Baltasparnių lervos
<i>Culicinyomyces clavisporus</i>			Austrija, Belgija, Čekija	Uodų lervos
<i>Hirsutella thompsonii</i>	Mycar		Austrija, Belgija, JAV	<i>Phytoptus pyri</i>
<i>Metarhizium anisopliae</i>	Bio-Cane Granules	Becker-Underwood Inc.	Australija	<i>Dermolepida albobirtum</i>
	BIO 1020		Vokietija	<i>Otiorhynchus sulcatus</i>
	Green-Guard SC	Becker-Underwood	Australija	Skėriai, žiogai
	Metaquino		Brazilija	<i>Cercopidae</i>
	TAE-001 Technical	Earth Biosciences Inc.	JAV	Straubliukai, tripsai
<i>Verticillium lecanii</i>	Mycotal	Koppert	Olandija	Baltasparniai, tripsai
	Vertalec	Koppert	Olandija	Amarai
<i>Beauveria bassiana</i>	Bio-Power	Stanes	Indija	
	BotaniGard ES; BotaniGard 22WP	Laverlam International		
	Boverol	Fytovita	Čekija	
	Conidia	LST	Kolumbija	<i>Hypothenemus hampei</i>
	Mycotrol ES; Mycotrol-O	Laveriam International	JAV	Įvairūs vabzdžiai
	Naturalis	Intrachem	Italija	Amarai
	Naturalis L	Troy Biosciences Inc	JAV	Įvairūs vabzdžiai
	ostrinil	Natural Plant Protection	Prancūzija	<i>Ostrinia nubilalis</i>
	Proecol	probioagro	Venesuela	Spodoptera
	Racer BB	SOM Phytopharma	Indija	<i>Cnaphalocrocis medinalis</i> , <i>Helicoverpa armigera</i>
	Trichobass-L; Trichobass-P	AMC Chemical/Trichodex	Ispanija	
<i>Beauveria brongniartii</i>	betel	Natural Plant	Prancūzija	<i>Hoplocheus marginalis</i>
	Biolisa-Kami-kiri	Nitto Denko	Japonija	
	Engerligspilz	Andermatt Biocontrol AG	Šveicarija	Vejų kenkėjai
	Melocont-Pilzgerste	Agifutur-Kwizda	Austrija, Italija	
<i>Isaria farinosa</i>	PFR-97	Certis USA, LLC	JAV	Amarai, tripsai, baltasparniai, erkės
	Preferal WG	BioBest Biological Systems	Belgija	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> , <i>Bemisia tabaci</i>

Zajančkauskas, 1973), yra plėtojami Lietuvos agrari-
nių ir miškų mokslų centre (Gedminas et al., 2000),
Gamtos tyrimų centre (Pečiulytė et al., 2010).

Gauta 2014 05 28
Priimta 2014 07 30

LITERATŪRA

1. Amuwitagama I. 2004. Analysis of pest management methods used for Rice stem borer (*Scirpophaga incertulas*) in Sri Lanka based on the concept of Sustainable Development. Lund University, November 2002.
2. Augustyniuk-Kram A. 2011. The parasite-host system as exemplified by the interactions between entomopathogenic fungi and insects. *Studia Ecologiae et Biothicae*. P. 51–67.
3. Augustyniuk-Kram A., Kram K. J. 2012. Entomopathogenic fungi as an important natural regulator of insect outbreaks in forests (review). In: *Forest Ecosystems – More than Just Trees*. P. 265–293.
4. Aung O. M., Soytong K., Hyde K. D. 2008. Diversity of entomopathogenic fungi in rainforests of Chiang Mai Province, Thailand. *Fungal Diversity*. Vol. 30: 15–22.
5. Bidochka M. J., Kamp A. M., Lavender T. M., Dekonging J., De Croos J. N. A. 2001. Habitat association in two genetic groups of the insect-pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*: uncovered cryptic specines? *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 67: 1335–1342.
6. Bolckmans K., Sterk G., Eyal J., Sels B., Stepman W. 1995. PreFeRal (*Paecilomyces fumosoroseus* (Wise) Brown and Smith, strain Apopka 97), a new microbiological insecticide for the biological control of whiteflies in greenhouses. *Med. Fac. Landbouw. Univ. Gent*. Vol. 46: 719–724.
7. Boucias D. G., Pendland J. C., Latge J. P. 1988. Nonspecific factors involved in attachment of entomopathogenic deuteromycetes to host insect cuticle. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 57(4): 1795–1805.
8. Boucias D. G., Pendland J. C. 1991(a). Attachment of mycopathogens to cuticle: The initial event of mycosis in arthropod hosts. In: “Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals” (Cole G. T. and Hoch H. C., eds.). Plenum Press, NY. P. 101–127.
9. Boucias D. G., Pendland J. C. 1991(b). The fungal cell wall and its involvement in the pathogenic process in insect hosts. In: “Fungal Cell Wall and Immune Response” (Latge J. P. and Boucias D. G., eds.). NATOASI Publication, Springer-Verlag, NY. P. 303–316.
10. Bridge P. D., Clark M. S., Pearce D. A. 2005. A new species of *Paecilomyces* isolated from the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus*. *Mycotaxon*. Vol. 92(1): 213–222.
11. Brooks W. M. 1993. Host-parasitoid-pathogen interactions. In: N. E. Beckage, S. N. Thompson, B. A. Federici (eds.). “Parasites and pathogens of insects” Vol. 2 Pathogens. Academic Press, San Diego. P. 231–272.
12. Burges H. D. 1981. Strategy for the microbial control of pests in 1980 and beyond. In: *Microbial Control of Pests and Plant Diseases 1970–1980*. H. D. Burges (ed.). Academic Press, London and New York. P. 797–836.
13. Butt T. M., Jackson C., Magan N. 2001. Introduction Fungal biological control agents: progress, problems and potential. In: T. M. Butt, C. Jackson, N. Magan (eds.). *Fungi as Biocontrol Agents*. Wallingford, CAB International. P. 1–8.
14. Butt T. M. 2002. Use of Entomogenous Fungi for the Control of Insect Pests. In: “Agricultural Applications”, Kempken (ed.). Springer-Verlag. P. 111–127.
15. Carruthers R. I., Hural K. 1990. Fungi as naturally occurring entomopathogens. *UCLA Symp. Molecular and Cellular Biology*. Vol. 112: 115–138.
16. Cheah C., Montgomery M. E., Salom S., Parker B. L., Costa S., Skinner M. 2004. Biological control of hemlock woolly adelgid. *USDA For. Serv. FHTET*, 22 pp.
17. Copping L. G. 2004. The manual of biocontrol agents, british crop protection council. *Crop Protection*. Vol. 23: 275–285.
18. de Faria M. R., S. P. Wraight. 2007. Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A Comprehensive List with Worldwide Coverage and International Classification of Formulation Types. *Biological Control*. Vol. 43: 237–256.
19. Doss R. P., Potter S. W., Chastagner G. A., Christian J. K. 1993. Adhesion of Nongerminated *Botrytis cinerea* Conidia to Several Substrata. *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 59(6): 1786–1791.
20. Eilenberg J., Schmidt N. M., Meyling N., Wolssted C. 2007. Preliminary survey for insect pathogenic fungi in Arctic Greenland. *IOBC/WPRS Bulletin*. Vol. 30(1): 1027–3115.
21. Elliot S. L., Sabelis M. W., Janssen A., van der Gest L. P. S., Beerling E. A. M., Fransen J. 2000. Can plants use entomopathogens as bodyguards? *Ecology Letters*. Vol. 3: 228–235.
22. Evans H. C. 1982. Entomogenous fungi in tropical forest ecosystems: an appraisal. *Ecological Entomology*. Vol. 7(1): 47–60.
23. Fornelli F., Minervini F., Logrieco A. 2004. Citotoxicity of fungal metabolites to lepidopteran (*Spodoptera frugiperda*) cell line (SF-9). *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol. 85: 74–79.
24. Gedminas A., Zolubas P., Žiogas A. 2000. *Cordyceps militaris* (Link.) Link. in the outbreak of

- Dendrolimus pini* L. in Lithuania. IOBC Bulletin. Vol. 23(2): 193–196.
25. Goettel M. S. 2004. The utility of bioassays in the risk assessment of entomopathogenic fungi. Agriculture and Agri-Food Canada Research Centre.
 26. Grove J. F., Pople M. 1980. The insecticidal activity of beauvericin and the enniatin complex. Mycopathologia. Vol. 70: 103–105.
 27. Grund J., Hirsch L. 2010. The potential of entomopathogenic fungal isolates as an environmentally friendly management option against *Acanthoscelides obtectus*. Swedish University of Agricultural Sciences. P. 1–26.
 28. Gunde-Cimerman N., Zalar P., Jeram S. 1998. Mycoflora of cave cricket *Troglophilus neglectus* cadavers. Mycopathologia. Vol. 141: 111–114.
 29. Hajek A. E., St. Leger R. J. 1994. Interactions between fungal pathogens and insect host. Annual Review of Entomology. Vol. 39: 293–322.
 30. Hajek A. E., Shimazu M. 1996. Types of spores produced by *Entomophaga maimaiga* in North America. American Entomologist. Vol. 41(1): 31–42.
 31. Hajek A. E. 1997. Ecology of terrestrial fungal entomopathogens. Advances in Microbial Ecology. Vol. 15: 193–249.
 32. Hamill R. L., Higgins G. E., Boaz H. E., Gorman M. 1969. The structure of beauvericin, a new desipeptide antibiotic toxic to *Artemia salina*. Tetrahedron Letters. Vol. 49: 4255–4259.
 33. Hajek A. E., Estabum C. C. 2003. Attachment and germination of *Entomophaga maimaiga* conidia on host and non-host larval cuticle. Journal of Invertebrate Pathology. Vol. 82(1): 12–22.
 34. Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E., Huhndorf S., James T., Kirk P. M., Lücking R., Thorsten Lumbsch H., Lutzoni F., Matheny P. B., McLaughlin D. J., Powell M. J., Redhead S., Schoch C. L., Spatafora J. W., Stalpers J. A., Vilgalys R., Aime M. C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G. L., Castlebury L. A., Crous P. W., Dai Y. C., Gams W., Geiser D. M., Griffith G. W., Gueidan C., Hawksworth D. L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R. A., Hyde K. D., Ironside J. E., Kõljalg U., Kurtzman C. P., Larsson K. H., Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J. M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J. D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J. P., Schüssler A., Sugiyama J., Thorn R. G., Tibell L., Untereiner W. A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiss M., White M. M., Winka K., Yao Y. J., Zhang N. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research. Vol. 111: 509–547.
 35. Holder D. J., Keyhani N. O. 2005. Adhesion of Entomopathogenic Fungus *Beauveria* (Cordyceps) *bassiana* to Substrata. Applied and Environmental Microbiology. Vol. 71(9): 5260–5266.
 36. Jankevica L. 2004. Ecological Associations Between Entomopathogenic Fungi and Pest Insects Recorded in Latvia. Latv. entomol. Vol. 41: 60–65.
 37. Jeffs L. B. 1999. Physical and biochemical properties of entomopathogenic fungal spores. PhD thesis, Department of Applied Microbiology and Food Sciences, University of Saskatchewan, Saskatoon.
 38. Jestoi M. 2008. Emerging Fusarium-mycotoxins fusaproliferin beauvericin, enniatins and moniliformin – A review. Critical Reviews in Food Science and Nutrition. Vol. 48: 21–49.
 39. Kabašinkaitė M., Zajančiauskas P. 1973. Svarbesnieji Lietuvos TSR sodo kenkėjai ir jų entomopatogeniniai mikroorganizmai. Acta Entomologica Lituanica. Vol. 2: 127–135.
 40. Kavkova M., Curn V. 2005. Paecilomyces fumosoroseus (Deuteromycotina: Hyphomycetes) as a potential mycoparasite on *Sphaerotheca fuliginea* (Ascomycotina: Erysiphales). Mycopathologia. Vol. 159(1): 53–63.
 41. Keller S., Petrini O. 2005. Keys to the identification of the arthropod-pathogenic genera of the families Entomophthoraceae and Neozygitaceae (Zygomycetes), with description of three new subfamilies and a new genus. Sydowia. Vol. 57: 23–53.
 42. Keller S., Wegensteiner R. 2007. Introduction in S. Keller (Ed.). Arthropod-Pathogenic Entomophthorales: Biology, Ecology, Identification. Luxembourg: Office for Official Publications of European Communities. P. 1–7.
 43. Khachatourians G. G. 1986. Production and use of biological pest control agents. Tibtech. Vol. 12: 120–124.
 44. Khachatourians G. G., Sohail S. Q. 2008. Entomopathogenic Fungi, In: A. A. Brakhage, and P. F. Zipfel (eds.). Biochemistry and molecular biology, human and animal relationships, 2nd Edition. The Mycota VI, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
 45. Kingsley P. C., Bryan M. D., Day W. H., Burger T. L., Dysart R. J., Schwable C. P. 1993. Alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae) biological control: Spreading the benefits. Environmental Entomology. Vol. 22: 1234–1250.
 46. Klingen I., Eilenberg J., Meadow R. 2002. Effects of farming system, field margins and bait insect on the occurrence of insect pathogenic fungi in soils. Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol. 91: 191–198.
 47. Logrieco A., Moretti A., Castella G., Kostecki M., Golinski P., Ritieni A., Chelkowski J. 1998. Beauvericin production by *Fusarium* species. Applied and Environmental Microbiology. Vol. 64: 3084–3088.
 48. Lord J. C. 2005. From Metchnikoff to Monsanto and beyond: The path of microbial control. Journal of invertebrate pathology. Vol. 89: 19–29.

49. Luangsaard J. J., Berkaew P., Ridkaew R., Hywel-jones N. L., Isaka M. 2009. A beauvericin hot spot in the genus *Isaria*. *Mycological Research*. Vol. 113: 1389–1395.
50. Male K. B., Tzeng Y-M., Montes J., Liu B-L., Liao W-C., Kamen A., Luong J. H. T. 2009. Probing inhibitory effects of destruxins from *Metarhizium anisopliae* using insect cell based impedance spectroscopy: inhibition vs chemical structure. *The Royal Society of Chemistry. Analyst*. Vol. 134: 1447–1452.
51. Moore D., Prior C. 1993. The potencial of mycoinsecticides. *Biocontrol News and Information*. Vol. 14: 31–40.
52. Moretti A., Mule G., Ritieni A., Logrieco A. 2007. Further data on the production of beauvericin, enniatins and fusaproliferin and toxicity to *Artemia salina* by *Fusarium* species of *Gibberella fujikuroi* specines complex. *International Journal of Food Microbiology*. Vol. 118: 158–163.
53. Moss M. O. 1998. Recent studies of mycotoxins. *Journal of Applied. Microbiology. Symposium. Supplement*. Vol. 84: 62–76.
54. Osborne L. S., Landa Z. 1992. Biological control of whiteflies with entomopathogenic fungi. *Florida entomologist*. Vol. 75(4): 15–23.
55. Paterson R. R. M. 2006. Fungi and fungal toxins as weapons. *Mycological research*. Vol. 110: 103–110.
56. Pečiulytė D., Nedveckytė I., Dirginčiutė-Vlodkienė V., Būda V. 2010. Pine defoliator *Bupalus piniaria* L. (Lepidoptera: Geometridae) and its entomopathogenic fungi. 1. Fungi isolation and testing on larvae. *Ekologija*. Vol. 56(1–2): 34–47.
57. Pell J. K., Eilenberg J., Hajek A. E., Steinkraus D. C. 2001. Biology, ecology and pest management potential of Entomophthorales. In: *Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential*. T. M. Butt, C. W. Jackson, N. Magan (eds.). CABI International. P. 71–153.
58. Prelusky D. B., Rotter B. A., Rotter R. G. 1994. Toxicology of mycotoxins, In: *Mycotoxins in Grain. Compounds Other than Aflatoxins* (J. D. Miller, H. L. Trenholm). Egan Press, St. Paul. P. 359–403.
59. Quesada-Moraga E., Navas-Cortés J. A., Maranhao E. A. A., Ortiz-Urquiza A., Santiago Ilvarez C. 2007. Factors affecting the occurrence and distribution of entomopathogenic fungi in natural and cultivated soils. *Mycological Research*. Vol. 111(8): 947–966.
60. Rohlf M., Churchill A. C. L. 2011. Fungal secondary metabolites as modulators of interactions with insects and other arthropods. *Fungal Genetics and Biology*. Vol. 48: 23–34.
61. Roy H. E., Steinkraus D. C., Eilenberg J., Hajek A. E., Pell J. K. 2006. Bizzare interactions and endgames: entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology*. Vol. 51: 331–357.
62. Rossman A. Y., Samuels G. J., Rogerson C. T., Lowen R. 1999. Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes). *Studies in Mycology*. Vol. 42: 1–248.
63. Samson R. A., Evans H. C., Latgé J. P. 1988. *Atlas of entomopathogenic fungi*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. P. 187.
64. Scholte E., Knols B. G. J., Samson R. A., Takken W. 2004(a). Entomopathogenic fungi for mosquito control: A review. *Journal of Insect Science*. Vol. 4: 19.
65. Scholte E., Knols B. G. J., Takken W. 2004(b). Autodissemination of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* amongst adults of the malaria vector *Anopheles gambiae* s.s. *Malaria Journal*. Vol. 3: 3–45.
66. Sihag R. C. 2011. Use of biopesticides for the control of insect pests. Department of Zoology & Agriculture, CCS Haryana Agricultural University. P. 1–42.
67. Smith R. J., Grula E. A. 1982. Toxic components on the larval surface of the corn earworm (*Heliothis zea*) and their effects on germination of *Beauveria bassiana*. *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol. 39: 15–22.
68. Steinrauf L. K. 1985. Beauvericin and the other enniatins. In: H. Sigel, A. Sigel (eds.). *Metal ions in biological systems – antibiotics and their complexes*. Marcel Dekker, NY. P. 139–171.
69. Smith R. F., Smith G. L. 1949. Supervised control of insects: Utilizes parasites and predators and makes chemical control more efficient. *California Agriculture*. Vol. 3(5): 3–12.
70. Sun B.-D., Liu X.-Z. 2008. Occurrence and diversity of insect-associated fungi in natural soils in China. *Applied Soil Ecology*. Vol. 39(1): 100–108.
71. Sung G.-H., Hywell-Jones N. L., Sung J.-M., Luangsa-Ard J. J., Shreshtha B., Spatafora J. W. 2007. Phylogenic classification of Cordyceps and the clavicipitaceous fungi. *Studies in Mycology*. Vol. 57: 5–59.
72. Vänninen I. 1996. Distribution and occurrence of four entomopathogenic fungi in Finland: effect of geographical location, habitat type and soil type. *Mycological Research*. Vol. 100: 93–101.
73. Vey A., Hoagland R., Butt T. M. 2001. Toxic metabolites of fungal biocontrol agents. In: T. M. Butt, C. Jackson, N. Magan (eds.). *Fungal biocontrol agents: Progress Problem and Potential*. CABI, Wallingford. P. 311–346.
74. Wang Q., Xu L. 2012. Beauvericin, a Bioactive Compound Produced by Fungi: A Short Review. *Molecules*. Vol. 17: 2367–2377.
75. Weir A. 2004. The Laboulbeniales – An Enigmatic Group of Arthropod-Associated Fungi. In: J. Seckbach (ed.). *Symbiosis – Cellular Origin. Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Vol. 4: 611–620.
76. Wraight S. P., Jackson M. A., de Kock S. L. 2001. Production, stabilization and formulation of

- fungal biological agents. In: T. M. Butt, C. Jackson, N. Magan (eds.). *Fungi as Biocontrol Agents*. CABI, Wallingford. P. 253–287.
77. Zimmermann G. 2007. Review on safety of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Science and Technology*. Vol. 17: 553–596.

Irena Nedveckytė, Dalė Pečiulytė, Vincas Būda

ENTOMOPATHOGENIC FUNGI: DIVERSITY AND PECULIARITIES OF INTERACTIONS WITH INSECTS

Summary

Diversity and taxonomic position as well as life cycles of entomopathogenic fungi (EPF) are briefly reviewed. Insect body reaching by EPF, some cellular and molecular mechanisms involved in the process, as well as specificity of fungus-insect interaction (EPF as generalists or specialists), comparative analysis of the interactions are presented. Data on diversity of EPF-insect interactions is indicated. Examples of well known mycotoxins produced by EPF as well as their molecular structures are presented. Strategies of EPF application in integrated pest management systems are reviewed, and examples of applications included. Commercial products based either on EPF or their mycotoxins are listed, including commercial names of the products as well as producers and target pest species.

Key words: review, mycotoxins, life cycle, specificity, plant protection