
УДК 632.912.2

ИНДУЦИРОВАННЫЙ ИММУНИТЕТ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ И ТРАНСГЕННЫЕ СОРТА В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ ОПТИМИЗАЦИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ АГРОЭКОСИСТЕМ

***В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, Л.И. Нефедова,
Всероссийский НИИ защиты растений, С.-Петербург — Пушкин***

Происходящее в последнее столетие усиление антропогенного воздействия на экосистемы всех типов вызывает существенные нарушения структурно-функциональной организации и фитосанитарного состояния агробиоценозов,

что требует их экологического оздоровления. Особую актуальность эта проблема приобретает в настоящее время в связи с прогрессирующим ухудшением фитосанитарного состояния посевов важнейших сельскохозяйственных

культур в результате изменений видового состава вредных организмов в агробиоценозах и массового размножения сравнительно небольшого числа наиболее вредоносных объектов, относимых к «сверхдоминантным» видам, на фоне общего обеднения биоразнообразия агроэкосистем (табл. 1). Эти виды определенно прогрессируют и процветают, несмотря на все принимаемые против них профилактические, карантинные и истребительные меры. Примерами таких видов массовых членистоногих вредителей являются колорадский жук, хлопковая совка, вредная черепашка, яблонный ржавый клещ, картофельная моль, кукурузный жук (диабротика), хлопковая белокрылка и др. [Вилкова и др., 2002, 2003, 2005; Павлюшин и др., 2005, 2006]. К числу наиболее значимых факторов антропогенного воздействия на агробиоценозы следует отнести такие приемы и средства защиты растений, как возделывание сортов растений с определенными механизмами устойчивости к консументам и применение пестицидов различного происхождения и механизма действия на вредные организмы.

Таблица 1. Доля массовых вредителей, относимых к сверхдоминантным видам в энтомофауне агробиоценозов, в некоторых родах насекомых

Род (отряд, семейство)	Количество видов		Наиболее характерные представители
	Всего в роде	Массовых вредителей	
<i>Leptinotarsa</i> (Coleoptera, Chrysomelidae)	48	1	Колорадский жук
<i>Lema</i> (Coleoptera, Chrysomelidae)	12*	2–3	Красногрудая и рисовая пядицы
<i>Diabrotica</i> (Coleoptera, Chrysomelidae)	14–15	2	Западный кукурузный жук
<i>Anisoplia</i> (Coleoptera, Scarabaeidae)	26*	2–3	Хлебные жуки: кузька, крестоносец
<i>Eurygaster</i> (Heteroptera, Scutelleridae)	15	3	Клопы-черепашки: вредная, маврская, австрийская
<i>Oscinella</i> (Diptera, Chloropidae)	12	2–3	Шведские мухи
<i>Heliothis</i> (Lepidoptera, Noctuidae)	Более 30	3	Хлопковые совки

* В пределах территории бывшего СССР

Биологические преимущества сверхдоминантных вредоносных видов консументов в крайне нестабильных экологических условиях агроэкосистем, испытывающих мощный пресс различного рода антропогенных воздействий, обычно связаны с их широкой экологической пластичностью, обусловленной адаптационным полиморфизмом. Благодаря этому сверхдоминантные виды биотрофов способны к ускоренному формированию широкого спектра экологических адаптаций к всевозможным изменениям абиотических и биотических факторов среды. Многие из них в настоящее время находятся в состоянии «экологического взрыва» (термин Ч. Элтона, 1960), который сопровождается значительным расширением их ареалов, возрастанием численности и вредоносности. Так, ареал колорадского жука, который всего 40 лет назад обитал на территории России только в Калининградской области [Ушатинская, 1981 и др.], ныне расширился к северу почти до Архангельска, Ухты и Ханты-Мансийска, а к востоку — до Енисея [Фасулати, 2004; Вилкова и др., 2005]. Вредная черепашка за последние 40—50 лет расширила свой прежний ареал на север и запад до Орловской обл., на юг — до Тульской, Рязанской, Челябинской обл., Татарстана, а на восток — до Алтая. Зона вредоносности хлопковой совки в европейской части России, помимо

Северного Кавказа, теперь охватывает и часть территории Центрально-Черноземного района, включая юг Воронежской и сопредельных с ней областей, где она причиняет серьезный вред кукурузе. Территориальная экспансия названных и подобных им вредителей возводит их в разряд адвентивных видов, т.е. видов-вселенцев в новые для них агроэкосистемы зон инвазий. По современным представлениям о биологических инвазиях, на их первых этапах (акклиматизация — натурализация) адвентивные виды становятся «биологическими загрязнителями», т.к. приводят к трансформации и дезинтеграции «экосистем-реципиентов» в зонах вселения [Алимов и др., 2004].

Сложившаяся в настоящее время фитосанитарная ситуация в агроэкосистемах предъявляет особые требования как к выбору средств и технологий ограничения вредоносности наиболее опасных видов биотрофов, так и к поиску путей предотвращения отрицательных экологических последствий проведения защитных мероприятий, которые проявляются не только на уровне отдельных видов, населяющих данный агробиоценоз, но и на уровне всей агроэкосистемы, агроландшафта и биосферы в целом.

В основу развиваемой ныне адаптивной стратегии растениеводства положена концепция «адаптивного конструирования» агробиоценозов и агроландшафтов, предполагающая максимальное использование естественных механизмов и структур саморегуляции агробиоценозов с учетом особенностей онтогенетической и филогенетической адаптации всех их компонентов [Жученко, 2004]. К сожалению, существующие системы интегрированной защиты растений не в полной мере учитывают положения стратегии адаптивного растениеводства. При разработке экологизированных систем предполагается максимальное использование посевов устойчивых сортов растений, применение биологических, микробиологических и химических препаратов, малоопасных для полезной биоты, однако на практике эти требования обычно почти не реализуются. В результате и эти системы защиты растений фактически остаются нацеленными на получение защитного эффекта без всесторонней оценки возможного экологического риска их применения.

Необходимо отметить, что во второй половине XX в. произошли резкие качественные изменения в ассортименте средств защиты растений, предполагающие интенсивное использование физиологически активных веществ (ФАВ) различной природы и химической структуры. Это относится и к таким развиваемым в настоящее время направлениям защиты растений, как применение индукторов устойчивости растений, использование трансгенных форм сельскохозяйственных культур, применение селективных инсектоакарицидов (феромоны, ингибиторы синтеза хитина, гормональные препараты), воздействующих на специфические физиолого-биохимические процессы у вредителей. Однако, как стало очевидным, использование этих средств защиты растений приводит к тем же негативным последствиям, что и применение традиционных политоксичных пестицидов. Помимо прямого защитного эффекта, они вызывают глубокие нарушения структурно-функциональной организации агробиоценозов, в т.ч. изменения направленности и ускорения темпов адаптивных реакций у консументов.

Естественные биогеоценозы, как стабильные экологические системы, представляют собой сбалансированные по степени биоразнообразия динамические образования с многообразием вещественно-энергетических и информационных связей между компонентами. Они характеризуются наличием генетических ауто- и синэкологических и эволюционных регуляторов, определяющих структурно-функциональную целостность всей экосистемы. К числу важнейших механизмов биоэкологической регуляции в настоящее время относят иммуногенетический статус как растений-продуцентов, так и консументов всех трофических уровней.

Агробиоценозы — искусственные рукотворные образования — характеризуются многими иными свойствами по сравнению с естественными биогеоценозами. Прежде всего, они отличаются от последних резким обеднением биоразнообразия компонентов, укорочением цепей питания, качественными и количественными изменениями взаимосвязей в ценозе, появлением сверхдоминантных видов консументов, составляющих ядро наиболее агрессивных вредителей той или иной культуры [Шапиро, 1988]. Культурные формы растений отличаются высокой фотосинтетической и хемосинтетической активностью, что обеспечивает ускоренное накопление ими вещественно-энергетических ресурсов, но в то же время, как правило, они отличаются сильно ослабленными иммуногенетическими свойствами. Особенно серьезные изменения в структуре и биологии культурных растений произошли в середине XX в., когда для конструирования новых сортов растений селекционеры стали широко применять межвидовую гибридизацию, а затем и методы генной инженерии. Это, в свою очередь, определило специфику темпов и направления адаптациогенеза гетеротрофного населения агробиоценоза.

Вводимые в производство новые сорта растений, в процессе селекции которых в той или иной степени изменены механизмы иммуногенетической системы, являются важнейшим фактором адаптациогенеза всех компонентов агробиоценоза [Вилкова, 2000].

Химические средства защиты растений, являющиеся в большинстве случаев ксенобиотиками, по характеру и интенсивности воздействия на экосистемы и их отдельные компоненты не имеют себе равных. Среди них наибольшую экологическую опасность представляют инсектициды, которые, являясь политоксическими соединениями, изменяют состав и структуру популяций членистоногих, нарушают биоразнообразие экосистем за счет избирательной элиминации консументов разных порядков и разрушают биоценотические связи. Это приводит к существенному ослаблению регуляторных механизмов агробиоценозов, а в результате — к изменению состава доминирующих видов вредителей, неуправляемому росту численности отдельных видов из них, развитию резистентности в их популяциях и т.д. Появление в последние десятилетия в ассортименте инсектицидов селективных соединений (специфичные акарициды и афициды, ингибиторы синтеза

хитина и др.) не решает проблемы стабилизации фитосанитарной обстановки экосистем.

Анализ имеющихся материалов [Вилкова, Иващенко, 2001] свидетельствует о том, что ответные реакции или реакции отклика агробиоценозов и составляющих их элементов на рассматриваемые факторы антропогенного воздействия можно подразделить на два типа (табл. 2). Оба типа реактивности имеют общие закономерности, характеризующиеся возбуждением и реализацией каскада реакций, последовательно проявляющихся на разных уровнях организации живого, и в итоге реализуются на уровне всей экосистемы (агробиоценоза, агроландшафта).

Реактивность первого типа у растительноядных членистоногих развивается при воздействии на агроэкосистемы антропогенных факторов, воздействующих в равной степени на все генотипические формы в популяциях фитофагов, и наиболее полно проявляется на организменном уровне. В этом случае обычно ни одна из генотипических форм фитофага не имеет селективных преимуществ перед другими. В итоге происходит их неизбирательная элиминация с сохранением существующей структуры популяции фитофага без ускорения и изменения направления микроэволюционных процессов. Данный тип реакций консументов на антропогенные воздействия носит в основном компенсаторно-приспособительный характер, и все наблюдаемые биоценотические изменения происходят при сохранении структуры ценоза по принципу упомянутой выше когерентной эволюции, протекающей плавно и замедленно, при преобладании стабилизирующей формы естественного отбора. Примером такого типа адаптациогенеза могут служить вредители злаковых колосовых культур, в т.ч. и такой экономически значимый для России объект, как вредная черепашка. Важно отметить, что к факторам, вызывающим данный тип реактивности, относятся такие барьеры иммуногенетической системы растений-продуцентов, как морфологический, атрептический, органогенетический, ростовой и ингибиторный.

Преобладание у растений механизмов названных иммуногенетических барьеров существенно сказывается на обеспечении фитофагов жизненно необходимыми веществами и энергией. При этом развивающаяся у них онтогенетические адаптации к трудногидролизуемой пище обычно недостаточны для обеспечения организма насеко-

Таблица 2. Типы реактивности популяций консументов на воздействие антропогенных факторов в условиях агробиоценозов

Индукторы адаптивных процессов у консументов	Характер воздействия индукторов на генотипические формы вида-мишени	Особенности проявления реактивности у вида-мишени	Формы адаптациогенеза вида-мишени	Преобладающая форма естественного отбора	Биоценотические последствия
Первый тип реактивности					
Устойчивые формы растений с преобладанием механизмов атрептического, морфологического, ростового, органогенетического и ингибиторного барьеров иммуногенетической системы	Неизбирательное	Преимущественно на индивидуальном (организменном) уровне	Преобладание модификационной адаптивности: компенсаторно-приспособительные реакции в пределах широты норм реагирования особой любых генотипических форм в популяции вида-мишени	Стабилизирующая	Сохранение плавных и замедленных процессов микроэволюции (без изменений их вектора) в популяциях всех видов консументов; сохранение биоразнообразия и механизмов биоценотической регуляции агробиоценоза
Второй тип реактивности					
Физиологически активные вещества (ФАВ): устойчивые формы растений с высоким содержанием ФАВ вторичного обмена; индукторы устойчивости растений; пестициды; бактериальные токсины (в том числе синтезируемые <i>Vt</i> -трансгенными формами растений)	Избирательное (селективное)	Преимущественно на популяционном и биоценотическом уровнях	Преобладание формообразовательной адаптивности: изменение вектора и ускорение процессов микроэволюции с трансформацией состава, генетической структуры и адаптивных норм популяции вида-мишени (развитие резистентности к ФАВ)	Движущая	Смена вектора и ускорение процессов микроэволюции у всех консументов; обеднение биоразнообразия и дезинтеграция всего агробиоценоза

мых нутриногенами, адекватными уровню функционирования их физиологических систем. В результате действие, например, механизмов атрептического и ингибиторного барьеров, проявляющееся в низкой атакуемости основных биополимеров кормовых растений (белков, углеводов, липидов) ферментами потребителей, сопровождается у фитофагов понижением уровня обмена веществ, в т.ч. активности ферментов аэробного и анаэробного обмена, повышением энергозатрат на пищедобывающую и пищеварительную деятельность, низким КПД усвоения пищи. Все это в целом характеризуется как синдром «неполного голодания» и вызывает снижение биотического потенциала членистоногих. Так, у вредной черепашки при питании на сортах пшеницы с низкой атакуемостью биополимеров зерновки гидролазами вредителя происходит снижение активности окислительно-восстановительных ферментов, наблюдаются снижение массы тела и плодовитости, уменьшение содержания липидов, высокая смертность (табл. 3). Смертность личинок клопов в лабораторных условиях на Безостой 1 составила 20—25%, на Украинке — 75—80%, плодовитость одной самки за 1 мес. — 110—120 и 40—55 яиц, содержание липидов в конце наживровки — 12,90 и 9,85% соответственно.

Таблица 3. Физиологические показатели вредной черепашки при питании на озимой пшенице различных сортов

Сорт	Средняя масса тела имаго, мг		В % к контролю	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
В конце периода наживровки				
Безостая 1 (контроль)	120,0	111,3	100	100
Новостепнячка	114,9	108,2	95,7	97,3
Прибой	112,7	108,3	94,1	97,4
Одесская 16	112,7	105,9	94,1	95,1
Новоукраинка	112,2	108,5	93,6	97,5
Новомичуринка	108,8	102,0	90,6	91,6
После окрыления в условиях лабораторных экспериментов				
Безостая 1 (контроль)	105,3		100	
Леоне	93,3		88,6	
Украинка	92,7		88,0	
Продутгоре	81,7		77,6	

Второй тип реактивности консументов проявляется в основном при воздействии на агробиоценозы ФАВ, в т.ч. таких, как пестициды, индукторы устойчивости растений и др. Сюда же следует отнести и растения с повышенным содержанием вторичных метаболитов, и трансгенные растения с включением в их генетический аппарат токсинов разной природы. В этом случае каскад ответных реакций на разных уровнях организации биологических систем характеризуется иными процессами. На уровне организма реактивность специфична, характеризуется резким дисбалансом в определенных ключевых этапах обменных процессов и переключением тех или иных путей метаболизма. При этом наблюдается искажение хода аэробного и активизация анаэробного обменов, в частности, таких ферментов, как каталаза, полифенолоксидаза, пероксидаза, монооксигеназы, эстеразы. Такие процессы часто сопровождаются развитием стресс-реакций, о чем можно судить по повышению уровня содержания в организме фитофага биогенных аминов [Вилкова, 2000; Вилкова, Иващенко, 2000]. Это свидетельствует о включении механизмов детоксикации ФАВ, что повышает сопротивляемость выживших особей к их воздействию и формирует новый уровень нормы физиологических реакций.

В связи с тем что ФАВ действуют селективно на различные генотипы консументов, реакции фитофагов на их воздействие проявляются в основном на популяционном и биоценотическом уровнях. В связи с этим ускоряются темпы и изменяется направленность микроэволюционных процессов, протекающих при преобладании движущей формы естественного отбора. При этом происходит элиминация особей одних генотипов и избирательное выживание других генотипических форм, имеющих адаптивные преимущества в новых, изменившихся условиях существования, причем перестройка генетической структуры популяций происходит у консументов всех порядков. При воздействии ФАВ обедняется видовое разнообразие агробиоценозов, следствием чего является нарушение механизмов регуляции их стабильности. Следует учесть, что в условиях дезинтеграции биоценологических связей формообразовательные процессы у консументов в агроэкосистемах принимают ярко выраженный характер некогерентной эволюции. Она, как отмечено выше, отличается высокими темпами, т.к. не ограничена прессом надпопуляционных систем, а определяется почти исключительно популяционно-генетическими механизмами [Жерихин, 1979].

Еще более острая ситуация складывается при совместном эндогенном и экзогенном воздействии ФАВ на популяции гетеротрофов, например, при возделывании устойчивых форм растений, содержащих вещества вторичного обмена, с их обработкой пестицидами или индукторами устойчивости в процессе вегетации растений. В подобных случаях нарушения биоценологических механизмов регуляции будут еще значительнее, а микроэволюционные преобразования популяций фитофагов еще более ускорятся и приведут к появлению более агрессивных форм вредителей. Сходные явления произойдут и при возделывании трансгенных сортов растений, синтезирующих бактериальные эндотоксины, например, токсины *Vt*-трансгенных сортов картофеля и хлопчатника, о чем в литературе уже появились сведения [Tabashnik, 1994; Loseva et al., 2002].

Важно иметь в виду, что процессы микроэволюции, независимо от факторов-индукторов, происходят в первую очередь и выражены ярче всего у наиболее изменчивых видов насекомых, отличающихся высокой степенью полиморфизма генетической природы. Доказано, что чем шире спектр внутривидового полиморфизма, тем шире и экологическая пластичность вида, характеризующая широту его адаптивного и эволюционного потенциала [Шмальгаузен, 1968; Майр, 1974; Шварц, 1980, и др.]. В частности, наглядно иллюстрируют ряд общих закономерностей как некогерентной, так и когерентной эволюции фитофагов в агробиоценозах в связи с факторами антропогенного воздействия примеры микроэволюционных преобразований у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say), вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.), хлопковых совок рода *Heliothis*, гессенской мухи (*Mayetiola destructor* Say) и др.

У колорадского жука высокая степень полиморфизма, широкая экологическая пластичность и характер процессов адаптации во многом обусловлены филогенетической молодостью этого вида насекомого и эволюционным формированием его пищевых связей с неклубненосными пасленовыми растениями с высоким содержанием ФАВ, в частности, гликоалкалоидов. Очевидно, поэтому колорадский жук отличается как разнообразием внутривидовых особенностей пищевых адаптаций генотипических форм, так и широким потенциалом адаптируемости к устойчивым образцам кормовых растений и инсектицидам [Фасулати, 1987; Фасулати, Вилкова, 2000; Вилкова, Фасулати, 2001]. Процессы его адаптации к названным антропогенным факторам протекают в основном по второму типу реактивности [Вилкова и др., 2003, 2005]. В связи с этим вся история территориальной экспансии колорадского жука в Америке и в Евразии — наглядный пример некогерентной

микрорезволюции вида в агробиоценозах с сильно ослабленными механизмами биоценотической регуляции, т.е. при дефиците устойчивых сортов картофеля, отсутствии специализированных энтомофагов и на фоне массивированного инсектицидного пресса. По тем же причинам формирование резистентности к инсектицидам в популяциях колорадского жука протекает высокими темпами — в течение 3–5 лет регулярного применения одного и того же препарата [Сухорученко, 2000]. Если первый случай резистентности колорадского жука к ДДТ был зарегистрирован в США в начале 1950-х гг. [Post, 1954], то к настоящему времени в большинстве зон картофелеводства мира, в т.ч. в России и странах СНГ, выявлены популяции с высокими показателями резистентности ко всем интенсивно применяемым в борьбе с ним инсектицидам (табл. 4).

Таблица 4. Динамика резистентности к инсектицидам разных химических классов в популяциях колорадского жука в СНГ (1969–2006 гг.)

Инсектицид	Год регистрации резистентности	Ареал резистентности	ПР
ХОИ	1969–1975	Закарпатская, Брестская обл.	2,6–39,0
Хлорофос			1,5–10,1
ХОИ	1979–1981	Закарпатская, Львовская, Черновицкая, Киевская и Житомирская обл.	4,6–550,0
Хлорофос			11,0–20,3
Хлорофос	1979	Краснодарский край	25,7
Волатон	1981	Брестская обл.	16,0
Перметрин	1985	Краснодарский край	18,5
Хлорофос	1988	Молдавия, Московская обл.	10,0–17,0
Пиретроиды	1994–1995	Южный Урал	4,5–48,0
Пиретроиды	1995	Ставропольский край	14,0–84,0
		Ростовская обл.	6,5–333,3
Децис	1995	Зеравшанская долина Таджикистана	5,0
Би-58			40,0
Пиретроиды	1997	Центрально-Черноземная зона	11,7–50,0
		Краснодарский край	116,7–1166
		Ростовская обл.	40,0–400,0
		Белоруссия	6,6–18,6
Пиретроиды	1998	Белгородская обл.	2,5–100,0
ФОС			12,5–25,0
Пиретроиды		Ростовская область	16,0–54,1
Пиринекс (дурсбан)			60,0
Пиретроиды	1999	Нижегородская обл.	4,7–9,6
		Центрально-Черноземная зона	8,0–100,0
		Ростовская обл.	15,3–663,0
Регент	1999	Ростовская обл.	7,0
	2000	Воронежская обл.	15,0
Пиретроиды	2003–2004	Белгородская, Нижегородская обл.	5,2–59,0
		Ростовская обл.	18,0–82,5
Дурсбан	2003–2004	Ленинградская обл.	5,3–14,2
		Ростовская обл.	1,4–13,2
Пиретроиды	2005–2006	Северо-Западный регион, Нижегородская, Белгородская, Ростовская, Калининградская обл.	Активное формирование
Неоникотиноиды			Начальный этап формирования

Адаптациогенез фитофагов в условиях агроэкосистем следует рассматривать как наиболее наглядный пример антропогенной микрорезволюции консументов в агробиоценозах, который может служить принципиальной моделью микрорезволюции как таковой. Формирование резистентных рас к пестицидам разных химических классов выявлено в настоящее время в мире более чем

у 600 видов членистоногих [Захаренко, 2001], в т.ч. на территории бывшего СССР резистентность отмечена у 53 видов [Сухорученко, 2005]. Среди них у 13 видов членистоногих положение с формированием резистентности рассматривается как критическое, поскольку у них она обнаруживается ко всем применяемым химическим и микробиологическим средствам защиты растений. К их числу относятся такие серьезные вредители сельскохозяйственных культур, как колорадский жук, хлопковая и табачная совки, листовая египетская червь, табачная и оранжерейная белокрылки, бурая рисовая цикадка, персиковая тля, амбарный долгоносик. В борьбе с ними утратили эффективность большинство инсектицидов из классов карбаматных, хлорорганических, фосфорорганических и пиретроидных соединений. Не вызывает сомнений, что все эти виды обладают широким спектром полиморфизма и поэтому для них особенно характерен второй тип реактивности на антропогенные воздействия — проявления формообразовательной адаптивности на популяционном уровне в виде микрорезволюционных процессов.

Подобным образом протекает и адаптациогенез популяций вредителей к устойчивым сортам и видам растений-хозяев, отличающимся повышенным содержанием вторичных метаболитов. Особенно склонны к микрорезволюционным преобразованиям по признакам трофических адаптаций, вплоть до формирования «пищевых рас», также наиболее полиморфные виды фитофагов — колорадский жук, хлопковая совка, гессенская муха, малинная и персиковая тли, бурая рисовая цикадка и др. [Дэй, 1977; Шапиро, 1985 и др.].

Вследствие названных процессов возделываемый сорт теряет полевую устойчивость к популяциям вредителя, изменившим свои адаптивные свойства под его же влиянием. Примерами такого рода служит повсеместная потеря сортами картофеля Гатчинский и Огонек к концу XX в. ранее свойственной им устойчивости к колорадскому жуку, а также адаптация этого вредителя к сортам томата в тех районах США и юга Европы, где он традиционно преобладает в площадях посадок пасленовых культур [Shalk, Stoner, 1979; Cantelo, Cantwell, 1982; Хуштов, 1994]. Не вызывает сомнений, что и широкомасштабное возделывание токсинсодержащих трансгенных сортов сельскохозяйственных культур явится мощным индуктором дивергентных процессов в популяциях фитофагов, которые способны привести к образованию адаптированных к таким сортам форм вредителей. Так, экспериментально показано развитие резистентности колорадского жука к эндотоксину микробиологических препаратов и *Bt*-трансгенного картофеля в лабораторных и полевых опытах [Tabashnik, 1994; Loseva et al, 2002; Сухорученко и др., 2005].

При использовании широко пропагандируемых в настоящее время индукторов устойчивости растений также следует ожидать отклик консументов по второму типу реактивности, поскольку эти вещества представляют собой ФАВ, либо активизируют продуцирование ФАВ растениями [Кислин, 1998; Буров, Новожилов, 2001].

В связи с этим такие предлагаемые приемы защиты растений, как использование трансгенных сортов, экспрессированных бактериальными токсинами, и индукторов устойчивости растений, по своей природе не способствуют решению задач фитосанитарной оптимизации агроэкосистем. Более того, при широком, но непродуманном использовании они будут усугублять проблемы фитосанитарного состояния агроэкосистем, как и большинство ныне применяемых средств, созданных на основе всевозможных ФАВ. По нашему мнению, введение в систему защиты растений любого нового средства борьбы с вредными организмами, помимо снижения численности и вредности наиболее опасных видов фитофагов, должно обеспечивать сохранение механизмов биоценотической регуляции в агроэкосистемах и сдерживать процессы адаптивной изменчивости в популяциях вредителей. При этом особенно продуманными должны быть экологизированные системы защиты сельскохозяйственных культур от адвентивных видов вредных организмов.

В качестве примера предлагается разработанная в ВИЗР стратегия использования современных средств и приемов в системах защиты картофеля от колорадского жука с учетом этапов его инвазии на территории России. В этой разработке [Вилкова и др., 2005] ареал колорадского жука в Евразии разделен на 3 зоны, которые выделены согласно общим представлениям о биологических инвазиях [Алимов и др., 2004], в зависимости от временных этапов адаптации данного адвентивного вида к абиотическим и

биотическим условиям местных агроэкосистем. В зонах натурализации и интеграции колорадского жука, где стабилизируются состав и структура его природных популяций, система защитных мероприятий должна базироваться на преимущественном возделывании сортов пасленовых культур, обладающих широкой генетической основой устойчивости к вредителю с преобладанием механизмов неизбирательного воздействия на все его генотипические формы и пониженным содержанием ФАВ, а также применении других средств, способствующих усилению биоценотической регуляции. Созданию сортов такого типа должно уделяться основное внимание селекционеров. Применение инсектицидов следует максимально ограничить и свести к локальным обработкам очагов или отдельных полей малоопасными для полезных членистоногих средствами с выраженными регуляторными свойствами. И только в зоне вселения и акклиматизации, где вредитель обитает менее 10 лет и где особенно интенсивно протекают процессы микроэволюции в его популяциях, допустимо использование средств борьбы (включая трансгенные растения), максимально сдерживающих нарастание численности и дальнейшую территориальную экспансию колорадского жука. Обязательным элементом предлагаемой стратегии является мониторинг адаптациогенеза популяций вредителя к применяемым средствам защиты растений с четко разработанной системой предикторов, методика которого предложена совместно ВИЗР, ВНИИБЗР и ВНИИФ [Павлюшин и др., 2005].