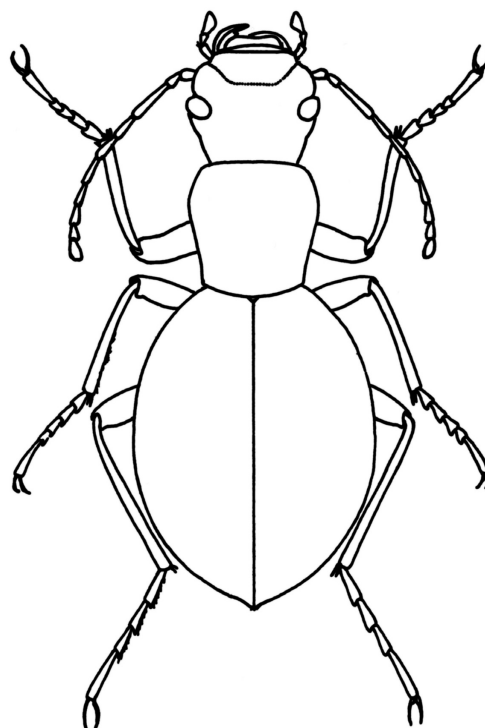


**Кавказский
Энтомологический
Бюллетень**

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 1. Вып. 2
Vol. 1. No. 2



Ростов-на-Дону — Москва
2005

Экспериментальное заражение двух видов жесткокрылых (Coleoptera: Chrysomelidae; Buprestidae) энтомопатогенной нематодой *Steinernema carpocapsae* (Weiser, 1955) (Rhabditida: Steinernematidae)

Experimental infection of two species of beetles (Coleoptera: Chrysomelidae; Buprestidae) by entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* (Weiser, 1955) (Rhabditida: Steinernematidae)

А.Е. Рубцова
L.E. Rubtsova

Институт зоологии НАН Азербайджана. Проезд 1128, квартал 504, Баку 370073 Азербайджан.
Institute of Zoology Azerbaijan National Academy of Sciences. pr. 1128, bl. 504, Baku 370073 Azerbaijan. E-mail: rubtsova_l@yahoo.com

Ключевые слова: биологический контроль, колорадский жук, *Poecilonota variolosa*, энтомопатогенные нематоды
Key words: biological control, Colorado potato beetle, *Poecilonota variolosa*, entomopathogenic nematodes

Резюме: В статье приводятся результаты лабораторных экспериментов по заражению колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (личинки и имаго) и тополевой златки *Poecilonota variolosa* Paykull, 1799 (имаго) энтомопатогенной нематодой *S. carpocapsae* (Weiser, 1955). При заражении личинок колорадского жука их смертность составила 43,3% и 65%, соответственно дозе заражения (≈ 300 и ≈ 550 нем./мл), смертность имаго – 40% (≈ 700 нем./мл). Смертность тополевой златки (≈ 50 нем./особь) – 62%, продуктивность нематод в одном жуке в среднем составила более 400 тыс. личинок.

Abstract: The results of laboratory infection of Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (larvae, imago) and *Poecilonota variolosa* Paykull, 1799 (imago) by entomopathogenic nematode *S. carpocapsae* (Weiser, 1955) are presented. Mortality of Colorado potato beetle larvae was 43,3% and 65% depending on concentration of nematodes per ml (≈ 300 and ≈ 550 nem./ml, respectively), while mortality of imago was 40% (≈ 700 nem./ml). Mortality of *P. variolosa* Pk. (≈ 50 nem./ individual) was 62%. The nematode progeny was on average more than 400 thousand larvae per beetle.

Введение

Энтомопатогенные нематоды рода *Steinernema* (Travassos, 1927) (Rhabditida: Steinernematidae) и ассоциированные с ними бактерии рода *Xenorhabdus* (Thomas, Poinar 1983) являются облигатными паразитами насекомых.

Многочисленные лабораторные и полевые эксперименты, проведенные в различных странах мира показали, что нематоды рода *Steinernema* могут использоваться как долгосрочные или временные агенты биоконтроля за обширным кругом насекомых-вредителей. Нематода *Steinernema carpocapsae* (Weiser, 1955) широко распространена в умеренных широтах [Poinar, 1986]. Она тестировалась на многочисленных насеко-

мых, в основном на Lepidoptera, у большинства из которых определенная фаза развития связана с почвой. Известны многочисленные работы положительной оценки *S. carpocapsae* при экспериментальном заражении Coleoptera [Lewis, Raun, 1978; Georgis et al., 1982; Shanks, Agudelo-Silva, 1990; Forschles, Gardner, 1991; Summers et al., 1995; Shapiro, McCoy, 2000 и др.], в том числе колорадского жука [Веремчук, 1974; Капитоненко, 1975; Веремчук, Данилов, 1976; Welch, Briand, 1961; Wright et al., 1987; Bird et al., 1992; Cantelo, Nickle, 1992 и др.].

Колорадский жук является проблемным вредителем, как по наносимому им вреду, так и по устойчивости к химическим средствам борьбы с ним [Forgash, 1985]. Он способен развивать толерантность к микробиологическим токсинам [Rie et al., 1990]. Резистентность, которая вырабатывается у жука к применяемым против него инсектицидам (сумиальфа, каратэ и др.), приводит к снижению токсичности и эффективности указанных препаратов. Увеличение нормы расхода и кратности обработок ведет к нарушению регламента применения ядохимикатов, отрицательным экологическим последствиям и прогрессирующей резистентности вредителя. Реверсия резистентности *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824), то есть восстановление его чувствительности к инсектицидам, наступает через несколько лет после замены их на препараты других химических групп и иного механизма воздействия. Все перечисленные недостатки химического метода борьбы с вредителем исключаются при использовании биологических средств защиты растений.

Материалы и методы

Нематоды *S. carpocapsae* культивировались на гусеницах большой вощиной моли *Galleria mellonella* (Linnaeus, 1758) [Dutky et al., 1964]. Полученные нематоды хранились в холодильнике в аэрируемом 0,65%-м растворе NaCl при температуре +7°-9°С.

Личинки и имаго колорадского жука были собраны в июне 2003 года в селе Набрань Куба-Хачмасской зоны республики Азербайджан. Культура колорадского жука для проведения экспериментов была получена из яйцекладок, собранных в природе, а также из яйцекладок от собранных жуков. В стационаре культура колорадского жука поддерживалась на ботве растений картофеля. В эксперименте использовались личинки старших возрастов и имаго.

Имаго тополевой златки *P. varilosa* Paykull, 1799 были собраны в октябре 2003 г. на Апшеронском полуострове (Азербайджан).

Заражение *L. decemlineata*. Для экспериментов использовались пластиковые кюветы 21 x 11 x 6 см, дно которых на высоту 1-1,5 см покрывалось предварительно прокаленным, а затем слегка увлажненным песком. Поверхность песка выстилалась листовыми пластинками картофеля, на которые помещалось по 20 экз. личинок и имаго жука. Листовые пластинки и личинки опрыскивались 15 мл водно-нематодной суспензией: ≈ 300 и ≈ 550 нем./мл, в кюветы с имаго вносили по 20 мл (≈ 700 нем./мл). Каждая кювета, для предотвращения испарения влаги, накрывалась пластиковой крышкой с отверстиями диаметром 1 мм (плотность отверстий: $4/\text{см}^2$). Эксперимент проводился при температуре $+25-27^\circ\text{C}$. Одну пластиковую кювету с личинками и имаго принимали за повторность. Все варианты эксперимента имели трехкратную повторность.

Заражение *P. variolosa*. Из общего количества собранных жуков ($n=67$) 17 экз. было исследовано на возможность естественного заражения энтомонематодами. Заражение отсутствовало. Жуков, перед проведением инфицирования, в течение 3 дней содержали без корма. В эксперимент было взято 50 экз. имаго тополевой златки. Каждому насекомому *per os* пипеткой в капле воды было внесено ≈ 50 нематод. Затем жуки, по 10 особей, помещались в пластиковые кюветы с крышками и содержались без корма. Одну пластиковую кювету принимали за повторность.

Через 10 дней после наступления смерти жуки индивидуально помещались в водяные ловушки для нематод. Сбор гельминтов из ловушек прекращали после окончания их миграции в воду, затем жуки вскрывались и из них вымывались оставшиеся личинки нематод. Индивидуально собранные от жуков нематоды подсчитывались: из общего объема водно-нематодной суспензии, полученной при сборе от одного жука, отбирался 1 мл и переносился в половинку чашки Петри (с 10 мл воды), дно которой было расчерчено на квадраты $1 \times 1 \text{ см}$. Подсчет нематод производился трехкратно, вычислялось среднее значение, которое умножалось на объем исходной суспензии, что и составляло приблизительное количество нематод, полученное от одного имаго тополевой златки. Подсчет производился от 20 жуков. Эксперимент проводился при комнатной температуре $+21-23^\circ\text{C}$.

Насекомые отбирались из экспериментальных кювет по мере наступления смерти и переносились в чашки Петри (колорадский жук) или в закрытые пластиковые и металлические бюксы (тополевая златка) на чистую увлажненную фильтровальную

бумагу. Наблюдение за смертностью проводилось в течение 7 дней.

Результаты

В таблице 1 А приведены результаты изучения восприимчивости личинок колорадского жука к нематоды *S. carpocapsae*. Мы видим, что независимо, от дозы заражения, наибольшая смертность личинок жуков наблюдается на II – III дни после заражения. Из 60 насекомых при дозе ≈ 300 нем./мл в течение 5 дней после заражения погибло 39 личинок, а при дозе ≈ 550 нем./мл – 47 личинок за 4 дня. Но не все из 39 экз. погибших личинок (≈ 300 нем./мл) содержали живых нематод, в 13 были обнаружены мертвые гельминты (личинки – в 6 насекомых, развивающиеся – в 4, половозрелые – в 1; 2 экз. насекомых были свободны от заражения). Надо отметить, что вскрытие каждого погибшего насекомого проводилось через 10 дней после наступления смерти, и они содержались в одинаковых условиях, однако нематоды, проникшие в них, находились на различных стадиях развития (табл. 1 Б). При дозе заражения ≈ 550 нем./мл также не все ($n=47$) погибшие насекомые содержали живых нематод – в 7 экз. были обнаружены мертвые личинки, в 1 – нематоды не найдены. Здесь, как и при дозе ≈ 300 нем./мл, живые нематоды в погибших насекомых находились на различных стадиях развития (табл. 1 Б).

После окончания наблюдения не погибшие при заражении личинки были вскрыты: в 5 насекомых (≈ 300 нем./мл) и в 3-х (≈ 550 нем./мл) найдены мертвые нематоды.

Таблица 2 отражает результаты заражения имаго колорадского жука. Из 60 насекомых погибли 45, в 24 найдены живые нематоды, которые, как и в эксперименте с личинками колорадского жука, находились на различных стадиях развития. В 17 мертвых жуках при вскрытии обнаружены мертвые личинки нематод, 4 были свободны от заражения.

При вскрытии не погибших при заражении 15 имаго колорадского жука, в 3-х найдены живые и мертвые и в 2-х – мертвые личинки нематод.

Результатом заражения имаго тополевой златки нематодой *S. carpocapsae* явилось следующее: из 50 жуков, подвергшихся заражению, погиб 31 (62%). Смерть наступила в течении II – VI дней, прошедших после заражения. Первые 7 насекомых погибли на второй день, и далее: 11 – 8 – 4 – 1 соответственно. Наибольшее количество жуков ($n=11$) были мертвы на третий день. Во всех мертвых имаго нематоды прошли все стадии своего развития и дали дочерние поколения. При вскрытии погибших жуков в них были обнаружены только нематоды *S. carpocapsae*. Вскрытие жуков, оставшихся живыми, дало отрицательный результат на наличие нематод. Продуктивность нематод в одном имаго тополевой златки колебалось от ≈ 371100 до ≈ 447900 , что в среднем составило ≈ 415300 личинок *S. carpocapsae*.

Таблица 1 Результаты заражения личинок колорадского жука нематодой *S. carpocapsae*.
Table 1. Results of infection of larvae *L. decemlineata* by nematode *S. carpocapsae*.

А.

Б.

Дни наступления смерти / Days of approach Death	Кол-во погибших насекомых / Quantity of the lost insects		Стадия развития нематод в мерт. насекомых / Stage of development nematode in dead insects	Кол-во насекомых, содержащих живых нематод / Quantity of insects containing alive nematode	
	Доза внесения нематод / Doze of entering nematode			Доза внесения нематод / Doze of entering nematode	
	≈300 nem./ml	≈550 nem./ml		≈300 nem./ml	≈550 nem./ml
I	2	4	Личинки / larvae	4	3
II	16	20			
III	12	18	Развивающиеся / Developing	4	6
IV	5	5			
V	4	-	Половозрелые / Adult	8	12
VI	-	-			
VII	-	-	Дочернее поколение / Affiliated generation	10	18
	39	47		26 (43,3%)	39 (65%)

Таблица 2. Результаты заражения имаго колорадского жука нематодой *S. carpocapsae*.
Table 2. Results of infection of imago *L. decemlineata* by nematode *S. carpocapsae*.

А.

Б.

Дни наступления смерти / Days of approach Death	Кол-во погибших насекомых / Quantity of the lost insects	Стадия развития нематод в мертвом насекомом / Stage of development nematode in dead insects	Кол-во насекомых, содержащих живых нематод / Quantity of insects containing alive nematode
III	17	Личинки / larvae	7
IV	19	Развивающиеся / Developing	2
V	4	Половозрелые / Adult	8
VI	3	Половозрелые+дочерние / Adult+ Affiliated generation	3
VII	2	Дочерние личинки / Affiliated generation	4
	45		24 (40 %)

Обсуждение

Колорадский жук наименее восприимчив к заражению нематодой *S. carpocapsae*, чем другие многочисленные виды насекомых. Уже на первоначальном этапе заражения вступают в действие существующие естественные факторы, которые могут препятствовать инфицированию. Одним из этих факторов являются экскременты колорадского жука, которые отталкивают нематод, а также мешают развитию уже попавших в кишечник [Stewart et al., 1998]. Помимо этого, у колорадского жука, зараженного *S. carpocapsae*, происходит структурное изменение гемолимфы [Seryczyńska, 1974; 1978], и вокруг нематод, проникших в *L. decemlineata*, образуется скопление гемоцитов, что в дальнейшем приводит к инкапсуляции нематод [Веремчук 1974; Thurston et al., 1994], причем доля инкапсулированных нематод уменьшается с

увеличением дозы заражения [Thurston et al., 1994]. При сравнительном анализе эффективности некоторых эндемичных и экзотических видов из родов *Steinernema* и *Heterorhabditis* (Poinar, 1976) было отмечено, что все тестируемые виды снижают численность колорадского жука, но ни один из видов нематод, в том числе и *S. carpocapsae*, не репродуцировался в колорадском жуке [Berry et al., 1998]. Однако известно, что у зараженных нематодой *S. carpocapsae* личинок колорадского жука к пятому дню после смерти трупы жуков содержали взрослых и множество дочерних личинок нематод [Welch, Briand, 1961]. В наших экспериментах при дозе заражения ≈300 нем./мл в 10 из 26 погибших жуков развилось дочернее поколение, при дозе ≈550 нем./мл – в 18 из 39. Известно, что бактерии-симбионты, находящиеся в среднем отделе кишечника нематод, при высвобождении в гемолимфу вызывают у насекомого септицемию, приводящую к смерти последнего.

Помимо этого, бактерии подготавливают условия для развития и размножения нематод [Poinar, Thomas, 1966]. Это позволяет высказать предположение, что большее количество нематод, проникших в жуков при высокой дозе заражения, способно подавить иммунную систему колорадского жука, а нейтрализация иммунной системы, возможно, не позволяет выработать насекомому вещества, которые уже после наступления смерти жука препятствуют размножению нематод. Проведенные и описанные в данной статье эксперименты по заражению *L. decemlineata* нематодой *S. carpocapsae* не единственные из проводимых нами. Ранее, при меньших дозах заражения (≈ 150 – ≈ 200 нем./мл), у погибших жуков при вскрытии обнаруживались только мертвые проникшие личинки нематод без признаков дальнейшего развития.

Велч и Брианд [Welch, Briand, 1961] указывают на то, что высокая влажность имеет наибольшее значение при использовании *S. carpocapsae* против колорадского жука. Это, конечно, неоспоримо. Но при проведении исследований мы заметили, что доза заражения также является немаловажным фактором. Как было отмечено выше [Berry et al., 1998], в колорадском жуке исследователи не наблюдали размножения нематод. Наши эксперименты и исследования Велча и Брианда [Welch, Briand, 1961] говорят об обратном. Это позволяет высказать еще одно предположение – биохимическая среда *L. decemlineata* не подходит для размножения бактерий, обеспечивающих дальнейшую жизнедеятельность нематод, но при проникновении большого количества гельминтов бактерии, высвобождаемые нематодами, могут оказаться способными к превращению внутренней среды жука в нужную для развития *S. carpocapsae* форму. Подтверждением нашего предположения является личное сообщение Х. Армер (Ch. Armer, Калифорнийский университет, Дейвес), из которого следует, что *L. decemlineata* вырабатывает токсический протеин, который превращает симбиотическую бактерию в форму 2°, вследствие чего нематода *S. carpocapsae* часто не может размножаться в колорадском жуке. В литературе встречаются противоречивые данные лабораторных и полевых экспериментов о проценте смертности *L. decemlineata* при заражении нематодой *S. carpocapsae*. Можно предположить, что это связано не только с дозой и условиями заражения, но и с физиологическим и биохимическим состоянием, характерным для определенной стадии развития колорадского жука.

Впервые лабораторные и полевые эксперименты по заражению колорадского жука были проведены в Канаде в 1957 г. [Welch, 1958]. Не удовлетворенный полученными результатами Велч продолжил свои исследования. В лабораторных условиях в зависимости от дозы заражения смертность личинок колебалась в пределах 17–60% [Welch, Briand, 1961]. Первые полевые эксперименты, проведенные в Канаде в 1957–1959 гг. закончились неудачей. Однако фактической причиной неудач были, как отмечают авторы, не нематоды и связанные с ними симбиотические бактерии, а условия, в которых они применялись [Welch, Briand, 1961].

Стремясь снизить применение химических средств защиты урожая от колорадского жука, ученые различных стран мира разрабатывают методы и способы для максимального использования потенциала нематоды *S. carpocapsae*.

Для изучения возможности повышения эффективности применения *S. carpocapsae* против *L. decemlineata* на растениях картофеля были проведены полевые испытания антииспарителей, которые увеличивали время испарения воды, тем самым продлевая продолжительность жизни нематод и возможность их контакта с личинками колорадского жука, что привело к возрастанию процента смертности последнего [Mac Vean et al., 1982]. Использование гранул, содержащих *S. carpocapsae*, против личинок колорадского жука в теплицах предотвратило выход взрослых жуков более чем на 90% [Nickle et al., 1994]. При тестировании *S. carpocapsae* (доза ≈ 500 тыс./м²) против личинок 4-го возраста, куколок и взрослых *L. decemlineata* в контейнерах, заполненных почвой, результат смертности составил 100% во всех возрастных группах, такой же результат был получен и в теплицах при дозе ≈ 5 млн. нематод на 1 м². Тем не менее в поле высокая концентрация нематод ($\approx 7,6$ млн./м²) подавила популяцию колорадского жука лишь на 31% [Stewart et al., 1998].

Выводы

Анализ литературных данных и результаты наших экспериментов говорят о высоком потенциале *S. carpocapsae* в биологическом контроле за распространением колорадского жука. Однако для обеспечения реального контроля требуются дальнейшие разработки технологий, учитывающих необходимость повторных обработок, повышения доз применения, обеспечения высокой влажности почвы. Все это также должно сочетаться с агрометеорологическими условиями конкретного региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Веремчук Г.В. 1974. О некоторых факторах, влияющих на заражение насекомых нематодами *Neoaeplectana carpocapsae* agriotos (Nematoda: Steinernematidae) // Паразитология. Том 8. Вып. 5. С. 402–409.
- Веремчук Г.В., Данилов А.Г. 1976. Энтومопатогенные нематоды // Защита растений. No 8. С. 22–24.
- Капитоненко С.В. 1975. О возможности использования нематод-неоаплектан против колорадского жука // Захист рослин. No 21. С. 68–70.
- Berry R.E., J. Liu., G. Reed. 1998. Comparison of endemic and exotic entomopathogenic nematode species for control of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) // Journal of Economic Entomology. T. 90 No 6. P. 1528–1533.
- Bird G.W., Warner F.W., Mather R.L., Vyguncan M.K., Dulan A.J. 1992. Impact of *Steinernema carpocapsae* on specific life cycle of *Leptinotarsa decemlineata* // J. of Nematol. T. 24 No 4. P. 582–583.
- Cantelo W.W., Nickle W.R. 1992. Susceptibility of preruleae of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) to entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae, Heterorhabditidae) // J. Entomol. Sci. T. 27 No 1. P. 37–43.
- Dutky S.R., Thompson J.V., Cantwell G.E. 1964. A technique for mass propagation of the DD – 136 nematode // J. Insect. Pathol. No 6. P. 417–422.
- Forgash A.J. 1985. Insecticide resistance in the Colorado potato beetle // Proceedings of the sympos. on Colorado Potato Beetle, XVIIth Congr. of Entomol. Univ. Amherst Res. Bull. No 704. P. 33–52.

- Forschles B.T., Gardner W.F. 1991. Field efficacy and persistence of entomopathogenic nematodes in the management of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in turf pasture // J. Econ. Entomol. T. 84. P. 1454–1459.
- Georgis R., Poinar G.O., Jr., Wilson A.P. 1982. Susceptibility of strawberry root weevil *Otiorynchus sulcatus* to neoaplectanid and heterorhabditid nematodes // IRCS Med. Sci. Microbiol. Parasitol. Infect. Dis. No 10. P. 617.
- Lewis L.C., Raun E.S. 1978. Laboratory and field evaluation of the DD-136 strain of *Neoaplectana carpocapsae* for control of European corn borer, *Ostrinia nubilatus* // Iowa State J. Res. No. 52. P. 391–396.
- Mac Vean C.M., Brever J.W., Capinara J.L. 1982. Field tests of antidesiccants to extend the infection period of an entomogenous nematode, *Neoaplectana carpocapsae*, against Colorado potato beetle // J. Econ. Entomol. T. 75. P. 97–101.
- Nickle W.R., Connick W.J., Jr., Cantelo W.W. 1997. Effects of pesta – palletized *Steinernema carpocapsae* (Weiser) on western corn rootworms and Colorado potato beetle. // J. of Nematol. T. 26. No 2. P. 249–250.
- Poinar G.O., Jr. 1986. Recognition of *Neoaplectana* species Steinernematidae: Rhabditida // Proc. Helminthol. Soc. T. 53. P. 121–129.
- Poinar G.O., Jr., Thomas G.M. 1966. Significance of *Achromobacter nematophilus* Poinar and Thomas (Achromobacteraceae: Eubacteriales) in the development of the nematode DD-136 (*Neoaplectana* sp.: Steinernematidae) // Parasitology. T. 56. P. 358–390.
- Rie J. van, W.H. McGaughey, D.E. Johnson, B.D. Barnett, H. van Mellaert. 1990. Mechanism of insect resistance to the microbial insecticide *Bacillus thuringiensis* // Science (Wash., D.C.). No 247. P. 72–74.
- Seryczyńska H. 1974. Changes in the ultrastructure of haemolymph cells of *Leptinotarsa decemlineata* Say due to the effect of the nematodes *Neoaplectana carpocapsae* Weiser // Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. boil. T. 22 No 7/8. P. 503–505.
- Seryczyńska H. 1978. The effect of tribunil and the nematode *Neoaplectana carpocapsae* Weiser on the larval stages of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. boil. T. 26 No 2. P. 103–106.
- Shanks C.H., Agudelo-Silva F. 1990. Field pathogenicity of heterorhabditid and steinernematid nematodes (Nematoda) infecting black vine weevil larvae (Coleoptera: Curculionidae) in cranberry bogs // J. Econ. Entomol. T. 83. P. 107–110.
- Shapiro D., McCoy C.W. 2000. Virulence of entomopathogenic nematodes to *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) in the laboratory. // Econ. Entomol. T. 93 No 4. P. 1090–1095.
- Stewart J.G., G. Boiteau, J. Kimpinski. 1998. Management of late – season adults of Colorado potato beetle with entomopathogenic nematodes // Can. Entomol. T. 130. No 4. P. 509–514.
- Summers F.M., Barnett W.W., Rice R.E., Weekley C.V. 1995. Control of pear twig borer on almonds and peaches // J. Econ. Entomol. T. 52 No 4. P. 637–639.
- Thurston G.S., Yule W.N., Dunphy G.B. 1994. Explanation for the low susceptibility of *Leptinotarsa decemlineata* to *Steinernema carpocapsae* // Biol. Contr. No 4. P. 53–58.
- Welch H.E. 1958. Test of a nematode and its associate bacterium for control of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // Ann. Rept. Ent. Soc. Ontario. T. 88. P. 53.
- Welch H.E., Briand L.J. 1961. Tests of the nematode DD-136 an associated bacterium for control of the Colorado potato beetle // Can. Entomol. T. 93. No 9. P. 759–763.
- Wright R.J., Agudelo-Silva F., Georgis R. 1987. Soil application of Steinernematid and Heterorhabditid nematodes for control of Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) // J. Nematol. T. 19. No 2. P. 201–206.

References

- Berry R.E., Liu J., Reed G. 1998. Comparison of endemic and exotic entomopathogenic nematode species for control of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*. 90(6): 1528–1533.
- Bird G.W., Warner F.W., Mather R.L., Vyguncanco M.K., Dulan A.J. 1992. Impact of *Steinernema carpocapsae* on specific life cycle of *Leptinotarsa decemlineata* // *Journal of Nematology*. 24(4): 582–583.
- Cantelo W.W., Nickle W.R. 1992. Susceptibility of preruleae of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) to entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae, Heterorhabditidae). *Journal of Entomological Science*. 27(1): 37–43.
- Dutky S.R., Thompson J.V., Cantwell G.E. 1964. A technique for mass propagation of the DD-136 nematode. *Journal of Insect Pathology*. 6: 417–422.
- Forgash A.J. 1985. Insecticide resistance in the Colorado potato beetle. In: Proceedings of the Symposium on the Colorado Potato Beetle, 17th International Congress of Entomology. Massachusetts Experiment Station, University of Massachusetts. Amherst, MA: 33–53.
- Forschles B.T., Gardner W.F. 1991. Field efficacy and persistence of entomopathogenic nematodes in the management of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in turf pasture. *Journal of Economic Entomology*. 84: 1454–1459.
- Georgis R., Poinar G.O., Jr., Wilson A.P. 1982. Susceptibility of strawberry root weevil *Otiiorhynchus sulcatus* to neoaplectanid and heterorhabditid nematodes. *IRCS Medical Science: Biochemistry; Biomedical Technology; Cancer; Cell and Membrane Biology; Drug Metabolism and Toxicology; Microbiology, Parasitology and Infectious Diseases*. 10: 617.
- Kapitonenko S.V. 1975. On the possibility the use of nematodes of the genus *Neoaplectana* against Colorado potato beetle. *Zakhist roslin*. 21: 68–70 (in Russian).
- Lewis L.C., Raun E.S. 1978. Laboratory and field evaluation of the DD-136 strain of *Neoaplectana carpocapsae* for control of European corn borer, *Ostrinia nubilatus*. *Iowa State Journal of Research*. 52: 391–396.
- MacVean C.M., Brever J.W., Capinara J.L. 1982. Field tests of antidesiccants to extend the infection period of an entomogenous nematode, *Neoaplectana carpocapsae*, against Colorado potato beetle. *Journal of Economic Entomology*. 75: 97–101.
- Nickle W.R., Connick W.J. Jr., Cantelo W.W. 1997. Effects of pesta – palletized *Steinernema carpocapsae* (Weiser) on western corn rootworms and Colorado potato beetle. *Journal of Nematology*. 26(2): 249–250.
- Poinar G.O. Jr. 1986. Recognition of *Neoaplectana* species Steinernematidae: Rhabditida). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 53: 121–129.
- Poinar G.O. Jr., Thomas G.M. 1966. Significance of *Achromobacter nematophilus* Poinar and Thomas (Achromobacteraceae: Eubacteriales) in the development of the nematode DD-136 (*Neoaplectana* sp.: Steinernematidae). *Parasitology*. 56: 358–390.
- Rie J. van, McGaughey W.H., Johnson D.E., Barnett B.D., Mellaert H. van. 1990. Mechanism of insect resistance to the microbial insecticide *Bacillus thuringiensis*. *Science*. 247: 72–74.
- Seryczyńska H. 1974. Changes in the ultrastructure of haemolymph cells of *Leptinotarsa decemlineata* Say due to the effect of the nematodes *Neoaplectana carpocapsae* Weiser. *Bulletin de l'Académie polonaise des sciences. Série des sciences biologiques*. 22(7/8): 503–505.
- Seryczyńska H. 1978. The effect of tribunil and the nematode *Neoaplectana carpocapsae* Weiser on the larval stages of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Bulletin de l'Académie polonaise des sciences. Série des sciences biologiques*. 26(2): 103–106.
- Shanks C.H., Agudelo-Silva F. 1990. Field pathogenicity of heterorhabditid and steinernematid nematodes (Nematoda) infecting black vine weevil larvae (Coleoptera: Curculionidae) in cranberry bogs. *Journal of Economic Entomology*. 83: 107–110.
- Shapiro D., McCoy C.W. 2000. Virulence of entomopathogenic nematodes to *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) in the laboratory. *Journal of Economic Entomology*. 93(4): 1090–1095.
- Stewart J.G., Boiteau G., Kimpinski J. 1998. Management of late-season adults of Colorado potato beetle with entomopathogenic nematodes. *The Canadian Entomologist*. 130(4): 509–514.
- Summers F.M., Barnett W.W., Rice R.E., Weekley C.V. 1995. Control of pear twig borer on almonds and peaches. *Journal of Economic Entomology*. 52(4): 637–639.
- Thurston G.S., Yule W.N., Dunphy G.B. 1994. Explanation for the low susceptibility of *Leptinotarsa decemlineata* to *Steinernema carpocapsae*. *Biological Control*. 4: 53–58.
- Veremchuk G.V. 1974. Some factors affecting insect infestation by nematodes *Neoaplectana carpocapsae agriotos* (Nematoda: Steinernematidae). *Parazitologiya*. 8(5): 402–409 (in Russian).
- Veremchuk G.V., Danilov L.G. 1976. Entomopathogenic nematodes. *Zashchita rasteniy*. 8: 22–24 (in Russian).
- Welch H.E. 1958. Test of a nematode and its associate bacterium for control of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say). *Annual report of the Entomological Society of Ontario*. 88: 53.
- Welch H.E., Briand L.J. 1961. Tests of the nematode DD-136 an associated bacterium for control of the Colorado potato beetle. *The Canadian Entomologist*. 93(9): 759–763.
- Wright R.J., Agudelo-Silva F., Georgis R. 1987. Soil application of Steinernematid and Heterorhabditid nematodes for control of Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say). *Journal of Nematology*. 19(2): 201–206.