

STANISŁAW BAŁAZY

*Zakład Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN
Bukowska 19, 60-809 Poznań,
e-mail: balazy@man.poznan.pl*

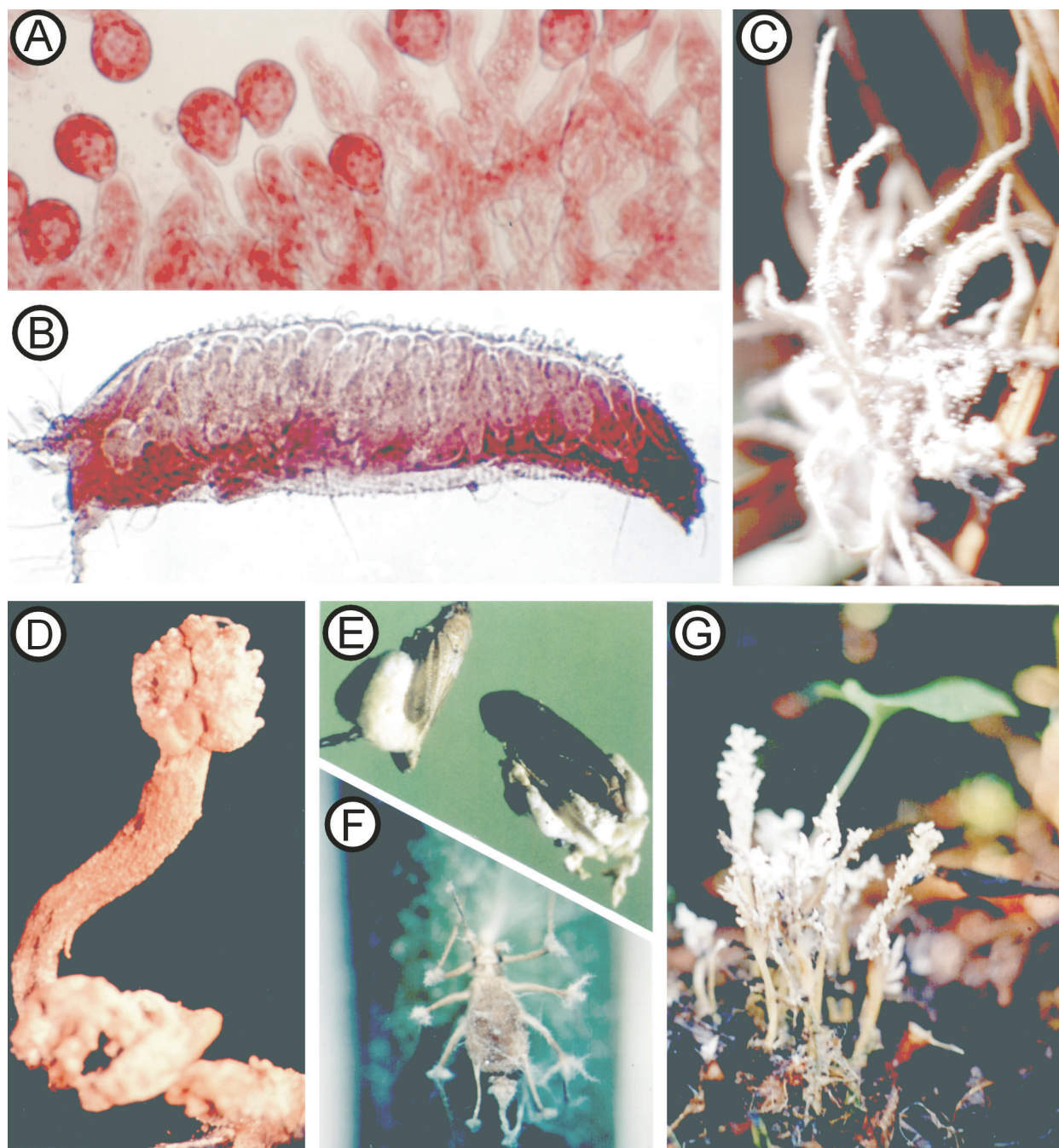
ZNACZENIE OBSZARÓW CHRONIONYCH DLA ZACHOWANIA ZASOBÓW GRZYBÓW ENTOMOPATOGENICZNYCH

WSTĘP

Terminem „grzyby entomopatogeniczne” w najszerszym ujęciu określać można gatunki organizmów wykazujące w swym rozwoju właściwości chorobotwórcze lub bezpośrednie zależności troficzne o charakterze pasożytniczym względem żywych osobników stawonogów. W definicji takiej mieszczą się grupy lub gatunki grzybów, których endobiotyczny rozwój w stawonogach prowadzi do zakłóceń normalnych procesów fizjologicznych u gospodarzy, objawiających się wystąpieniem symptomów chorobowych i w bardzo częstych przypadkach kończących się śmiercią (patogeny letalne), jak również nieletalne egzo- i endopasożyty grzybowe bądź hamujące rozwój gospodarzy na pewnym etapie przed osiągnięciem płciowej dojrzałości (czerwogrzybowce – *Septobasidiales*), bądź bezobjawowo – w znaczeniu braku widocznych oznak uszkodzenia żywicielowi – rozwijające się na zewnętrznych powierzchniach szkieletu (owadorostowce – *Laboulbeniales*, strzępczaki z rodzaju *Aegeritella*) lub w przewodzie pokarmowym (*Trichomycetes*). Do kategorii patogenów letalnych – powszechnie, jakkolwiek niezupełnie ściśle, nazywanych grzybami owadobójczymi – należą entomopatogeniczne gatunki grzybów skoczkowych – *Chytridiomycota*, większość owadomorkowców – *Entomophthorales* (Ryc. 1A,B), oraz duża liczba gruzlakowców – *Hypocreales* (Ryc. 1D) i ich anamorfy klasyfikowanych wśród grzybów mitosporowych – *Hyphomycetes* (Ryc.

1. C, E, F, G). Nazewnictwo taksonów w rangach powyżej rodziny przyjęto według Encyklopedii biologicznej (Agencja Publicystyczno-Wydawnicza OPRES, IV, Kraków 1998, 164).

Celem niniejszego artykułu jest pokazanie możliwości zwiększenia efektywności ochrony tej grupy patogenów, ważnej zwłaszcza dla rolnictwa, leśnictwa i rozwoju biotechnologii. Został on opracowany na podstawie materiałów i obserwacji z ponad 30-letniego okresu badań prowadzonych w lasach gospodarczych oraz podlegających różnym formom ochrony, jak również w jednorocznych i wieloletnich uprawach rolnych, w śródpolnych zadrzewieniach, na łąkach i w szuwarowych zbiorowiskach roślinnych. Poza licznymi stanowiskami krajowymi, stosunkowo dokładne rozpoznania wykonano również w Rumunii, południowych Niemczech i w północno-wschodniej Francji. Poszczególne regiony różniły się w pewnym stopniu zarówno pod względem fizjograficznym, zwłaszcza strukturą użytkowania i własności gruntów, charakterystykami klimatycznymi, jak również zasadami gospodarki rolnej i leśnej oraz formami terytorialnej ochrony przyrody. We wszystkich badanych rejonach dominowały obszary użytkowane rolniczo, wśród których lub w sąsiedztwie których z wyjątkiem stanowisk w Rumunii – znajdowały się tereny podlegające prawnej ochronie oraz przyrodniczo wartościowe, zasługujące na ochronę. Dzięki temu możliwe było



Ryc. 1. Wybrane przykłady grzybowych chorób stawonogów (fot. autora).

A. Zarodnikowanie konidialne owadomorka *Batkoa apiculata*; B. Ciała strzępkowe owadomorka *Neozygites abacaridis* w roztoczu *Abacarus hystrix*; C. Zarodnikowanie konidialne *Gibellula pulchra* na pająku w szuwarze trzcinowym; D. Podkładka maczuźnika *Cordyceps ithacensis* wyrastająca z larwy muchówki z rodziny Erinnidae; E. Grzybnia *Beauveria cf. bassiana* na skoczku Auchenorrhyncha; F. Martwa mszyca *Microlophium carneum* z grzybnią *Hirsutella aphidis* na łodydze pokrzywy; G. Koremia *Paecilomyces tenuipes* wyrastające z poczwarki motyla w ściółce drzewostanu grądowego

przeprowadzenie ocen porównawczych zgrupowań grzybów entomopatogenicznych w uprawach rolnych, lasach, zadrzewieniach śródpolnych oraz w ekosystemach trawias-

tych, jak również wnioskowanie o wpływie zabiegów gospodarczych na ich ubożenie i o możliwościach zachowania ich zasobów w środowisku naturalnym.

PROCES CHOROBY I JEGO UWARUNKOWANIA

Grzyby entomopatogeniczne, a zwłaszcza ich gatunki powodujące obumieranie zarażonych gospodarzy, stanowią jedną z grup czynników biotycznych spełniających w środowisku ważną funkcję regulacyjną populacji poszczególnych gatunków lub grup troficznych stawonogów. Większość ich gatunków – zwłaszcza występujących w środowiskach lądowych lub moczarowych – dysponuje samodzielnym mechanizmem infekcji właściwych sobie gospodarzy poprzez nieuszkodzony oskórek, dzięki zdolności wytwarzania biologicznie czynnych ekskrecji rozpuszczających epikutykularne substancje ochronne gospodarza i degradujących wysokocząsteczkowe struktury białkowe i chitynowe jego pancerza (LEOPOLD i współaut. 1973, CHARNLEY i ST. LEGER 1991, SZAFRANEK i współaut. 1997). W efekcie strzępki infekcyjne mogą przerastać do jamy ciała gospodarza (ZACHARUK 1970, ST. LEGER i współaut. 1986, CHARNLEY 1990, KOŁACZKOWSKA i współaut. 1997), gdzie rozprzestrzenia się grzybnia najczęściej w postaci ciał strzępkowych (Ryc. 1B) lub blastospor, a u niektórych gatunków także protoplastów lub typowych strzępek nitkowatych. Enzymatyczna degradacja struktur anatomicznych oraz nagromadzenie toksycznych metabolitów we wnętrzu ciała prowadzi zazwyczaj do śmierci gospodarza, pomimo aktywizowanych przez jego organizm różnych reakcji obronnych w procesie chorobowym. Obszerniej zjawiska te zreferowane zostały w oddzielnym opracowaniu (BAŁAZY 2000). W zależności od warunków otoczenia na obumarłych stawonogach lub w ich wnętrzu rozwijają się właściwe dla poszczególnych gatunków grzybów formy zarodnikowania propagacyjnego lub przetrwalnego – względnie obu form równocześnie. Omawiane grzyby charakteryzują się w większości bardzo wysokim potencjałem reprodukcyjnym bądź przez wytwarzanie bardzo dużych ilości konidiów czy zarodników workowych – nierzadko kilkudziesięciu do nawet kilkuset milionów na jednym zakażonym osobniku [(jak np. u ma-

czuźników – *Cordyceps spp.*, czy powszechnie występujących strzępczaków *Beauveria spp.* (Ryc. 1E), *Gibellula spp.* (Ryc. 1C), *Paecilomyces spp.* (Ryc. 1G)], bądź dzięki zdolności do tworzenia różnych form zarodnikowania wtórnego, wydłużających czas potencjalnego narażenia gospodarzy na infekcję, jak to ma miejsce u wszystkich niemal grzybów owadomorkowych. Dzięki tym właściwościom w sprzyjających warunkach mikroklimatycznych otoczenia bardzo liczne gatunki grzybów entomopatogenicznych występują często epidemicznie, redukując silnie populacje różnych gatunków owadów i pajęczaków. Ich pojawy w nasileniu epizootycznym bywają w wielu przypadkach okresowo powtarzalne. U monofagów i oligofagów są one zwykle zsynchronizowane z terminami pojawu podatnych na infekcję stadiów rozwojowych gospodarzy, np. owadomorek (*Zoophthora elateridiphaga*) zarażający sprężyki z rodzaju *Agriotes* pojawia się tylko od połowy maja do pierwszych dni czerwca, tj. w okresie wylotu imagines; podobnie gatunek *Pandora lipai* – zarażający niewielką liczbę gatunków chrząszczy omomilkowatych (Cantharidae), można spotkać tylko na przełomie wiosny i lata. W przypadkach różnych polifagów wzrost śmiertelności gospodarzy w wyniku mikoz ma miejsce w różnych terminach sezonu wegetacyjnego, zależnie od warunków wilgotnościowych. Na przykład polifagiczny gatunek *Batkoa apiculata* (Ryc. 1A) pojawia się pospolicie na różnych owadach po kilkudniowych okresach opadów, a dopiero w miesiącach jesiennych, kiedy wilgotność powietrza stabilizuje się w granicach 80–85%, zaczyna występować w sposób ciągły; podobnie zachowuje się większość polifagicznych strzępczaków. Do wystąpienia choroby i jej przejścia w fazę epizootyczną konieczne jest jednakże spełnienie szeregu uwarunkowań zarówno ze strony gospodarza, jak i patogena oraz zaistnienie sprzyjającego rozwojowi patogena układu zewnętrznych warunków wilgotnościowych i termicznych w środowisku (BAŁAZY 2000).

ROLA GRZYBÓW ENTOMOPATOGENICZNYCH I ICH WYKORZYSTANIE

W ciągu niemal 180 lat, które upłynęły od momentu pierwszego naukowo udokumentowanego opisu procesu chorobowego wywołanego przez grzyb w organizmie owada (BASSI 1835), odkryciu temu towarzyszyło

niesłabnące do chwili obecnej zainteresowanie. Wynika ono z dostrzeganej od początku możliwości – aktualnie już w znacznym stopniu realizowanej – wykorzystania grzybów entomopatogenicznych do zwalczania owadów i

pajęczaków (głównie z grupy roztoczy, Acarina) powodujących szkody w uprawach rolnych i leśnych oraz będących przenosicielami mikroorganizmów chorobotwórczych dla człowieka, hodowanych przez niego zwierząt oraz roślin uprawnych. Prace w tym kierunku rozpoczęto już w drugiej połowie XIX w., na największą skalę w Rosji i Francji. W obu przypadkach bardzo znaczący był w nich udział Polaków, co zreferował w swoim opracowaniu przeglądowym LIPA (1963). Choć poznało już blisko tysiąc gatunków grzybów powodujących choroby różnych gatunków stawonogów kończące się śmiercią zarażonych osobników, to jednak stosunkowo niewielka ich liczba uwzględniana była dotychczas w badaniach ukierunkowanych na praktyczne wykorzystanie w ochronie roślin czy zwalczaniu wspomnianych wektorów chorób zwierząt i człowieka. Najważniejszymi ograniczeniami były wysokie koszty zarówno badań, jak i produkcji materiału infekcyjnego w porównaniu z cenami komercyjnych pestycydów starszych generacji, wąskie spektra podatnych na infekcję gospodarzy (BAŁAZY 2000), często ograniczone do jednego lub kilku blisko spokrewnionych gatunków, a niekiedy także tylko do określonych jego stadiów rozwojowych. Ponadto, efektywność zabiegów mających na celu zwalczanie szkodników przy użyciu grzybowych biopestycydów była zwykle niestabilna, silnie uwarunkowana zmiennością zarówno właściwości szczepów, jak i czynników klimatycznych. Trwałość przechowywania tego rodzaju biopestycydów jest również ograniczona. Z powyższych względów większość utrzymujących się aktualnie na rynku biopreparatów produkowana jest na sztucznych, stosunkowo tanich mineralno-organicznych podłożach, odpowiednich dla polifagicznych gatunków grzybów mitosporowych, głównie z rodzajów *Aschersonia*, *Beauveria*, *Metarhizium*, *Normuraea*, *Paecilomyces* oraz *Verticillium lecanii*. W odniesieniu do tego ostatniego, najnowsze analizy taksonomiczne oparte na molekularno-genetycznych markerach DNA wykazały, że wyjściowe szczepy do produkcji komercyjnych bioinsektycydów Mycotal i Vertalec, reprezentują według ZARE i GAMS (2001) dwa gatunki różne od typowych szczepów *V. lecanii* [przemianowanego w ramach tej samej rewizji na *Lecanicillium lecanii* (Zimmerm.) Zare et W. Gams] – mianowicie *L. muscarium* i *L. longisporum*. Bioinsektycydy grzybowe znajdują zastosowanie głównie w uprawach

pod osłonami, na łąkach podlegających użytkowaniu wypasowemu oraz w ogrodnictwie i sadownictwie. Ich ujemną stroną jest niska selektywność zarażanych gospodarzy, w efekcie czego zdarzają się przypadki proporcjonalnie słabszej edukacji szkodnika niż pożytecznych entomofagów w uprawach otwartych. Wobec stwierdzenia przypadków alergii, podrażnień błon śluzowych lub stanów zapalnych dróg oddechowych, ostatnio wiele uwagi poświęca się problemom ochrony zdrowia osób zatrudnionych przy pracach z mykoinsektycydami, zwłaszcza w procesach ich przygotowania do transportu oraz stosowania w uprawach oranzeryjnych. Generalnie jednakże zagrożenia te ocenia się jako niewielkie pod warunkiem przestrzegania ogólnie obowiązujących przy pracach z pestycydami zabezpieczeń osób i pomieszczeń. Większość przeprowadzanych aktualnie ekonomicznych analiz efektywności stosowania biopestycydów w integrowanych programach ograniczania szkód w uprawach (IPM) wykazuje zbliżone lub niższe koszty ochrony roślin w porównaniu z uprawami, gdzie stosuje się wyłącznie zabiegi chemiczne.

Najnowsze badania nad zastosowaniem grzybów entomopatogenicznych do zwalczania szkodliwych stawonogów zmagają się w kierunku wykorzystania większej liczby gatunków chorobotwórczych. Dotyczy to zwłaszcza grup patogenów obligatoryjnie biotroficznych, reprezentowanych przez większość owadomorkowców oraz przez wiele wąsko wyspecjalizowanych patogenów spośród workowców i strzępczaków. Ze względu na niemożność namnażania ich *in vitro* lub wobec bardzo szczególnych (a w związku z tym kosztownych) wymagań pokarmowych nie mogą one być pozyskiwane na skalę komercyjną przy zastosowaniu ekonomicznie opłacalnych metod biotechnologicznych, ale istnieją możliwości ich wykorzystania poprzez:

- rozpoznanie biologicznie aktywnych substancji toksycznych względem stawonogów i opracowanie metod ich ekstrakcji lub biotechnologicznego wytwarzania (DOWD 2002) celem włączenia do arsenału biopestycydów;
- stwarzanie warunków środowiskowych, umożliwiających przetrwanie gatunków wrażliwych na antropogeniczne przemiany środowisk i presję agrotechniczną w krajo-
brazach rolniczych drogą kształtowania i ochrony środowisk refugialnych;

- ekspresję pożądaných cech mikroorganizmów entomopatogenicznych drogą inżynierii genetycznej.

Wszystkie powyższe kierunki są już w badaniach naukowych rozwijane, jednakże głównym warunkiem powodzenia tych prac jest zachowanie możliwie jak najbogatszej puli genowej potencjalnych entomopatogenów poprzez powiązanie osiągnięć nauk agroekologicznych z ochroną przyrody, krajobrazu i różnorodności biologicznej.

Wykorzystanie grzybów entomopatogenicznych do bezpośredniego zwalczania szkodliwych stawonogów nie wyczerpuje oczywiście możliwości ich innych zastosowań. Różne

ich gatunki są od tysiącleci wykorzystywane w medycynie ludowej, a wiele rozpoznanych metabolitów – jak np. kordycepina, różne cyklosporyny lub antybiotyki – znajdują lub mogą znaleźć zastosowanie we współczesnej, profesjonalnej terapii (TZEAN i współaut. 1997). Dotychczas bowiem rozpoznane zostały metabolity bardzo nielicznych gatunków grzybów entomopatogenicznych, a dzięki różnorodnym i często wysoce specyficznym formom ich oddziaływania na organizmy gospodarzy stanowią one mogące ważne źródło materiałów wyjściowych dla biotechnologii, nie tylko medycznych czy farmakologicznych.

POTRZEBA I MOŻLIWOŚCI OCHRONY GRZYBÓW ENTOMOPATOGENICZNYCH

Ochrona tej grupy patogenów w warunkach *in situ* staje się zagadnieniem bardzo aktualnym z kilku względów, a najważniejszymi z nich są:

- stwierdzone już bardzo silnie zubożenie ich bogactwa i gatunkowej różnorodności na obszarach intensywnie użytkowanych przez człowieka – w tym zwłaszcza na terenach zurbanizowanych, rolniczych oraz zdegradowanych w wyniku działalności przemysłowej;
- dominacja w ich składzie gatunkowym form obligatoryjnie biotroficznych lub o bardzo wąskich spektrach zakażanych gospodarzy (mono- lub obligofagicznych), których hodowla w kulturach na pożywkach jest niemożliwa lub bardzo kosztowna i nie gwarantuje długotrwałej żywotności oraz zachowania właściwości chorobotwórczych;
- nawet w przypadkach polifagicznych entomopatogenów przeżywających w długookresowych hodowlach *in vitro* następuje osłabienie lub zanik ich patogeniczności oraz zmiany morfologii i fizjologii, w części nieodwracalne;
- dotychczas rozpoznana jest tylko część realnie występujących gatunków entomopatogenicznych grzybów, a wobec aktualnych i nasilających się zagrożeń środowiska duża liczba form nie rozpoznanych – zwłaszcza patogenów stawonogów reprezentowanych w mikro- i mezofaunie – może pozostać dla nauki całkowicie „stracona”.

Na wszystkich badanych obszarach najuboższymi, zarówno pod względem frekwencji

jak i różnorodności grzybów entomopatogenicznych, okazały się uprawy jednoroczne roślin zbożowych i okopowych, gdzie notowano zaledwie około 15 gatunków. Dominowały wśród nich zawsze pospolite strzępczaki *Beauveria bassiana*, *Paecilomyces farinosus*, *P. fumosoroseus*, rzadziej *Metarhizium anisopliae* oraz związane z mszycami owadomorki *Pandora neoaphidis*, *Entomophthora planchoniana*, *Neozygites fresenii*, a stosunkowo rzadko i w małej liczbie *Zoophthora phalloides*. Na muchówkach śmietkowatych niemal corocznie pojawia się w Wielkopolsce *Entomophthora muscae*, w nasileniu epizootycznym. Weryfikacje statystyczne wykazywały we wszystkich przypadkach istotnie – a w Basenie Paryskim wysoce istotnie – niższe zagęszczenia zarodników wytwarzanych na martwych owadach przez dominujące gatunki strzępczaków, w porównaniu ze wszystkimi innymi kategoriami środowisk (BAŁAZY 1997). Obecność miedz, zadarnionych przydroży, łąk, mokradeł i zadrzewień wpływała wzbogacająco na różnorodność grzybów entomopatogenicznych w wąskich, 10–30 metrowej szerokości, strefach upraw do nich przylegających. Również z obecnością chwastów, zwłaszcza z rodzin traw, złożonych, krzyżowych, wargowych i motylkowatych, skorelowany był wzrost średniego zagęszczenia stawonogów zarażanych przez grzyby, lecz nie stwierdzono uchwytne-go ilościowo wpływu zachwaszczenia na różnorodność gatunkową tych patogenów. Na obszarach ugorujących, poczynając od drugiego roku pojawiać zaczynały się natomiast patogeny pajaków należące do rodzaju *Gibellula* oraz

owadomorki *Zoophthora aphrophorae* i *Pandora cf. delphacis* na drobnych cykadach, a zagęszczenia strzępczaków *B. bassiana* oraz *P. farinosus* były istotnie wyższe niż w okolicznych uprawach zbożowych. Na dużych bezdrzewnych obszarach rolniczych południowej Rumunii (Oltenia) głównymi środowiskami zwiększającymi gatunkowo ubogie zasoby patogenów grzybowych były uprawy lucerny, które pod względem zagęszczenia zainfekowanych owadów dorównywały nielicznym na tych terenach zadrzewieniom i lasom. W sumie, na obszarach użytkowanych rolniczo wraz z rozmieszczonymi wśród pól uprawnych elementami marginalnymi (nie podlegającymi uprawie), odnotowano występowanie 58 gatunków grzybów entomopatogenicznych (Tabela 1), co stanowi niepełne 30% całościowej

struktur krajobrazu rolniczego w oparciu o zdobycze nauk agroekologicznych (RYSZKOWSKI i BAŁAZY 1998), sprzyjających ochronie środowiska i zasobów przyrody żywej przy zachowaniu intensywnych form produkcji. Ponieważ analogiczna była również liczba gatunków stwierdzonych w śródpolnych użytkach ekologicznych, a tylko nieco niższa w obrębie zabudowań gospodarskich, można tę wartość przyjąć jako średnią dla krajowych regionów z dominującym rolniczym wykorzystaniem gruntów.

Liczba gatunków grzybów entomopatogenicznych, których występowanie stwierdzono w przebadanych drzewostanach leśnych nie wchodzących w granice parków narodowych, okazała się sumarycznie dwukrotnie wyższa niż w krajobrazie rolniczym, stanowiąc nie-

Tabela 1. Liczby gatunków grzybów entomopatogenicznych na obszarach o różnym statusie ochronnym (APK – Park Krajobrazowy im. Gen. D. Chłapowskiego, BPN – Białowieski Park Narodowy, PN – parki narodowe, WPN – Wielkopolski Park Narodowy).

Tereny badań Taksony grzybów	Obszary przyrodnicze chronione lub ekstensywnie użytkowane					Tereny użytkowane rolniczo			
	BPN	WPN	inne PN	rezerваты, mokradła, ostoje różnorodności	lasы wraz ze śródleśnymi łąkami i mokradłami	APK (bez lasów)	śródpolne zadrzewienia i użytki ekologiczne	pola uprawne, ugory	otoczenie terenów zabudowanych
Chytridiales	1	1	1	1	1	1	1	1	-
Entomophthorales	47	66	29	47	73	28	37	36	32
Hypocreales	-	2	-	3	6	1	1	2	-
Hyphomycetes	26	30	22	38	44	28	20	19	12
Ogółem	74	99	52	89	124	58	59	58	54
Gatunki wyłączone, nie spotkane w innej kategorii środowisk	7	1	3	5	22	3	3	9	1

listy dla wszystkich badanych ekosystemów (210 gatunków; z tej liczby około 10 wymagających potwierdzenia właściwości chorobotwórczych badaniami laboratoryjnymi). Niemal taką samą liczbę gatunków wykazano z różnych badanych ekosystemów Parku Krajobrazowego im. Gen. D. Chłapowskiego (APK) koło Turwi o łącznej powierzchni 17200 ha. Park ten utworzony został celem ochrony zapoczątkowanych przez D. Chłapowskiego tradycji nowoczesnego i wysoko wydajnego rolnictwa oraz ukształtowania modelowych

pełne 60% ogółu gatunków. W lasach dwóch parków narodowych – Wielkopolskiego (WPN) i Białowieskiego (BPN), które dotychczas pod względem składu gatunkowego omawianych grzybów zostały najlepiej w kraju rozpoznane, liczby stwierdzonych gatunków były mniejsze, wynosząc odpowiednio 99 i 74, co stanowi 47 i 35% całego zbioru. Okazały się one bardzo zbliżone do wyodrębnionej kategorii leśnych i mokradłowych rezerwatów przyrody wraz ostojami różnorodności biologicznej i ich strefami ochronnymi, w których występowało

89 gatunków (42%). Mniejsza liczba tych grzybów stwierdzona w BPN wynika najprawdopodobniej z niemożności przeprowadzenia tam przez autora rozpoznawń równie częstych i dokładnych jak w Parku Wielkopolskim. Większa niż w badanych parkach narodowych i rezerwatach różnorodność gatunkowa w lasach może być tłumaczona znacznie większym zróżnicowaniem regionalnym warunków siedliskowych i struktury drzewostanów w obrębie wielkopowierzchniowych kompleksów leśnych, w których występowały również drobnowierzchniowe polany, łąki, bagna i zbiorniki wodne, w istotnym stopniu urozmaicające charakter zbiorowisk roślinnych. Istotnym wnioskiem wynikającym z tych badań jest potwierdzenie wysokiego stopnia zubożenia zgrupowań grzybów entomopatogenicznych na polach uprawnych w ogóle, a szczególnie w uprawach jednorocznych, podlegających zazwyczaj najsilniejszej presji agrotechnicznej. Podobnie w analizach dotyczących ekosystemów trawiastych weryfikacje statystyczne wykazały istnienie istotnych różnic pomiędzy łąkami intensywnie użytkowanymi a nie eksploatowanymi oraz poddanymi obniżonej presji gospodarczej (1- lub 2-krotne koszenie w ciągu sezonu wegetacyjnego lub umiarkowane i nieciągłe wypasy bydła – BAŁAZY i współaut. 2004, w druku), natomiast pomiędzy dwiema ostatnimi grupami środowisk różnice okazały się nieistotne. Zjawiska ubożenia zasobów bio-

jednakże grzyby entomopatogeniczne w tych rozważaniach nie były uwzględniane. Jest oczywiste, że ubożenie fauny stawonogów prowadzić musiało do ograniczenia możliwości przeżycia patogenów owadów czy pajęczaków, zwłaszcza wąsko wyspecjalizowanych w zakresie doboru gospodarzy mono- lub oligofagicznych. Prowadzone w Zakładzie Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN prace wykazały, że niezależnie od uproszczenia składu gatunkowego bezkręgowców w wyniku zabiegów agrotechnicznych z pól eliminowane są gatunki o dużej biomasie (RYSZKOWSKI 1991), co w odniesieniu do większości patogenów grzybowych przekłada się na niższy potencjał reprodukcyjny, limitowany czerpanymi z ciała gospodarzy zasobami pokarmowymi. W śródpolnych zadrzewieniach, na łąkach oraz w zaroślach towarzyszących bagnetom i zbiornikom wodnym skład gatunkowy stawonogów jest zawsze bogatszy, a ich biomasy większe niż na polach uprawnych i występują tam formy o dużej biomasie. Stąd wynika duże znaczenie tych elementów krajobrazu dla ochrony różnorodności grzybów entomopatogenicznych.

Dla rozwoju i możliwości przetrwania grzybów entomopatogenicznych w określonym środowisku równie ważne jak obfitość i różnorodność potencjalnych gospodarzy są warunki klimatyczne, a zwłaszcza kształtowanie się stosunków wilgotnościowych. Efektywna infekcja oraz sporulacja większości gatunków możli-

Tabela 2. Gatunki hydrofilne terenów mokradłowych i wodno-łąkowych ekotonów.

<i>Entomophthora culicis</i>	* <i>Erynia rhizospora</i>
<i>Erynia aquatica</i>	<i>E. seplulchralis</i>
<i>E. conica</i>	<i>E. variabilis</i>
<i>E. curvispora</i>	<i>Eryniopsis longispora</i>
* <i>E. delpiniana</i>	* <i>Tabanomyces milkoii</i>
* <i>E. gracilis</i>	<i>Gibellula pulchra</i>
* <i>E. motana</i>	<i>Paecilomyces suffultus</i>
<i>E. plecopeteri</i>	* <i>P. borysthenticus</i>
<i>Paecilomyces sp.</i> z larw <i>Lampyrus</i> dotychczas formalnie nie opisany	

*nie stwierdzone w badanych środowiskach

logicznych na obszarach rolniczych zostały rozpoznane stosunkowo dawno w związku z wielkopowierzchniowymi wylesieniami na cele rolne, modernizacją agrotechniki, chemizacją upraw i przekształcaniami stosunków wodnych (WODZICZKO 1947; RYSZKOWSKI 1985; RYSZKOWSKI i współaut. 1993, 1999),

wa jest przy stosunkowo wysokiej wilgotności względnej w otoczeniu, w granicach 75–85%. Jednakże dla dużej ilości gatunków optimum mieści się powyżej tego przedziału, a kilkanaście gatunków zdecydowanie hydrofilnych (Tabela 2) – przystosowanych jest do pasożytnictwa w owadach, których stadia preimaginal-

ne rozwijają się w wodzie lub wśród roślinności litoralnej i bagiennej – wymaga 95–100% wilgotności, gdyż przy jej spadku poniżej tego minimum nie są one zdolne ani do infekowania gospodarzy, ani do wytwarzania zarodników. Tylko bardzo nieliczne spośród krajowych gatunków zdolne są do normalnego rozwoju przy wilgotności otoczenia poniżej 70%. Dlatego w okresach długotrwałej suszy w miesiącach letnich mają miejsce bardzo silne spadki frekwencji zakażonych stawonogów. W sytuacjach takich deficyty wilgoci łagodzone być mogą przez szatę roślinną pokrywającą określone obszary, jeśli wody gruntowe pierwszego poziomu znajdują się w zasięgu systemów korzeniowych roślin wchodzących w skład tych zbiorowisk florystycznych. Na większości obszarów naszego kraju warunek ten spełniają rośliny drzewiaste, które ponadto, jeśli występują skupiskowo w postaci lasów, kęp czy pasm, tworzą zazwyczaj zbiorowiska wielopiętrowe, z wyodrębnionymi warstwami roślinności zielnej, runa i krzewów tworzących podszyt pod okapem drzew wysokopiennych, często również tworzących dwie warstwy jeśli odpowiednio kształtowany jest skład gatunkowy drzew. Dzięki zasilaniu zbiorowiska roślinnego z zasobów wód gruntowych wzrasta w jego wnętrzu wilgotność powietrza, a ocienienie warstw podokapowych wpływa na obniżenie ewapotranspiracji w piętrach runa i podszytu, przez co wydłużają się okresy silniejszego uwilgotnienia w warstwach przyziemnych. Pozwala to na zachowanie żywotności grzybni, a w okresach nocnego wzrostu wilgotności również na infekcję oraz ograniczone zarodnikowanie grzybów rozwijających się na stawonogach żyjących wśród roślinności naziemnej, gdzie wilgotność względna nawet w okresach bezopadowych może nocą osiągać powyżej 80% (MOLGA 1980), utrzymując się w zależności od temperatury i nasłonecznienia do godzin przedpołudniowych. Dzięki temu zwarte i wielopiętrowe lasy i zadrzewienia, które – jak to już wykazano wyżej są ostojami bogatej różnorodności zwierząt bezkręgowych, wśród których dominują zwykle stawonogi – wpływają również na złagodzenie skutków krótkookresowych niedoborów wilgoci, umożliwiając przetrwanie entomopatogenicznych grzybów. Podobne procesy mają również miejsce w zbiorowiskach zwartej roślinności zielnej oraz w uprawach rolnych w okresach ich wegetacji, jednakże poza zbiorowiskami wilgotnych łąk i szuwarów oraz upraw wielolet-

nich i głęboko ukorzeniających się (np. lucermy czy buraka cukrowego), przesuszenie następuje w stosunkowo krótkim czasie, ze względu na ostry gradient spadku wilgotności względnej powietrza ponad warstwą przyziemnej roślinności, spowodowany brakiem odgórnego ocieniania (KĘDZIORA i współaut. 2000). Późnoletni i jesienny wzrost średniej wilgotności względnej w arealach pól uprawnych do około 80%, a w lasach do 90%, umożliwia już niezakłócony rozwój większości entomopatogenicznych grzybów mitosporowych, zwłaszcza z rodzajów *Beauveria*, *Gibellula*, *Hirsutella*, *Lecanicillium* i *Paecilomyces*, które osiągają w tym czasie maksima zarówno powodowanych przypadków chorób jak i zagęszczenia zarodników w środowiskach, i stan taki trwa aż do okresu zimowej diapauzy.

Źródłami materiału infekcyjnego mogą być nawet bardzo małe powierzchniowo skupiska naturalnej lub seminaturalnej roślinności, niekoniecznie podlegające którejś z form ustawowej ochrony. Dla przykładu, w wąskich pasmach przydroży porośniętych trawami wśród pól uprawnych i w obrębie osad wiejskich bytuje regularnie 4–5 gatunków strzępczaków z rodzaju *Hirsutella* zarażających fitofagiczne roztocze *Abacarus hystrix*, a częstymi komponentami są również owadomorki z rodzaju *Neozygites* (Ryc. 1B) zarażające wciornastki, oraz *Entomophthora spp.* i *Pandora spp.* na drobnych cykadach muchówkach (MIĘTKIEWSKI i współaut. 2003). Kępy zadrzewień i zakrzewień, niewielkie zabagnienia i pobrzeża śródpolnych stawów oraz cieków, porośnięte roślinnością darniową i szuwarową stanowią zazwyczaj ostoje wyraźnie większej różnorodności tych grzybów niż pola uprawne. Dlatego bez względu na status ochronny obszarów przyległych powinny one być chronione analogicznie jak użytki ekologiczne.

O ile dla obfitości i ciągłości występowania grzybów entomopatogenicznych pośrednie oddziaływanie roślinności poprzez zabezpieczenie zasobów gospodarzy i odpowiedniej wilgotności są bardzo istotne, to związki bezpośrednie między nimi a poszczególnymi gatunkami roślin lub ich zbiorowiskami są bardzo słabo zdefiniowane. Na podstawie poczynionych w trakcie badań obserwacji wydaje się, że zakażone osobniki niektórych gatunków stawonogów wybiórczo lokują się w fazie przedagonalnej na liściach niektórych tylko roślin. Tak np. osobniki pluskwiaka *Dicyphus pallidus* w niezmiernie gatunkowo bogatym runie

lasów grądowych WPN obumierały wyłącznie przytwierdzone rizoidami patogena *Zoophthora aphrophorae* do spodniej strony liści czyśca leśnego, z którą to rośliną pluskwiak ten wydaje się być powiązany troficznie, natomiast obumarłe z tej samej przyczyny osobniki pokrewnych pluskwiaków oraz skoczków Auchennorrhyncha znajdowano pod liśćmi podbiału, pokrzywy, jeżyny i leszczyny. Różne gatunki muchówek obumarłych w wyniku zakażenia przez owadomorki *Pandora muscivora* czy *Zoophthora autumnalis* znajdowano w podszybie lasów liściastych przytwierdzone do liści leszczyny, malin, młodych lip, wiązów, dębów, klonów, jaworów i buków, natomiast brak ich było na liściach bzu czarnego, trzmieliny, kruszyny i czeremchy zwyczajnej. W szuwarych zbiorowiskach z dominacją trzciny na terenach łąkowo-bagiennych koło Laufen (Niemcy) pająki obumarłe w wyniku infekcji przez *Gibellula leiopus* znajdowano niemal wyłącznie na liściach niecierpka drobnokwiatowego, pomimo obecności niecierpka pospolitego i innych dwuliściennych. W kępowych zadrzewieniach śródpolnych Pikardii (Francja) porażone przez owadomorka *Furia sciarae* muchówki z rodziny Sciaridae przytwierdzone były najczęściej do spodniej strony liści jeżyny, rzadko także siewek leszczyny, dębu lub czeremchy zwyczajnej, natomiast brak ich było na liściach dominującego w runie bluszczu. Spośród innych roślin drzewiastych nigdy nie znaleziono owadów zarażonych przez grzyby z tej grupy na liściach topoli, czeremchy amerykańskiej, bzu czarnego, czereśni ptasiej, kruszyny i agrestu, pomimo ich powszechnego i często liczego występowania na sąsiednich drzewach i krzewach. Nie jest w chwili obecnej możliwe określenie bez specjalnych badań, czy obserwowane preferencje wynikają z wybór-

czości samych stawonogów, czy też są wyrazem behawioralnych adaptacji indukowanych w procesie chorobowym – jak scharakteryzowana przez BATKO (1974) migracja chorych owadów do miejsc sprzyjających łańcuchowej kontynuacji przypadków zakażeń. W toku badań spotykano również naturalne lub półnaturalne środowiska leśne lub bagienne o silnie zubożonym składzie gatunkowym omawianych grzybów. Do takich należały suche bory sosnowe na zandrowych i wydmowych siedliskach w północno-zachodniej Polsce oraz zwarte i jednogatunkowe świerczyny na glebach morenowych Pojezierza Mazurskiego i podalpejskich obszarów południowej Bawarii w okolicach Laufen. W drzewostanach takich stwierdzano zazwyczaj większą różnorodność grzybów entomopatogenicznych w żerowiskach kambio- i ksylofagicznych owadów niż w ściółce leśnej i na roślinności runa, a dominowały zawsze dwa gatunki najpospolitszych strzępczaków, *B. bassiana* i *P. farinosus*. Można przypuszczać, że głównymi przyczynami ubóstwa grzybów entomopatogenicznych są w nich oddziaływania allelopatyczne drzew iglastych i mało zróżnicowany skład roślinności runa w drzewostanach sosnowych, a całkowity niemal jej brak w świerczynach. W kategorii ekosystemów trawiastych były to na tych samych terenach gatunkowo ubogie zbiorowiska turzycowe oraz szuwary z dużym udziałem wiązków błotnej w dolinach cieków i łądowiejących rynnach jeziornych. Oprócz nielicznych owadów z grzybniami wymienionych wyżej gatunków spotykano w nich sporadycznie pająki zarażone przez *Gibellula pulchra*, jednakże generalnie należały one do środowisk o bardzo silnie zredukowanym składzie gatunkowym entomofauny.

PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Panująca dość powszechnie opinia o grzybach entomopatogenicznych, a także o innych grupach patogenów stawonogów jako o organizmach generalnie pożytecznych nie jest w pełni słuszna. Prawdą jest, że spełniają one ważne funkcje regulacyjne w populacjach stawonogów, jak również, że w okresach nadmiernego rozmnożenia się wielu gatunków szkodliwych dla gospodarki lub zdrowia człowieka są one zdolne obniżyć ich populacje do poziomu nieszkodliwego, często nawet w sposób bar-

dzo gwałtowny w krótkim czasie. Pamiętać jednak trzeba, że większość spośród poznanych dotychczas gatunków tych grzybów zdolna jest zarażać stawonogi pożyteczne lub uważane przez człowieka za nieszkodliwe saprofagi, które jednakże spełniają w środowisku ważne funkcje, zwłaszcza w procesach glebotwórczych i transformacji materii organicznej. Dlatego w programach wykorzystania grzybów entomopatogenicznych, a szerzej również innych chorobotwórczych mikroorganizmów,

wiele uwagi poświęca się bezpieczeństwu ich stosowania, mając na względzie zarówno zdrowie człowieka, jak i ograniczenie narażenia na niezamierzone infekcje innych organizmów żywych, nie będących celem zabiegów ochronnych.

Założeniem współczesnego podejścia do problemu ograniczania szkód w uprawach rolnych powodowanych przez różne czynniki biotyczne, jak również narażenia zdrowia człowieka i zwierząt hodowlanych na choroby rozprzestrzeniane przez zwierzęta, jest integracja bardzo zróżnicowanych działań ukierunkowanych na obniżenie strat do poziomu poniżej progu ekonomicznej szkodliwości. Jego zaletą jest powiązanie elementów prewencji z unikaniem sytuacji mogących prowadzić do zagrożeń, bieżącej kontroli potencjalnych zagrożeń oraz aktywnego zwalczania czynników sprawczych w przypadkach uzasadnionych. Określa się je ogólnie mianem „integrated pest management” (skrót IPM) i w ich zakresy wchodzi zazwyczaj aplikacja biologicznych czynników wspierających walkę ze szkodnikami. WAY i VAN EMDEN (2000) przytaczają szereg przykładów uwieńczonych sukcesem kompleksowych działań, podejmowanych na dużą skalę. Zwracają jednak uwagę na konieczność ponoszenia określonych kosztów ich wprowadzania – wiążą się one bowiem często z daleko idącą modyfikacją lub zmianami stosowanych tradycyjnie systemów rolniczych. Na ponoszenie tych kosztów nie mogą sobie pozwolić społeczeństwa ubogie, gdzie prymitywne sposoby uprawy, stwarzające duże zagrożenie środowiska, dyktowane są koniecznością, dla zdobycia minimum środków do życia. Wśród istotnych uwarunkowań wprowadzania elementów biologicznego zwalczania do programów IPM LACEY i współaut. (2001) wskazują między innymi potrzebę zwiększania wirulencji patogenów, poprawę ich przystosowań do ekstremalnych warunków środowiskowych (niska temperatura czy niedobór wody) oraz wzrost tempa obumierania szkodników po zastosowaniu biopreparatów, jak również potrzebę akceptacji zarówno przez rolników, jak i przez ogół społeczeństwa nowych elementów wprowadzanych do systemów produkcji żywności i ochrony plonów. Oprócz klasycznej selekcji szczepów mikroorganizmów wymaga to poszerzania zakresu genetycznej modyfikacji organizmów, która, podobnie jak podnoszenie kosztów, napotyka na duże opory w

wielu krajach. Dlatego autorzy ci przewidują, że w warunkach wolnego rynku liczne komponenty wartościowe z punktu widzenia biologicznego zwalczania szkodników, mogą być do praktyki gospodarczej wprowadzane z dużymi opóźnieniami. EHLE i BOTTRELL (2000), oceniając krytycznie 30-letni okres realizacji IPM, wskazywali niekonsekwencję wielu działań skierowanych głównie na przedstawienie metod zwalczania szkodników, a nie dróg ograniczania stosowania pestycydów. Jako niewystarczające ocenili oni również kompetencje służb, które powinny sprawować nadzór nad realizacją programowych zadań, tym bardziej, że nakreślone w nich zasady były wprowadzone zaledwie na powierzchni 4–8% gruntów uprawnych USA. W artykule nie ma jednakże odniesień do zagadnień kształtowania warunków środowiskowych, jako jednego z ważnych elementów IPM. W rozważaniach prognostycznych o przyszłości ochrony roślin w XXI w. LIPA (1998) poświęcił krótki rozdział perspektywom zwiększania różnorodności biologicznej w uprawach poprzez modyfikacje ich składu gatunkowego oraz wprowadzanie pasm roślinności drzewiastej. Ekologiczne podstawy współczesnej ochrony roślin najszerzej i w sposób bardzo kompetentny przedstawił FERRON (2000) w kontekście najnowszych uwarunkowań wynikających z realizacji koncepcji zrównoważonego rozwoju. Nie wykluczając racjonalnego stosowania pestycydów, wskazuje on potrzeby kształtowania zgrupowań organizmów poprzez różnicowanie strukturalne zbiorowisk roślinnych, upraw i całych krajobrazów, zwiększanie różnorodności biologicznej i sterowanie populacjami zarówno fito, jak i entomofagów w kierunku utrzymywania równowagi pomiędzy poszczególnymi grupami troficznymi zwierząt. Dostosowane do tych potrzeb badania naukowe nie mogą pomijać roli elementów marginalnych nie wykorzystywanych dla produkcji w krajobrazach rolniczych. Muszą one również być tak ukierunkowane, aby dostarczały miarodajnych podstaw do podejmowania decyzji w sprawach niedostatecznie jeszcze rozpoznanych. Tak rozumiana koncepcja, którą autor określa jako racjonalną (*fr. raisonnée*) koresponduje w pełni z opracowywanymi w Zakładzie Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN zasadami integracji gospodarki rolnej z ochroną przyrody i środowiska (RYSZKOWSKI i współaut. 1990, 1996).

W realizacji IPM grzyby entomopatogeniczne są uwzględniane jako ważna grupa organizmów pożytecznych. Na podstawie uzyskanych wyników można stwierdzić, że lasy, parki narodowe, rezerваты przyrody, mokradła i tereny ostojowe różnorodności biologicznej oraz ich strefy ochronne należą do optymalnych środowisk sprzyjających zachowaniu ich różnorodności. Na obszarach rolniczych ich skład gatunkowy jest średnio o połowę uboższy, a głównymi czynnikami zachowania ich względnie dużej różnorodności są:

- trwale utrzymywanie gatunkowo bogatych zgrupowań stawonogów będących potencjalnymi gospodarzami tych patogenów;

- zachowanie w strukturze krajobrazu elementów o cechach użytków ekologicznych, a zwłaszcza pasm i skupisk wielopiętrowej roślinności drzewiastej oraz łąk, bagien, szuwarów, zadarnionych miedz, skarp, przydroży i pobraży zbiorników wodnych;
- utrzymywanie w systemie płodozmianów wieloletnich upraw roślin pastewnych zwłaszcza motylkowatych;
- ograniczone do niezbędnego minimum ilości i rodzaje zabiegów uprawowych oraz ochronnych.

SIGNIFICANCE OF PROTECTED AREAS FOR THE PRESERVATION OF ENTOMOPATHOGENIC FUNGI

S u m m a r y

Entomopathogenic fungi are a group of microorganisms important for the regulation of arthropod populations both in natural and managed ecosystems. Hence, they have been for a long time of pest control interest and numerous species have been included into integrated pest management (IPM) programmes. Long-term studies on their occurrence in terrestrial habitats showed strong impoverishment of their diversity in agricultural landscape, as compared with forests, in general, and with different legally protected areas, such as national parks, nature reserves, landscape parks, biodiversity refuges and their protected zones. The protected areas as favouring rich diversity of arthropods perform well the function of their pathogens' refuges, thanks to great differentiation of habitats and – what is especially important for the fungi – to maintenance of appropriate humidity conditions in many-layered vegetation. From the total number of 210 species of the entomopathogenic fungi reported within these investigations more than 60% were collected in such legally protected ecosystems or areas deserving protection. Only less than 20 species of entomopathogenic hyphomycetes and entomophthorales occur more or less regularly in one-year cereal and row crops, and not more than 3-5 species significantly influence at times some pest insect populations (for instance

Entomophthora muscae affecting anthomyid flies – mostly *Delia floralis*, *E. planchoniana* and *Pandora neoaphidis* on aphids or *Beauveria bassiana* causing autumnal mortality of the Colorado potato beetle and *Sitona* weevils). Quantitative estimations showed highly significant differences in spore and infected host cadavers densities between arable fields and all other habitats – including perennial crops of clover and alfalfa, extensively utilized meadows, mid-field, shelterbelts and woodlots, swamps and riparian plant communities surrounding water bodies. All these marginal habitats are characterized by greater than cereal and row crops diversities of arthropods and by the increased number of entomopathogenic fungi in agricultural landscape up to about 60 species. However, in structurally simplified landscapes of big fields devoid of afforestations and differentiating them natural or seminatural elements these fungi are by a half less numerous, and only weeds, grassy balks or roadsides, if present, enrich their diversity. Generally, differentiation, immediate proximity of meadows, forests, nature reserves, swamps and abandoned fields or non utilized grasslands, as well as limited tillage and pesticide application, should be considered the main factors contributing to enhancement in agricultural areas of their resources and diversity.

LITERATURA

- BALAŻY S., 1997. *Diversity of entomopathogenic fungi in agricultural landscapes of Poland and France*. [W:] *Ecological management of countryside in Poland and France*. RYSZKOWSKI L., WICHEREK S. (red.). Research Centre for Agricultural and Forest Environment, Pol. Acad. Sci., Poznań, 101–111.
- BALAŻY S., 2000. *Zróżnicowanie grup funkcjonalnych grzybów entomopatogenicznych*. Biotechnologia 3, 11–32.
- BALAŻY S., KARG J., VOGEL M., 2004. *Comparative study on entomopathogenic fungi in grassland ecosystems*. Agricult., Ecosyst. Environm. (w druku).

- BASSI A., 1935. *Del mal de segno, calcinaccio o moscardino, malattia che affligge i bachi da stia e sul modo di liberalne le bigattaje onche le pin infestate*. Parte prima. Teoria. Orcesi, Lodi.
- BATKO A., 1974. *Filogeneza a struktury taksonomiczne Entomophthoraceae*. [W:] *Ewolucja biologiczna. Szkice teoretyczne i metodologiczne*. NOWIŃSKI C. (red.). Wrocław-Warszawa-Kraków-Gdańsk, 209–305.
- CHARNLEY A. K., 1990. *Secondary metabolites, toxins and entomopathogenic fungi: an evolutionary perspective*. Vth Intern. Colloq. Invertebr. Pathol., Proc. & Abstr. Adelaide, 303–307.
- CHARNLEY A. K., ST. LEGER R. J., 1991. *The role of cuticle degrading enzymes in fungal pathogenic in insects*. COLE G. T., HOCH H. C. (red.). Plenum Press. New York, 267–286.
- DOWD P. F., 2002. *Antiinsectan compounds derived from microorganisms*. [W:] *Microbial biopesticides*. KOUL O., DHALIWAL G. S. (red.). Taylor & Francis, London-New York, 13–115.
- EHLER L. E., BOTTRELL D. G., 2000. *L'illusion de la protection intégrée des cultures*. Cour. Environ. INRA 40, 85–88.
- FERRON P., 2000. *Bases écologiques de la protection des cultures. Gestion des populations et aménagement de leurs habitats*. Cour. de l'Environ. INRA 41, 33–41.
- KĘDZIORA A., OLEJNIK J., TUCHOŁKA S., LEŚNY J., 2000. *Evapotranspiration within the Wielkopolska and Cessières landscapes*. [W:] *L'eau de la cellule au paysage*. WICHEREK S. (red.). Elsevier – collection environnement, Paris, 93–104.
- KOŁACZKOWSKA M., CHRZANOWSKA J., BANIA J., 1997. *Enzymy hydrolityczne entomopatogennych grzybów i ich rola w patogenezie*. Post. Nauk Roln. 6/96, 31–43.
- LACEY L. A., FRUTOS R., KAYA H. K., VAIL P., 2001. *Insect pathogens as biological control agents: Do they have a future?* Biol. Contr. 21, 230–248.
- LEOPOLD H., SAMŠINÁKOVÁ A., MIŠÍKOVÁ S., 1973. *Der enzymatische Charakter der durch den entomophagen Pilz Beauveria bassiana sezernierten toxischen Stoffe und die Stimulation ihrer Bildung*. Zbl. Bakt. Abt. II. 128, 31–41.
- LIPA J. J., 1963. *Polska analityczna bibliografia chorób owadów. Część I. Choroby i mikrobialne zwalczanie szkodliwych owadów*. Prace Naukowe Instytutu Ochrony Roślin 5, 3–100.
- LIPA J. J., 1998. *Entomologia stosowana i ochrona roślin w XXI wieku*. Wiad. Entomol. 17, 51–77.
- MIĘTKIEWSKI R., BAŁAZY S., TKACZUK C., 2003. *Mikozy szpecili (Acari Eriophyidea) występujących na trawach*. Post. Ochr. Rośl. 43, 268–276.
- MOLGA M., 1980. *Meteorologia rolnicza*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- RYSZKOWSKI L., 1985. *Impoverishment of soil fauna due to agriculture*. Intecol Bull. 12, 7–17.
- RYSZKOWSKI L., 1991. *The dissipation of energy through soil invertebrates in wheat field and meadow*. [W:] *Modern ecology. Basic and applied aspects*. ESSER G., OVERDIECK D. (red.). Elsevier. Londyn-New York-Tokyo, 433–455.
- RYSZKOWSKI L., BAŁAZY S. (red.), 1998. *Kształtowanie środowiska rolniczego na przykładzie Parku Krajobrazowego im. Gen. D. Chłapowskiego*. Zakład Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN, Poznań.
- RYSZKOWSKI L., MARCINEK J., KĘDZIORA A. (red.), 1990. *Obieg wody i bariery biogeochemiczne w krajobrazie rolniczym*. Zakład Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN, Poznań.
- RYSZKOWSKI L., FRENCH N. R., KĘDZIORA A. (red.), 1996. *Dynamics of an agricultural landscape*. Zakład Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN, Poznań.
- RYSZKOWSKI L., KARG J., MARGARIT G., PAOLETTI M. G., ZLOTIN R., 1993. *Above-ground insect biomass in agricultural landscapes in Europe*. [W:] *Landscape ecology and agroecosystems*. BUNCE R. G. H., RYSZKOWSKI L. PAOLETTI M. G. (red.), Lewis Publ. Boca Raton-Ann Arbor-London-Tokyo, 71–83.
- RYSZKOWSKI L., KARG J., KUJAWA K., 1999. *Ochrona i kształtowanie różnorodności biologicznej w krajobrazie rolniczym*. [W:] *Uwarunkowania różnorodności biologicznej i krajobrazowej*. RYSZKOWSKI L., BAŁAZY S. (red.), Zakład Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN, Poznań, 59–80.
- ST. LEGER R. J., COOPER R. M., CHARNLEY A. K., 1986. *Cuticle degrading enzymes of entomopathogenic fungi: regulation of production of chitinolytic enzymes*. J. Gen. Microbiol. 132, 1509–1517.
- SZAFRANEK B., SYNAK E., MALIŃSKI E., NAWROT J., SOSNOWSKA D., WICIENCKI Z., SZAFRANEK J., 1997. *Function of insect cuticular lipids*. [W:] *Insects. Chemical, physiological and environmental aspects*. KONOPIŃSKA D., GOLDSWORTHY G., NACHMAN R. J., NAWROT J., ORCHARD I., ROSIŃSKI G. (red.). University of Wrocław, 26–38.
- TZEAN S. S., HSIEH L. S., WU W. J., 1997. *Atlas of entomopathogenic fungi from Taiwan*. Council of Agriculture, Executive Yuan, Taipei.
- WODZICZKO A. (red.), 1947. *Stepowienie Wielkopolski*. Prace Kom. Mat. Przyr. PTPN 10, 139–235.
- WAY M. J., VAN EMDEN H. F., 2000. *Integrated pest management in practice – pathways towards successful application*. Elsevier, Crop Protect. 19, 81–103.
- ZARE R., GAMS M., 2001. *A revision of Verticillium section Prostata. IV. The genera Lecanicillium and Simplicillium gen. nov.* Nova Hedwigia 73, 1–50.
- ZACHARUK R. Y., 1970. *Fine structure of the fungus Metarhizium anisopliae infecting three species of larval Elateridae (Coleoptera). III. Penetration of the host integument*. J. Invertebr. Pathol. 15, 372–396.