

П. А. Сычев, А. А. Тимофеев, Н. П. Ткаченко, Я. Д. Ларин
КОЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
Донецкий национальный университет; 83050, г. Донецк, ул. Щорса, 46
e-mail: tkachenco@telenet.dn.ua

Сычев П. А., Тимофеев А. А., Ткаченко Н. П., Ларин Я. Д. Козволюция грибов и беспозвоночных животных. – Среди грибов и беспозвоночных коэволюция происходит в различных формах: морфологической, физиолого-биохимической. Это открывает перспективы борьбы с вредными организмами.

Ключевые слова: коэволюция, энтомофторовые грибы, хищные, биометод, беспозвоночные.

Введение

Козволюционные взаимоотношения различных групп организмов не только лежат в основе организации природных сообществ, но и являются одним из важнейших движущих факторов возникновения разнообразия жизни на земле, т.е. дивергенции и возникновения новых видов [7, 11]. Существуют хорошо известные и изученные симбиотические союзы между животными и ещё более хорошо изученные отношения некоторых паразитов и их хозяев, но множество взаимосвязей все еще остается недостаточно раскрытыми или же их значение в природе явно недооценивается [3, 5, 9]. Интереснейшим случаем коэволюции являются коэволюционные союзы между организмами из различных царств живой природы. Подробно изучены взаимоотношения растений и животных, растений и грибов (имеющие большое значение для сельского хозяйства), грибов и высших животных (как правило, паразитического характера) [1, 2, 3, 6, 10]. Между тем незаслуженно мало внимания уделялось до сих пор коэволюции грибов и беспозвоночных животных, случаев которой в живой природе достаточно много и, которая, учитывая время происхождения обеих групп, является намного более древней, чем взаимосвязи грибов с высшими животными и растениями. Изучение этих связей дает возможность глубже понять природу коэволюционного процесса как такового, причины его возникновения и закономерности протекания.

1. Обзор взаимосвязей грибов и беспозвоночных в природе

Практически в любом отделе грибного царства есть группы, специализирующиеся на питании или паразитизме на беспозвоночных (далее в этой главе классификация грибов дана по изданию "Жизнь растений", но классы грибов повышены до ранга отделов).

Среди всего разнообразия взаимодействий этих двух групп организмов встречаются и паразитические, и мутуалистические связи. Физиолого-биохимические свойства видов энтомофторовых и энтомопатогенных грибов весьма разнообразны. Одни из них синтезируют экзоферменты: липазы, протеазы, хитиназы, гидролизующие покровные ткани животных, оказывают на них мощное механическое давление с помощью аппрессориев. Другие способны синтезировать экзотоксины, которые оказывают на насекомых специфическое воздействие.

От. Chytridiomycota. Более 60 видов *Coelomomyces* (пор. *Blastocladales*) – паразиты москитов и ракообразных. Род *Coelomomyces* – облигатные паразиты, которые поселяются в полости тела личинок москитов (в частности, *C. punctatus* паразитирует на личинках малярийного комара, однако невозможность выращивать гриб в культуре в больших количествах ограничило использование видов этого рода для эффективного контроля численности москитов). Грибы р. *Catenaria* паразитируют на коловратках и др. мелких беспозвоночных, на яйцах микроскопических червей. Широко распространен вид *C. anguillulae*, паразитирующий, в частности, на нематодах. Хитридиомицет *Hyphohytridium peniliae* вызывает массовую гибель планктонного рачка *Penilia avirostis* [11, 17].

В от. **Oomycota** болезни членистоногих и других беспозвоночных животных вызывают некоторые паразитические грибы пор. Saprolegniales: *Leptolegnia baltica* – паразит планктонных рачков *Eurytemara hirundoides*, *L. marina* – горохового краба *Pinnotheres pisum*

и моллюсков (последний вид отличается широким спектром действия, поражая яйца, эмбрионы и взрослых особей). *L. pontica* вызывает грибковое поражение развивающихся яиц рачков-балайнусов.

В пор. Lagenidiales – *Lagenidium giganteum* – паразит на личинках комаров и рачках; *Sirolopidium zoophthorum* поражает моллюсков и личинок устриц. Некоторые грибы р. *Muzocitium* паразитируют в нематодах.

В пор. Peronosporales некоторые грибы семейства питиевых (*Pythiaceae*), например, *Pythium daphnidarium* встречаются на живых и мертвых беспозвоночных животных (например, на дафниях). Хищным грибом является *Zoophagus*.

От. Zygomycota включает в себя широко распространенный порядок и одноименное семейство энтомофторовые (Entomophtorales), почти все представители которого – паразиты насекомых. Большинство авторов признает в этом семействе 3 рода: *Entomophthora*, *Massospora* и *Tarachium*. Наиболее обширным является род энтомофтора, включающий в себя более 60 видов. Энтомофторовые грибы представляют наглядный пример перехода низших водных грибов к наземному образу жизни – на смену подвижным спорам у них появились воздушные конидии. Соответственно этому энтомофторовые стали паразитами наземных насекомых. Энтомофторовые грибы поражают большое количество видов насекомых (из 12 отрядов). Кроме того, известны грибы, способные поражать других членистоногих – клещей, многоножек, пауков. К широкоспециализированным видам относится *Entomophthora spuaerosperma* – паразит капустной белянки, капустной моли, ряда видов тлей, трипсов, яблонной медяницы, шелкоунов и их личинок. Примерами узкоспециализированных видов являются *E. erupta* – паразит клопов семейства *Myridae* и *E. grylli* – паразит сверчков и саранчовых. Грибы рода *Massospora* паразитируют на цикадах, причем *Massospora cicadina* поражает только семнадцатилетнюю цикаду.

Энтомофторовые грибы могут помочь контролировать численность насекомых-вредителей в природе [18].

Пор. Зоопаговые (Zooperagales) – облигатные паразиты. Некоторые из них (эктопаразиты) паразитируют на живущих в воде или почве амебах, проникая в них своими гаусториями (р. *Acaulopage*, *Endocohlus*, *Bdellospora*), другие (эндопаразиты) активно захватывают нематод, личинок насекомых и др., пронизывая все тело жертвы мицелием. На нематодах паразитируют грибы р. *Stylopage*, *Zoopage*. На основании активного способа захвата жертвы эти грибы правильнее было бы отнести к хищным грибам. Мицелий зоопаговых состоит из тонких (редко толще 2 мкм) многоядерных гиф, сначала не имеющих перегородок, затем (у большинства) с перегородками. Поверхность гиф клейкая. При контакте с животным-хозяином гифа выделяет клейкую жидкость в еще больших количествах, гифа крепко приклеивается к жертве, а затем мицелий или гаустории гриба проникают в нее. Строение гаусторий различно и представляет собой один из важных диагностических признаков. Таким образом действует, например, *Stylopage hadra*. Другой паразит нематод – *Euryancale sacciospora* – поражает их при помощи клейких конидий. Внутри своего хозяина эндопаразиты *Zooperagales* дают извитой спиралевидный таллом [11, 18].

В от. Ascomycota некоторые грибы пор. Endomycetes встречаются в ассоциациях с насекомыми. Диподаскус одноядерный (*Dipodascus uninucleatus*) был обнаружен в США на куколках фруктовой дрозифилы; диподаскус собранный (*D. aggregatus*) встречается в Европе и Сев. Америке в личиночных галереях короедов. В этой биологической ассоциации запах гриба привлекает жуков, а клейкая обертка аскоспор обеспечивает их перенос жуками. Этот вид обнаружен как в личиночных ходах короедов, так и в почве (под пораженными короедами деревьями), куда его споры вымываются дождем.

Особая группа дрожжевых организмов, главным образом из р. *Pichia* (*Pichia*) и *Hansenula* (*Hansenula*), ассоциирована с насекомыми-ксилофагами, например, с жуками-короедами, поражающими хвойные деревья. Некоторые из этих насекомых гибнут в стерильных условиях, лишенные дрожжей-симбионтов. Дрожжи из этих местообитаний используют в качестве питательных веществ целлобиозу и ксилозу – продукты расщепления

гемицеллюлоз древесины [13]. Один из видов рода дрожжей Мечникова (*Metschnikowia*) экологически и биологически связан с дафниями (или др. водными беспозвоночными). Дафнии заглатывают с водой дрожжевые сумки со спорами. Под действием желудочного сока оболочки сумок растворяются, а игловидные споры прокалывают стенку кишечника и выходят в полость тела, где прорастают и размножаются почкованием. При этом иногда животное гибнет, дрожжи переходят в состояние спор и вновь попадают в окружающую среду, откуда идет заражение новых экземпляров дафний. Предполагают, что часть жизненного цикла других дрожжей этого рода, которые обнаруживают в нектаре цветов (*M. reukaufii*) или на поверхности листьев и плодов (*M. pulcherrima*), проходит в теле насекомых-переносчиков, которыми, возможно, являются насекомые-опылители.

В порядке аскосферовые (Ascosphaerales) всего 2 рода с 4 видами, причем все представители р. *Ascosphaera* – паразиты насекомых, а грибы единственного вида второго рода – ульевая бетсия (*Bettsia alvei*) развиваются сапрофитно в ульях на собранной пчелами пыльце. Широко распространенная в Европе пчелиная аскосфера (*A. apis*) – обычный паразит на личинках медоносной пчелы, который вызывает у пчел заболевание, называемой пчеловодами известковой или каменной деткой. Заражая личинки, гриб вызывает их гибель, а затем мумификацию. Подобное заболевание личинок листогрызущих пчел вызывает гриб *A. proliperda*.

Интересная группа грибов присутствует в пор. Сферейные (Sphaeriales). Некоторые грибы р. *Melanospora* паразитируют на насекомых или грибах, в свою очередь также паразитирующих на насекомых (*M. parasitica* – на *Beauveria bassiana*).

Среди пор. Нурокреалы (Nurocreales) в р. *Nectria* известно несколько видов, паразитирующих на насекомых, обычно на червцах (*N. aurantiicola*, *N. flammea*). Мицелий у этих грибов развивается на теле хозяина или его щитках.

В пор. Спорыньевые (Clavicipitales) около 10 родов паразитирует на членистоногих – насекомых и пауках. Это большинство видов крупного рода кордицепс, а также грибы из родов торрубиелла, гипокрелла, гельминтаск и др. Грибы *Cordiceps militaris* паразитируют на жуках, бабочках, перепончатокрылых, полужесткокрылых, равнокрылых и двукрылых. Реже встречается *Cordiceps litmari* который поражает ос и шершней. *Cordiceps entomorrhiza* часто поражает жужелиц [5]. Три вида паразитируют на пауках. Пять видов, паразитирующих на цикадах, известны только в Японии. Интересно, что ткани насекомых, убитых кордицепсами, не заселяются бактериями и не разлагаются, что связано с образованием грибом антибиотика кордоцепина, выделяемого в ткани хозяина и защищающего субстрат от заселения микроорганизмами, что можно рассматривать как приспособление к защите субстрата от конкурентов. Действие кордоцепина на насекомых пока неизвестно.

Весь порядок лабульбениевые (Labulbeniales) – чрезвычайно обширная группа, высокоспециализированные облигатные паразиты наружного скелета насекомых и клещей. Как настоящие паразиты, эти грибы зависят от жизни хозяина: со смертью хозяина погибает и гриб.

В от. **Basydiomycota** нет грибов, паразитирующих на беспозвоночных, однако есть группы, связанные с насекомыми тем или иным образом. Базидиомицеты имеют много взаимосвязей с насекомыми. Плодовые тела шляпочных грибов могут быть домом для сотен видов личинок двукрылых, а плодовые тела трутовиков могут кормить сотни видов личинок жуков, причём некоторые виды специфичны для вида гриба [21].

У грибов из группы порядков Гастеромицеты (п/кл Agaricales) эволюция плодовых тел шла по пути выработки различных приспособлений для рассеивания спор. У гастеромицетов с подземными плодовыми телами, похожими на настоящие трюфели (например, р. *Melanogaster*) со съедобным видом (*M. broomeianus*) плодовые тела обладают приятным фруктовым запахом. Распространение спор происходит при помощи животных, поедающих эти плодовые тела. Ароматный или едкий запах, привлекающий насекомых или грызунов, имеет большинство грибов порядка Гименогастровые (Hymenogastreales), также с подземными плодовыми телами – насекомые и грызуны охотно их поедают. Проходя

неповрежденными через кишечный тракт, грибы выделяются с экскрементами и, таким образом, происходит их рассеивание. Распространение спор у гастеромицетов порядка Фаллюсовых (Phallales) со слизистой пахнущей или яркоокрашенной глебой (внутренней частью плодового тела) происходит при помощи насекомых, привлеченными их запахом или окраской, и сопровождается расплыванием глебы в слизистую массу, содержащую базидиоспоры и стекающую каплями.

Грибы сем. *Septobasidiaceae* (пор. *Auriculariales*, п/кл. *Heterobasidiomycetidae*) содержит в себе интересный род *Septobasidium*, включающий более 180 видов. Большинство видов растет в тропиках и субтропиках. Эти грибы растут на живых растениях, пораженных щитовкой. Их плодовые тела широкораспростертые, пленчатые, встречаются иногда на ветвях и листьях растений. А под ними всегда можно найти щитовок, на которых гриб паразитирует, хотя некоторые насекомые остаются неповрежденными. Исследования показали, что гриб и насекомое связаны между собой сложными мутуалистическими отношениями. К примеру, септобазидиум Бурта (*Septobasidium burtii*), который растет на разных видах дуба в южной части США, связан со щитовкой *Aspidiotus osborni*. Его плодовое тело, толщиной до 2 см, состоит из трех слоев. Прямо на субстрате лежит тонкий субикулум, из которого вырастают радиальные, анастомозирующие стенки, образующие сложную систему туннелей и камер и поддерживающие верхний твердый бумаговидный слой – крышу. На самой поверхности плодового тела развивается гимений. Под защищающей крышей гриба, в его сложном лабиринте живут щитовки; некоторые из них остаются здоровыми на протяжении всей жизни, некоторые заражаются грибом. Здоровые и зараженные насекомые хорошо различаются: больных меньше, у них отсутствует защитный восковой щит, и они никогда не размножаются. Гриб прикрепляется только к пораженному насекомому, и его гифы никогда не проникают в субстрат.

Некоторые базидиальные грибы (*Termitomyces*, *Leucoagaricus*, *Lepiota*, *Auricularia*) культивируются в гнёздах термитами и муравьями и служат насекомым пищей.

От. Fungi Imperfecti (Deuteromycota)

В это искусственное подразделение в системе грибов входят виды, у которых не наблюдается полового размножения, т.е. они производят споры (конидии) бесполом образом (путем митоза). В обиходе их часто называют плесневыми грибами. Они также часто имеют половые стадии, которые относятся к аскомицетам либо базидиомицетам. Т.е. фактически один организм может иметь два латинских названия: одно, относящееся к половой стадии (телеоморф) и второе, описывающее бесполоую стадию (анаморф). Однако около трех четвертых размножающихся бесполом путем грибов не имеют известных половых стадий, и, таким образом, имеют лишь одно название, характеризующее анаморф. Бесполом образом размножающиеся грибы с известными или неизвестными половыми стадиями были объединены в группу дейтеромицетов или Fungi Imperfecti. Бесполоую стадию также иногда называют несовершенной, в отличие от половой (совершенной), поэтому группа получила также название несовершенных грибов.

Среди дейтеромицетов можно выделить несколько интересующих нас экологических групп, тем или иным образом связанных с беспозвоночными животными.

Внимание исследователей в значительной степени сосредоточено на биологии **энтомопатогенных** несовершенных грибов. В отличие от узкоспециализированных энтомофторовых грибов, большинство гифальных энтомопатогенных грибов отличается широкой специализацией. Представители большинства из них могут расти на субстратах и животного, и растительного происхождения [8].

Наиболее распространены из их числа паразитические грибы р. *Beauveria*, в частности, вид-возбудитель белой мускардины (от французского слова, означающего "засахаренный фрукт"). В середине XVIII века в Европе, в рассадниках тутового шелкопряда *Bombyx mori*, начался мор гусеницы. Возбудителем заболевания оказался гриб *Beauveria bassiana* (Vulf) Vulf. Видовое название гриба дано по имени итальянского биолога Басси, выявившего природу инфекционного начала. Пораженные гусеницы сначала краснели, а потом

приобретали белую окраску в результате выхода на поверхность "мумий" белого спороношения гриба. Мумифицированные гусеницы казались "засахаренными", или обсыпанными мукой. Гриб *Beauveria bassiana* на территории Америки поражает 175 видов насекомых.

Примечательно, что, поражая большое число насекомых, *Beauveria bassiana* может сохраняться в природе в отсутствие основного и дополнительного хозяев.

Другой вид – боверия тонкая (*B. tenella*) – поражает преимущественно жуков (западный и восточный майские хрущи, картофельная коровка).

В конце 70-х годов XIX века в ряде губерний России выявлены вредитель хлебных злаков жук кузьяка *Anisoplia austriaca* L. и вредитель сахарной свеклы долгоносик. Выдающийся ученый, лауреат Нобелевской премии И. И. Мечников установил, что вредители поражаются грибом *Metarhizium anisopliae* Metsh. – зеленой мускаридиной. В дальнейшем эти данные легли в основу разработки биометода борьбы с насекомыми-вредителями сельскохозяйственных культур и насекомыми-кровососами. Возбудитель зеленой мускардины поражает более 70 видов насекомых, из которых 54 вида жуков и только 5 видов чешуекрылых.

Еще один энтомопатогенный несовершенный гриб – *Cephalosporium lecanii* – поражает ложнощитовок подсемейства Lecaniidae. Интересно, что, по некоторым данным *Cephalosporium* также является основным видом в жилых ходах жука – дубового плоскохода (*Platypus cylindrus*), причем симбиотическим видом.

Роды *Beauveria*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Tolypocladium* и др. являются анаморфами (конидиальной стадией) сумчатых грибов пор. Clavicipitales, в частности, *Hymenostilbe* и *Hirsutella* – рода *Cordyceps*. Гриб рода *Aschersonia*, являющийся конидиальной стадией сумчатого гриба рода *Hypocrella*, поражает цитрусовую белокрылку. Некоторые виды – паразиты нематод [27].

Грибы рода *Aspergill*, в основном типичные сапрофиты, в определённых условиях способны развиваться и спороносить в тканях живых насекомых, вызывая их гибель с типичными симптомами. Пять видов аспергилла: *A. flavus-orizae*, *A. niger*, *A. fumigatus*, *A. tamari* и *A. flavipes* способны поражать представителей 7 отрядов насекомых: Homoptera, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Isoptera, Thysanura и клещей. В качестве новых хозяев для аспергиллов отмечены термиты (*Reticulitermes virginicus*) и постельный клоп (*Cimex lectularius*).

Другая распространенная экологическая группа среди несовершенных грибов – **хищные грибы**. Эти грибы могут жить как сапрофиты, но при этом способны улавливать и питаться нематодами – мелкими круглыми червями.

Грибы проникают в тело насекомых через покровы, используя для этого ферменты, выделяющиеся при прорастании спор: хитиназу, протеазу, липазу, также в этом играет роль механическое давление, развиваемое растущими гифами гриба. Специализированные паразитные грибы образуют особые булавовидные утолщения – аппрессории, через которые проникают внутрь тела хозяина.

Многие несовершенные грибы успешно применяются для биологического контроля численности различных насекомых-вредителей. Виды *Hirsutella* и *Verticillium lecanii* используются для контроля численности тлей, трипсов, белокрылок, нематод. Виды *Metarhizium* важны для контроля жесткокрылых и саранчовых, *Nomuraea rileyi* – против чешуекрылых, *Beauveria spp.* – жесткокрылых. Многие виды нематофаговых грибов были протестированы с целью контроля за численностью нематод с различным успехом; наиболее многообещающими в этом отношении выглядят эндопаразиты *Verticillium* [27].

2. Микотрофия членистоногих (питание членистоногих грибами)

Повреждение беспозвоночными плодовыми тел грибов в природе

Грибники часто обнаруживают "червивые" шляпки или ножки грибов – результат повреждения их насекомыми. Быстрое разрушение спелого плодового тела с экологической

точки зрения полезно. При этом грибница не повреждается, споры рассеиваются, а шляпка грибу уже не нужна. Мицелием грибов питаются жуки-грибовики сем. *Erotilidae* и грибоеды сем. *Mycetophagidae* подотряда разноядных (*Polyphaga*). Семейство жуков-грибовиков принадлежит к подотряду разноядных. Длина – 2-30 мм. Тело обычно овальное, выпуклое, сверху голое, усики булабовидные. В бывшем СССР насчитывалось 60 видов, большей частью в лиственных лесах. Жуки и личинки питаются надревными грибами. Грибоеды – семейство жуков подотряда разноядных. Длина – 2-6 мм. Тело овальное, выпуклое, сверху покрыто тонкими волосками. Окраска бурая или черная, надкрылья обычно со светлым рисунком. Известно около 200 видов, в бывшем СССР – свыше 30, большей частью из рода *Mycetophagus*. Жуки и личинки живут в грибах и гнилой древесине, питаются главным образом мицелием.

Вредители культивируемых грибов

Особую группу членистоногих (насекомых, многоножек, мокриц, растительноядных клещей) представляют вредители культивируемых грибов. Среди них можно выделить несколько основных групп.

1. Грибные комары *Mycetophilidae* (семейство двукрылых, надотряд длинноусых). Длина 3-7 мм. Около 2500 видов, в бывшем СССР – свыше 500 видов. Взрослые грибные комарики активны весной и осенью. Многие виды зимуют во взрослом состоянии и встречаются зимой на снегу во время оттепелей. Личинки безногие, с явственной головкой, развиваются в грибах, а также в пронизанной мицелием древесине и лесной подстилке, под корой; питаются мицелием и плодовыми телами шляпочных грибов (составляют основную массу "червей" в грибах).

2. В шампиньонницах и вешенницах наиболее часто встречаются грибные мухи (горбатки), грибные комары и галлица. Грибные мухи попадают в грибницы снаружи через вентиляционные ходы, двери, окна. Самок привлекает запах мицелия. Они активно стремятся проникнуть через щели, отверстия, ходы. Откладка яиц (до 50 штук в одной кладке) происходит при наличии мицелия. Через неделю из яиц появляются личинки, питающиеся мицелием. Будучи прожорливыми и многочисленными, они способны уничтожить большую часть мицелия в субстрате.

3. Клещи. Большинство грибоводов считает клещей опасными вредителями шампиньонов. Источником распространения клещей в культивационных сооружениях является солома. В природе панцирные клещи питаются мицелием плесневых грибов и растительными остатками

4. Нематоды. Встречающиеся в грибоводческих предприятиях нематоды подразделяются на паразитических и сапрозойных. Паразитные нематоды часто встречаются в шампиньонном компосте и вредоносны даже при небольшой численности. Их характерной особенностью является строение ротового аппарата – стилет. С его помощью нематоды проделывают отверстия в мицелии и высасывают его содержимое. На поврежденных гифах поселяются бактерии, усиливающие повреждение. Сапрозойные нематоды составляют вторую группу вредителей. Их вредоносность проявляется косвенно.

3. Поведенческая коэволюция – культивирование грибов насекомыми

Мутуалистические симбиозы грибов с животными часто связаны со способностью многих грибов производить целлюлолитические ферменты, особенностью, очевидно, отсутствующей у почти всех представителей царства животных. Два наиболее ярких примера включают социальных насекомых: муравьев-листорезов Центральной и Южной Америки и термитов-строителей Африки и Азии. Между муравьями и термитами, которые культивируют грибной мицелий, и некоторыми видами базидиомицетов существуют древние и очень развитые симбиозы, при этом насекомым свойственен очень высокий уровень развития социального поведения. Грибы в этих симбиозах, очевидно, почти не видоизменены, у насекомых также не наблюдается морфологических изменений, но их

поведение в высокой степени модифицировано. О мицелии заботятся, подкармливают его и пропальывают, и вместе с мигрирующей королевой он отправляется в новые гнёзда [16, 20].

В Центральной и Южной Америке обитают муравьи-листорезы (*Atta*, *Acromyrmex*). Если тропа этих муравьёв протягивается к какому-либо дереву, то спустя некоторое время дерево остаётся без листьев. Муравьи-листорезы забираются на деревья и срезают челюстями сегменты листьев, доставляя их вниз, к подземному гнезду, где они тщательно пережёвываются и скармливаются обитающим там колониям специфических грибов (*Leucoagaricus* и *Lepiota* (*Agaricales*), *Xylaria* (*Ascomycetes*) или *Auricularia* (*Auriculariales*)). Муравьи подготавливают субстрат для выращивания мицелия, тщательно пережёвывая листья, смешивая их со своими экскрементами и слюной и складывая полученную массу в специальные большие камеры. Муравьи обеспечивают грибу идеальные условия для роста и пропальывают грибы-сорняки. Гриб разлагает листья и его мицелий затем поедается муравьями. Муравьи-листорезы питаются грибом сами и кормят личинок конидиями грибов [16, 20].

Муравьи постоянно поддерживают культуру одного и того же гриба. Молекулярный анализ недавно показал, что единственный клон базидиомицета, родственного грибу-зонтику *Lepiota*, поддерживался в культуре одним-единственным видом муравьёв 23 миллиона лет [20]. Симбиоз с грибом позволяет муравьям питаться широким спектром растительного материала, который превращается мицелием в питательный субстрат для гриба. При вылете из гнезда молодые самки всегда несут с собой кусочки грибницы и на новом месте сразу же начинают выращивать грибы.

Тропические муравьи из р. *Atta* в Южной Америке наносят ущерб сельскому и лесному хозяйству, однако, хотя муравьёв принято считать вредителями, большая колония с сотнями подземных садов значительно увеличивает аэрацию и содержание органического вещества в почве [16]. У муравьёв других широт "грибных садов" не выявлено. В то же время, в Украине возле муравейников встречаются только отдельные виды съедобных шляпочных грибов: шампиньоны и грибы-зонтики. Не исключено, что такая приуроченность не является случайной.

Термиты-строители *Macrotermitinae* также строят и поддерживают подземные грибные сады, в которых они выращивают чистые культуры грибов *Termitomyces* (*Agaricales*) или иногда *Xylaria* (*Ascomycetes*), растущие на специально откладываемых скоплениях экскрементов и кусочках древесины. Термиты, также как и муравьи, усердно ухаживают за своими грибами. Эти грибы идут в основном на питание молодых личинок. Единственное существенное различие – *Termitomyces* иногда начинает спорносить на протяжении сезона дождей или когда гнёзда становятся покинутыми [16].

4. Хищные и нематофаговые грибы

Представители, образ жизни и разнообразие

В экологическую группу хищных грибов объединяются грибы, способные поймать, убить и использовать в пищу микроскопических животных – нематод, коловраток, простейших, мелких насекомых. Хищные грибы широко распространены на земном шаре и обнаружены на всех континентах. За рубежом они наиболее изучены в США, Англии, Франции, Дании. В СССР исследование хищных грибов было начато в 1946 г. в Туркмении.

Нематофаговые грибы были обнаружены во всех крупных группах грибов. Большинство представителей группы хищных и нематофаговых грибов, включая образующие ловушки виды, – это гифомицеты (отд. *Deuteromycota*, порядок *Hyphomycetales*, семейство *Moniliceae*; известно около 80 видов).

Механизм улавливания нематод присутствует и у дереворазрушающего базидиомицета *Pleurotus ostreatus*. Вешенка иммобилизует нематоду при помощи токсина, производимого в специальных выростах мицелия, и кончики гиф хемотропически прорастают через рот жертвы и переваривают её содержимое [26].

Улавливание и эндопаразитизм на свободноживущих нематодах и других микроскопических животных является способностью филогенетически разнообразных групп гифомицетов. Основные группы нематофаговых грибов являются анаморфами дискомицетов, родственных *Orbilia* (*Leotiales*), классифицированных в анаморфные роды *Arthrobotrys*, *Monacrosporium* и *Dactylella* (22) и анаморфами базидиомицетов рода шляпочных грибов *Hohenbuehelia* (*Tricholomataceae*), классифицированные в род *Nematoctonus* (было показано, что несколько изолятов *Nematoctonus* образуют плодовые тела, типичные для *Hohenbuehelia* sp.) [13]. Ловушки анаморфов *Orbilia* – это активно образующиеся петли и различные типы адгезионных сетей или клеток. Виды *Nematoctonus* отличаются от всех нематофаговых дейтеромицетов не только тем, что они одновременно образуют ловушки и являются паразитами, но также имеют гифы и пружки, типичные для базидиомицетов [27].

Вегетативный мицелий хищных грибов состоит из обильно ветвящихся септированных гиф толщиной не более 5-8 мкм. На мицелии развиваются ловчие приспособления (рис. 1).

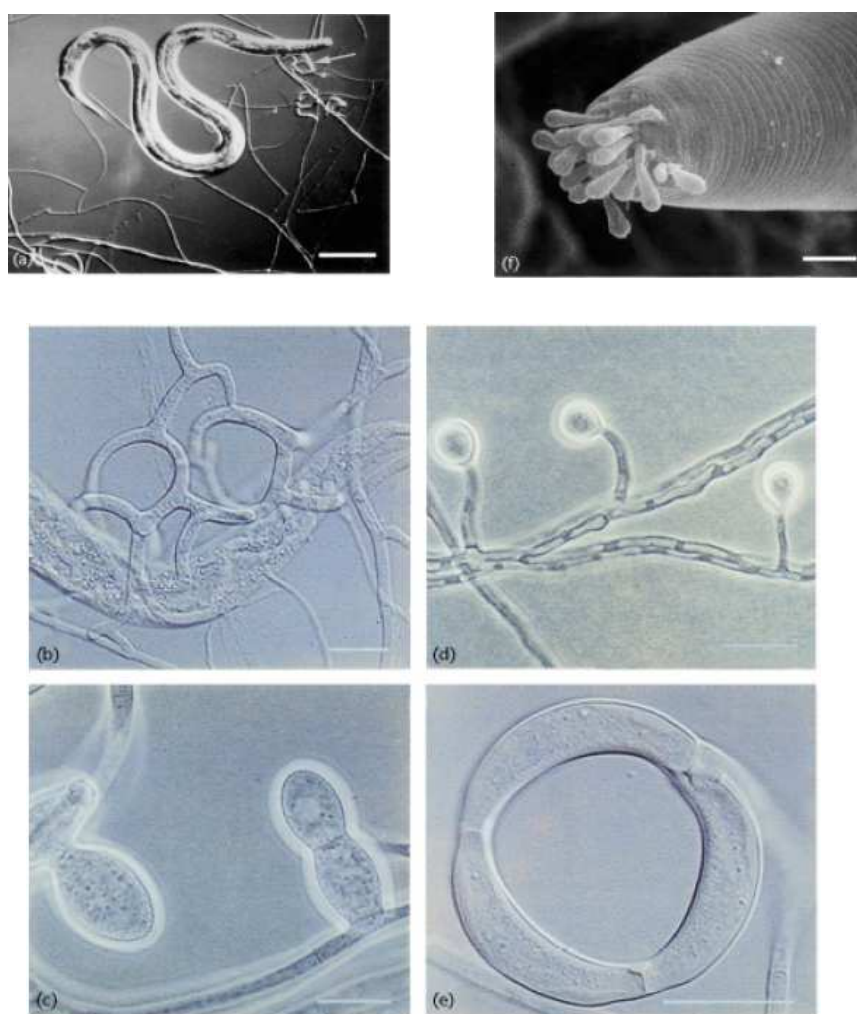


Рис. 1. Разнообразие ловчих приспособлений нематофаговых грибов:

а) нематода, пойманная (указано стрелкой) *Arthrobotrys oligospora*. Длина полоски = 100 мкм; б) адгезивная сеть *Arthrobotrys oligospora*, развитая на захваченной нематоде. Длина полоски = 20 мкм; в) адгезивные вздутия *Monacrosporium haptotalum*. Длина полоски = 10 мкм; д) адгезивные веточки *M. gefiropagum*. Длина полоски = 10 мкм; е) сжимающееся кольцо *A. brochopaga*. Длина полоски = 5 мкм; ф) нематода, инфицированная спорами *Drechmeria coniospora*. Длина полоски = 5 мкм (приведено по [28])

У хищных грибов мицелий развивается в почве, на растительных остатках и других субстратах, но часть питания они получают из тканей пойманных ими жертв. Жертвы хищных грибов – обычно сапрозойные нематоды или свободноживущие личинки нематод, патогенных для растений, животных и человека. Из фитогельминтов хищными грибами улавливаются нематоды из родов *Acrobeles*, *Acrobelloides*, *Cephalobolus*, *Diplogaster*, *Diploscapter*, *Plectus*, *Phabditis*, *Bunonema*, *Dorylaimus*, *Anguillina*, *Heterodera*, *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*; из зоогельминтов – *Ancylostoma*, *Strongyloides*, *Haemonchus*, *Nematodirus*, *Cooperia*, *Ostertagia*, *Trichostrongylus*, *Strongylus*, *Trichonema*. Реже грибы ловят амёб или других мелких корненожек, а некоторые – мелких насекомых (*A. entomophaga* улавливает представителей *Collembola*) [3].

Механизм улавливания нематод и типы ловчих приспособлений

Нематоды привлекаются соединениями, выделяемыми мицелием и ловушками нематофаговых грибов и спорами эндопаразитов. Паразиты обладают большей степенью привлекательности для нематод. Часто хищные грибы улавливают животных, значительно превосходящих их по размерам. Размеры нематод, улавливаемых грибами – 0,1-1,0 мм, а толщина гиф этих грибов – не более 8 мкм. Улавливание таких крупных, подвижных и сильных жертв, как нематоды, стало возможно в результате приобретения грибами в процессе эволюции различных специализированных ловчих приспособлений.

Строение аппаратов-ловушек у гифомицетов разнообразно, по механизму действия они могут быть 3 типов (рис. 2).

Клейкие ловушки: боковые выросты гиф, покрытые клейким веществом (*A. perpasta*, *Monacosporium cionopagum*); овальные или шаровидные клейкие головки, сидящие на коротких двухклеточных веточках мицелия (*M. elliposporum*, *A. entomophaga*); наиболее распространены клейкие сети из большого числа колец, образующиеся в результате обильного ветвления гиф (*A. oligospora*). Процесс улавливания нематоды клейкими сетями напоминает ловлю мух на липкую бумагу. Нематода прилипает к сети, и вскоре после того, как она перестаёт двигаться, из этой сети развивается гифа, растворяющая кутикулу нематоды и проникающая в её тело. Предполагается, что адгезия (прилипание) нематоды может происходить как взаимодействие между связывающим углеводный белком (лектином) гриба и углеводным рецептором на теле нематоды. У *A. oligospora* трёхмерная сеть покрыта слоем экстрацеллюлярных фибрилл, даже до взаимодействия с нематодой. После контакта эти фибриллы становятся направленными перпендикулярно поверхности жертвы, очевидно, чтобы облегчить захватывание и дальнейшую инвазию нематоды [26]. Гибель пойманной нематоды часто происходит быстрее, чем мицелий гриба проникнет в её тело. Предполагают, что хищные грибы образуют токсины, содержащиеся в клейкой жидкости ловушек (по данным Прядко, Илялетдинова [3], у хищных грибов обнаружен фермент лецитиназа С, являющийся токсином споровых бактерий с нематоцидным действием). После прободения кутикулы в её теле часто развивается т.н. инфекционная луковица, из которой развиваются трофические гифы. Постепенно они заполняют всё тело нематоды, и её ткани теряют свою структуру. Процесс поглощения грибом содержимого нематоды продолжается немногим более суток. После этого остаётся только кутикула, заполненная гифами гриба. Протеазы хищных грибов по данным молекулярного анализа относятся к группе сериновых протеаз, и имеют высокую гомологию с субтилизиновым их типом. Питательные вещества, полученные из жертвы, гриб может сохранять в форме запасного низкомолекулярного белка – лектина, который в больших количествах синтезируется в цитоплазме. Предполагается, что этот же белок участвует в процессе распознавания и адгезии жертвы, взаимодействия с животными гликопротеинами.

У некоторых хищных грибов образуются ловушки в виде колец, лишённых клейкого вещества и действующих механически. Обычно эти кольца состоят из трёх изогнутых клеток и расположены на коротких веточках мицелия. В простейшем случае такие ловушки действуют пассивно, например, нематода, случайно попав в такую ловушку, пытается пройти сквозь кольцо и застревает в нём (*D. candida*).

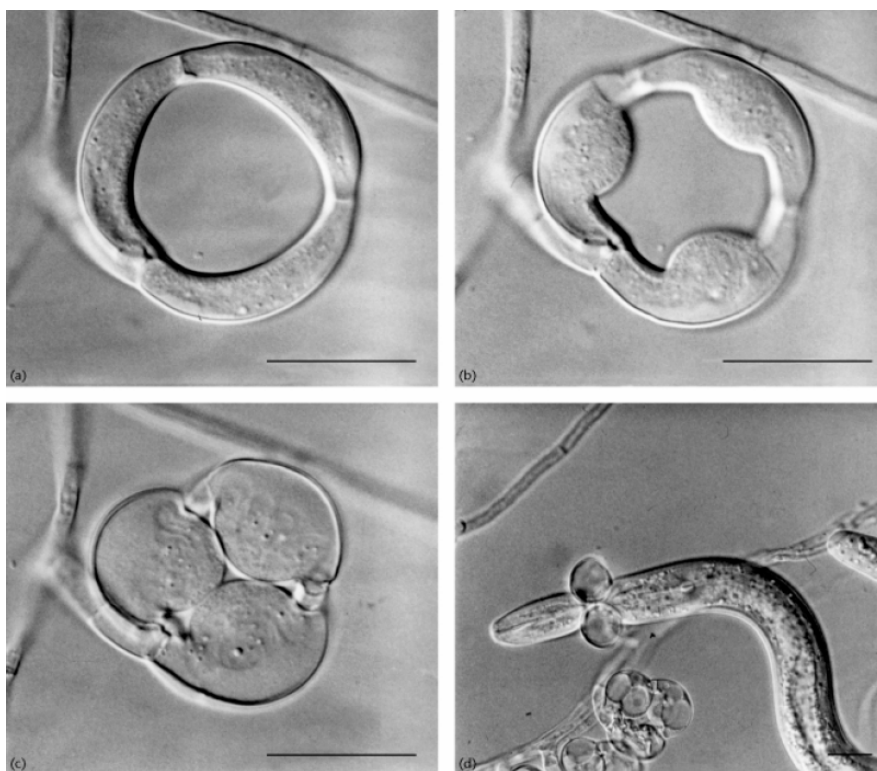


Рис. 2. Ловчий механизм *Arthrobotrys brochopaga* (a)-(c). Закрытие кольца, вызванное искусственным нагреванием ловушки. Закрытие происходит быстро (0,1 с), необратимо и сопровождается значительным увеличением клеточного объема, что приводит к почти полному закрытию отверстия кольца. Полоска = 5 мкм. (d) Нематода, крепко зажатая в кольце (приведено по [28])

В отсутствие нематод хищные гифомицеты обычно не образуют ловушек. Если в культуру добавить нематод, уже через 24 час. в ней образуются ловушки. Стимулировать их образование можно также, добавляя к культуре стерильную воду, в которой жили нематоды.

В культуре некоторых нематод были обнаружено вещество (или вещества), стимулирующее образование ловушек и получившее название "немин" – предполагают, что это низкомолекулярный белок или аминокислота [3]. У некоторых хищных гифомицетов, например, *A. dactyloides*, развитие ловушек происходит в отсутствие нематод в условиях относительного недостатка питания или воды. Возможно, в природе эти факторы наряду с соединениями типа немина регулируют образование ловушек у хищных грибов.

Ловушки могут образовываться прямо при прорастании конидий (спор), формируя конидиальные ловушки (рис. 3). Эта особенность развития проявляется почти у всех ловушкообразующих видов, при условии, что конидии прорастают на природных субстратах (коровий навоз, почва ризосферы). Мутант *A. oligospora* не только формирует конидиальные ловушки на своих конидиях, которые ещё находятся на конидиофорах; он также производит большое количество нормальных ловушек на мицелии [26].

Происхождение

Хищные грибы можно рассматривать как экологическую группу почвенных сапрофитов, в процессе эволюции приобретших способность улавливать нематод и питаться дополнительно. Хищничество у грибов появилось, вероятно, в глубокой древности, причём возникло независимо в разных их группах. У гифомицетов этот способ питания должен быть достаточно древнего происхождения, на что указывает их широкое распространение во всех климатических зонах и наличие сложных ловчих приспособлений. Молекулярный анализ области 18-S рДНК нематофаговых грибов показал, что несколько обычных видов хищных грибов, включая виды *Arthrobotrys*, *Dactylaria* и *Monacrosporium*, формируют монофилетическую группу (трибу) [16].

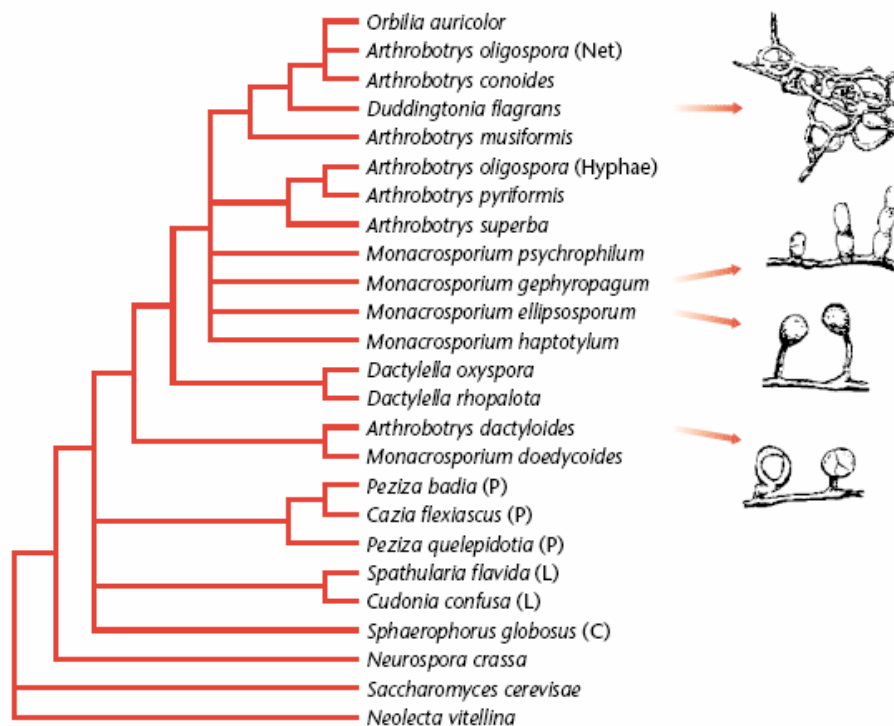


Рис. 3. Филогенетическое дерево, основанное на анализе 18S-рДНК и показывающее взаимоотношение между улавливающими нематод грибами и положение этой трибы по отношению к видам *Pezizales* (P), *Leotiales* (L) и *Calciales* (C); рДНК *Neolecta vitellina* использовалась в качестве контроля для анализа. Обратите внимание, что филогенетические связи соответствуют структуре ловчих приспособлений. *Orbilia auricolor* – это телеоморфная стадия *Arthrobotrys oligospora* (приведено по Ahrén et al. (1998), взято из [28])

Использование хищных грибов в биологическом методе борьбы

Хищные грибы представляют большой интерес и как орудия биологической борьбы с фитонематодами и нематодами, патогенными для животных и человека (обеззараживание почвы от личинок анкилостомы, борьба со стронгилятозом лошадей и овец). Сейчас вновь возрос интерес к использованию хищных грибов, частично благодаря увеличению знания их биологии, частично благодаря улучшению методов подбора и введения в почву агентов биоконтроля. Недавно были проведены успешные испытания препарата из *Arthrobotrys dactyloides* для противодействия повреждению нематодами корней томатов и препарата яйцевого паразита *Verticillium chlamydosporium* в таком же эксперименте [16, 26].

В Украине с 1996 г. в Институте зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины исследуются возможности использования биопрепаратов штаммов гриба *Duddingtonia flagrans* (Dudd.) Cooke против нематод сельскохозяйственных животных, в частности, лошадей.

Выводы

1. Среди грибов и насекомых коэволюция наблюдается в разных формах: морфологическая – видоизменение строения тела (например, специальные приспособления для переноса спор у короедов, особые образования – мицетоциты или мицетомы, для содержания грибных клеток); биохимическая и физиологическая (в той или иной степени наблюдается практически при любом коэволюционном взаимодействии), поведенческая (выращивание грибов муравьями-листорезами, термитами и жуками), наконец, коэволюция, затрагивающая жизненный цикл и особенности размножения (энтомофторовые грибы и их хозяева, щитовки и септобазидиум).

2. Существуют примеры, где взаимосвязь видов является облигатной – в случае образования глубоких и сложных симбиозов (грибные сады муравьёв и термитов, дрожжевые грибы в галереях жуков-короедов, *Septobasidium* и щитовки), так и существования облигатных паразитов и хищников: как со стороны грибов, питающихся беспозвоночными (лабульбениевые, энтомофторовые и энтомопатогенные несовершенные грибы, зоопаговые), так и наоборот (грибные комарики и т.д.). Это говорит о высокой степени развития коэволюционной динамики. В то же время есть примеры устойчивых, но необязательных связей (так, большинство хищных грибов могут существовать сапротрофно). В этом случае существует возможность, что при продолжении коэволюционного процесса и при изменении условий среды связь может перерасти в облигатную.

3. Наиболее распространенным типом взаимоотношений у низших грибов с беспозвоночными является паразитизм, у высших – использование грибами насекомых для распространения своих спор, т.е. мутуалистическое взаимодействие.

4. О масштабах и древности коэволюционного процесса говорит тот факт, что взаимосвязь наблюдается не только на примерах отдельных особей, но существуют целые группы грибов, одинаковым образом специализированных на паразитизме на какой-либо группе животных и имеющих для этого сходные приспособления. Это может свидетельствовать о том, что каждая такая группа произошла путем иррадиации видов от исходного предка, впервые вступившего в такую взаимосвязь с животным, а это подразумевает, что должно было пройти достаточно длительное время, на протяжении которого происходила коэволюция.

Список литературы

1. Алексеев А. А. О возможности использования энтомопатогенных грибов для регулирования численности кровососущих комаров // Тез. докл. I Всесоюз. съезда паразитологов. – Полтава, 1987. – С. 10-11.
2. Акимущикин И. Мир животных: Беспозвоночные. Ископаемые животные. – М.: Мысль, 1999. – 384 с.
3. Грибы-гифомицеты – регуляторы численности паразитических нематод / Отв. ред. А. Н. Илялетдинов, Э. И. Прядко. – Алма-Ата: Наука, 1990. – 176 с.
4. Грибы и грибоводство / Авт.-сост.: П. А. Сычѳв, Н. П. Ткаченко – Донецк: Сталкер, 2003. – 512 с.
5. Грибы. Большая Энциклопедия / В. Антонин, Ф. Котлоба, З. Клузак, В. Остры, П. Шкубла, И. Весели. – Луцк: Издательский дом Ридерз Дайжест, 2005. – 368 с.
6. Даддингтон К. Л. Хищные грибы – друзья человека. – М.: Изд-во иностр. лит., 1959. – 150 с.
7. Жизнь животных. Т. 3. Членистоногие: трилобиты, хелицеровые, трахейнодышащие. Онихофоры / Под ред. М. С. Гилярова, Ф. Н. Правдина. – М.: Просвещение, 1984. – С. 248-302.
8. Жизнь растений. Т. 2. Грибы / Под ред. М. В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. – 480 с.
9. Евлахова А. А. Энтомопатогенные несовершенные грибы // Жизнь растений. Т. 2 / Под ред. М. В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. – С. 439-440.
10. Захаров И. А. Организация генетического аппарата грибов в связи с проблемами их эволюции // Микология и фитопатология. – 1980. – Т. 14, № 3. – С. 273-275.
11. Лук'янченко-Кузьміна Т. А. Нематофагові гриби (Nephromycetes) з ґрунту пасовищ України // Укр. бот. журн. – 2002. – Т. 59, № 2. – С. 204-211.
12. Рубцов И. А. Естественные фаги и биологические методы борьбы против насекомых медицинского значения. – М.: Медицина, 1967. – 120 с.
13. Сытник К. М., Дудка И. А. Ботаника и микология в Украине. Генетика, систематика, флористика // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 5-9.

14. *Сопрунов Ф. Ф.* Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. – Ашхабад: Изд-во АН ТуркССР, 1958. – 366 с.
15. *Tompson J. N.* (2005) Coevolution. /Encyclopedia of Life Sciences / Nature Publishing Group / <http://www.els.net>.
16. *Kuo M.* (2003). Mushroom taxonomy: The big picture / <http://www.mushroomexpert.com/taxonomy.html>.
17. *Bryce Kendrick* (2001) Fungi and the History of Mycology / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
18. *Bryce Kendrick* (2001) Fungi: Ecological Importance and Impact on Humans / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
19. *Joyce E. Longcore* (2001) Chytridiomycota / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
20. *Joyce E. Longcore* (2001) Zygomycota /Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
21. *Ove E. Eriksson* (2001) Ascomycota / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
22. *Sarah C. Watkinson* (2001) Basidiomycota / Encyclopedia of Life Sciences / www.els.net.
23. *Peter H. Thrall, Elizabeth Lj Watkin, Jeremy J. Byrdon* (2001) Coevolution: plant-microorganism / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
24. *Roy B. A.* Floral mimicry by a plant pathogen // Nature. – 1993. – 362. – P. 56-58.
25. *Roy B. A.* The effects of pathogen-induced pseudoflowers and buttercups on each other's insect visitation // Ecology. – 1994. – 75. – P. 352-358.
26. *Roy B. A.* The use and abuse of pollinators by fungi // Trends in Ecology and Evolution. – 1994. – 9. – P. 335-339.
27. *Hermen J. Phaff* (2001) Yeasts Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
28. *Birgit Nordbring-Hertz, Hans-Borje Jansson, Anders Tunlid* (2002) Nematophagous fungi / Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.
29. *Walter Gams, Keith A. Seifert* (2001) Deuteromycetes (Fungi Imperfecti) /Encyclopedia of Life Sciences / <http://www.els.net>.

Сичев П. А., Тимофеев А. А., Ткаченко Н. П., Ларін Я. Д. Коеволюція грибів і безхребетних тварин. – Серед грибів і безхребетних коєволюція відбувається в різних формах: морфологічній, фізіолого-біохімічній. Це відкриває перспективи боротьби з шкідливими організмами.

Ключові слова: коєволюція, ентомофторові гриби, хижі, біометод, безхребетні.

Syshev P. A., Timofeev A. A., Tkachenko N. P., Larin Y. D. Coevolution of fungi invertebrate animals. – Among and fungi and invertebrates, coevolution goes on in different forms: morphological, physiology-biochemical. It opens prospects for fighting with harmful organisms.

Key words: coevolution invertebrate animals, morphological, machrum.