

УДК 582.282.31 : 632.937.14

© В. Ю. Крюков, О. Н. Ярославцева, Г. Р. Леднев, Б. А. Борисов

**ЛОКАЛЬНЫЕ ЭПИЗООТИИ, ВЫЗВАННЫЕ ТЕЛЕОМОРФНЫМИ
КОРДИЦИПИТОИДНЫМИ ГРИБАМИ (*ASCOMYCOTA*, *HYPOCREALES*),
В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ И ПИЛИЛЬЩИКОВ
ЛЕТНЕ-ОСЕННЕГО КОМПЛЕКСА В СИБИРИ**KRYUKOV V. Yu., YAROSLAVTSEVA O. N., LEDNEV G. R., BORISOV B. A.
LOCAL EPIZOOTICS CAUSED BY TELEOMORPHIC CORDYCEPITOID FUNGI
(*ASCOMYCOTA*, *HYPOCREALES*) IN THE POPULATIONS OF LEPIDOPTERANS
AND SAWFLIES OF SUMMER-AUTUMN COMPLEX IN SIBERIA

Широкое использование молекулярно-генетических методов в таксономии грибов позволяет ныне находить на филогенетическом древе аскомицетов (отдел *Ascomycota*) тесную родственную связь многих анаморфных видов, утративших полностью в своем цикле развития половую стадию (телеоморфу), с «полноценными» видами, образующими ее. В силу этого бывшее противопоставление сумчатых и анаморфных грибов (класс *Deuteromycetes* → отдел *Deuteromycota* → формальный макротаксон Anamorphic Fungi) теперь с позиций современной кладистической микосистематики расценивается чуть ли не «пережитком прошлого». Однако есть и иная плоскость анализа — синэкологическая, в которой их противопоставление напрашивается со всей очевидностью.

Одной из интереснейших групп, где можно почерпнуть немало примеров в пользу такого мнения, являются сумчатые кордицепитоидные грибы,¹ около 400 видов которых являются паразитами (патогенами) растительноядных беспозвоночных, в основном насекомых. Важно отметить, что в нескончаемом потоке мировых публикаций о находках разных видов этих грибов чрезвычайно редко сообщается о случаях массового образования половых структур — стром — на погибших особях хозяев при вспышках грибных эпизоотий в их популяциях даже в оптимальных экологических условиях тропических дождевых лесов и (или) в горных районах, где вообще образование телеоморф — явление несравненно более частое, чем в равнинных местностях умеренного пояса (Борисов и др., 2001, 2006). В противоположность этому прецеденты сильного снижения численности беспозвоночных в результате эпизоотийного поражения анаморфами многих видов с образованием на трупах хозяев дочерней конидиальной инфекции освещаются в литературе периодически еще с XIX в. Некоторых

¹ В результате недавней ревизии с использованием молекулярно-генетических методов прежний большой род *Cordyceps* был разделен на 4 рода, оказавшиеся в трех разных семействах порядка *Hypocreales*: *Metacordyceps* (семейство *Clavicipitaceae*), *Ophiocordyceps*, *Elaphocordyceps* (*Ophiocordycipitaceae*) и *Cordyceps* (*Cordycipitaceae*) (см.: Sung et al., 2007). Этим и обусловлено, что для краткости авторы используют для этих грибов обозначение «кордицепитоидные» по аналогии с широко используемыми понятиями «агарикоидные», «афиллофороидные» грибы и т. п.

представителей этой группы грибов именно благодаря наблюдениям подобных впечатляющих фактов издавна активно изучают во многих странах с прикладной точки зрения как потенциальных агентов биоконтроля вредных беспозвоночных-фитофагов. В качестве примера можно назвать такие космополитные анаморфные виды, как *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *B. brongniartii* (Sacc.) Petch, *Isaria farinosa* (Holmsk.) Fr., *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare et W. Gams, *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin, *Pochonia chlamydosporia* (Goddard) Zare et W. Gams. В настоящее время эти названия все чаще фигурируют в литературе по систематике как синонимы, а приоритет отдается названиям телеоморф. Последние, однако, за многие десятилетия исследований известны лишь по единичным находкам в каких-то локальных точках (главным образом в экзотических уголках планеты: в горных районах на юге Китая, в Японии, тропических лесах Эквадора и т. п.). Иными словами, вполне резонно говорить, во-первых, об эндемичности телеоморф этих и многих других видов, во-вторых, о том, что образование телеоморф у них — атавистический процесс. Трудно отрицать тот факт, что объективно существует тенденция все большего усиления роли анаморф в трофических цепях и в сдерживании численности беспозвоночных-фитофагов.

Любопытным является то, что среди представителей всех родов и семейств кордиципитоидных грибов существует также и множество видов, которые, напротив, встречаются на хозяевах только или главным образом в телеоморфной стадии. Полагать, что в противоположность вышеуказанным эти виды (по крайней мере имеющие широкий ареал) являются угасающими, — нет оснований. Однако в литературе почти нет и сведений, дающих хотя бы смутное представление об их эпизоотической значимости.

Думается, что это можно объяснить отсутствием интереса к популяционным аспектам взаимоотношений этих паразитов с их беспозвоночными-хозяевами как у специалистов прикладного характера (в силу того что подобные виды грибов часто с большим трудом выделяются в культуру, а если и выделяются, то оказываются «нетехнологичными»), так и у систематиков, для которых важен поиск и описание таксонов, для чего достаточно собрать серию экземпляров, не обращая внимания на масштабы поражения.

Отметим, что для подавляющего большинства работ с описаниями кордиципитоидных грибов характерна неопределенность сведений о беспозвоночных-хозяевах вплоть до таких: на мелком пауке, на личинке Coleoptera и т. п. Такие данные малоинформативны для обобщений. Неверное подчас определение хозяев приводит к таксономическим ошибкам и путанице в понимании объема видов паразитических грибов, поскольку существуют внешне трудно различимые виды-двойники с узкой трофической специализацией (Коваль, 1984; Борисов и др., 2005).

Следует сказать, что, по опыту авторов, даже при обнаружении образцов в почве, подстилке на полуразрушенных трупах личинок или куколок довольно точная видовая идентификация хозяев во многих случаях оказывается трудной, кропотливой, но все равно возможной.

Яркой иллюстрацией сказанному может служить типовой вид рода *Cordyceps* (семейство *Cordycipitaceae*) — *C. militaris* (L.: Fr.) Fr., который, за исключением Австралии и Антарктиды, широко встречается во многих регионах мира, в том числе и в России. Его бесполое спороношение никогда не встречается в природе самостоятельно; конидии можно найти только на довольно скудно развитом мицелии в межсегментных складках кутикулы насекомых и у основания стром (Коваль, 1984).

Несмотря на обилие работ, в которых упоминается *C. militaris*, обычно в них конкретные данные о трофических связях гриба отсутствуют; чаще всего информация ограничивается общими словами: на гусеницах и (или) куколках Lepidoptera (Moureaux, 1949; Mains, 1958; Kobayasi, Shimizu, 1976; Коваль, 1984; Eriksson, 1992; Dissing, 2000; Петров, 2002; Сионова, 2003, и мн. др.).

Более конкретные сведения о поражаемых *C. militaris* насекомых можно найти лишь в отдельных публикациях. Так, в Японии среди его хозяев известны гусеницы и

куколки бабочек из семейств совок (Noctuidae), бражников (Sphingidae), пядениц (Geometridae) и хохлаток (Notodontidae) (Kobayasi, 1941; Kamata, 1998, 2000). Массовая гибель куколок бражников от *C. militaris* зарегистрирована в лесных экосистемах на юге Приморского края (Борисов и др., 2005). А. А. Евлахова и О. И. Швецова (1965) в качестве хозяев гриба в бывшем СССР (без указания мест сбора материалов) приводят гусениц тополевого бражника *Laothoe populi* L. и коконопрядов (Lasiocampidae) — малинного *Macrothylacia rubi* L. и соснового *Dendrolimus pini* L. Случаи поражения (причем эпизоотического характера) этим грибом гусениц соснового коконопряда отмечены также в Польше (Sierpinska, 1998). Б. Н. Огарков и Г. Р. Огаркова (2000) указали на эпизоотический характер встречаемости *C. militaris* на гусеницах сибирского коконопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. в Иркутской обл., однако более конкретных данных не представили. Кроме того, на территории Сибири гриб отмечался на куколках совки *Euxoa ochrogaster* Guenée (Андросов, 1992), ивовой волнянки *Leucoma salicis* L. (Огарков, Огаркова, 2000), липового бражника *Mimas tiliae* L. и лунки серебристой *Phalera bucephala* L. (Леднев и др., 2007). В Японии этот гриб указывается как один из основных биотических факторов сдерживания численности хохлатки *Syntypistis punctatella* Motsch., являющейся массовым дефолиантом бука (Kamata, 1998, 2000). Важно отметить, что эти две работы являются, пожалуй, единственными из потока мировых данных, где эпизоотии, вызванные *C. militaris*, описаны довольно детально.

В нескольких работах упоминаются редкие случаи обнаружения гриба на насекомых других отрядов. Так, в Японии было отмечено паразитирование *C. militaris* на личинках пилильщика рода *Cimbex* (Hymenoptera: Cimbicidae) (Kobayasi, 1941), а в Германии — на личинках болотной долгоножки *Tipula paludosa* Mg. (Diptera: Tipulidae) (Müller-Kögler, 1965). В США гриб был обнаружен на куколках неидентифицированных жесткокрылых (Coleoptera) (Mains, 1958), а в России на юге Томской обл. — на имаго шестизубого жука-короеда *Ips sexdentatus* Boerner (Scolytidae: Ipinae) (Суковаева и др., 1987).

С 1999 по 2006 г. авторами проводился целенаправленный поиск возбудителей микозов насекомых в лесах на юге Сибири, а также в Северо-Восточном и Центральном Алтае. Во время этих исследований телеоморфные энтомопаразитические грибы не были найдены ни разу, а среди анаморфных кордицепитоидных грибов отмечены только самые обычные, уже упомянутые выше космополитные виды *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, *Isaria farinosa* и *I. fumosorosea*, поражающие преимущественно различных представителей отрядов жесткокрылых, двукрылых, полужесткокрылых и чешуекрылых. При этом даже во время вспышек численности летне-осенней группы чешуекрылых в лесостепном Зауралье в 1999—2001 гг. массовая гибель насекомых от микозов не наблюдалась.

Интересно отметить, что в целом на огромной территории Сибири, несмотря на то что в ее различных областях изучением энтомопаразитических грибов занимались многие исследователи, за многие годы были найдены помимо *C. militaris* еще только два вида кордицепитоидных грибов на стадии телеоморфы: *Ophiocordyceps acicularis* (Ravenel) Petch (син. *C. acicularis*) на имаго большого соснового жука-долгоносика *Hyllobius abietis* L. (Огарков, Огаркова, 2000) и *O. unilateralis* (Tul. et C. Tul.) Petch (син. *C. unilateralis*) на муравьях (Коваль, 1984).

Впервые грибные эпизоотии в Западной Сибири и Прибайкалье удалось зарегистрировать в 2007—2008 гг. Уже при первых рекогносцировочных наблюдениях стало ясно, что в природе удалось наткнуться на крайне интересные очаги микозов. Во-первых, одновременно имела место массовая гибель не просто диссоциированных по своим экологическим нишам разных видов фитофагов, а закономерных сочленов одной консорции — чешуекрылых и пилильщиков летне-осенней экологической группы. Во-вторых, возбудителями эпизоотии оказались сразу два телеоморфных вида: *C. militaris* с типичными оранжево-красными стромами (рис. 1, а—з) и '*Cordyceps*' sp., имеющий палевою или светло-желтую окраску плодущей части стром в среднем чуть меньшего размера (рис. 1, д—з). Однако пока остается не выясненным,

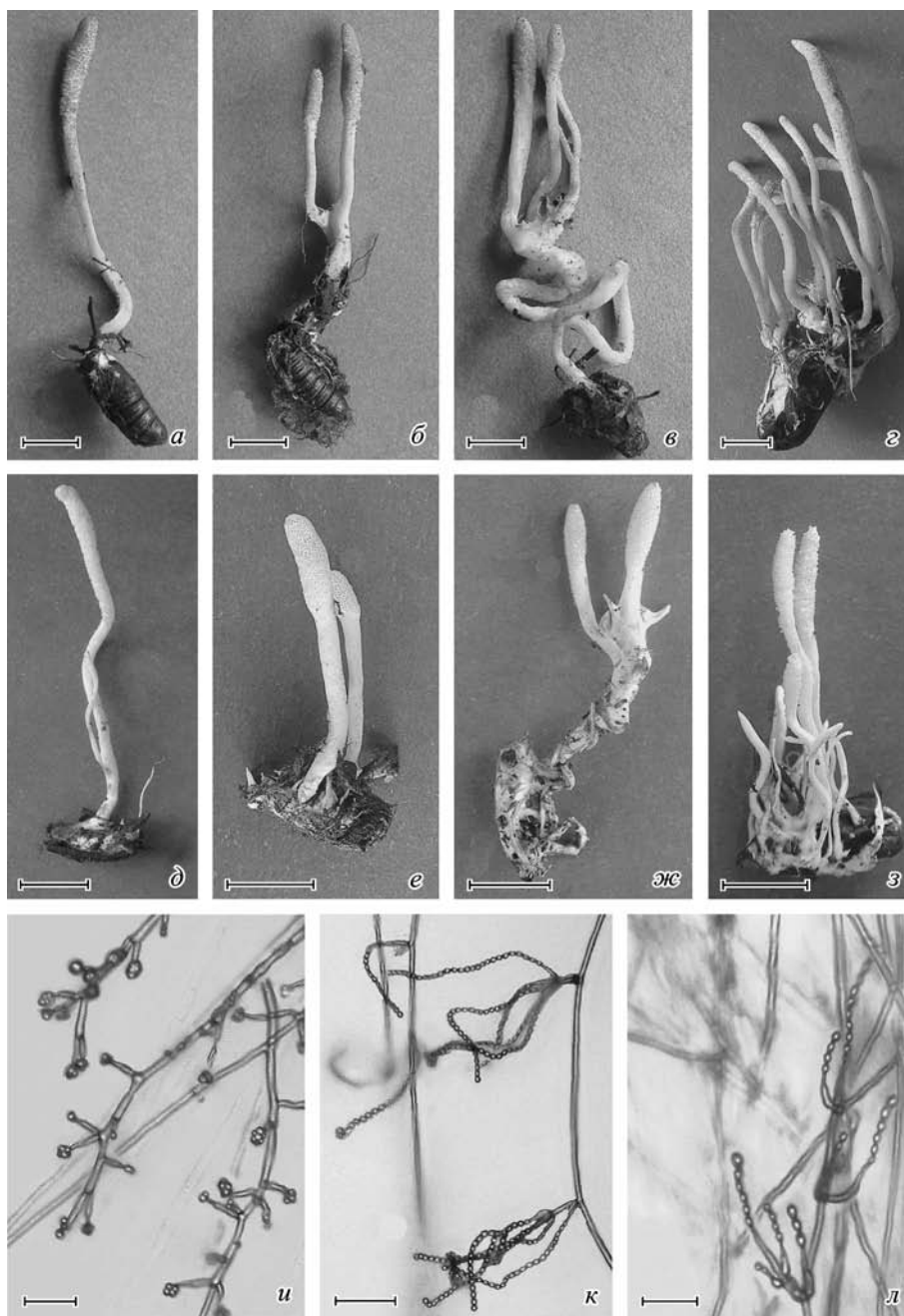


Рис. 1. Энтомопатогенные грибы *Cordyceps militaris* и '*Cordyceps*' sp. из Западной Сибири (Новосибирская обл.).

a—g — стромы *C. militaris*; *д—z* — стромы '*Cordyceps*' sp.; *u—л* — конидиальные структуры: *u* — *Lecanicillium* sp. (из стром *C. militaris*); *к* — *Isaria farinosa*; *л* — *Isaria*-подобной анаморфы, выделенной из стромы '*Cordyceps*' sp. Масштаб: *a—z* — 1 см, *u—л* — 20 мкм.

к какому из семейств и к какому роду следует отнести этот вид согласно последней системе кордиципитоидных грибов (Sung et al., 2007); предполагаются дальнейшие молекулярно-генетические исследования.

В связи с обнаружением столь нетривиального материала (подобные сведения из литературы авторам неизвестны) были поставлены следующие задачи:

— установить на основе исследования остатков пораженных насекомых их видовую принадлежность для выяснения трофической специализации обоих возбудителей;

— выявить особенности локализации паразитических грибов в эпизоотических очагах и проследить их временную динамику;

— выделить возбудителей в культуру и исследовать патогенные свойства изолятов в отношении нескольких видов тест-насекомых.

Материал и методы

Полевые исследования были проведены в августе—сентябре 2007 г. и в июле—октябре 2008—2009 гг. в Новосибирской обл., а также в июле 2008 г. на границе Бурятии и Иркутской обл. вблизи оз. Байкал. При учетах плотности популяций насекомых и их пораженности грибами использованы методы, общепринятые в лесной энтомологии (Ильинский, Тропин, 1965).

Идентификацию куколок чешуекрылых осуществляли по определителям и атласам Э. И. Хотько (1977), Н. Г. Коломийца и С. Д. Артамонова (1985), Г. И. Соколова (2002). Определения куколок сверены с коллекциями Зоологического музея Института систематики и экологии животных (ИСиЭЖ) СО РАН (г. Новосибирск).

Для выделения грибов в культуру их плодовые тела гомогенизировали в стерильной воде, затем исходные суспензии серийно разводили и наносили по 0.5 мл на поверхность застывших агаризированных питательных сред Ваксмана и Сабуро в чашках Петри (Литвинов, 1969) с добавлением молочной кислоты (0.4 %). Суспензию равномерно растирали по поверхности шпателем, после чего посева инкубировали в термостате 15—20 суток при $24 \pm 1^\circ\text{C}$.

Патогенные свойства выделенных изолятов изучали на гусеницах большой вошинной огневки *Galleria mellonella* L. (Galleriidae) и яблонной горностаевой моли *Yponomeuta malinellus* Zell. (Yponomeutidae). Насекомых обрабатывали суспензиями трех типов спор грибов: аскоспор, конидий (фиалоконидий) и бластоспор.² Для этих экспериментов отдельные клетки аскоспор извлекали из найденных в природе стром путем гомогенизации в воде. Конидии грибов получали *in vitro* на агаризированной среде Ваксмана или автоклавированном пшене после 30 суток культивирования при $24 \pm 1^\circ\text{C}$, а бластоспоры — путем глубоководного культивирования в жидкой среде Чапека с пептоном (0.4 %) на ротационном шейкере (110 об./мин, 6 суток, $20 \pm 1^\circ\text{C}$). Затем исходные суспензии разводили водой до титра 1×10^7 спор/мл. Каждый вариант в этих опытах ставили минимум в трех повторностях по 10 гусениц, которых содержали с кормом в стеклянных чашках Петри при температуре $27 \pm 1^\circ\text{C}$.

Также использовали метод инъекции бластоспор микроинъектором (по 6 мкл с титром 5×10^3 спор/мл) в гемоцель куколки с последующим их содержанием в увлажненном сфагнуме (Sato, Shimazu, 2002).

² В цикле развития многих энтомопаразитических кордиципитоидных грибов после прорастания на кутикуле насекомых-хозяев спор (аскоспор или фиалоконидий у анаморф) и внедрения ростковых гиф внутрь тела разрастающийся мицелий при попадании в гемолимфу через несколько суток начинает дробиться на отдельные свободно плавающие дрожжеподобные клетки, которые в литературе принято называть бластоспорами (см., например: Робертс, Йендол, 1976; Stephan, Zimmermann, 1998; Cho et al., 2006).

Результаты и обсуждение

Полевые исследования. В обследованных местах на территории Сибири в 2007—2009 гг. гибель чешуекрылых и пилильщиков одновременно от *C. militaris* и '*Cordyceps*' sp. была зарегистрирована в трех пунктах.

1) Окрестности г. Болотное, Новосибирская обл.; 55°41' с. ш., 84°22' в. д.; 2007—2009 гг.; березово-тополево-сосновый лес. Площадь, на которой были обнаружены грибные патогены, составила около 30 га. Первые находки грибов были сделаны здесь в начале третьей декады июля, а последние — в первой декаде октября.

В 2007 г. доминировал *C. militaris* (более 90 %). Численность пораженных грибами насекомых в период массового появления стром (с третьей декады июля до конца августа) составляла, по данным выборочных учетов на всей площади лесного массива, в среднем 1.5 экз./м², но в некоторых местах достигала 20 экз./м². Такие скопления наблюдали в местах с доминированием березы повислой на границе леса и рубок в валенниках, заросших малиной и крапивой, а также у поросших мхом комлей деревьев и вблизи старых пней. На участках с доминированием сосны обыкновенной и тополя *Populus* sp. таких массовых скоплений не находили.

В 2008 г. оба вида грибов встречались в соотношении примерно 1 : 1, но численность погибших насекомых снизилась до среднего значения 0.1—0.2 экз./м², а максимальная составляла 5 экз./м².

В 2009 г. численность погибших от микозов насекомых еще сократилась — до 0.01 экз./м², а соотношение видов паразитических грибов составило 3.5 : 1.

Важно отметить, что, во-первых, одновременно со снижением численности обоих видов паразитических грибов в течение ряда лет также наблюдалось сокращение численности гусениц в кронах берез и снижение уровня дефолиации древостоев; во-вторых, в результате тщательных раскопок подстилки на пробных площадках в сентябре—октябре 2007—2009 гг. живых куколок-хозяев вообще не было найдено (табл. 1). Данные факты могут свидетельствовать об очень значительном уничтожении насекомых-хозяев телеоморфными грибами.

2) Окрестности железнодорожной ст. Криница, Тогучинский район, Новосибирская обл.; 55°04' с. ш., 83°32' в. д.; 2008—2009 гг.; ивово-березовый лес. Площадь очага — не менее 5 га; находки стром — единичные, соотношение обилия *C. militaris* и '*Cordyceps*' sp. примерно 1 : 1.

3) Окрестности пос. Выдрино, Кабанский район, Республика Бурятия; 51°26' с. ш., 104°38' в. д.; 2008 г.; хвойно-мелколиственный лес с доминированием пихты, ели, сосны, березы и ольхи в долине р. Снежной на границе с Иркутской обл. Площадь очага — не менее 25 га; средняя плотность насекомых, погибших от грибной инфекции, — 0.5 экз./м², максимальная — 5 экз./м². В этом очаге *C. militaris* сильно преобладал над '*Cordyceps*' sp. (~ 99 : 1).

Таблица 1

Изменение численности энтомопаразитических грибов, их насекомых-хозяев и уровня дефолиации березы повислой в эпизоотическом очаге в окрестностях г. Болотное

Годы наблюдений	Число пораженных куколок в подстилке, экз./м ² *		Средняя плотность живых личинок в кронах берез, экз.**	Дефолиация деревьев, %***	Число живых куколок в подстилке, экз./м ² ****
	среднее	максимальное			
2007	1.5	20	5	15—25	0
2008	0.15	5	1.5	5—10	0
2009	0.01	1	0	5	0

* Оценка в период массового появления стром (август).

** Оценка в период пика численности (конец июля—август).

*** Оценка в период питания личинок старших возрастов (конец августа).

**** Оценка зимующего запаса (сентябрь—октябрь).

Виды чешуекрылых, пораженных *Cordyceps militaris*, в Новосибирской обл.
в 2007—2008 гг. (n = 217)

Таксоны	Количество особей, %	Таксоны	Количество особей, %
Семейство Пяденицы (Geometridae)	32.6	Семейство Совковидки (Thyatiridae)	11.1
<i>Semiothisa notata</i> L.	10.0	<i>Tethea</i> or D. et S.	3.6
<i>Parectropis similaria</i> Hfn.	5.6	<i>Tetheella fluctuosa</i> Hbn.	3.3
<i>Cabera pusaria</i> L.	1.9	<i>Ochropacha duplaris</i> L.	2.4
<i>Biston betularius</i> L.	1.8	<i>Tethea ocellaris</i> L.	1.8
<i>Cyclophora albipunctaria</i> Hufn.	1.4	Семейство Совки (Noctuidae)	6.8
<i>Lomaspilis marginata</i> L.	1.4	<i>Melanchnra persicariae</i> L.	3.2
<i>Lycia hirtaria</i> Clerck	1.4	<i>Lacanobia thalassina</i> Hufn.	0.5
<i>Semiothisa alternata</i> D. et S.	0.9	<i>Acronicta leporina</i> L.	0.5
<i>Ectropis crepuscularia</i> D. et S.	0.9	<i>Acronicta</i> sp.	0.5
<i>Eupithecia</i> sp.	0.9	sp. ? (подсемейство Hadeninae)	2.3
<i>Ematurga atomaria</i> L.	0.5	Семейство Медведицы (Arctiidae)	0.5
<i>Hypomecis punctinalis</i> Scop.	0.5	Неизвестный вид	0.5
sp. ? (триба Cleorini)	2.7	Семейство Бражники (Sphingidae)	0.5
Неизвестный вид	2.8	<i>Mimas tiliae</i> L.	0.5
Семейство Хохлатки (Notodontidae)	32.0	Семейство Коконопряды (Lasiocampidae)	0.5
<i>Leucodonta bicoloria</i> D. et S.	25.5	Неизвестный вид	0.5
<i>Ptilodon capucina</i> L.	4.1	Неидентифицированные Lepidoptera	16.1
<i>Pheosia</i> sp.	1.4		
<i>Notodonta torva</i> Hbn.	0.5		
<i>Phalera bucephala</i> L.	0.5		

Важно отметить, что во всех указанных точках оба вида грибов встречались в одних и тех же микростациях, нередко их находили рядом на очень близком расстоянии порядка 20 см. Однако их трофические связи, как выяснилось после видовой идентификации пораженных куколок, оказались различными.

В Новосибирской обл. хозяевами *C. militaris* были по меньшей мере 30 видов высших разноусых чешуекрылых (Macroheterocera) из 7 семейств (табл. 2). Подавляющее большинство этих видов относится к летне-осеннему комплексу филлофагов, являющихся консортами березовых и ивовых растений. Доминирующими пораженными видами были двуцветная хохлатка *Leucodonta bicoloria* D. et S. (массовый вид, повреждающий листву берез) и пяденица *Semiothisa notata* L. (гусеницы развиваются на березе и ивах).

Второй вид '*Cordyceps*' sp. был найден (n = 104) главным образом на куколках совковидок (Thyatiridae), гусеницы которых питаются листьями березы и тополя: *Tetheella fluctuosa* Hbn. (56%), *Ochropacha duplaris* L. (38%) и *Tethea* or D. et S. (4%); очень редко — на куколках других чешуекрылых (2%), идентифицировать которых не удалось.

На стадиях личинки и имаго смертность от микозов была зафиксирована лишь у двух экземпляров (одна гусеница в коконе и одна сформировавшаяся в коконе бабочка).

В очаге, обнаруженном в 2008 г. в Прибайкалье, среди изученных образцов насекомых, погибших от *C. militaris*, половина оказалась, что весьма любопытно, предкуколками булавоусых пилильщиков (Hymenoptera: Cimbicidae) (табл. 3). Второй вид гриба — тот же '*Cordyceps*' sp. — был найден в этом лесном массиве лишь в двух экземплярах на куколках чешуекрылых, определить которых оказалось невозможно из-за сильного их разрушения.

Лабораторное изучение культур грибов. При посеве аскоспор из образцов *C. militaris*, собранных в Новосибирской обл. и в Прибайкалье, на агаризированные питательные среды было выделено в культуру 10 изолятов анаморфы с морфологиче-

**Насекомые, пораженные *Cordyceps militaris*,
в Прибайкалье в 2008 г. (n = 30)**

Таксоны	Количество особей, %
Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera)	50
Семейство Булавоусые пилильщики (Cimbicidae)	50
Неизвестный вид	50
Отряд чешуекрылые (Lepidoptera)	50
Семейство Пяденицы (Geometridae)	23
<i>Hypomecis punctinalis</i> Scop.	10
<i>Opisthoptis luteolata</i> L.	3
sp. ? (триба Cleorini)	7
Неизвестный вид	3
Семейство Совки (Noctuidae)	17
<i>Calocasia coryli</i> L.	10
<i>Acronicta</i> sp.	7
Семейство Хохлатки (Notodontidae)	4
<i>Leucodonta bicoloria</i> D. et S.	4
Семейство Волнянки (Lymantriidae)	3
Неизвестный вид	3
Неидентифицированные Lepidoptera	3

скими признаками, полностью совпадающими с указанными в литературе (Gams, 1971; Коваль, 1984; Zare, Gams, 2001, 2008).³ Интересным является то, что в посевах из стром этого гриба наряду с типичной анаморфой (рис. 1, u) часто одновременно наблюдалась и другая, признаки которой четко укладываются в диагноз вида *Isaria farinosa* (рис. 1, κ). Однако известно, что последний имеет редко встречающуюся в природе телеоморфу *Cordyceps memorabilis* Cesati (Pacioni, Frizzi, 1978). Таким образом, ассоциация *I. farinosa* с *C. militaris* остается непонятной, причем это явление уже давно отмечалось разными исследователями (см.: Petch, 1936).

Микроскопическое изучение колоний анаморфы второго вида '*Cordyceps*' sp., образующей на вздутых в базальной части фиалидах короткие цепочки конидий (рис. 1, л), позволяет отнести ее к *Paecilomyces*-подобным грибам (в прежнем широком понимании этого рода — Samson, 1974). Однако этот вид по комплексу диагностических признаков весьма отличается от всех приведенных в этой работе и описанных позже в других публикациях, главным образом в Китае (Liang et al., 2005, и др.). Важно отметить, что самостоятельно анаморфа в природе не отмечалась, а была получена лишь в культуре.

Поскольку в затухающих очагах массового размножения численность живых насекомых-хозяев была очень низкой (очевидно, именно в результате сильного поражения грибами), вирулентные свойства выделенных изолятов исследовали, используя гусениц других доступных и удобных видов чешуекрылых: яблонной горностаевой моли (юго-восточно-казахстанская популяция) и большой воициной огневки (лабораторная популяция), которые оказались восприимчивыми к обоим видам грибов.

При инфицировании гусениц яблонной моли конидиями анаморфы *C. militaris* через 10 суток гибель составила 95 %. При этом только у 10 % гусениц после гибели те-

³ Необходимо отметить, что о родовой принадлежности анаморфы этого гриба нет единого мнения: в одних источниках она фигурирует как *Lecanicillium* sp. (Zare, Gams, 2001, 2008), в других — как представитель рода *Paecilomyces* (Brown, Smith, 1957; Liang, 2001; Bridge et al., 2005). Часть видов последнего рода, имеющих телеоморфы в роде *Cordyceps*, недавно была перенесена в род *Isaria* (Luangsa-ard et al., 2004, 2005), но анаморфа *C. militaris* в него не включена.

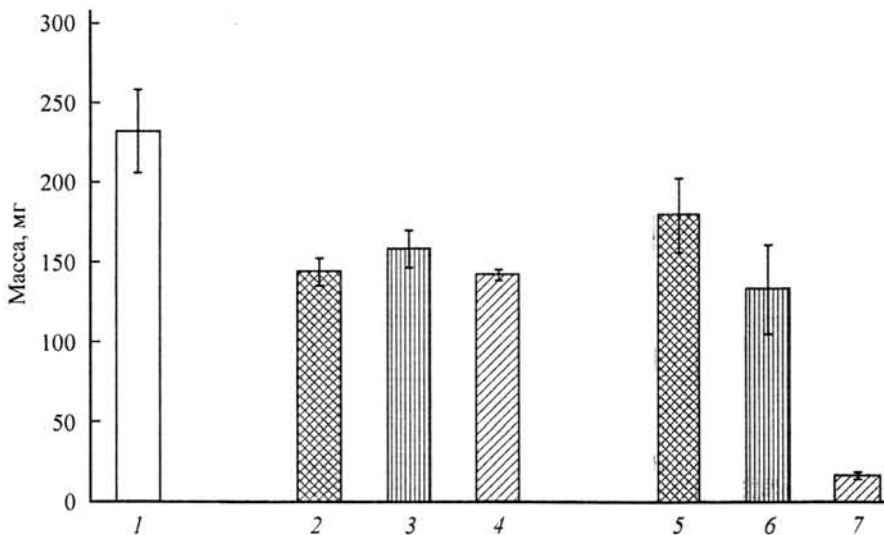


Рис. 2. Масса личинок *Galleria mellonella* через 10 суток после заражения различными спорами двух видов кордицепитоидных грибов.

1 — контроль; 2—4 — '*Cordyceps*' sp.: 2 — аскоспоры, 3 — бластоспоры, 4 — конидии; 5—7 — *Cordyceps militaris*: 5 — аскоспоры, 6 — бластоспоры, 7 — конидии.

ло мумифицировалось и обрастало во влажной камере мицелием патогена, остальные трупы разлагались, как при поражении вирусами или бактериями.

У гусениц большой вошинной огневки при заражении аскоспорами и бластоспорами обоих видов кордицепитоидных грибов наблюдали небольшую задержку роста (рис. 2), а гибель не превышала 20 %. В то же время при обработке гусениц этого вида конидиями анаморфы *C. militaris* отставание роста и окукливания было выражено значительно. Окукливание задерживалось на 15—25 суток, суммарная смертность достигала 45 %, а доля трупов, поверхность которых во влажной камере обрастала мицелием, составила 15 %. При помещении в увлажненную почву 10 куколок, погибших в результате заражения конидиями, через полтора месяца сформировалась одна строма *C. militaris* с перитециями.

Заражение куколок большой вошинной огневки методом инъекции бластоспор *C. militaris* в гемоцель привело к смертности 90 % экземпляров (в контроле при инъекции стерильной водой погибло 10 %). На всех мертвых куколках ($n = 40$), помещенных в увлажненный сфагнум, через 10 суток начали расти стромы, а спустя еще 25 суток на них стали формироваться перитеции. При инфицировании бластоспорами двух других анаморф (*I. farinosa*, ассоциированной с *C. militaris*, и '*Paecilomyces*' sp. из второго вида) на погибших гусеницах образовались только синнемы этих грибов.

В силу важного хозяйственного значения в Сибири и на Урале насекомые-филлофаги летне-осенней экологической группы являются в этих регионах объектами исследований энтомологов и рутинного лесопатологического мониторинга уже более 40 лет. Интересно то, что до сих пор в качестве основных факторов, ограничивающих численность этих насекомых, указывались вирусные и бактериальные заболевания, а также энтомофаги (Гниненко, 1979; Рыбина, 1981; Коломиец, Артамонов, 1985; Соколов, 2002; Ходырев и др., 2008). Только в одном случае в Зауралье было зарегистрировано поражение анаморфным грибом *Beauveria bassiana* 25—30 % куколок хохлатки *Ptilodon sarcusina* L. и совки *Pseudoips prasinana* L. (Рафес и др., 1976).

Уникальность обнаруженных очагов грибных инфекций в Новосибирской обл. и Прибайкалье состоит в том, что впервые довелось наблюдать явление массовой одновременной гибели большого комплекса видов насекомых-филлофагов (из разных семейств и двух отрядов), причем одновременно от двух телеоморфных сумчатых

грибов. Выше мы уже подчеркивали, что обычно при эпизоотиях микозных инфекций удается находить трупы насекомых с анаморфами.

Личинки чешуекрылых и пилильщиков летне-осенней экологической группы развиваются с июля по сентябрь (преимущественно на растениях семейств Betulaceae и Salicaceae); окукливание начинается обычно в начале августа, но основная масса личинок окукливается в конце августа—первой половине сентября в лесной подстилке, почве или валежной древесине, где куколки и зимуют, а бабочки вылетают уже в июне—июле следующего года (Коломиец, Артамонов, 1985; Крюков, 2006).

С учетом этой общей особенности их биологии наиболее вероятно, что в исследованных очагах заражение насекомых грибами происходило в конце лета—начале осени именно во время ухода личинок на окукливание, а стромы формировались после гибели куколок уже в летний период следующего года. Об этом свидетельствует тот факт, что во время массового появления стром в природе (июль—август) в кронах деревьев преобладали личинки данной группы младшего и среднего возраста. Кроме того, многие собранные погибшие куколки со стромами имели «несвежий» облик; они были потемневшими, тусклыми, внутри полупустыми, хрупкими при легком надавливании. Также известно, что длительный жизненный цикл с образованием стром только после перезимовки характерен, например, для паразитирующего на гусеницах бабочек-тонкопрядов (Hepialidae) гриба *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.) G. H. Sung, J. M. Sung, Hywel-Jones et Spatafora (семейство *Ophiocordycipitaceae*; вид более известен под названием *Cordyceps sinensis*) (Isaka et al., 2005).

Важным является то, что после завершения периода питания на листе личинки, падая с деревьев, не сразу уходят на окукливание, а еще некоторое время выискивают для этого наиболее подходящие места, где обычно и можно найти их скопления. Именно в таких микростациях и была отмечена наибольшая плотность пораженных куколок (до 20 экз./м²). Таким образом, массовая гибель от микозов происходила в местах, оптимальных для хозяев. Подобное наблюдалось ранее в Краснодарском крае в отношении гриба *Ophiocordyceps clavulata* (Schwein.) Petch (син. *Cordyceps clavulata*), паразитирующего на ложнощитовке *Parthenolecanium corni* Bouché (Борисов и др., 2001).

К сожалению, авторам не удалось наблюдать начало развития грибных эпизоотий в популяциях исследуемых насекомых. По всей видимости, пик численности фитофагов в окрестностях г. Болотное приходился на 2005 или 2006 г., о чем свидетельствует достаточно высокая плотность куколок в 2007 г. Однако практически все они были поражены кордиципитоидными грибами. В последующие годы происходил спад численности как чешуекрылых, так и их патогенов. Сходные данные были получены в Японии: в популяциях хохлатки *Syntipistis punctatella* всплеск инфекции, вызванной *Cordyceps militaris*, наблюдался на пике численности и в период ее спада (Kamata, 1998, 2000).

Лабораторные исследования по заражению гусениц двух видов чешуекрылых показали, что инфицирование может происходить как аскоспорами, так и конидиями. Бластоспоры, как было выяснено в экспериментах, тоже обладают определенной инфективностью. Однако в природе они образуются только в гемолимфе пораженных насекомых (в культуре — лишь при глубинном способе выращивания в толще постоянно перемешиваемых и аэрируемых жидких сред), поэтому их участие в естественном заражении выглядит сомнительным.

Таким образом, в таежных и северо-лесостепных ландшафтах Сибири энтомопаразитические грибы *C. militaris* и '*Cordyceps*' sp. могут выступать в качестве важного фактора сдерживания численности чешуекрылых и пилильщиков летне-осеннего комплекса. Возможно, подобные ситуации не являются редкими, однако имеют локальный характер. Так, по данным Г. Р. Леднева с соавторами (2007), по персональным сообщениям С. Э. Чернышева (ИСиЭЖ СО РАН) и А. А. Беляева (Новосибирский государственный аграрный университет), появление многочисленных стром *C. militaris* неоднократно отмечалось в 1990-х и 2000-х гг. в лесах северо-восточной части Новосибирской обл. (Мошковский и Новосибирский районы).

В очагах эпизоотий для *C. militaris* характерна широкая трофическая специализация. Его хозяевами являются разноусые чешуекрылые из различных семейств, а также булавоусые пилильщики. Круг хозяев '*Cordyceps*' sp., по всей видимости, ограничен чешуекрылыми семейства Thyatiridae.

Возможность инфицирования личинок конидиями *C. militaris*, которые довольно легко можно получить при искусственном культивировании в поверхностной культуре, указывает на то, что гриб может представлять определенный интерес как потенциальный продуцент биопрепаратов для контроля численности чешуекрылых.

Авторы признательны за помощь в организации полевых исследований к. б. н. Н. Н. Весниной (Новосибирский государственный педагогический университет), за ценные замечания, сделанные при ознакомлении с текстом статьи, — к. б. н. А. В. Александровой (МГУ им. М. В. Ломоносова, кафедра микологии и альгологии), д. б. н. В. А. Мельнику и к. б. н. Е. С. Попову (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория систематики и географии грибов, Санкт-Петербург).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (№ 09-04-00380), Интеграция СО РАН (№ 46 и 33) и гранта Президента РФ МК-1431.2009.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андросов Г. К. Энтомофильные грибы таежных биогеоценозов. СПб.: СПбГУ, 1992. 158 с.
- Борисов Б. А., Серебров В. В., Новикова И. И., Бойкова И. В. Энтомопатогенные аскомицеты и дейтеромицеты // Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты / Под ред. В. В. Глупова. М.: Круглый год, 2001. С. 352—427.
- Борисов Б. А., Жирков В. М., Глупов В. В., Леднев Г. Р., Володина Л. И., Лиховидов В. Е., Согонов М. В. Роль Лазовского заповедника в сохранении биоразнообразия грибов сем. Clavicipitaceae — потенциальных продуцентов биопестицидов и фармацевтических препаратов // Тр. Лазовского государственного природного заповедника им. Л. Г. Капанова. Вып. 3. 2005. С. 27—56.
- Борисов Б. А., Лиховидов В. Е., Володина Л. И., Жирков В. М., Леднев Г. Р., Глупов В. В. Грибы рода *Cordyceps* как объекты медицинской биотехнологии, их ресурсы в России и проблемы сохранения *ex situ* // Успехи медицинской микологии. Т. 7 / Под ред. Ю. В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии, 2006. С. 272—275.
- Гниненко Ю. И. Экология тахины *Nemogaea pellucida* Mg. — паразита куколок хохлаток в Южном Зауралье // Экология. 1979. № 5. С. 61—65.
- Евлахова А. А., Швецова О. И. Болезни вредных насекомых. М.: Колос, 1965. 51 с.
- Ильинский А. И., Тропин И. В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 525 с.
- Коваль Э. З. Клавипитальные грибы СССР. Киев: Наук. думка, 1984. 287 с.
- Коломиец Н. Г., Артамонов С. Д. Чешуекрылые — вредители березовых лесов. Новосибирск: Наука, 1985. 129 с.
- Крюков В. Ю. Трофические связи разноусых чешуекрылых (Lepidoptera, Macroheterosega) — филлофагов основных древесных растений в Южном Зауралье // Евразийский энтомол. журн. 2006. Т. 5, № 1. С. 77—87.
- Леднев Г. Р., Крюков В. Ю., Чернышев С. Э. Первая находка *Cordyceps militaris* Fries (Ascomycota, Clavicipitales) в Западной Сибири // Евразийский энтомол. журн. 2007. Т. 6, № 3. С. 253—254.
- Литвинов М. А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л.: Наука, 1969. 120 с.
- Огарков Б. Н., Огаркова Г. Р. Энтомопатогенные грибы Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та, 2000. 132 с.
- Петров А. Н. Кордицепс военный — *Cordyceps militaris* (Fr.) Link // Красная книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов / Под ред. Т. Г. Бойкова. Новосибирск: Наука, 2002. С. 321.

Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. Динамика популяций конкурирующих видов листогрызущих вредителей березы // Бюлл. МОИП. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 48—55.

Робертс Д. У., Йендол У. Дж. Использование грибов в микробиологической борьбе с насекомыми // Микроорганизмы в борьбе с вредными насекомыми и клещами. М.: Колос, 1976. С. 105—126.

Рыбина С. Ю. Энтомопатогенные микроорганизмы летне-осеннего комплекса вредителей березы в Западной Сибири // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 188—190.

Сионова М. Н. Результаты инвентаризации макромицетов государственного природного заповедника «Калужские засеки» в 1999—2002 гг. // Тр. Гос. природ. зап. «Калужские засеки». Вып. 1. Калуга: Полиграф-Информ, 2003. С. 61—89.

Соколов Г. И. Чешуекрылые вредители березы из летне-осенней экологической группы в Челябинской области. Екатеринбург: Екатеринбург, 2002. 76 с.

Суковатова Л. М., Миловидова Л. С., Трубочева К. С. Обнаружение энтомопатогенного гриба *Cordyceps militaris* (Fr.) Lk. на юге Томского Приобья // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 528—529.

Ходырев В. П., Чадинова А. М., Исин М. М., Мухамадиев Н. С., Крюков В. Ю. Вспышки массового размножения и возбудители болезней осинового хохлатки *Pheosia tremula* (Clerck) на юге Западной Сибири // Евразийский энтомол. журн. 2008. Т. 7, № 4. С. 373—376.

Хотько Э. И. Определитель куколок пядениц (Lepidoptera, Geometridae). Минск: Наука и техника, 1977. 80 с.

Bridge P. D., Clark M. S., Pearce D. A. A new species of *Paecilomyces* isolated from the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus* // Mycotaxon. 2005. Vol. 92. P. 213—222.

Brown A. H. S., Smith G. The genus *Paecilomyces* Bainier and its perfect stage *Byssochlamys* Westling // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1957. Vol. 40, N 1. P. 17—89.

Cho E.-M., Liu L., Farmerie W., Keyhani N. O. EST analysis of cDNA libraries from the entomopathogenic fungus *Beauveria* (*Cordyceps*) *bassiana*. I. Evidence for stage-specific gene expression in aerial conidia, in vitro blastospores and submerged conidia // Microbiology. 2006. Vol. 152. P. 2843—2854.

Gams W. *Cephalosporium*-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Stuttgart: G. Fischer Verlag, 1971. 262 S.

Dissing H. *Clavicipitaceae* (Lindau) Earle ex Rogerson // Nordic Macromycetes. Vol. 1: Ascomycetes / Eds L. Hansen, H. Knudsen. Copenhagen: Nordsvamp, 2000. 309 p.

Eriksson O. E. The non-lichenized pyrenomycetes of Sweden. Sweden: Lund, 1992. 208 p.

Isaka M., Kittakoop P., Kirtikara K., Hywel-Jones N. L., Thebtaranonth Y. Bioactive substances from insect pathogenic fungi // Acc. Chem. Res. 2005. Vol. 38. P. 813—823.

Kamata N. Periodic outbreaks of the beech caterpillar, *Quadricalcarifera punctatella*, and its population dynamics: the role of insect pathogens // Population dynamics, impacts, and integrated management of forest defoliating insects / Eds M. L. McManus, A. M. Liebhold. Gen. Tech. Rep. NE-247, Radnor, PA: USDA Forestry Service, Northeastern Research Station. 1998. P. 34—46.

Kamata N. Population dynamics of the beech caterpillar, *Syntypistis punctatella*, and biotic and abiotic factors // Popul. Ecol. 2000. Vol. 42. P. 267—278.

Kobayasi Y. The genus *Cordyceps* and its allies // Sci. Repts Tokyo Bunrika Daigaku, B. 1941. N 84. P. 53—260.

Kobayasi Y., Shimizu D. The genus *Cordyceps* and its allies from New Guinea // Bull. Natn. Sci. Mus. Ser. B (Bot.). 1976. Vol. 2, N 4. P. 133—151.

Liang Z. Q. A corroboration of the anamorph of *Cordyceps militaris*, *Paecilomyces militaris* Liang sp. nov. // Acta Edulis Fungi. 2001. Vol. 8. P. 28—32.

Liang Z. Q., Han Y. F., Chu H. L., Liu A. Y. Studies on the genus *Paecilomyces* in China. I // Fungal Diversity. 2005. Vol. 20. P. 83—101.

Luangsa-ard J. J., Hywel-Jones N. L., Samson R. A. The polyphyletic nature of *Paecilomyces sensu lato* based on 18S-generated rDNA phylogeny // Mycologia. 2004. Vol. 96. P. 773—780.

- Luangsa-ard J. J., Hywel-Jones N. L., Manoch L., Samson R. A. On the relationships of Paecilomyces sect. Isarioidea species // Mycol. Res. 2005. Vol. 109, N 5. P. 581—589.
- Mains E. B. North American entomogenous species of Cordyceps // Mycologia. 1958. Vol. 1, N 2. P. 169—222.
- Moureaux J. Cordyceps du Congo Belge // Mem. Inst. Royal Colonial Belge. 1949. Vol. 7, N 5. P. 1—67.
- Müller-Kögler E. Cordyceps militaris (Fr.) Link: Beobachtungen und Versuche anlässlich eines Fundes auf Tipula paludosa Meig. (Diptera: Tipulidae) // Z. angew. Entomol. 1965. Bd 55, H. 4. S. 409—418.
- Pacioni G., Frizzi G. Paecilomyces farinosus, the conidial state of Cordyceps memorabilis // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56, N 4. P. 391—394.
- Petch T. Cordyceps militaris and Isaria farinosa // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1936. Vol. 20. P. 216—224.
- Samson R. A. Paecilomyces and some allied Hyphomycetes // Stud. Mycol. 1974. Vol. 6. 119 p.
- Sato H., Shimazu M. Stromata production for Cordyceps militaris (Clavicipitales: Clavicipitaceae) by injection of hyphal bodies to alternative host insects // Appl. entomol. zool. 2002. Vol. 37, N 1. P. 85—92.
- Sierpiska A. Towards an integrated management of Dendrolimus pini L. // Population dynamics, impacts, and integrated management of forest defoliating insects / Eds M. L. McManus, A. M. Liebhold. Gen. Tech. Rep. NE-247, Radnor, PA: USDA Forestry Service, Northeastern Research Station, 1998. P. 129—142.
- Stephan D., Zimmermann G. Development of a spray-drying technique for submerged spores of entomopathogenic fungi // Biocontrol Sci. and Technol. 1998. Vol. 8, N 1. P. 3—11.
- Sung G.-H., Hywel-Jones N. L., Sung J.-M., Luangsa-ard J. J., Shrestha B., Spatafora J. W. Phylogenetic classification of Cordyceps and the clavicipitaceous fungi // Stud. Mycol. 2007. Vol. 57. P. 5—59.
- Zare R., Gams W. A revision of Verticillium sect. Prostrata. IV. The genera Lecanicillium and Simplicillium gen. nov. // Nova Hedwigia. 2001. Vol. 73, N 1—2. P. 1—50.
- Zare R., Gams W. A revision of the Verticillium fungicola species complex and its affinity with the genus Lecanicillium // Mycol. Res. 2008. Vol. 112, N 7. P. 811—824.

Институт систематики и экологии животных СО РАН

Поступила 15 V 2009

Новосибирск
krukoff@mail.ru

Всероссийский институт защиты растений
Санкт-Петербург

Центр паразитологии Института проблем
экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Москва

РЕЗЮМЕ

В многовидовых сообществах лесных чешуекрылых и пилильщиков летне-осеннего комплекса в двух районах Новосибирской обл. и в Прибайкалье на границе Бурятии и Иркутской обл. обнаружены интересные эпизоотические очаги. Массовую гибель насекомых вызвали одновременно два вида сумчатых грибов: *Cordyceps militaris* и '*Cordyceps*' sp. Хозяевами *C. militaris* оказались не менее 30 видов из 7 семейств разноусых чешуекрылых (Macroheterocera) и пилильщики семейства Cimbicidae; хозяевами '*Cordyceps*' sp. — чешуекрылые семейства Thyatiridae. Тотальная смертность наблюдалась в близких к оптимальным условиям для окукливания — в местах наибольшего скопления куколок. На основании результатов лабораторных экспериментов с *C. militaris* можно предположить, что в природных условиях заражение насекомых-хозяев может осуществляться аскоспорами и конидиями в анаморфной стадии.

Ключевые слова: энтомопаразитические кордицепитоидные грибы, *Cordyceps militaris*, '*Cordyceps*' sp., многовидовые сообщества чешуекрылых и пилильщиков, Сибирь.

SUMMARY

Unique epizootic loci were for the first time registered in the summer-autumn multispecies complex of lepidopterans and sawflies in Novosibirsk region and in the region of Lake Baikal at the border of Buryatia and Irkutsk region. The mass insect mortality was initiated by two species of cordycipitoid fungi: *Cordyceps militaris* and '*Cordyceps*' sp. It was established that the *C. militaris* hosts are not less than 30 species from 7 families of heteroceriid moth (Macroheterocera) and sawflies from Cimbicidae family. The hosts of second species are lepidopterans from the family Thyatiridae. The pupa death near 100 % was noted in the most applicable for insect pupation places. In laboratory experiments with test-insects (*Galleria mellonella*, *Yponomeuta malinellus*) it was shown that host infection could be realized by the ascospores as well as the conidia of anamorphic stage.

Key words: entomoparasitic cordycipitoid fungi, *Cordyceps militaris*, '*Cordyceps*' sp., multispecies communities of lepidopterans and sawflies, Siberia.