



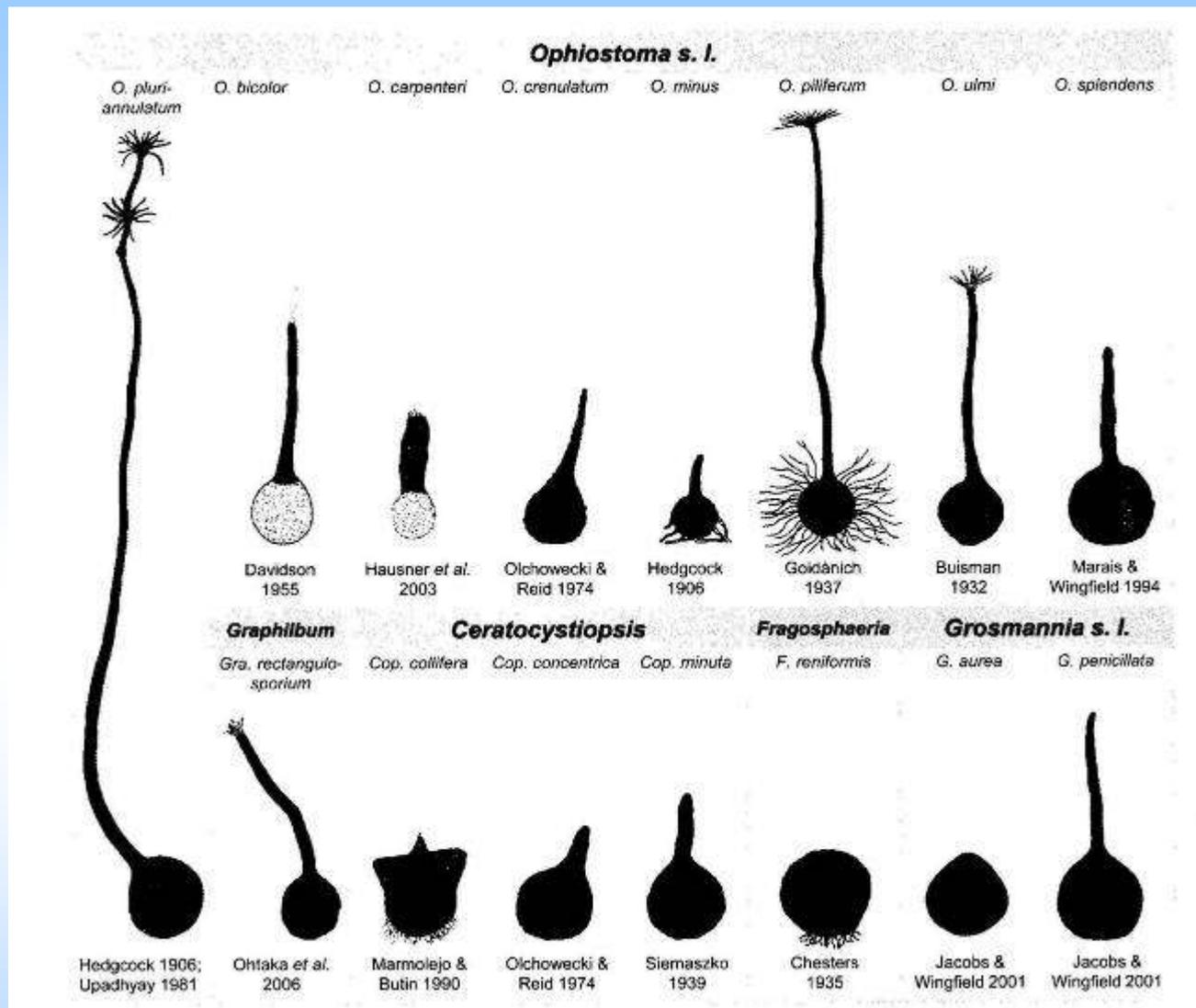
СВЯЗЬ ОФИОСТОМОВЫХ ГРИБОВ С НАСЕКОМЫМИ-КСИЛОФАГАМИ В ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ

Пашенова Н.В., Баранчиков Ю.Н.

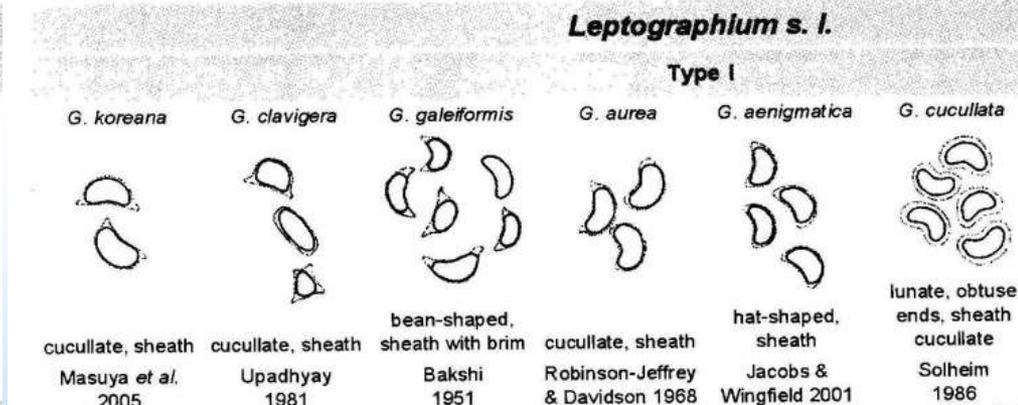
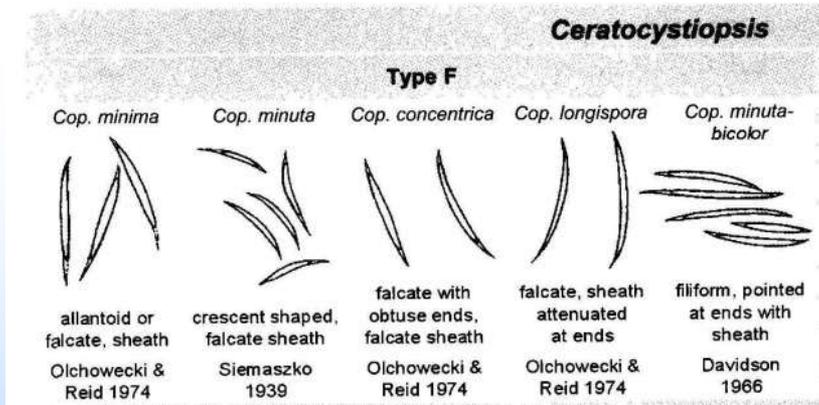
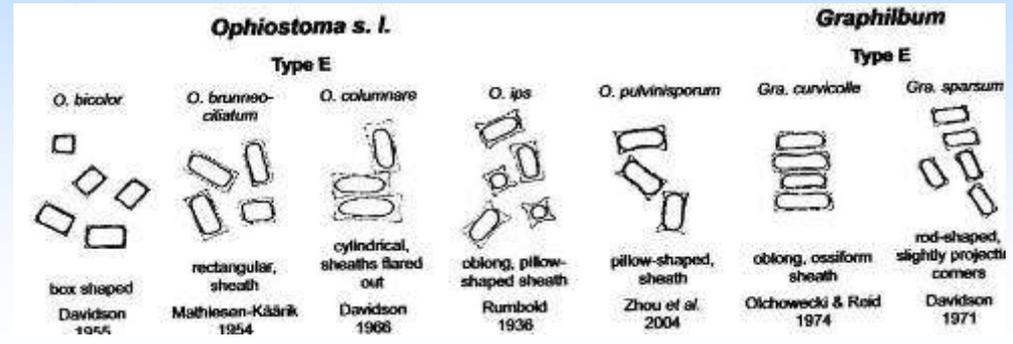
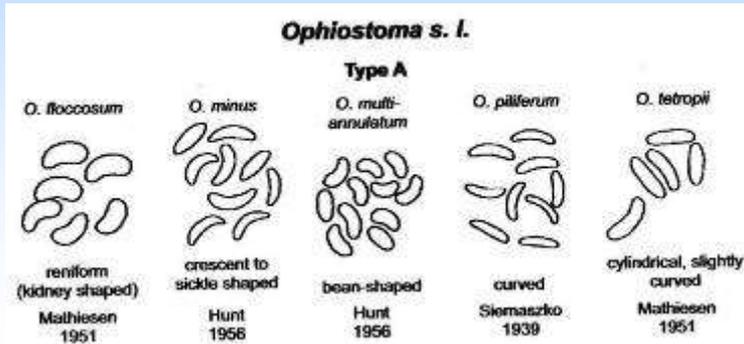
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск



УИ Всероссийская микологическая школа-конференция «Биотические связи грибов: Мосты между царствами», 2 – 8 августа 2015г., Звенигородская биостанция им. С.Н. Скадовского

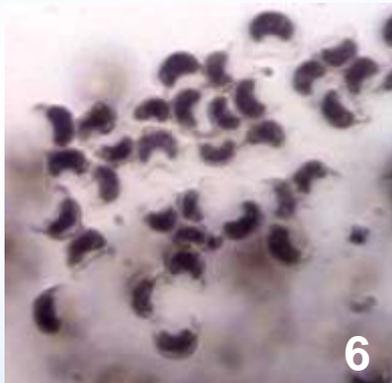
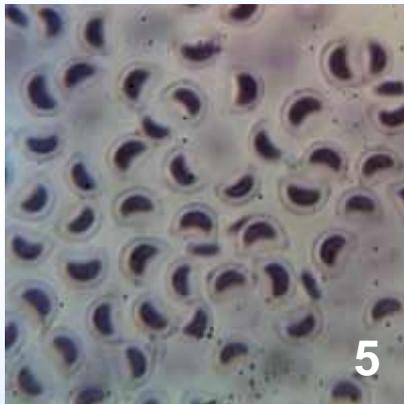
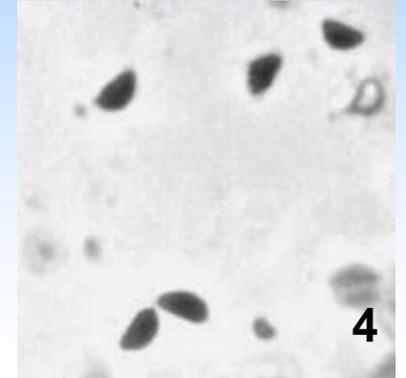
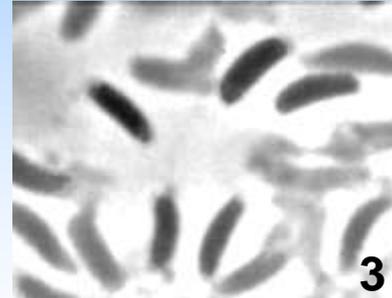
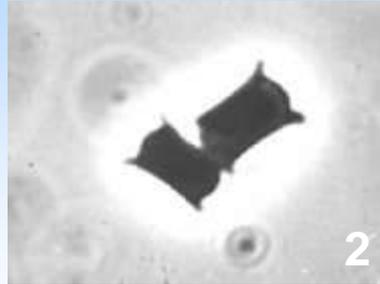


Формы перитециев офиостомовых и близкородственных грибов (de Beer, Wingfield, 2013)

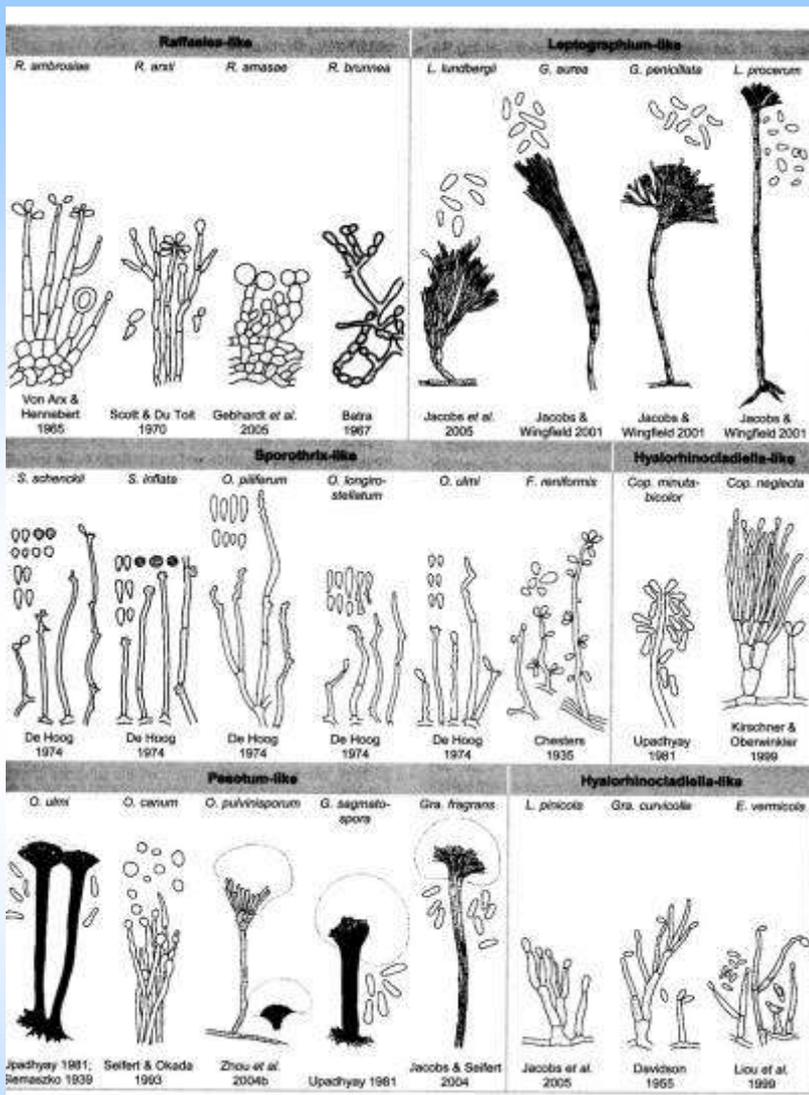


Форма аскоспор офиостомовых (de Beer, Wingfield, 2013)

Аскоспоры офиостомовых грибов



- 1 – *Ceratocystis laricicola*
- 2 – *Ophiostoma bicolor*
- 3 – *O. piceae*
- 4 – *O. grandicarpum*
- 5 – *O. cucullatum*
- 6 – *O. europioides*
- 7 – *O. aoshimae*
- 8 – *Ceratocystiopsis* sp.



Конидиеносцы офиостомовых и близкородственных грибов (de Beer, Wingfield, 2013)

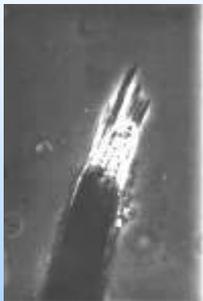
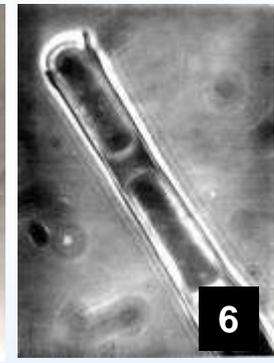
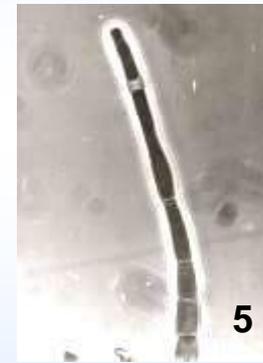
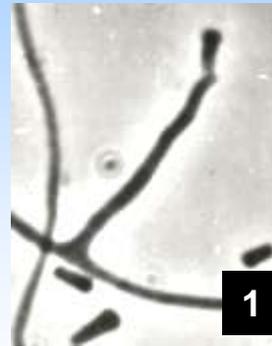
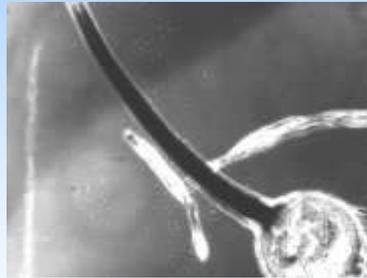
Thielaviopsis- и *Endoconidiophora*-конидиеносцы грибов из рода *Ceratocystis sensu lato* (de Beer et al., 2014)

Офиостомовые грибы

Телеоморфа

+

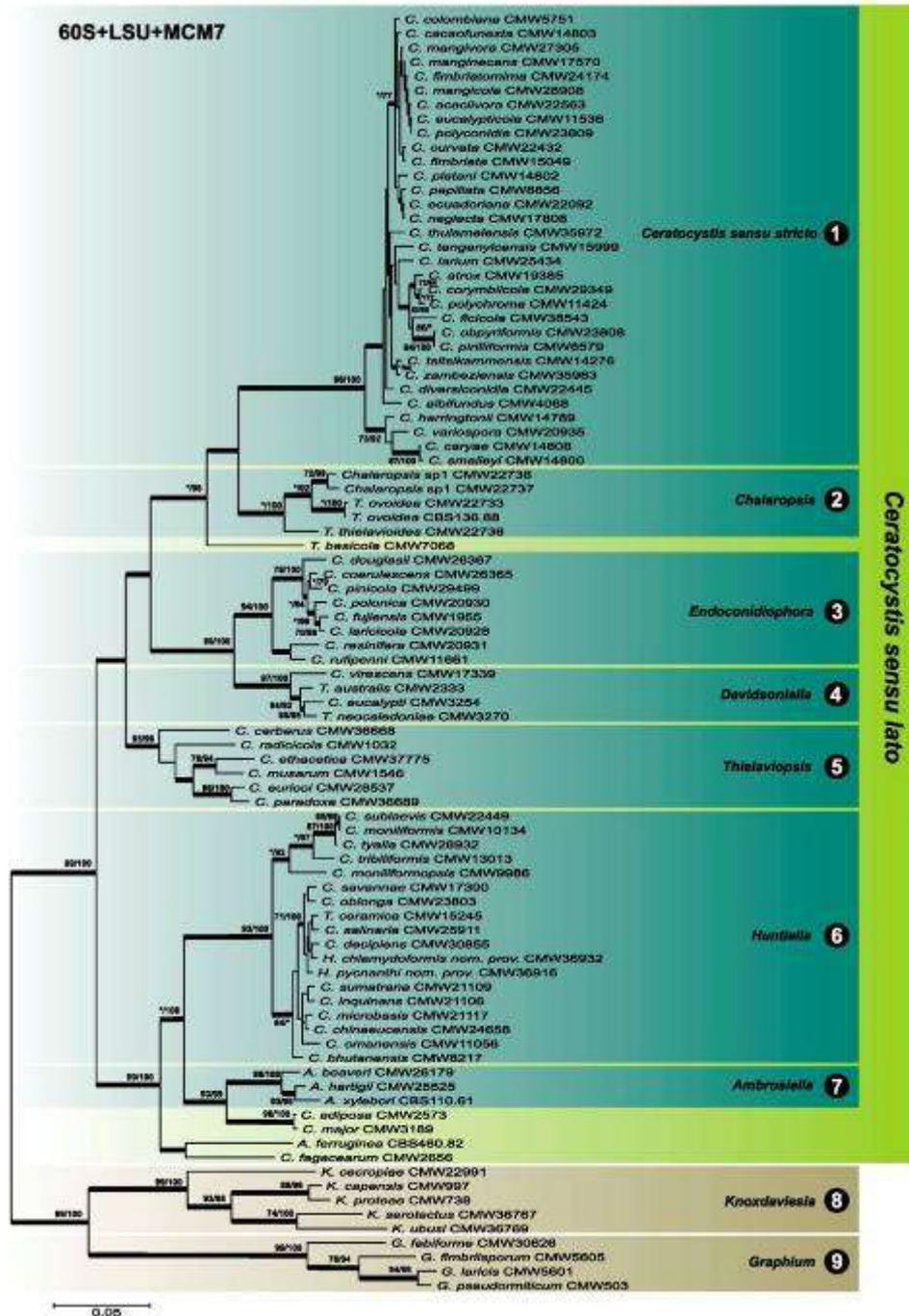
Анаморфа



1, 2 - *Hyalorhinocladiella* - тип
3 - *Sporothrix* - тип
4 - *Leptographium* (*Verticicladiella*) - тип
5, 6 - *Endoconidiophora* - тип
7 - *Pesotum* (*Graphium*-) - тип

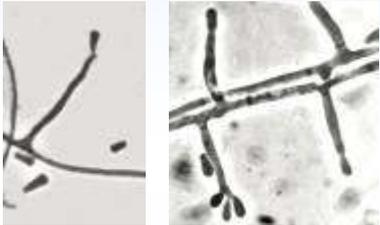
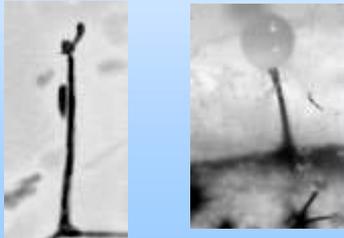
Отдел	<i>Ascomycota</i>	
Класс	<i>Sordariomycetes</i>	
Подкласс	<i>Sordariomycetidae</i>	<i>Hypocreomycetidae</i>
Порядок	<i>Ophiostomatales</i> Benny & Kimbr.	<i>Microascales</i> Luttr. ex Benny & Kimbr.
Семейство	<i>Ophiostomataceae</i> Nanf.	<i>Ceratocystidaceae</i> Locq. ex Reblova, W. Games & Seifert = <i>Ceratocystaceae</i> Locq.
Род	<i>Ceratocystiopsis</i> <i>Graphilbum</i> <i>Fragosphaeria</i> <i>Leptographium</i> sensu lato (включ. <i>Grosmannia</i>) <i>Ophiostoma</i> sensu lato (включ. <i>Pesotum</i> и <i>Sporothrix</i>) <i>Raffaelea</i> sensu stricto	<i>Ceratocystis</i> sensu lato (включ. <i>Thielaviopsis</i> и <i>Ambrosiella</i>) <i>Cornuvesica</i>

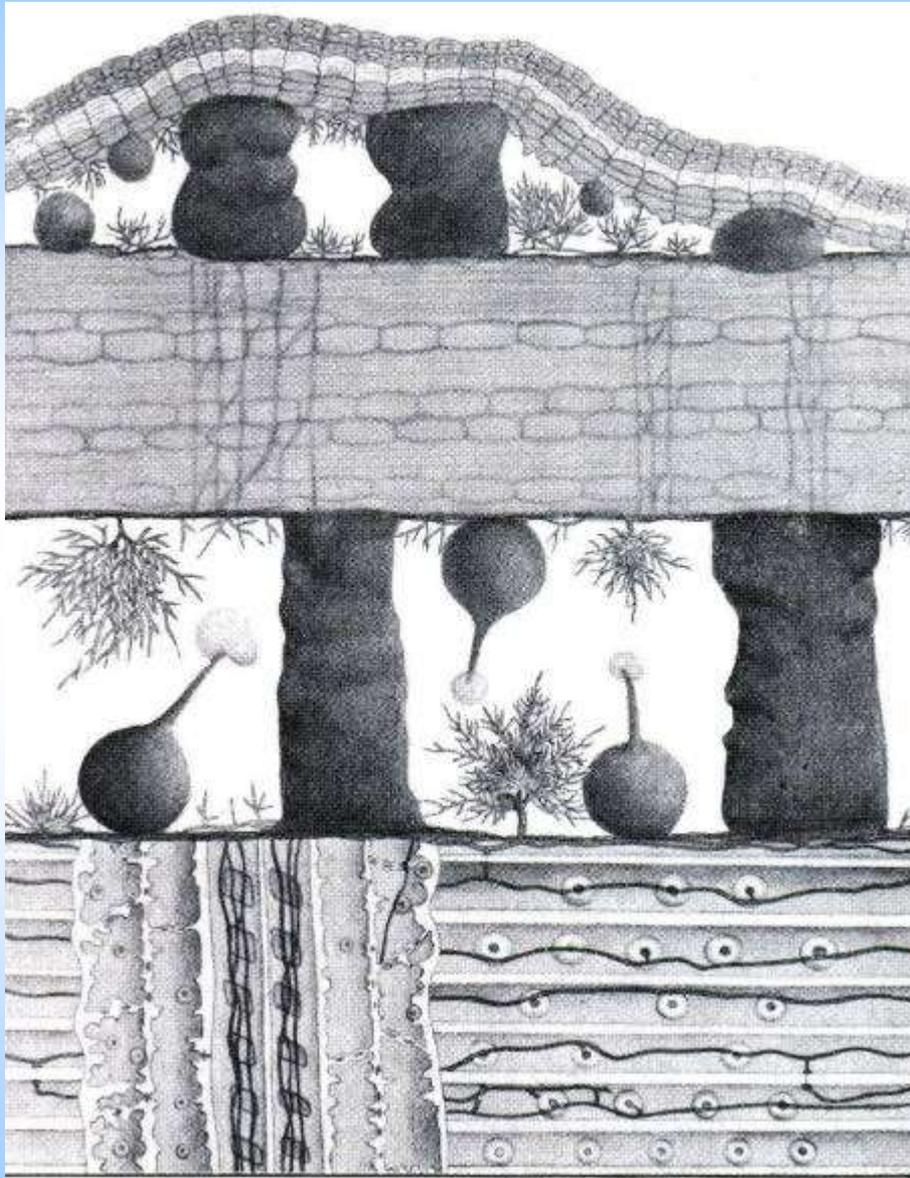
Систематическое положение офиостомовых грибов (по de Beer et al., 2013)



Подразделение на группы в *Ceratocystis sensu lato* на основании молекулярно-генетических исследований (de Beer et al., 2014)

Преобладающие типы конидиальных спороношений в разных родах офиостомовых грибов

Род	Анаморфа
<i>Ceratocystis</i>	<p><i>Endoconidiophora</i> (<i>Chalara</i>), <i>Thielaviopsis</i></p> 
<i>Ceratocystiopsis</i>	<p><i>Hyalorhinocleriella</i>, <i>Sporothrix</i> (редко)</p> 
<i>Grosmannia</i>	<p><i>Leptographium</i>, <i>Pesotum</i> (<i>Graphium</i>) (редко)</p> 
<i>Ophiostoma</i>	<p><i>Sporothrix</i>, <i>Pesotum</i> (<i>Graphium</i>), <i>Hyalorhinocleriella</i> (редко), <i>Leptographium</i> (редко)</p> 



Перитеции, конидиеносцы, склероции *Ceratostomella pini* (*O. minus*) под корой сосны (Münch, 1907)

Жизненные стратегии офиостомовых грибов

- Фитопатогены
(факультативные сапротрофы);
- «слабые патогены»
(факультативные патогены);
- истинные сапротрофы



гемибиотрофы,
некротрофы

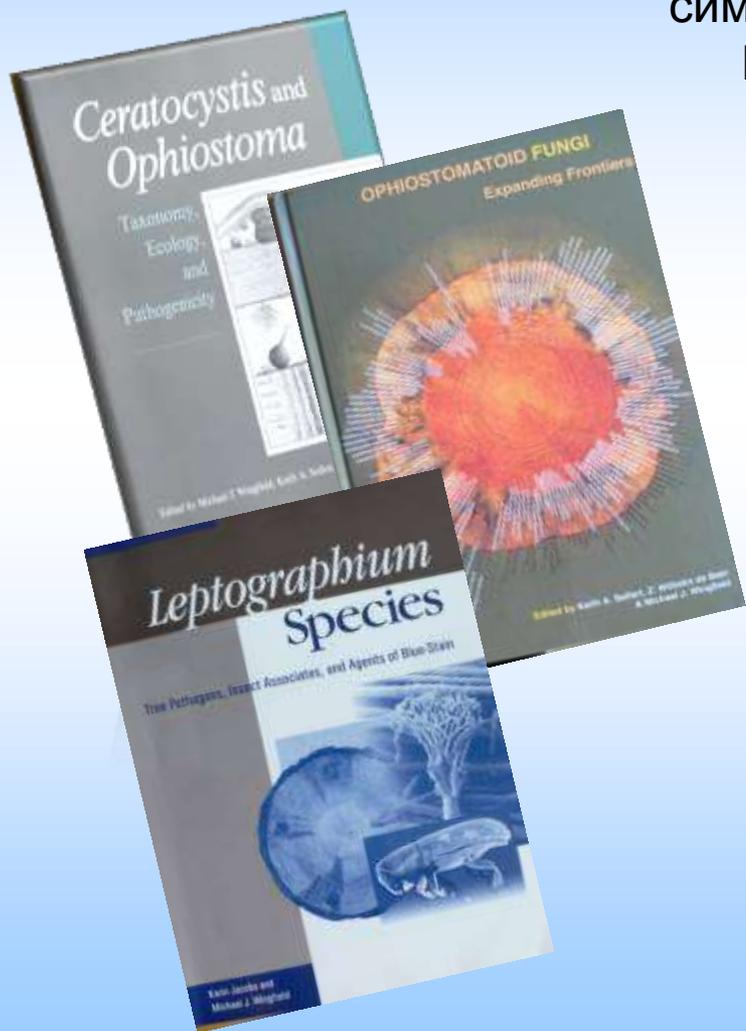
гетеротрофы



Синева древесины на лесоматериалах, вызванная сапротрофными (1,2,4) офиостомовыми грибами. Грибы, связанные с агрессивными ксилофагами, также являются причиной синевы древесины (3).

Некоторые зарубежные публикации по результатам исследования офиостомовых грибов

Монографии



Материалы
симпозиумов
IUFRO



Диссертации



Частота встречаемости грибов синевы древесины в ходах стволовых вредителей хвойных в Красноярском крае и Республике Хакасия, 1993-2013 гг.

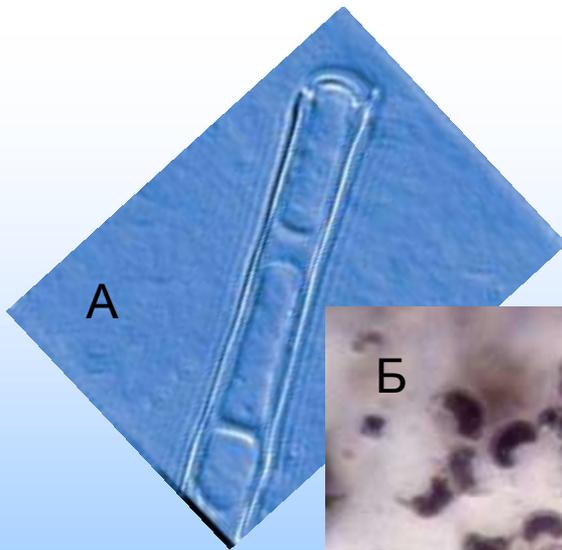
Вид насекомого-переносчика	Растение - хозяин	Встречаемость, %
Большой лиственничный короед – <i>Ips subelongatus</i> Motsch.	Лиственница сибирская - <i>Larix sibirica</i> Ledeb. Сосна обыкновенная - <i>Pinus sylvestris</i> L.	62 – 88 83 – 96
Короед-типограф – <i>I. typographus</i> L.	Ель сибирская - <i>Picea obovata</i> Ledeb.	97 – 100
Черный пихтовый усач – <i>Monochamus urussovi</i> Fisch.	Пихта сибирская - <i>Abies sibirica</i> Ledeb.	89 – 100
Уссурийский полиграф – <i>Polygraphus proximus</i> Blandf.	<i>A. sibirica</i>	92 - 100
Большой сосновый лубоед – <i>Tomicus piniperda</i> L.	<i>P. sylvestris</i>	53
Вершинный короед – <i>I. acuminatus</i> Gyll.	<i>P. sylvestris</i>	33 – 73

Примеры комплексов офиостомовых грибов, обнаруженных в ходах насекомых-ксилофагов в хвойных лесах Центральной Сибири

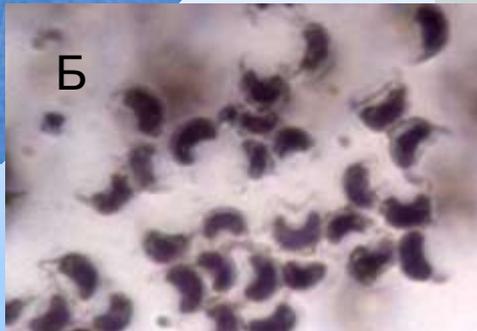
Вид насекомого	Виды грибов:	
	постоянные	случайные
<i>Ips subelongatus</i> Motschulsky	<i>Ceratocystis laricicola</i> , <i>Ceratocystiopsis minuta</i> , <i>Ophiostoma bicolor</i>	<i>O.minus</i> , <i>O.ips</i> , <i>O.piliferum</i>
<i>I. typographus</i> L.	<i>Ceratocystis polonica</i> , <i>Grosmannia penicillatum</i> <i>O.ainoae</i> , <i>O.bicolor</i>	<i>O.europioides</i>
<i>Monochamus urussovi</i> Fisch.	<i>Leptographium sibirica</i> , <i>Ophiostoma sp.</i> <i>O. nigrum</i>	<i>O.europioides</i> <i>O.picea</i>
<i>Polygraphus proximus</i> Blandf.	<i>Graphilbum rectangulosporium</i> <i>G. aoshimae</i>	<i>G. abieticola</i> <i>G. microcarpum</i> <i>O. subalpinum</i>

Виды - «первопоселенцы» в проводящих тканях живых деревьев в хвойных лесах Центральной Сибири

- *Ceratocystis laricicola* Redfern et Minter (лиственница);
- *C. polonica* (Siem.) C.Moreau (ель);
- *Grosmannia europhioides* Wrigh et Cain (ель);
- *Grosmannia penicillatum* (Grosmann) Siemaszko (ель);
- *O. minus* (Hedgc.) H. et P.Syd. (сосна);
- *Leptographium sibirica* Jacobs et Wingf. (пихта)
- *Grosmannia aoshimae*(Ohtaka,Mas.&Yam.)Masuya& Yamaoka (пихта)



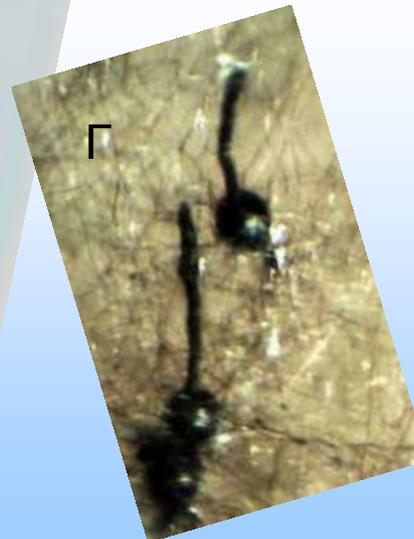
А



Б



В



Г

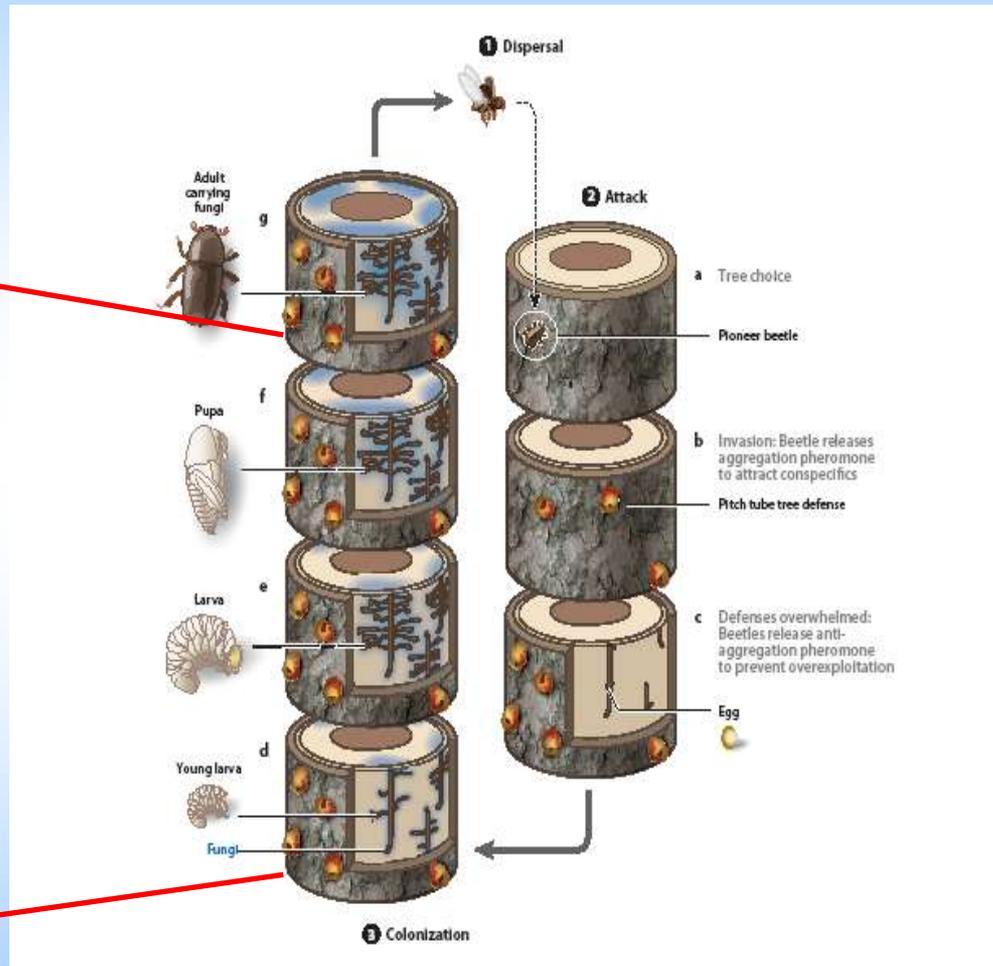
А - вершина конидиеносца *C. laricicola*;
Б - аскоспоры *G. europhioides* ;
В - конидиеносец *G. penicillatum*;
Г – перитеции *G. aoshimae* .



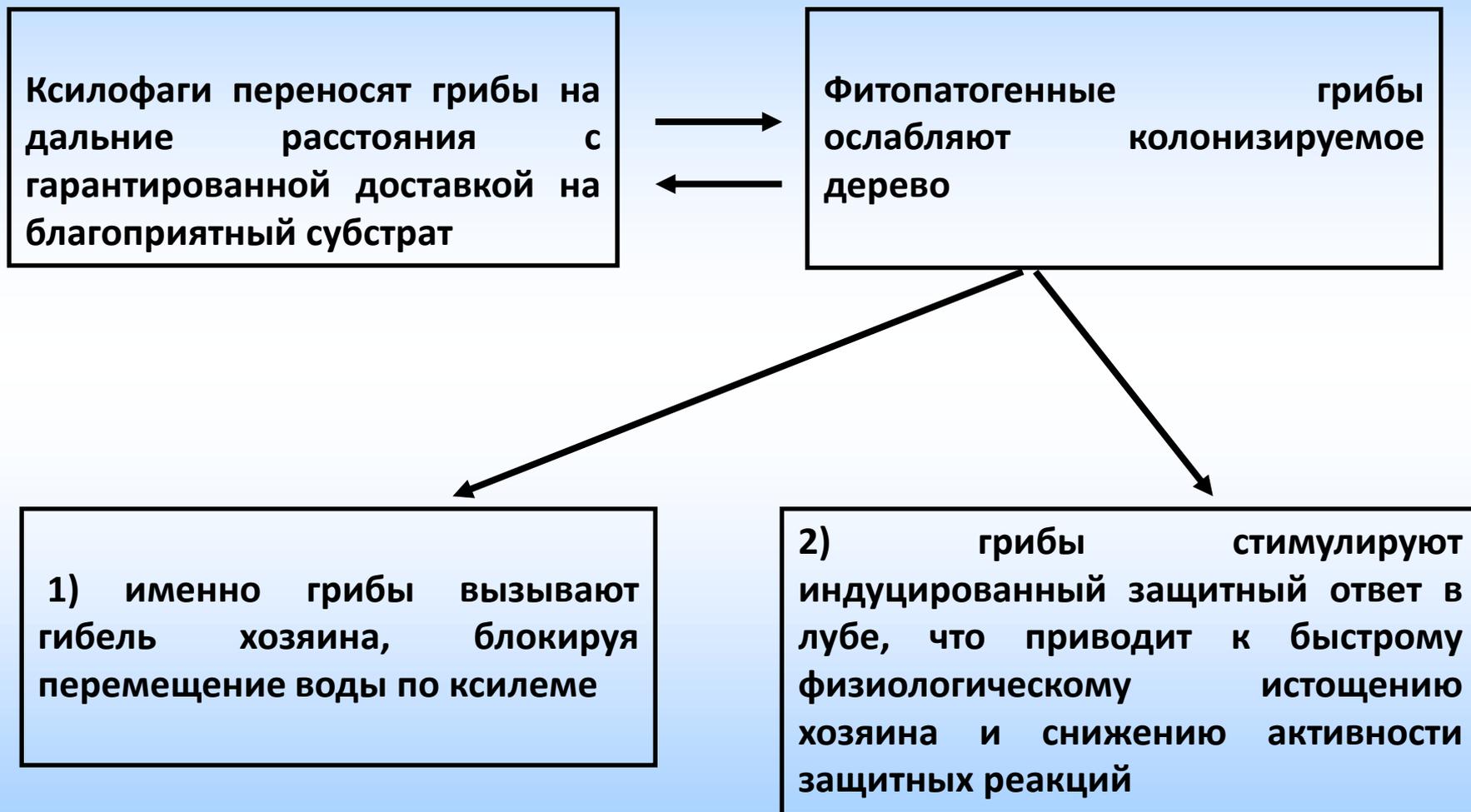
Некрозы, вызванные механическим поранением (1) и инокуляцией луба пихты сибирской культурой *Leptographium sp.* (2)

Зона распространения офиостомовых грибов-ассоциантов вокруг ходов уссурийского полиграфа в лубе в стволе пихты сибирской.

Колонизация стволов хвойных энтомо-микологическими ассоциациями



Гипотеза мутуалистических взаимоотношений агрессивных ксилофагов и их грибных ассоциантов



Критика ключевой роли офиостомовых грибов при колонизации хвойных энтомо-грибными ассоциациями

1. Необязательность связи ксилофагов и грибов.
2. Медленное распространение грибного мицелия в тканях хозяина.
3. Несоответствие между видовым составом ассоциантов и агрессивностью насекомого-переносчика.
4. Сомнения в правомерности оценки агрессивности грибов по данным искусственной инокуляции.

Примеры видо-специфической связи ксилофагов и фитопатогенных офиостомовых грибов

- *Ips cembrae* - *Ceratocystis laricicola* ;
- *Ips typographus* - *C. polonica*, *Ophiostoma penicillatum* ;
- *Dendroctonus ponderosae* – *O. montium*, *Grosmannia clavigera*



Dendroctonus valens LeConte (Coleoptera: Scolytidae) в Китае

Европа

Tomicus piniperda L.



+

*Leptographium
wingfieldii*

С.Америка

Dendroctonus valens LeConte



+

*Leptographium
procerum*

Азия

*Leptographium
sinoprocerum*

+

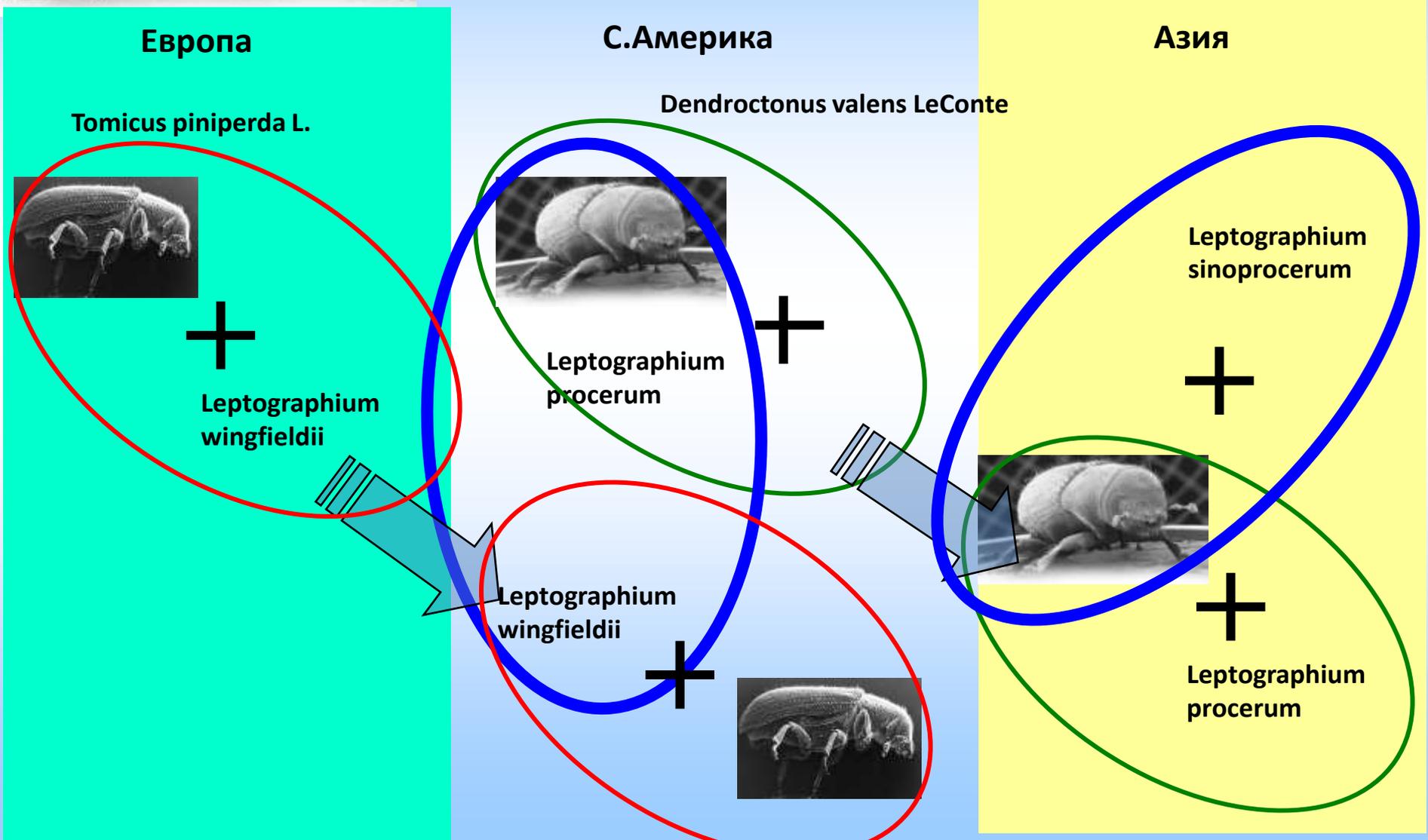


+

*Leptographium
procerum*

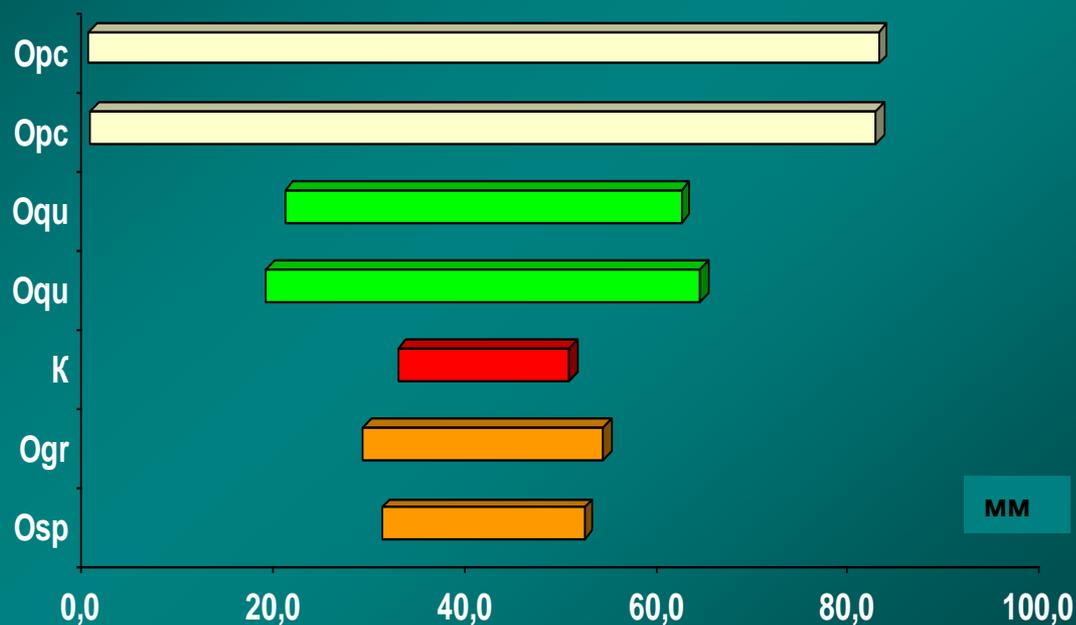
*Leptographium
wingfieldii*

+



Результаты искусственного заражения грибами луба сосны обыкновенной

Среднее значение длины некрозов, вызванных в лубе сосны культурами грибов *Ophiostoma piceae* (Opc), *O. grandicarpum* (Ogr), *O. quercus* (Oqu) и *Ophiostoma sp.* (Osp)



Синева в заболони сосны, вызванная культурой *O. quercus*, через 4 недели после инокуляции

Представители микрофауны, обитающей в ходах насекомых-ксилофагов

Holfstetter et al., 2013



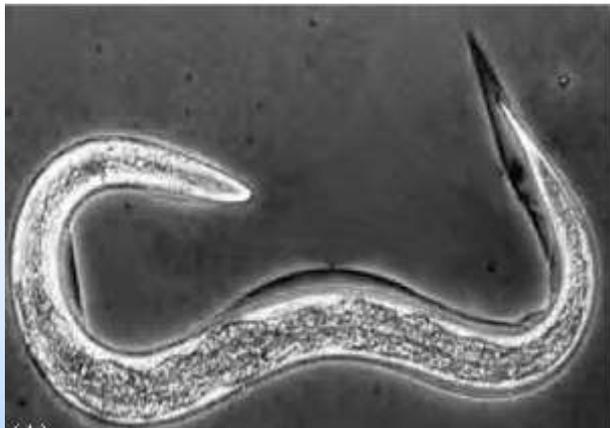
А



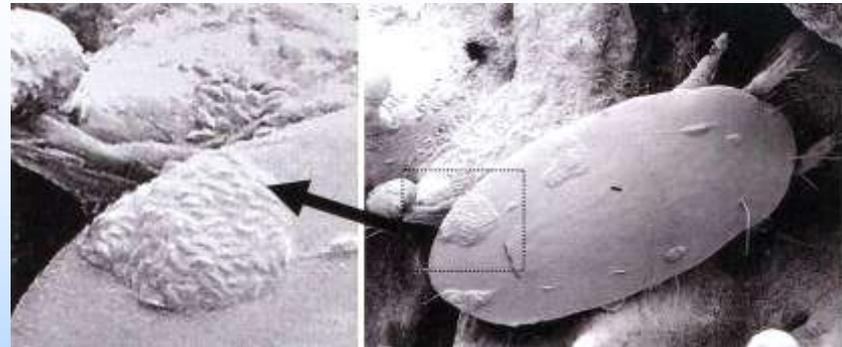
Фото: Н.Пашенова

Б

www.bugwood.org



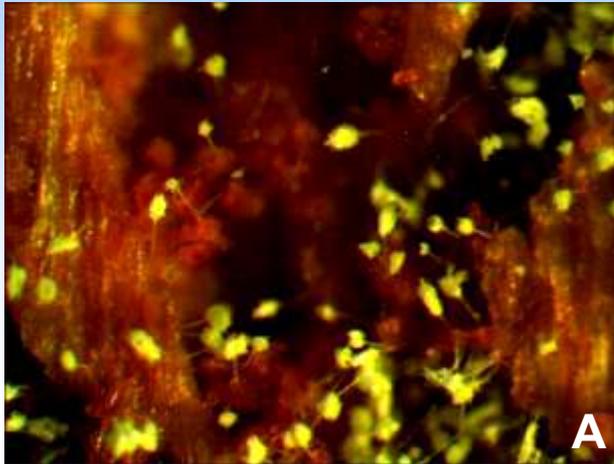
В



Г

А – микрофотография клещика; Б – клещики на жуке уссурийского полиграфа; В – нематода, Г – споры офиостомовых грибов на кутикуле (from Holfstetter et al., 2013)

Компоненты микрофлоры в ходах насекомых-ксилофагов



Бактерии

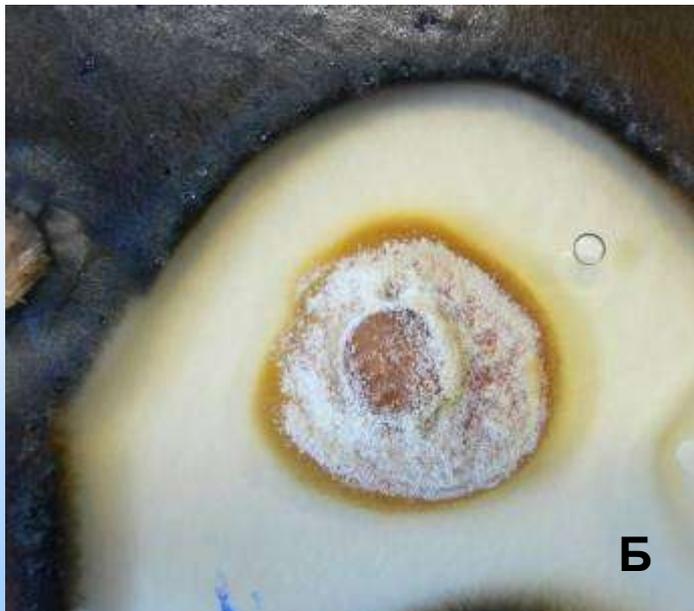
Дрожжи

Офиостомовые грибы

Амброзиальные грибы

Энтомопатогенные грибы

Сапротрофные микромицеты

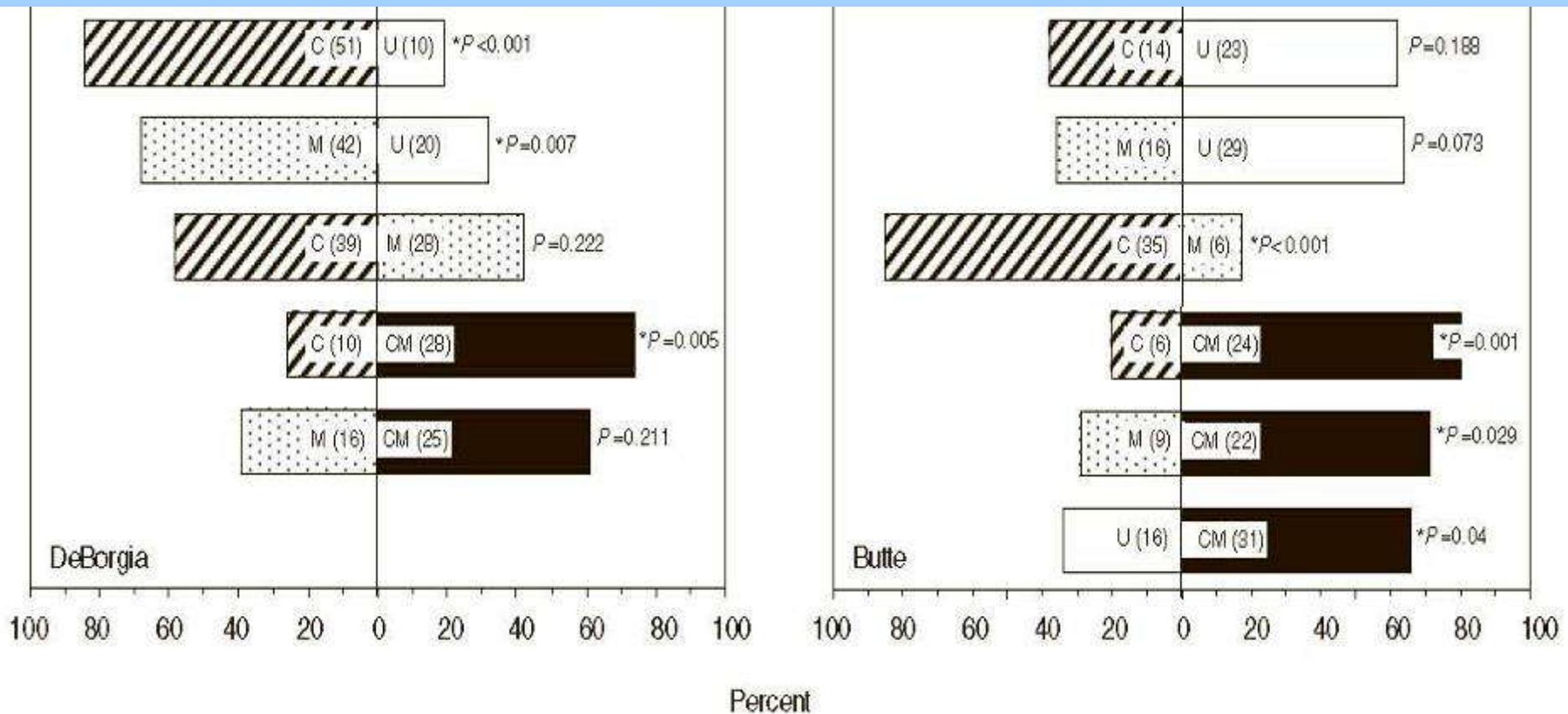


А - конидиальное спороношение гриба *Geosmithia* sp. в ходах уссурийского полиграфа;

Б – анатагонизм *Geosmithia* sp. (в центре) в отношении *Grosmannia aoshimae* (вверху) - фитопатогенного ассоцианта уссурийского полиграфа.
(Фото: Н.Пашенова)

Характеристика видов короедов – возможных микофагов (Harrington, 2005)

Вид короеда	Растение-хозяин	Тип микангия	Сумчатые ассоцианты	Базидиальные ассоцианты
<i>Dendroctonus frontalis</i>	<i>Pinus</i> spp	Переднегрудной, железистый	<i>Ceratocystiopsis ranaculosus</i>	<i>Entomocorticium</i> sp. А
<i>D. brevicomis</i>	<i>P. ponderosae</i> , <i>P. coulteri</i>	Переднегрудной, железистый	<i>C. brevicomis</i>	<i>Entomocorticium</i> sp. В
<i>D. approximatus</i>	<i>Pinus</i> spp.	Переднегрудной, железистый	Неизвестно	<i>Phlebiopsis gigantea</i>
<i>D. adjunctus</i>	<i>Pinus</i> spp.	Переднегрудной, железистый	<i>Leptographium pyrinum</i>	Неизвестно
<i>D. ponderosae</i>	<i>Pinus</i> spp.	Верхне-челюстной	<i>Ophiostoma clavigerum</i> <i>O. montium</i>	<i>Entomocorticium dendroctoni</i> , <i>Entomocorticium</i> spp. D, E, F, G, H <i>P. gigantea</i>
<i>D. jeffreyi</i>	<i>P. jeffreyi</i>	Верхне-челюстной	<i>O. clavigerum</i>	<i>Entomocorticium</i> sp. E
<i>Tomicus minor</i>	<i>Pinus</i> spp.	Неизвестно	<i>O. canum</i> <i>Ambrosiella tingens</i>	Неизвестно
<i>Ips acuminatus</i>	<i>Pinus</i> spp.	Нижне-челюстной	<i>O. clavatum</i> <i>A. macrospora</i>	Неизвестно
<i>I. avulsus</i>	<i>Pinus</i> spp.	Неизвестно	<i>O. ips</i>	<i>Entomocorticium</i> sp. I
<i>Pityoborus comatus</i>	<i>Pinus</i> spp.	Переднегрудной, опушенный	Неизвестно	<i>Entomocorticium</i> sp. С



Пищевые предпочтения личинок *Dendroctonus ponderosa* в двух популяциях западной Монтаны. U - неколонизированная грибами флоэма, флоэма, колонизированная мицелием *Grosmannia clavigera* (C), *Ophiostoma montium* (M), мицелием двух грибов (CM); в скобках указана численность личинок (по Bleiker and Six, 2007).

Заключение

❖ В хвойных лесах существуют постоянные ассоциации офиостомовых грибов и агрессивных насекомых-ксилофагов. Механизмы, лежащие в основе этих ассоциаций, в настоящее время неясны и дискутируются.

❖ Разноречивость имеющейся информации (1) может быть следствием множественных типов взаимодействия офиостомовых грибов и насекомых или
❖ (2) свидетельствует о недостаточной изученности сообществ, обитающих в ходах ксилофильных насекомых.

❖ Вопрос о роли офиостомовых грибов в составе ассоциаций с насекомыми снова стоит на повестке дня и требует расширенных исследований.

❖ Задачи нового этапа исследований в большей мере нацелены на выяснение механизмов взаимодействия офиостомовых грибов с насекомыми-переносчиками и предполагают изучение грибов, связанных с неагрессивными видами насекомых, изучение влияния различных биотических и абиотических факторов на распространение, численность и активность грибов, анализ взаимосвязи динамики популяций грибов и их переносчиков, исследования микофагии у ксилофильных насекомых и другие вопросы.

❖ В России продолжает оставаться актуальной инвентаризация видового состава офиостомовых грибов, обитающих в лесах, особенно видов, имеющих фитопатогенное значение.



Работа выполнена при поддержке
гранта РФФИ № 14-04-01235

Спасибо за внимание!

