

УДК 632:57.047:582.288+595.7

**БИОЛОГИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ГРИБОВ РОДА *Fusarium*
И НАСЕКОМЫХ***
(обзор)

Т.Ю. ГАГКАЕВА, И.В. ШАМШЕВ, О.П. ГАВРИЛОВА, О.Г. СЕЛИЦКАЯ

Представители рода *Fusarium* характеризуются высокой метаболической активностью и адаптационной пластичностью. Они способны заселять растительные субстраты, принимать активное участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе, а также поражать насекомых и млекопитающих. Грибы рода *Fusarium* и насекомые сосуществуют во многих биотопах. Так, К. О'Donnell с соавт. (2012) при молекулярно-генетической идентификации 140 изолятов грибов, выделенных из насекомых, выявили как минимум 23 вида или комплекса видов рода *Fusarium*. Связь между видовым составом фузариевых грибов и систематическим положением насекомых-хозяев пока не установлена. Коэволюция этих групп организмов привела к возникновению различных форм взаимоотношений между ними. Антагонистическая форма взаимодействия оказывает односторонний эффект и может иметь летальные и нелетальные последствия для насекомых. В обоих случаях она реализуется с участием летучих (например, репеллентов) и нелетучих (например, микотоксины) вторичных метаболитов грибов. Летучие органические соединения (ЛОС) служат сигнальными молекулами (инфохемики или семиохемики) и проявляют по отношению к насекомым свойства феромонов, алломонов, кайромонов и др. Изучение ЛОС у грибов рода *Fusarium* было начато в конце 1990-х годов, публикаций по этой теме пока немного. Установлено, что ЛОС *Fusarium* включают большое число компонентов, относящихся к различным группам соединений. Механизм проникновения энтомопатогенных представителей рода *Fusarium* в организм хозяина принципиально отличается от такового у других групп грибов и происходит через естественные отверстия (ротовые органы, дыхальца, яйце-клад) или раны, а не через кутикулу насекомого. Симбиотические взаимодействия между видами рода *Fusarium* и насекомыми характеризуются большим разнообразием и включают как взаимовыгодное сосуществование (мутиализм), так и комменсализм. Известна роль насекомых в распространении спор грибов *Fusarium* на новые незаселенные субстраты. Показан аттрактивный эффект летучих метаболитов грибов для насекомых. В ряде случаев фузариевые грибы служат источником веществ, жизненно необходимых насекомым для нормального развития. Различные формы взаимоотношений между грибами рода *Fusarium* и насекомыми обеспечивают существование этих организмов в устойчивых саморегулирующихся экосистемах. Обсуждаются возможные взаимодействия грибов рода *Fusarium* и вредителей запасов при использовании ими зерновок злаковых в качестве общего пищевого субстрата.

Ключевые слова: грибы, *Fusarium*, насекомые, антагонистические и симбиотические взаимоотношения.

Насекомые и грибы представляют две наиболее многочисленные и разнообразные группы эукариот, которые сосуществуют во многих биотопах и вступают во взаимоотношения, охватывающие различные трофические уровни. Накоплена обширная литература по различным аспектам взаимодействий отдельных групп грибов с насекомыми, при этом особое внимание уделяется базидиомицетам и энтомопатогенным микромицетам.

Представители рода *Fusarium* характеризуются высокой метаболической активностью и адаптационной пластичностью, что позволило им освоить многие экологические ниши. Они способны заселять растительные субстраты, принимать активное участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе, а также поражать насекомых и млекопитающих. Широкое распространение, значительная вредоносность и способность к образованию вторичных метаболитов, токсичных для теплокровных, поддерживают устойчивый интерес исследователей к этой группе грибов.

Присутствие грибов рода *Fusarium* на насекомых известно давно,

* Работа поддержана проектом РФФИ № 12-04-00927.

но только в последнее время с использованием молекулярно-генетических методов удалось объективно оценить их видовое разнообразие. Например, K. O'Donnell с соавт. (1), проведя идентификацию 140 изолятов грибов, выделенных из насекомых, выявили как минимум 23 вида или комплекса видов рода *Fusarium*.

Существует единственный обзор, в котором были обобщены результаты исследований по разным аспектам взаимодействий фузариевых грибов и насекомых (2). Многие работы, упомянутые в этой публикации, в настоящее время сложно обсуждать в связи с использованием различных таксономических систем для определения видов рода *Fusarium*. Кроме того, авторы сконцентрировали основное внимание на вопросах патогенеза видов рода *Fusarium* по отношению к насекомым. И наконец, за последние два десятилетия появилось много публикаций, посвященных этой проблеме, в том числе по таким интенсивно развивающимся направлениям, как летучие органические соединения (ЛОС).

В общем виде взаимодействия между грибами рода *Fusarium* и насекомыми могут быть охарактеризованы как антагонизм и симбиоз. В свою очередь, антагонистические взаимоотношения делятся на две категории в зависимости от их последствий для насекомого: летальные и нелетальные.

Многие фузариевые грибы могут вызывать гибель насекомых и/или колонизировать погибшие особи. Однако не во всех описанных случаях удается достоверно отделить безусловно энтомопатогенные виды грибов, заражение которыми приводит к гибели насекомых, от сапрофитных. Связь между видовым составом фузариевых грибов и систематическим положением насекомых-хозяев пока не установлена.

Так, *Fusarium semitectum*, изолированный из мертвых особей бахчевой (хлопковой) тли *Aphis gossypii*, вызывал гибель желтого чайного трипса *Scirtothrips dorsalis*, оранжерейного прозрачного клеша *Polyphagotarsonemus latus*, тли *Ceratavacuna lanigera*, белокрылки *Aleyrodes disperses*, табачной белокрылки *Bemisia tabaci* и клеща *Aceria guerrononis* (3). Однако заражение этим грибом не приводило к гибели гусениц вредных чешуекрылых и личинок божьей коровки *Menochilus sexmaculatus*, а также хищного клеща *Amblysius ovalis*, личиночного паразитоида *Goniozus nephantidis* и гусениц тутового шелкопряда *Bombyx mori*. Кроме того, он не влиял на рост навозного червя *Eisenia foetida* и его способность образовывать компост.

Показана патогенность гриба *F. verticilliodes*, изолированного из личинок и имаго гигантской саранчи *Tropidacris collaris*, которая обитает в Центральной Америке (4). Из трупов личинок пшеничного стеблевого пилильщика *Cephus cinctus* были выделены различные виды грибов *Fusarium*, в том числе *F. pseudograminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti* и *F. acuminatum* (5). Изоляты *Fusarium* spp. вызывали гибель как топикально обработанных диапаузирующих личинок в лабораторных опытах, так и развивающихся личинок, которые питались на инфицированных растениях пшеницы в условиях теплицы. Характер корреляции между степенью обесцвечивания интегумента, ростом гиф грибов и смертностью личинок пилильщика свидетельствовал о том, что изоляты *Fusarium* spp. активно инфицировали личинок и вызывали их гибель, а не колонизировали трупы как вторичные патогены.

Гриб *F. graminearum* был выделен из имаго жука блестянки четырехточечной *Glischrochilus quadrisignatus*, личинок длинноусой блошки *Diabrotica longicornis*, трипсов и кузнецов (6-10). Т.К. Кальвиш (11) изолировал *F. sporotrichiella* var. *poae* и *F. semitectum* из гусениц непарного шелкопряда *Lymantria dispar* в Сибири и Казахстане. В.А. Смирнов (12)

выделил *F. larvarum* из тлей *Adelges piceae* на пихте бальзамической в Канаде, и изоляты гриба вызывали значительную смертность тли. В полевых экспериментах отмечали крайне высокую (100 %) смертность коричневой цикадки *Nilaparvata lugens* при инокуляции насекомых грибом *F. oxysporum* (13, 14). Инокуляция этими изолятами *F. oxysporum* риса, хлопчатника или томата не приводила к развитию заболевания растений (15).

Следует добавить, что механизм проникновения энтомопатогенных представителей рода *Fusarium* в организм хозяина принципиально отличается от такового у других групп грибов и происходит через естественные отверстия (ротовые органы, дыхальца, яйцеклад) или раны, а не через кутикулу насекомого (16, 17).

Нелетальные антагонистические взаимоотношения между видами *Fusarium* и насекомыми связаны с присутствием у грибов ЛОС. Эти вещества служат сигнальными молекулами (инфохемики или семиохемики) и проявляют по отношению к насекомым свойства феромонов, алломонов, кайромонов и др. Насекомые могут воспринимать их как аттрактивные, репеллентные, детеррентные или нейтральные (18).

Изучение ЛОС грибов рода *Fusarium* было начато в конце 1990-х годов, публикаций по этой теме пока немного. Установлено, что ЛОС *Fusarium* включают большое число компонентов, относящихся к различным группам соединений (19-24). Вторичные метаболиты грибов (в том числе ЛОС) играют важную роль в их жизнедеятельности.

ЛОС грибов могут выполнять функцию репеллентов, сигнализируя насекомым о «неблагоприятном» пищевом субстрате (антагонистические взаимоотношения). Например, гусеницы бабочки-огневки *Eldana saccharina* избирательно реагировали на зерна кукурузы, инокулированные изолятами грибов *F. sacchari*, *F. pseudonymagai* и *F. proliferatum*. Выявлено репеллентное влияние на имаго изолятов *F. sacchari*. В то же время введение таких грибов в рацион гусениц оказывало негативный эффект на их развитие (25). Следует отметить, что точный химический состав репеллентных ЛОС фузариевых грибов пока не установлен.

Известно, что грибы рода *Fusarium* служат продуцентами вторичных метаболитов, высокотоксичных для теплокровных организмов. В некоторых случаях присутствие этих соединений оказывает похожее действие и на насекомых, что можно рассматривать в качестве еще одного проявления антагонистических отношений между ними и грибами при использовании одного пищевого субстрата (26). Например, развитие жуков амбарного долгоносика *Sitophilus granarium* на зерновках, зараженных фузариевыми грибами, приводило к увеличению их смертности и снижению репродуктивного потенциала (27). Показано, что Т-2 токсин оказывал слабое токсическое действие на жуков малого мучного хрущака *Tribolium confusum* (28).

Симбиотические отношения между видами рода *Fusarium* и насекомыми характеризуются большим разнообразием и включают как взаимовыгодное сосуществование (мутуализм), так и комменсализм.

Классический пример симбиотических отношений между грибами и насекомыми — участие последних в распространении спор грибов (энтомохория). Для представителей рода *Fusarium* характерно формирование двух типов спор бесполого размножения — макро- и микроконидий. Быстро и избыточно большое количество образующихся конидий (г-стратегия) рассчитано на их низкую выживаемость в окружающей среде. Захват и перенос спор гриба насекомым возможен как при случайном соприкосновении его тела со спороносящими структурами гриба, так и при

поедании грибного мицелия вместе с пищей и выделении не поддающихся перевариванию спор с фекалиями. Хорошо известен факт переноса насекомыми-опылителями спор грибов вместе с пыльцой растений. Например, значительные экономические потери связаны с гнилью фиг, вызываемой фузариевыми грибами (29). Споры грибов *F. verticilliooides* и *F. solani* распространяются хальцидоидным наездником *Blastophaga psenes* — специализированным опылителем инжировых деревьев (30). Показано, что прохождение спор через кишечник комнатной мухи *Musca domestica* не влияло на морфологию и жизнеспособность *Fusarium* spp. и некоторых других грибов (31). *F. verticilliooides* выделяли из фекалий насекомых, а также частей кукурузы, поврежденной хлопковой совкой *Helicoverpa armigera* и кукурузным мотыльком *Ostrinia nubilalis* (32).

Симбиотические связи между грибом и насекомым-опылителем осуществляются с участием различных механизмов. Грибы могут образовывать специфический по окраске мицелий, создающий дополнительный оптический стимул для насекомых (примеры для фузариевых грибов пока отсутствуют). Некоторые фитопатогенные грибы выделяют летучие химические аттрактанты и питательные вещества (углеводы), привлекающие насекомых. В свою очередь, растительноядные насекомые, повреждая растение, облегчают доступ фитопатогенных грибов к его тканям. Кроме того, патогенные грибы могут влиять на качество и количество питательных веществ, доступных в растительных тканях и нектаре, оказывая тем самым прямое или косвенное действие на поведение и развитие насекомых.

В отличие от repellентных ЛОС фузариевых грибов, которые служат носителями информационных сигналов при антагонистических отношениях *Fusarium* с насекомыми, химический состав некоторых аттрактивных ЛОС уже известен.

Жук-блестянка *Carpophilus humeralis* служит вектором при распространении гриба *F. verticilliooides* (= *F. moniliforme*), который вызывает заболевание початков кукурузы и продуцирует микотоксины фумонизины (33). Среди летучих соединений, выделяемых *F. verticilliooides*, были обнаружены пять спиртов (этанол, 1-пропанол, 2-метил-1-пропанол, 3-метил-1-бутиanol и 2-метил-1-бутиanol), ацетальдегид и этилацетат, пять фенольных компонентов, а также серия пока не идентифицированных сесквитерпено-вых углеводородов и одно неизвестное вещество, вероятно, 10-углеродный кетонон (21). Наблюдения, проведенные в ольфактометре, показали, что аттрактивный эффект у жуков связан с присутствием в приманке спиртов, ацетальдегида и этилацетата, а не фенолов (использовались также синтетические аналоги этих веществ).

Показано, что грибы выделяют ЛОС, которые воспринимаются как аттрактанты жуками, повреждающими хранящееся зерно (34) и сухофрукты (35), а также несколькими видами чешуекрылых (36). Питание зернами кукурузы, зараженной изолятами *F. pseudonymagai*, приводило к увеличению числа гусениц бабочки-огневки *Eldana saccharina*, достигших оккулирования, и к заметному увеличению их размеров по сравнению с вариантами, где они питались незараженными или зараженными другими видами грибов зернами. Самый благоприятный для гусениц изолят вызывал и наибольший аттрактивный эффект по отношению к бабочкам (25). В свою очередь, питающиеся насекомые способствуют переносу спор грибов на незараженные зерновки. То есть ЛОС грибов, развивающихся на растительном материале, могут давать насекомым информацию о его пригодности для питания и откладки яиц.

Грибные ЛОС также используются хищными и паразитическими

насекомыми в качестве ориентира для обнаружения жертвы или хозяина. В системе амбарный долгоносик—гриб—паразитоид заселение зерна долгоносиком ведет к росту плесени, которая образует локальные горячие пятна, вызывая высокую смертность насекомого. В ольфактометре заплесневелое зерно и покрытые плесенью фекалии насекомого отпугивали самок личиночного паразитоида *Lariophagus distinguendus*. Основным ЛОС, выделяющимся из заплесневелых субстратов, оказался 1-октен-3-ол (или грибной спирт), в меньшем количестве обнаружены 3-октанон и 3-октанол. При высоких дозах (> 300 нг) 1-октен-3-ол служил репеллентом для *L. distinguendus*, но низкие дозы (30 нг) оказались нейтральными. Исследователи предполагают, что непривлекательность плесени для паразитоида дает ему возможность избегать пространств, где складываются неблагоприятные для жизнедеятельности хозяина условия (37).

Кроме выделения собственных ЛОС, виды рода *Fusarium* известны в качестве индукторов летучих вторичных метаболитов, которые растения образуют в ответ на повреждающее действие грибов (38–42). Описаны примеры, когда патоген стимулирует растение выделять ЛОС, привлекательные для насекомого — переносчика спор гриба (18). Различные аспекты индуцируемых фитофагами реакций растений, в том числе с участием фитопатогенных грибов, рассматриваются в опубликованной недавно монографии (43).

Ярким примером мутуализма служат отношения грибов *Fusarium* с жуками-древоточцами подсемейства *Scolytinae* (*Curculionidae*), которые переносят их споры. Известно, что грибы умеют синтезировать незаменимые стерины, входящие в состав клеточных мембран и служащие предшественниками стероидных гормонов, жизненно необходимых для нормального развития насекомых (44).

В 2009 году появилось сообщение о выявлении нового вредоносного заболевания деревьев (авокадо, дуба вечноzelеного, клена ясенелистного и др.) в Калифорнии и в Израиле, которое вызывается симбиотическим комплексом жук *Euwallacea* sp.—гриб *Fusarium* sp. Споры гриба распространяют самки жука. Инокуляция осуществляется во время яйцекладки в нишах галерей, которые самки выгрызают внутри древесины, и в дальнейшем мицелий гриба служит единственным питательным субстратом личинок (45). Распространение *Fusarium* в этом случае приводит к возникновению фузариозной суховершинности древесных растений. Например, в ботанических садах Калифорнии из 335 видов древесных растений у 207 (62 %) были обнаружены признаки повреждения жуком, у 54 % поврежденных растений выявлены следы грибной инфекции (46). Комплекс грибов *F. solani* тесно связан с жуками-древоточцами *Xyleborus ferrugineus*. Самки откладывают яйца на грибы, и личинки получают эргостерол, необходимый для оккулирования (47).

Питание зерном риса и пшеницы, зараженным *F. moniliforme*, стимулировало рост у личинок булавоусого мучного хрущака *Tribolium castaneum* (48). При скармливании личинкам малого мучного хрущака *T. confusum* зернопродуктов, зараженных *F. roseum* var. *graminearum*, численность насекомых увеличивалась (49). Оба вида хрущака могут рассматриваться в качестве потенциальных переносчиков спор фузариевых грибов.

Повреждения растений насекомыми способствуют проникновению грибов в ткань и развитию заболевания. Установлена связь между *F. oxysporum* (вызывает увядание люцерны), *F. roseum* Link (этиологический фактор красной корневой гнили клевера) и плодовым комариком *Bradyia* sp., личинки которого повреждают корни, основания стеблей и побеги расте-

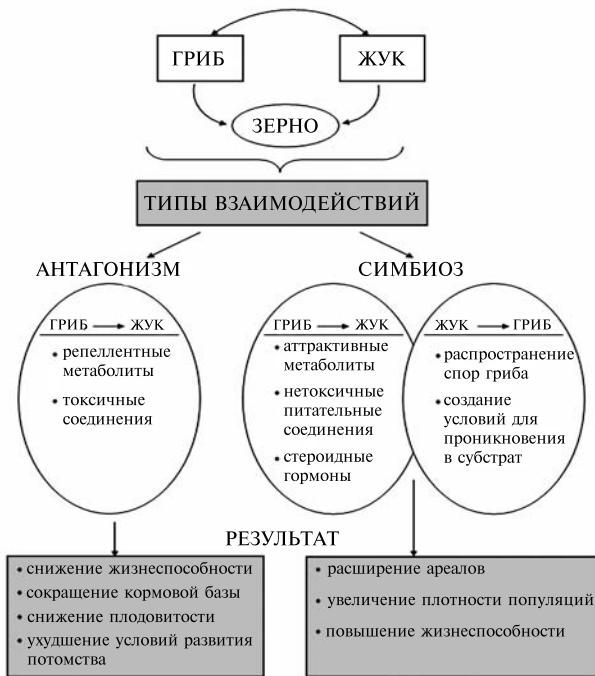
ний (14). Наличие этих насекомых вызывало вспышки заболеваний, достоверно усиливались проявления фузариозных увяданий и гнили корней растений. Хорошо известна зависимость развития фузариоза початков от повреждения кукурузным мотыльком и хлопковой совкой (50, 51). Особи оранжевого злакового комарика *Sitodiplosis mosellana*, предварительно зараженные грибом *F. graminearum*, вызывали фузариоз колоса (52, 53).

При инфицировании растений кукурузы грибом *F. verticillioides* усиливается их поражение бабочкой-огнеквой *Eldana saccharina*. Такие растения оказались привлекательнее для яйцекладки, чем здоровые, а гусеницы на них лучше выживали и развивались (54, 55).

Примером односторонних симбиотических взаимоотношений (комменсализм) может быть распространение *F. poae* насекомыми, например трипсами (*Limothrips*), тлями (*Sitobion*), клещами (*Siteroptes graminum*, *S. ave-nae*). Вероятно, сладковатый запах, характерный для многих культур этого гриба, привлекает членистоногих (8, 56, 57). Учитывая слабую патогенность, характерную для штаммов этого вида, и широкое повсеместное распространение на зерновых культурах (58), логично предположить участие насекомых как фактора передачи инфекции от одного растения на другое или с одной его части на другую.

Общая картина биоценотических связей между грибами и насекомыми бывает достаточно сложной, особенно если они используют один и тот же пищевой субстрат. Хорошим примером служит система «зерновки злаков—грибы *Fusarium*—зерновые долгоносики».

Грибы *Fusarium* и зерновые жуки (например, рисовый долгоносик *Sitophilus zeamais*) при благоприятных условиях заселяют зерновки злаков как в полевых условиях, так и в период хранения и существуют длительное время.



Биоценотические связи между грибами рода *Fusarium* и зерновыми жуками.

Антагонистические отношения между грибами и жуками, видимо, определяются утилизацией общего и очень специфического пищевого суб-

страта — зерновок злаковых культур и оказывают одностороннее действие (рис.). Механизмы таких отношений могут быть связаны с выделением грибами репеллентных и/или токсичных соединений, являющихся частью продуцируемых ими вторичных метаболитов (59). Причем в первом случае взаимодействие между грибами и жуками — дистантное, имеющее форму ольфакторного стимула, во втором — контактное. Вероятный результат подобного антагонизма — избегание жуками зерновок, зараженных грибом. Потребление зерновок, содержащих токсичные метаболиты гриба, может приводить к снижению жизнеспособности и плодовитости насекомых, а также к ухудшению условий развития потомства. Нельзя исключить, что жуки, заселившие зерновки (например, личинки), выделяют вещества, имеющие фунгицидные свойства и подавляющие развитие грибов, как это известно у некоторых других насекомых (60).

Симбиотические отношения предполагают взаимовыгодный результат для обоих партнеров. Например, под воздействием насекомых увеличивается влажность и повышается температура хранящегося зерна и создаются благоприятные условия для развития фузариевых грибов и их метаболической активности (61). Кроме того, вредителей запасов, которые питаются зерном и присутствующими в нем грибами, можно рассматривать в качестве потенциальных переносчиков пропагул гриба на незаселенные субстраты. В свою очередь, грибы продуцируют аттрактивные летучие метаболиты и нетоксичные питательные соединения (например, стероидные гормоны), облегчающие насекомым поиск пищи или необходимые для их развития. Интересно отметить, что действие этих механизмов более выражено у слабопатогенных видов рода *Fusarium*. В наших опытах отчетлива тенденция аттрактивного действия была выявлена у штаммов слабопатогенных видов фузариевых грибов *F. langsethiae* и *F. poae* в отношении рисового долгоносика (62, 63). Очевидный результат такого взаимовыгодного партнерства — расширение ареалов видов (или поддержание их границ в пределах оптимума), увеличение плотности популяций и повышение жизнеспособности.

Таким образом, коэволюция грибов рода *Fusarium* и насекомых привела к формированию разнообразных форм взаимоотношений, которые в конечном результате обеспечивают существование этих организмов в устойчивых саморегулирующихся экосистемах. Антагонистические взаимоотношения оказывают одностороннее действие и могут иметь летальные и нелетальные последствия для насекомых. В обоих случаях эта форма взаимодействия осуществляется с помощью летучих (например, репелленты) и нелетучих (например, микотоксины) вторичных метаболитов грибов. Симбиотические взаимодействия между видами рода *Fusarium* и насекомыми характеризуются большим разнообразием и включают как взаимовыгодное существование (мутиализм), так и комменсализм. Известна роль насекомых в распространении спор грибов *Fusarium* на незаселенные субстраты. Показан аттрактивный эффект летучих метаболитов грибов, которые могут выполнять функции сигнальных молекул при взаимодействиях грибов с другими организмами. В ряде случаев фузариевые грибы служат источником веществ, жизненно необходимых для нормального развития насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

1. O'Donnell K., Humber R.A., Geiser D.M., Kang S., Park B., Robert V.A., Crous P.W., Johnston P.R., Aoki T., Rooney A.P., Rehner S.A. Phylogenetic diversity of insecticolous fusaria inferred from multilocus DNA sequence data and their molecu-

- lar identification via FUSARIUM-ID and *Fusarium* MLST. *Mycologia*, 2012, 104(2): 427-445.
2. Teetor-Barsch G.H., Roberts D.W. Entomogenous *Fusarium* species. *Mycopathologia*, 1983, 84(1): 3-16.
 3. Mikunthan G., Manjunatha M. *Fusarium semitectum*, a potential mycopathogen against thrips and mites in chilli, *Capsicum annuum*. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 2006, 71: 449-463.
 4. Pelizza S.A., Stenglein S.A., Cabello M.N., Dinolfo M.I., Lange C.E. First record of *Fusarium verticillioides* as an entomopathogenic fungus of grasshoppers. *J. Insect Sci.*, 2011, 11(70): 1-8.
 5. Wenda-Piesik A., Sun Z., Grey W.E., Weaver D.K., Morris W.L. Mycoses of wheat stem sawfly (*Hymenoptera: Cephidae*) larvae by *Fusarium* spp. isolates. *Environ. Entomol.*, 2009, 38(2): 387-394.
 6. Gordon W.L. The occurrence of *Fusarium* species in Canada. VI. Taxonomy and geographic distribution of *Fusarium* species on plants, insects and fungi. *Can. J. Bot.*, 1959, 37: 257-290.
 7. Sturz A.V., Johnston H.W. Characterization of *Fusarium* colonization of spring barley and wheat produced on stubble or fallow soil. *Can. J. Plant Pathol.*, 1985, 7: 270-276.
 8. Parry D.W., Jenkinson P., McLeod L. *Fusarium* ear blight (scab) in small grain cereals — a review. *Plant Pathol.*, 1995, 44: 207-238.
 9. Kemp G.H.J., Pretorius Z.A., Wingfield M.J. *Fusarium* glume spot of wheat: A newly recorded mite-associated disease of South Africa. *Plant Disease*, 1996, 80: 48-51.
 10. Munckvold G.P. Epidemiology of *Fusarium* diseases and their mycotoxins in maize ears. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2003, 109: 705-713.
 11. Кальвиш Т.К. Возбудители микозов некоторых листогрызущих насекомых Сибири и Казахстана. *Микология и фитопатология*, 1969, 3(5): 403-409.
 12. Smirnoff W.A. Fungus diseases affecting *Adelges piceae* in the fir forest of the Gaspe Peninsula, Quebec. *The Canadian Entomologist*, 1970, 102: 799-805.
 13. Kuruvilla S., Jacob A. Comparative susceptibility of nymphs and adults of *Nilaparvata lugens* Stål to *Fusarium oxysporum* Schlect and its use in microbial control. *Agricultural Research Journal of Kerala*, 1979, 17(2): 287-288.
 14. Leath T.K., Newton R.C. Interaction of a fungus gnat *Bradysia* sp. (Sciaridae) with *Fusarium* spp. on alfalfa and red clover. *Phytopathology*, 1969, 59: 257-258.
 15. Kuruvilla S., Jacob A. Host range of the entomogenous fungus *Fusarium oxysporum* and its safety to three crop plants. *Curr. Sci.*, 1979, 48: 603.
 16. Hasan S., Vago C. The pathogenicity of *Fusarium oxysporum* to mosquito larvae. *J. Invert. Pathol.*, 1972, 20: 268-271.
 17. Barson G. *Fusarium solani*, a weak pathogen of the larval stages of the large elm bark beetle *Scolytus scolytus* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Invert. Pathol.*, 1976, 27: 307-309.
 18. Boucias D.G., Lietze V.-U., Teal P. Chemical signals that mediate insect-fungal interactions. In: *Biocommunication of fungi*. Springer Science, 2012: 305-336.
 19. Jelen H.H., Mirocha C.J., Wasowicz E., Kaminski E. Production of volatile sesquiterpenes by *Fusarium sambucinum* strains with different abilities to synthesize trichothecenes. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61: 3815-3820.
 20. Jelen H.H., Latus-Zietkiewicz D., Wasowicz E., Kaminski E. Trichodiene as a volatile marker for trichothecenes biosynthesis. *J. Microbiol. Meth.*, 1997, 31: 45-49.
 21. Bartelt R.J., Wicklow D.T. Volatiles from *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg and their attractiveness to nitidulid beetles. *J. Agr. Food Chem.*, 1999, 47: 2447-2454.
 22. Demyttenaere J.C.R., Morina R.M., Sandra P. Monitoring and fast detection of mycotoxin-producing fungi based on headspace solid-phase microextraction and headspace sorptive extraction of the volatile metabolites. *J. Chrom.*, 2003, 985(1/2): 127-135.
 23. Demyttenaere J.C.R., Morina R.M., De Kimpe N., Sandra P. Use of headspace solid-phase microextraction and headspace sorptive extraction for the detection of the volatile metabolites produced by toxicogenic *Fusarium* species. *J. Chrom.*, 2004, 1027: 147-154.
 24. Girotti J.R., Malbran G.A., Juarez M.P. Use of solid phase microextraction coupled to capillary gas chromatography-mass spectrometry for screening *Fusarium* spp. based on their volatile sesquiterpenes. *World Mycotoxin Journal*, 2010, 3(2): 121-128.
 25. McFarlane S.A., Rutherford S.R. Attraction of *Eldana saccharina* (Lepidoptera: Pyralidae) to certain *Fusarium* isolates in olfactory choice assays. *Proc. of the South African Sugarcane Technologists' Association*, 2006, 80: 196-198.
 26. Dowd P.F. Insect management to facilitate preharvest mycotoxin management. Aflatoxin and food safety — Part 1. *Journal of Toxicology — Toxins Reviews*, 2003, 22(2, 3): 327-350.
 27. Olejarski P., Horoszkiewicz-Jankowska J., Bocianowski J. Influence of fungi on feeding and development of granary weevil (*Sitophilus granarius* L.). In: *Progress in plant protection*. Poznan, Inst. of plant protection, 2010: 1711-1718.
 28. Roberts D.W. Toxins of entomopathogenic fungi. In: *Microbial control of pests and plant diseases 1970-1980*. NY, 1981: 441-464.
 29. Doğan Ö., Benlioğlu S. Determination of disease incidence of fig endosepsis in mamme

- fruits of caprifigs. Bitki Koruma Bütleni, 2011, 51(3): 277-285.
30. Michailides T.J., Morgan D.P. Dynamics of *Blastophaga psenes* populations, availability of caprifigs, and fig endosepsis caused by *Fusarium moniliforme*. *Phytopathology*, 1994, 84: 1254-1263.
 31. Bolton H.T., Hansens E.J. Ability of the house fly, *Musca domestica*, to ingest and transmit viable spores of selected fungi. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1970, 63(1): 98-100.
 32. Darvas B., Bánáti H., Takács E., Lauber É., Szécsi B., Székács A. Relationships of *Helicoverpa armigera*, *Ostrinia nubilalis* and *Fusarium verticillioides* on MON 810 Maize. *Insects*, 2011, 2(1): 1-11.
 33. Nelson P.E., Plattner R.D., Shackelford D.D., Desjardins A.E. Production of fumonisins by *Fusarium moniliforme* strains from various substrates and geographic areas. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1991, 57: 2410-2412.
 34. Starratt A.N., Loschiavo S.R. Chemical stimuli from fungus *Nigrospora sphaerica* that induce aggregation of confused flour beetle, *Tribolium confusum* Duval, pest. *Abstr. Papers Am. Chem. Soc.*, 1970: 21.
 35. Phelan P.L., Lin H.C. Chemical characterization of fruit and fungal volatiles attractive to dried-fruit beetle, *Carpophilus hemipterus* (L.) (Coleoptera: Nitidulidae). *J. Chem. Ecol.*, 1991, 17: 1253-1272.
 36. Honda H., Ishitawari T., Matsumoto Y. Fungal volatiles as oviposition attractants for the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Guenee) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Insect Physiol.*, 1988, 34: 205-211.
 37. Steiner S., Erdmann D., Steidle J.L., Rutherford J. Host habitat assessment by a parasitoid using fungal volatiles. *Frontiers in Zoology*, 2007, 4: 3 (doi: 10.1186/1742-9994-4-3).
 38. Ramgareeb S., McFarlane S.A., Conlong D.E., Rutherford R.S. Identification of herbivore induced plant volatiles from push-pull plants and *Fusarium* species: aids for the management of *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) in sugarcane? *Proc. of the South African Sugar Technologists' Association*, 2010, 83: 262-266.
 39. Wenda-Piesik A., Piesik D., Ligor T., Buszewski B. Volatile organic compounds (VOCs) from cereal plants infested with crown rot: their identity and their capacity for inducing production of VOCs in uninfested plants. *Int. J. Pest Manag.*, 2010, 56(4): 377-383.
 40. Fiers M., Lognay G., Faconnier M.-L., Jijakli M.H. Volatile compound-mediated interactions between barley and pathogenic fungi in the soil. *PLoS ONE*, 2013, 8(6): e66805 (doi:10.1371/journal.pone.0066805).
 41. Piesik D., Pańska D., Delaney K.J., Skoczek A., Lamparski R., Weaver D.K. Cereal crop volatile organic compound induction after mechanical injury, beetle herbivory (*Oulema* spp.), or fungal infection (*Fusarium* spp.). *J. Plant Physiol.*, 2011, 168: 878-886.
 42. Piesik D., Pańska D., Jeske M., Wenda-Piesik A., Delaney K.J., Weaver D.K. Volatile induction of infected and neighbouring uninfected plants potentially influence attraction/repellence of a cereal herbivore. *J. Appl. Entomol.*, 2013, 137: 296-309.
 43. Буров В.Н., Петрова М.О., Селицкая О.Г., Степанычева Е.А., Черменская Т.Д., Шамшев И.В. Индуцированная устойчивость растений к фитофагам. М., 2012.
 44. Инге-Вечтомов С.Г. Метаболизм стеринов и защита растений. Соросовский образовательный журнал, 1997, 11: 16-21.
 45. Pittalwala I., White J.L. Science brief: New insect-disease complex strikes Southland trees. *California Agriculture*, 2012, 66(4): 121.
 46. Eskalen A., Stouthamer R., Lynch S., Rugman-Jones P.F., Twizeyimana M., Gonzalez A., Thibault T. Host range of *Fusarium* dieback and its ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytinae) vector in Southern California. *Plant Dis.*, 2013, 97(7): 938-951.
 47. Loke T.K., Norris D.M., Chu H.M. Sterol metabolism as a basis for a mutualistic symbiosis. *Nature*, 1970, 225: 661-662.
 48. Jayaraman S., Parihar D.B. Isolation of a growth promoting pigment from foodgrains infested with *Fusarium moniliforme*. *Indian J. Exp. Biol.*, 1975, 13(3): 313-314.
 49. Rao H.R.G., Eugenio C., Christensen C.M., De Las Casas E., Harein P.K. Survival and reproduction of confused flour beetles exposed to fungus metabolites. *J. Econ. Entomol.*, 1971, 64: 1563-1565.
 50. Гешеле Э.Э., Иващенко В.Г. Оценка кукурузы в процессе селекции на устойчивость к инфекционным заболеваниям. В сб.: Вопросы генетики, селекции и семеноводства. Одесса, 1973, вып. 10: 211-225.
 51. Munkvold G.P., Desjardins A.E. Fumonisins in maize. Can we reduce their occurrence? *Plant Dis.*, 1997, 81: 556-564.
 52. Mongrain D., Couture L., Dubuc J.-P., Comeau A. Occurrence of the orange wheat blossom midge [Diptera: Cecidomyiidae] in Québec and its incidence on wheat grain microflora. *Phytoprotection*, 1997, 78: 17-22.
 53. Mongrain D., Couture L., Comeau A. Natural occurrence of *Fusarium graminearum* on adult wheat midge and transmission to wheat spikes. *Cereal Research Communications*,

- 2000, 28(1/2): 173-180.
54. Cardwell K.F., Kling J.G., Maziya-Dixon B., Bosque-Pérez N.A. Interactions between *Fusarium verticillioides*, *Aspergillus flavus* and insects in four maize genotypes in lowland Africa. *Phytopathology*, 2000, 90: 276-284.
 55. Schultess F., Cardwell K.F., Gounou S. The effect of endophytic *Fusarium verticillioides* on infestation of two maize varieties by lepidopterous stemborers and coleopteran grain feeders. *Phytopathology*, 2002, 92: 120-128.
 56. Latrasse A., Guichard E., Fournier N., Luc Le Quere J., Dufosse L., Spinnler H.E. Biosynthesis, chirality and flavour properties of the lactones formed by *Fusarium poae*. In: *Developments in food science: Trends in flavour research*. Elsevier, Amsterdam, 1994, 35: 493-498.
 57. Pettersson H., OIvangel H. Trichothecene production by *Fusarium poae* and its ecology. *Syndowia*, Special Issue, 1997: 217-218.
 58. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П. Особенности поражения овса фузариозом. Сельскохозяйственная биология, 2011, 6: 3-10.
 59. Dunkel F.V. The relationship of insects to the deterioration of stored grain by fungi. *Int. J. Food Microbiol.*, 1988, 7(3): 227-244.
 60. Boevé J.-L., Sonet G., Tamás N.Z., Symoens F., Altenhofer E., Häberlein C., Schulz S. Defence by volatiles in leaf-mining insect larvae. *J. Chem. Ecol.*, 2009, 35: 507-517.
 61. Okiwelu S.N., Adu O.O., Okonkwo V.N. The effect of *Sitophilus zeamais* (Mots) (Coleoptera: Curculionidae) on the quality and viability of stored maize in Nigeria. *Int. J. Trop. Insect Sci.*, 1987, 8(3): 379-384.
 62. Селицкая О.Г., Гаврилова О.П., Шамшев И.В., Гагкаева Т.Ю. Семиохимические взаимодействия между грибами рода *Fusarium* и насекомыми на примере жука рисового долгоносика. Мат. Межд. науч. конф. «Проблемы мицологии и фитопатологии в XXI веке». СПб, 2013: 247-249.
 63. Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Shamshev I.V., Selitskaya O.G., Savelyeva E.I. Semiochemical interactions between toxicogenic *Fusarium* fungi and insects. Book of abstracts of the 12th European *Fusarium* Seminar. Bordeaux, France, 2013: 109.

*ГНУ Всероссийский НИИ защиты растений
Россельхозакадемии,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбелского, 3,
e-mail: t.gagkaeva@mail.ru, shamshev@mail.ru, olgavrilova1@yandex.ru,
oselitskaya@mail.ru*

*Поступила в редакцию
26 ноября 2013 года*

BIOLOGICAL RELATIONSHIPS BETWEEN *Fusarium* FUNGI AND INSECTS (review)

T.Yu. Gagkaeva, I.V. Shamshev, O.P. Gavrilova, O.G. Selitskaya

All-Russian Research Institute of Plant Protection, Russian Academy of Agricultural Sciences, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg—Pushkin, 196608 Russia, e-mail t.gagkaeva@mail.ru, shamshev@mail.ru, olgavrilova1@yandex.ru, oselitskaya@mail.ru

Received November 26, 2013

Supported by Russian Foundation for Basic Research

Abstract

Fusarium fungi are characterized by high metabolic activity and adaptability. They colonize plant substrates, participate in the destruction of organic materials and in soil formation, and can be harmful to insects and mammals. *Fusarium* fungi and insects coexist in different biotopes. Using molecular methods to classify 140 fungi samples, isolated from insects, K. O'Donnell et al. (2012) identified at least 23 strains or strain complexes as the *Fusarium* species. A host range specificity of *Fusarium* fungi to insects is still found. The co-evolution of these groups of organisms has resulted in the emergence of various forms of interactions between them. The antagonistic forms have unilateral action, which can lead to lethal and non-lethal effects to insects. In both cases, this interaction involves volatile (e.g., repellent) and nonvolatile (e.g., mycotoxins) secondary metabolites of fungi. Volatile organic compounds (VOCs) are the signal molecules (infochemicals, semiochemicals) which act as the insect pheromones, allomones, kairomones, etc. The research of *Fusarium* fungi VOC was initiated in the late 1990s, and there are few scientific publications on the subject for the time being. The *Fusarium* VOCs were shown to consist of a large number of components from the different groups of chemical compounds. The mechanisms, due to which the infestation of entomopathogenic *Fusarium* fungi into host insects occurs, differ fundamentally from those observed in other fungi: the *Fusarium* fungi enter the insect's body through natural orifices, such as mouthparts, spiracles, ovi-

positor, or wounds, but not through the cuticle. Symbiotic interactions between *Fusarium* fungi and insects are very diverse and include both mutually beneficial co-existence (mutualism) and forms that could be described as commensalism. The role of insects in spreading of *Fusarium* spores on new substrates is well documented. An attractive effect of biologically active volatile metabolites of fungi has been shown. In a number of cases *Fusarium* fungi are a source of substances that are essential to maintain normal growth and development of some insects. Obviously, the various forms of relationships between *Fusarium* fungi and insects are an important evolutionary factor. Diverse forms of interactions between *Fusarium* fungi and insects allow forming their sustainable self-regulating ecosystems. Special attention is paid to possible interactions of *Fusarium* fungi and insect pests in case of their sharing cereal grains as an alimentary substrate.

Keywords: *Fusarium* fungi, insects, relationships, antagonistic and symbiotic interactions.

Юбилейные даты

Профессору Зауре Музадил оглы Гасанову исполняется 75 лет



Доктор сельскохозяйственных наук, профессор Заур Музадил оглы Гасанов родился в 1939 году в г. Гяндже Азербайджанской Республики. В 1961 году окончил факультет плодоощеводства и виноградарства Азербайджанского сельскохозяйственного института (АзСХИ, г. Гянджа). В течение двух лет работал младшим научным сотрудником (в секторе эрозии, затем в Институте ботаники АН Азербайджана, г. Баку). В 1967 году после завершения учебы в аспирантуре АзСХИ он успешно защитил кандидатскую диссертацию в Грузинском институте субтропического хозяйства (г. Сухуми). С этого периода он начал научно-педагогическую деятельность на кафедре плодоощеводства (ныне садоводства) АзСХИ, где продолжает работать все это время. В 1971 году ему присуждено ученое звание доцента, в 1982 году его избирают заведующим кафедрой, в 1986 году — деканом факультета. В 1991 году Заур Музадил оглы Гасанов защитил докторскую диссертацию на тему «Научные основы технологии возделывания субтропической хурмы в Азербайджане». В том же году он был избран заведующим кафедрой плодоводства и субтропических культур, а после объединения нескольких кафедр в одну — ее профессором. Он также осуществляет научное руководство отраслевой исследовательской лабораторией по созданию генофонда и разработке технологий возделывания плодовых, овощных и субтропических растений. С 1998 года Заур Музадил оглы Гасанов — член одного, затем двух диссертационных советов в Республике Азербайджан, председатель научного семинара одного из советов. Он — член Республиканской комиссии по плодоводству и виноградарству ФАО, член научно-технического совета и Экспертной комиссии по охране генетических ресурсов при НИИ Генетических ресурсов Национальной академии наук Азербайджанской Республики. Научная деятельность З.М. Гасанова направлена на исследования различных аспектов плодоводства: физиологии, биологии роста и развития, экологии, агротехнологии, сортознания и др.

З.М. Гасанов — автор одной научной монографии, около 180 научных статей, шести учебников, шести учебных пособий, пяти книг, около 15 научно-публицистических статей и научный редактор шести учебников. Он подготовил восемь кандидатов наук, 10 магистров плодоводства и одного доктора наук, в настоящее время руководит семью докторантами и аспирантами. З.М. Гасанов — член редакционной коллегии сборника научных трудов Всероссийского НИИ цветоводства и субтропических культур «Субтропическое и декоративное садоводство» (г. Сочи).

Н.А. Слепченко