

УДК. 595. 763. 33.

## ОСОБЕННОСТИ МИКСОМИЦЕТОФАГИИ ЖУКОВ-ЛЕЙОДИД ПОДРОДОВ *CYPHOCEBLE* И *NEOCEBLE* РОДА *AGATHIDIUM* (COLEOPTERA, LEIODIDAE)

Е. Э. Перковский, Т. И. Кривомаз

*Международный Соломонов университет, ул. Шелуденко, 1а, Киев, 01135 Украина*

Получено 7 апреля 1999

**Особенности миксомицетофагии жуков-лейодид подродов *Cyphocele* и *Neoceble* рода *Agathidium* (Coleoptera, Leiodidae).** Перковский Е. Э., Кривомаз Т. И. — Значительно более широкий спектр кормовых миксомицетов у видов рода *Agathidium* по сравнению с *Anisotoma* может быть объяснен тем, что сворачивающиеся в шар жуки в меньшей степени зависят от укрытий в крупных спорофорах миксомицетов. Переход к питанию на мелких спорангиях миксомицетов рассматривается в качестве промежуточной стадии на пути к развитию плазмодиофагии у полностью сворачивающихся в шар представителей рода *Agathidium*.

Ключевые слова: жуки, Leiodidae, миксомицеты, эволюция.

**Features of Feeding by Myxomycetes of Leiodid Beetles from Subgenus *Cyphocele* and *Neoceble* of the Genus *Agathidium* (Coleoptera, Leiodidae).** Perkovsky E. E., Krivomaz T. I. — Species of genus *Agathidium* have much more wider spectrum of feeding myxomycetes in comparison with *Anisotoma* species. It may be explained by ability of sporophagous *Agathidium* beetles to escape by incomplete rolling up in ball. Therefore they are less depended on shelter in big fruiting bodies of myxomycetes. We consider the conversion of feeding on little sporangia as intermediate stage of plasmodiofagia's development of fully contractile leiodines of the genus *Agathidium*.

Key words: Coleoptera, Leiodidae, slime molds, evolution.

К миксомицетам относят организмы со своеобразным жизненным циклом, в котором чередуются стадии подвижного плазмодия и грибоподобного спорофора. Большинство современных исследователей классифицируют их как протистов (Mухогастрия, Mycetozoa) (Olive, 1975); в данной статье использована номенклатура этой группы, принятая Ю. К. Новожиловым (1993). Сведения о морфологии, биологии и жизненном цикле миксомицетов приводятся в ряде обзоров и монографий (Martin, Alexopoulos, 1969; Collins, 1979; Nannenga-Bremekamp, 1991; Новожилов, 1993). В общих чертах жизненный цикл истинных миксомицетов можно описать следующим образом. Из проросших спор выходят одноклеточные миксамебы или жгутиковые клетки, которые объединяются и формируют многоядерный плазмодий с амебодным движением. Он питается голозойным способом, набирает протоплазматическую массу и переходит в генеративную фазу. Для завершения жизненного цикла миксомицетам, как правило, достаточно одних суток. При неблагоприятных условиях плазмодий обычно может преобразоваться в аморфную, твердую структуру, называемую склероцием. Последний способен снова превратиться в активный плазмодий. Поскольку жуки ассоциированы со спорофорами и с плазмодиями (их особенности подробнее рассмотрены ниже), эти стадии и генеративный процесс представляют особенный интерес.

Как правило, выделяют 4 типа спорофоров (Alexopoulos, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Olive, 1975). При образовании плазмодиокарпа плазмодий, не меняя формы, целиком преобразуется в спорофор. При образовании спорангия плазмодий распадается на многочисленные индивидуальные спорофоры разнообразной формы, на ножке или сидячие (например, *Stemonitis*, *Arcyria*, *Physarum*). Эталий — подушковидное образование, состоящее из комплекса спорофоров, окруженных общим кортексом (например, *Fuligo*). Псевдоэталий — множество тесно прилегающих друг к другу спорангиев, сохранивших свою индивидуальность (*Tubifera*). Вегетативная и генеративная стадии слизеви-

ков настолько отличаются внешним видом и экологией, что до А. де Бари (de Bary, 1887) разные стадии того же вида нередко описывались как относящиеся к разным царствам. Так называемые «истинные миксомицеты» являются пищей, укрытием и местом размножения для различных видов насекомых (Stephenson, Stempen, 1994).

Ассоциации насекомых со слизевиками древнего происхождения, доказательством чего служит разнообразие групп насекомых, в особенности жесткокрылых, которые и в настоящий момент находятся в тесных экологических связях с ними. Среди наиболее часто встречаемых насекомых, ассоциированных с миксомицетами — представители семейства Leiodidae, в частности виды триб Agathidiini (Leiodinae) в северном полушарии и Neopeltopini (Camiarinae) в южном, а также представители таких семейств, как Cerylonidae, Eucinetidae, Lathridiidae, Rhysodidae, Scaphidiidae и Sphindidae. Прочные экологические ассоциации со слизевиками лесов северного полушария характерны для некоторых форм следующих надсемейств: Staphylinoidea (Leiodidae, Scaphidiidae, Staphylinidae), Eucinetoidae (Clambidae, Eucinetidae), Cucujoidea (Lathridiidae, Sphindidae, Cerylonidae), Caraboidea (Physodidae) (Sen Gupta, Crowson, 1977; Russel, 1979; Crowson, 1979, 1981; Lawrence, Newton, 1980; Blackwell et al., 1982; Wheeler 1979, 1980, 1984 b). Очевидно, многие из них являются облигатными миксомицетофагами.

Длительность коэволюции жуков и миксомицетов доказывает не только способность к прорастанию прошедших через кишечник жука непереваренных спор, но и способность спор слизевиков к автокатализу, проявляющейся у форм, предпочитаемых лейодидами (Dahlberg, Franke, 1977): одновременное попадание на субстрат большого количества спор маловероятно (Blackwell et al., 1982). У сфиндид имеются особые дорсальные карманы на мандибулах, которые часто содержат споры слизевиков. Аналогичную функцию, по мнению Р. Кроусона (Crowson, 1981), выполняют вдавления на заднегруди латридиид. М. Блэквелл (Blackwell, 1984) обнаружила споры миксомицетов также во вдавлениях на голове и пронотуме *Enicmus* (Lathridiidae). Несмотря на отсутствие специальных структурных модификаций для переноски спор у *Anisotoma* и *Eucinetus*, предполагают, что они также участвуют в переносе спор. Более того, очевидно, что большинство насекомых, ассоциированных со зрелыми спорокарпами являются, в определенной мере, распространителями спор. При анализе содержимого кишечника *Anisotoma* были обнаружены плотные образования из спор с несколькими фрагментами других частей питающего организма. Многие споры были треснутыми, но значительная часть спор выглядела неповрежденными и в кишечнике, и в экскрементах насекомых (Wheeler, 1984 b). Споры слизевиков достаточно устойчивы к воздействию многих факторов окружающей среды и могут сохранять жизнеспособность десятилетиями (Erbitch, 1964). Предполагается, что вероятность их прорастания увеличивается после прохождения через пищеварительный тракт жуков в результате кислотного воздействия, хотя это не было проверено экспериментально (Wheeler, 1984 b).

М. Блэквелл (Blackwell, 1984) выделила ряд морфологических и экологических особенностей, характерных для тех видов миксомицетов, которые наиболее часто встречаются в качестве кормовых объектов насекомых: многочисленность спор в крупных эталиях или больших колониях простых спорангиев; длительный сезон спороношения; долго сохраняющиеся спорофоры; частая встречаемость; древесный субстрат; споры 4–15 мкм (чаще всего 5–9 мкм) в диаметре с

шиповатой, бородавчатой или сетчатой орнаментацией. Более или менее полно критериям, выявленным М. Блэквелл, соответствуют *Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr., *S. splendens* Rost., *S. fusca* Roth, *Fuligo septica* (L.) Wigg., *Reticularia lycoperdon* Bull., *Tubifera ferruginosa* (Batsch) Gmel., *Arcyria incarnata* (Pers.) Pers.; только включающие эти виды роды выступают в роли хозяев не менее чем 7 родов жуков из 5 семейств каждый (Blackwell, 1984; Newton, Stephenson, 1990; Stephenson et al., 1994). Эталии, псевдоэталии или собранные в большие колонии спорангии этих видов на длинных ножках обеспечивают не только питание жуков, но и очень важную для не сворачивающихся в шар представителей трибы относительную безопасность (Stephenson, Stempen, 1994).

Среди миксомицетофагов в лесах умеренного пояса северного полушария доминируют виды рода *Anisotoma* (Newton, Stephenson 1990). Проведенный нами анализ данных по 10 видам миксомицетов с эндогенными спорами, для которых указаны более 3 видов *Anisotoma*, показал, что они соответствуют критериям М. Блэквелл (ор. с.). Наибольшее количество видов *Anisotoma* — указано для *Stemonitis axifera* (14) и *Fuligo septica* (12). Семь из девяти американских видов *Anisotoma*, указанные для *Stemonitis axifera*, известны и для *S. fusca*, *A. castanea* (Herbst) указана для этого вида из Чехии (Švec, 1990), несомненно питается на этом миксомиците и *A. orbicularis*, 3 других европейских вида указаны с *S. fusca* из Московской обл. (Никитский и др., 1996). Все европейские и 3 североамериканских вида указаны с эталиев *Reticularia lycoperdon*; *Tubifera ferruginosa* — основа питания видов группы *geminata*, кроме них, с этого миксомицета указаны еще 3 палеарктических и 2 североамериканских вида, по 3 палеарктических и североамериканских вида известны с *Arcyria incarnata*, со *Stemonitis splendens* указаны 4 североамериканских вида, с *Comatricha nigra* (Pers.) Schroeter — по 2 вида из Европы (чаще — *A. orbicularis* (Herbst) и Северной Америки. Из названных видов 4 (*Reticularia lycoperdon*; *Tubifera ferruginosa*, *Fuligo septica* и *Linbladia tubulina* Fr.) образуют эталии или псевдоэталии; все виды очень обычны или достаточно обычны. Спорангии видов рода *Stemonitis* образуют обширные колонии, которые являются не только пищей, но и укрытием от хищников для видов *Anisotoma*. Этому же способствует значительно вытягивающийся капиллиций *Arcyria*, для видов этого рода также характерны колонии. *Comatricha nigra* не может служить надежным укрытием, но в силу своего широкого распространения может являться регулярным дополнительным источником пищи для *Anisotoma*. Палеарктический и 3 североамериканских вида известны с *Dictidium cancellatum* (Batsch.) Macbr. (Stephenson, Stempen, 1994), который часто образует большие колонии: палеарктический и оба североамериканских вида группы *blanchardi* известны с эталиев *Lycogala*; на западе США, откуда виды этой группы неизвестны, виды *Anisotoma* на *Lycogala* не обнаружены (Russell, 1979, Wheeler, 1979).

Значительно более широкий, чем у представителей *Anisotoma*, спектр кормовых миксомицетов у видов рода *Agathidium* (Russell, 1979; Lawrence, Newton, 1980; Newton, Stephenson, 1990; Никитский и др., 1996) может быть объяснен тем, что сворачивающиеся в шар жуки в меньшей степени зависят от укрытий в эталиях, псевдоэталиях или на слипшихся спорангиях крупных миксомицетов. Они могут быть настолько велики, что используются в пищу человеком (Stephenson, Stempen, 1994). Но размеры плодовых тел большинства видов миксомицетов менее 5 мм, при этом спорангии на субстрате располагаются разроз-

ненно либо группами. Виды рода *Agathidium* встречаются и на многих слизевиках, с которых какие-либо другие лейодиды неизвестны (Newton, 1984; Blackwell, 1984), таких как *Cribraria* Pers., *Physarum*, *Leocarpus* Link. Иногда мелкие спорангии таких слизевиков, как *Enerthenema papillata* (Pers.) Rost., служат пищей лейодин, когда их плодовые тела разбросаны среди более крупных спорофоров других видов (Blackwell, 1984). Подавляющее большинство представителей подрода *Neocele* Goz. было обнаружено в северо-западных Гималаях на *Cribraria* (Newton, Stephenson 1990). Данные виды *Cribraria* характеризуются небольшими размерами: высота их 0,75–3 мм, диаметр круглой спороносной части 0,1–1 мм, длина тонкой ножки 0,4–2 мм, поэтому они не могут служить надежным укрытием для жуков, за исключением очень мелких. Способность представителей подродов *Cyphocele* и *Neocele* сворачиваться в шар (хотя и не полная) защищает их от хищников и способствует питанию на миксомицетах, не используемых или редко используемых другими жуками в качестве кормовых объектов.

К. Вилер (Wheeler, 1984 a) предположил, что способность сворачиваться в шар, особенно хорошо развитая у видов подрода *Agathidium* s. str., — защитная стратегия, неразрывно связанная с плазмодиофагией этих форм. В таком случае переход к питанию на более мелких одиночных спорангиях, наблюдаемый у остальных палеарктических подродов рода, подавляющее большинство видов которых относят к спорофагам (Wheeler, 1984 a, 1987) может рассматриваться в качестве промежуточного этапа в развитии этой стратегии. Интересно, что незащищенность личиночных форм компенсируется их очень быстрым развитием (Wheeler, 1984 a); таким образом, Agathidiini, как и Leptodirini, удачно используют явное преобладание в их жизненном цикле имагинальной стадии.

В тот же ряд можно поставить и относительную лабильность онтогенеза Agathidiini, к вещественным проявлениям которой можно отнести не только крайнюю неустойчивость формулы лапок (в пределах не только рода, но и вида), но и способность к резкому ускорению онтогенетических процессов, что позволило видам номинативного подрода освоить такой редко используемый другими жуками (за исключением церилонид (Newton, Stephenson, 1990; Никитский и др., 1996) кормовой объект, как плазмодии миксомицетов.

Возможно, плазмодии также представляют собой важные пищевые источники (Blackwell, 1984; Wheeler, 1987). Для более категоричных выводов пока нет достаточных оснований, поскольку для вегетации плазмодий выбирает укромные влажные местообитания, что затрудняет его обнаружение в полевых условиях и, соответственно, нахождение жуков, ассоциированных с ним. При наличии благоприятных условий плазмодий быстро увеличивается в размерах. Набрав протоплазматическую массу, плазмодий, в зависимости от условий, очень долго может оставаться в этом состоянии, не формируя плодовых тел. Доказательством тому служат наблюдения М. Блэквелл (Blackwell, 1984), которая в течение двух последовательных летних периодов внутри определенного ствола наблюдала плазмодий *Fuligo septica* и только один раз обнаружила там же эталий. Все вышеперечисленные свойства (скорость роста, длительность существования, изобилие) благоприятствуют питанию плазмодиями; так, например, жуки и личинки *Agathidium pisanum* Bris. и жуки *A. nigripenne* (F.) развивались под корой осины в плазмодии *Physarum polycephalum* Schwein. (Никитский и др., 1996). Некоторые виды рода *Agathidium* регулярно собираются с плазмодиев, в особен-

ности с *Fuligo septica*, плазмодий обладает специфическим запахом, служащим дополнительным фактором привлечения насекомых (Blackwell, 1984). Он относится к фанероплазмоидальному типу, который характеризуется наличием развитого слизистого чехла (покрывает плазмалемму плазмодия, содержит галактозу и гликопротеины), веерообразного расширения на переднем конце, токов протоплазмы, яркой окраской, относительно крупными размерами и наиболее обычен для видов порядка Physarales. Все опубликованные ранее случаи ассоциаций жуков с плазмодиями, где питающий организм был соответственно описан или определен, за упомянутым ниже исключением, обнаруживают фанероплазмодий. Утратившие способность к полету *Agathidium* были собраны с тонкого, прозрачного плазмодия в южных Аппалачах (Wheeler, 1984 a). Вероятно, это был афаноплазмодий, характерный для представителей порядка Stemonitales, на этой стадии его очень сложно обнаружить в полевых условиях. Только непосредственно перед переходом в генеративную стадию он образует многочисленные выпячивания и инвагинации на поверхности плазмодия, так называемая стадия «коралла» (Новожилов, 1993). Именно на этой стадии развития *Stemonitis fusca* одним из авторов несколько раз было зарегистрировано нахождение на нем *Anisotoma orbicularis* и *A. humeralis* (F.) на древесине граба.

Вероятно, лейодиды в ходе эволюции перешли от питания крупными спорорами к потреблению мелких спорангиев и, наконец, к использованию в качестве кормовых объектов плазмодиев. В ходе коэволюции у жуков и слизевиков выработались рассмотренные выше морфологические и онтогенетические приспособления. Было замечено, что большинство ассоциаций миксомицетов с жуками приурочено к древесному субстрату (Blackwell, 1984), что, вероятно, связано с особенностями имагинального развития и питания. Представляется, что детальное выяснение взаимоотношений слизевиков с насекомыми поможет осветить многие неясные моменты их эволюции и фауногенеза.

- Никитский Н. Б., Осипов И. Н., Черемис М. В., Семенов В. Б., Гусаков А. А. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатосые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). — М.: Изд-во МГУ, 1996. — 197 с.
- Новожилов Ю. К. Класс Миксомицеты. — С.-Пб.: Наука, 1993. — 288 с.
- Alexopoulos C. J. Gross morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among the Myxomycetes // Mycologia. — 1960. — 52. — P. 1–20.
- Bary A. de. Comparative morphology and biology of the Fungi, Mycetozoa and Bacteria. — Oxford, 1887. — 525 p.
- Blackwell M. Myxomycetes and their Arthropod Associates // Fungus — Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. — New York: Columbia Univ. Press, 1984. — P. 67–90.
- Blackwell M., Gilbertson R. L. Spore dispersal of *Fuligo septica* (Myxomycetes) by lathridiid beetles // Mycotaxon. — 1982. — 14. — P. 58–60.
- Collins N. R. Myxomycete biosystematics: some recent development and future research opportunities // Bot. Rev. — 1979. — 45, 2. — P. 145–201.
- Crowson R. A. Observations on Clambidae (Coleoptera), with descriptions of a new genus and species and of several larvae // Rev. suis. Zool. — 1979. — 86. — P. 611–623.
- Crowson R. A. The Biology of the Coleoptera. — London: Academic Press, 1981. — 802 p.
- Dahlberg K. R., Franke R. G. Spore germination in the myxomycete *Fuligo septica*: evidence for the existence of a soluble autocatalytic factor // Mycologia. — 1977. — 69. — P. 96–108.
- Erblich F. H. Myxomycete spore longevity // Michigan Bot. — 1964. — 3. — P. 120–130.
- Gray W. D., Alexopoulos C. J. Biology of the Myxomycetes. — New York: Ronald Press, 1968. — 288 p.
- Lawrence J. F., Newton A. F. Coleoptera associated with the fruiting bodies of slime mold (Myxomycetes) // Coleopterists Bull. — 1980. — 34, 2. — P. 129–143.
- Martin G. W., Alexopoulos C. J. The Myxomycetes. — Iowa City: University of Iowa Press, 1969. — 560 p.

- Nannenga-Bremekamp N. E.* A Guide to Temperate Myxomycetes. — Bristol : Biopress Limited, 1991. — 410 p.
- Newton A. F.* Mycophagy in Staphylinidea (Coleoptera) // Fungus — Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. — New York : Columbia Univ. Press, 1984. — P. 302–353.
- Newton A. F., Stephenson S. L.* A beetle/slime mold assemblage from Northern India (Coleoptera; Myxomycetes) // Oriental Insects. — 1990. — **24**. — P. 197–218.
- Olive L. S.* The Mycetozoans. — New York : Academic Press, 1975. — 293 p.
- Russel I. K.* Beetles associated with slime molds (Mycetozoa) in Oregon and California (Coleoptera: Leiodidae, Sphindidae, Lathridiidae) // Pan — Pacific Entomol. — 1979. — **55**. — P. 1–9.
- Sen Gupta T., Crowson R. A.* The coleopteran family Sphindidae // Entomol. Month. Mag. — 1977. — **113**. — P. 177–191.
- Stephenson S. L., Stempen H.* Myxomycetes: a Handbook of Slime Molds. — Portland, Timber Press: 1994. — 183 p.
- Stephenson S. L., Wheeler Q. D., McHugh J. V., Fraissinet P. R.* New North American associations of Coleoptera with Myxomycetes // J. of Nat. Hist. — 1994. — **28**. — P. 921–936.
- Švec Z.* K bionomii hlenek // Čas. českosl. houbařů. — 1990. — **67**, 3. — P. 8–10.
- Wheeler Q. D.* Slime mold beetles of the genus *Anisotoma* (Leiodidae): classification and evolution // Syst. Entomol. — 1979. — **4**. — P. 251–309.
- Wheeler Q. D.* Studies on Neotropical slime mold/beetle relationships. Part I. Natural history and description of a new species of *Anisotoma* from Panama (Coleoptera: Leiodidae) // Proc. Entomol. Soc. Washington. — 1980. — **82**. — P. 493–498.
- Wheeler Q. D.* Evolution of slime mold feeding in leiodid beetles // Fungus — Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. — New York: Columbia Univ. Press, 1984 a. — P. 446–479.
- Wheeler Q. D.* Associations of beetles with slime molds. Ecological patterns in the Anisotomini (Coleoptera, Leiodidae) // Bull. Entomol. Soc. Am. — 1984 b. — **30**. — P. 14–18.
- Wheeler Q. D.* A new species of *Agathidium* associated with an "epimycetic" slime mold plasmodium on *Pleurotus* fungi (Coleoptera: Leiodidae — Myxomycetes: Physarales — Basidiomycetes: Tricholomataceae) // Coleopterists Bull. — 1987. — **41**. — P. 395–404.