

УДК 595.768.24; 582.28; 582.23; 581.2

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОБИОМОВ
ЗАБОЛОННИКА *SCOLYTUS JAROSCHEWSKII* SCHEVYREW, 1893
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) НА ЛОХЕ
ELAEAGNUS ANGUSTIFOLIA L. В ДАГЕСТАНЕ**

© 2022 г. А. В. Петров,^{1,2*} Г. Б. Колганихина,^{1**}
С. В. Пантелеев,^{3***} С. В. Виноградова^{4****}

¹ Институт лесоведения РАН

ул. Советская, 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

² Всероссийский центр карантина растений

ул. Пограничная, 32, пос. Быково, Раменский городской округ, Московская обл., 140150 Россия

*e-mail: hylesinus@list.ru, **e-mail: kolganihina@rambler.ru

³ Институт леса НАНБ

Пролетарская ул., 71, Гомель, 246001, Республика Беларусь

***e-mail: stasikdesu@mail.ru

⁴ ФИЦ Биотехнологии РАН

Ленинский пр., 33, строение 2, Москва, 119071 Россия

****e-mail: sveta2506@bk.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

Описаны случаи заселения и развития потомства короедов рода *Scolytus* на лохе узколистном *Elaeagnus angustifolia* L. без внешних признаков ослабления дерева. Характеризуются биологические особенности агрессивного ксилофага, заболонника Ярошевского *Scolytus jaroschewskii*, и ассоциация короедов с микроорганизмами в очагах массового усыхания растений.

Ключевые слова: короеды, заболонники, Scolytini, *Scolytus jaroschewskii*, микробиом, патогенные грибы, *Elaeagnus angustifolia*, Республика Дагестан.

DOI: 10.31857/S0367144522040025, **EDN:** NJLICU

Дендрофильные насекомые – неотъемлемая и весьма важная часть лесных зооценозов. Разнообразие насекомых-дендробионтов, трофические связи, поведенческие особенности и способность к расселению на больших территориях определяют их большое значение в трофодинамических процессах в лесных экосистемах. Одна из таких специализированных групп – жуки-короеды (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae), большей частью заселяющие усыхающие, необратимо ослабленные деревья. Основная экологическая особенность большинства видов ксилофильного комплекса насекомых – неспособность их потомства успешно развиваться на здоровых деревьях; ее считают результатом длительной совместной эволюции дендрофильных насекомых и

древесных растений (Линдеман, 1993). Однако небольшая часть видов Scolytinae проявляет себя как высоко агрессивные флео-ксилофаги. Жуки таких видов заселяют деревья без внешних признаков ослабления, при этом игнорируя расположенные рядом побеги с летальными механическими повреждениями и поваленные деревья. Успех колонизации кормового растения агрессивным флео-ксилофагом не зависит от плотности поселения короеда. Самки выгрызают в живых тканях укороченные маточные ходы и откладывают очень небольшое число яиц; на заселяемых жизнеспособных побегах наблюдается выделение камеди или смолы, в результате чего возрастает смертность на стадиях яйца и личинок младших возрастов. В ходах короедной семьи на непригодном для питания субстрате личиночные ходы выглядят укороченными, концентрируются и перепутываются вокруг маточных ходов (Линдеман, 1993; Петров, Доставалов, 2015). Высоко агрессивные виды короедов редко переносят патогенные микроорганизмы, однако известны примеры несбалансированных сообществ, в которых происходит успешное заселение жизнеспособных деревьев за счет формирования симбиотического комплекса агрессивного короеда с патогенными микроорганизмами или нематодами (Баранчиков и др., 2011; Пашенова и др., 2011; Петров, Доставалов, 2015; Полянина и др., 2016, 2019).

Большинство видов рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 относится к группе неагрессивных ксилофагов. Из 40 видов, обитающих в лесах Российской Федерации (Petrov et al., 2019), только 4 проявляют себя как высоко агрессивные: *Scolytus japonicus* Chapuis, 1875, *S. jaroschewskii jaroschewskii* Schevyrew, 1893, *S. kirschii* Skalitzky, 1876 и *S. zaitzevi* Butovitsch, 1929 (Линдеман, 1978, 1993; Петров, Доставалов, 2015). Еще у трех видов при определенных условиях могут проявляться поведенческие особенности агрессивных ксилофагов: *Scolytus morawitzi* Semenov, 1902, *S. rugulosus* (P. W. J. Müller, 1818) и *S. sulcifrons* Rey, 1892 (Линдеман, 1978; Никулина, 2011). Остальные виды способны развиваться на деревьях, усыхающих от летальных механических повреждений, поваленных или поврежденных пожаром. При этом встречаемость заболонников в ксилофильных комплексах древесных пород в лесных экосистемах изменяется от редкой до доминантной (Петров, Колганихина, 2020). Существенное увеличение плотности популяций в очагах офиостомоза ильмовых характерно для *Scolytus ensifer* Eichhoff, 1881, *S. multistriatus* (Marsham, 1802), *S. orientalis* (Eggers, 1910), *S. pygmaeus* (Fabricius, 1787), *S. scolytus* (Fabricius, 1775) и *S. sulcifrons*.

Наша работа посвящена биологии заболонника Ярошевского (*Scolytus jaroschewskii jaroschewskii*), заселяющего деревья лоха (*Elaeagnus angustifolia* L.) без признаков физиологического ослабления, и комплексам короеда с фитопатогенными микроорганизмами, способными приводить к усыханию деревьев на больших территориях за короткий период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Статья основана на энтомологических и фитопатологических материалах, собранных авторами в тугайных насаждениях Республики Дагестан в Дагестанском государственном природном заповеднике в окрестностях Сарькумского бархана и в дельте р. Самур. Популяционная динамика ксилофильных насекомых учитывалась на временных пробных площадях на высоте от –27 до 67 м над ур. м. Координаты пробных площадей: 43°00'01" с. ш., 47°14'20" в. д. (формула состава древостоя 9Л × 1Гр); 41°53'28" с. ш., 48°30'37" в. д. (9Л × 1Гр + Д + Т); 41°52'49" с. ш., 48°32'19" в. д. (9Л × 1Гр); 41°51'59" с. ш., 48°33'24" в. д. (9Л × 1Гр). Сомкнутость крон – 0.1–0.3. Такая структура древостоя характерна для расстроенных лоховников гребенщиковых и лохов-

ников осоковых. Насаждения произрастают на аллювиальных почвах. Уровень грунтовых вод 0.6–1 м.

Использованы также данные о кормовых растениях заболонника Ярошевского в публикациях отечественных и зарубежных авторов, дополненные нашими исследованиями (Старк, 1952; Wood, Bright, 1992; Pfeffer, 1995). Названия растений, заселяемых заболонником Ярошевского, приняты по С. К. Черепанову (1995).

Фотографии жуков выполнены камерой Canon 50D с объективом MP-e65. Фотографии гинеталий самца и провентрикулюса были сделаны с микроскопом Zeiss Axio Scope A1.

Фитопатологический анализ образцов поврежденных короедом ветвей лоха проводили с применением микологических, микробиологических и молекулярно-генетических методов. Исследовано 12 образцов ветвей разных порядков с 5 модельных деревьев из дельты р. Самур.

L1 – 30.VII.2020, 41°52'49.9" N, 48°32'19.3" E, лоховник осоковый, диаметр ствола – 23 см, высота – 7.5 м; свежий сухостой, ходы поселений 2019 и 2020 гг.

L2 – 31.VII.2020, 41°52'32.5" N, 48°32'54.8" E, лоховник гребенщикový на песчаных дюнах каспийского побережья, ствол ветвится на высоте 0.4 м, образуя 3 крупных скелетных ветви, диаметр ствола на высоте 0.4 м – 20 см, высота – 6 м; жизнеспособное дерево с зеленой кроной и отдельными побегами с желтой поникшей листвой, ходы поселений 2019 и 2020 гг. (в 2020 г. «хвост» поселений заболонника – маточные ходы с яйцами и личинками на ранних этапах их развития). На дереве скелетные ветви, заселенные заболонником в 2020 г., изучались отдельно и обозначены как L2A (побег длиной 3.1 м, диаметр 33 мм, вершиной направлен на север, ветвление побега от ствола на высоте 45 см, расположен под углом 30° к поверхности земли); L2B (побег длиной 3.0 м, диаметр 28 мм, вершиной направлен на юго-запад, от ствола ветвление побега на высоте 42 см, относительно поверхности земли расположен под углом 20°); L2C (побег длиной 3.5 м, диаметр 31 мм, вершиной направлен на запад, от ствола ветвление побега на высоте 48 см, относительно земли расположен под углом 30°). Все обозначенные скелетные ветви 2020 г. без признаков ослабления, с зеленой листвой, сохраняющей тургор.

L3 – 1.VIII.2020, 41°52'51.3" N, 48°31'39.9" E, опушка тополевого с примесью *Quercus robur*, *Ulmus minor* и *Pyrus* sp., ствол ветвится на высоте 0.5 м, образуя 2 крупных скелетных ветви, диаметр ствола на высоте 0.5 м – 20 см, высота – 6.5 м; сухостой текущего года с редкими отдельными пожухлыми листьями, ходы поселений 2019 и 2020 гг. (маточные ходы заболонника с яйцами и личинками младших возрастов).

L4 – 1.VIII.2020, 41°52'51.1" N, 48°31'39.2" E, опушка тополевого с примесью *Quercus robur*, *Ulmus minor* и *Pyrus* sp., ствол ветвится на высоте 0.6 м, образуя 2 скелетных побега, диаметр ствола на высоте 0.5 м – 23 см, высота – 6.5 м; жизнеспособное дерево с зелеными листьями и отдельными побегами с желтой поникшей листвой, ходы поселений 2020 г. (маточные ходы заболонника с яйцами и личинками младших возрастов).

L5 – 1.VIII.2020, 41°52'51.5" N, 48°31'39.0" E, опушка тополевого с примесью *Quercus robur*, *Ulmus minor* и *Pyrus* sp., ствол ветвится на высоте 0.3 м, образуя 2 скелетных побега, диаметр ствола на высоте 0.3 м – 23 см, высота – 5.5 м; свежий сухостой с желтой пожухлой листвой, ходы поселений 2019 и 2020 гг. (маточные ходы заболонника с яйцами и личинками младших возрастов).

Видовой состав грибов в коре и различных слоях древесины устанавливали методом чистых культур (Дудка и др., 1982) с последующим секвенированием полученных изолятов, а также в ходе метагеномного анализа фрагментов растительных тканей. Для выделения бактерий в чистую культуру информативные фрагменты коры и древесины поверхностно стерилизовали в растворе перманганата калия в течение 1 мин, промывали стерильной дистиллированной водой, добавляли 500 мкл стерильной воды и инкубировали в течение 60 мин. Затем 50 мкл суспензии высевали на питательную среду LB и инкубировали в термостате при температуре 28 °C. Учет

выросших колоний проводили через 24 и 48 часов. Для определения патогенности обнаруженных изолятов бактерий наблюдали реакцию сверхчувствительности на индикаторных растениях табака *Nicotiana tabacum* L. Суспензией бактерий с оптической плотностью 0,4 инокулировали листья, через 24 часа наблюдали наличие некрозов в месте введения суспензии.

Метагеномный анализ микробиомов жуков проводился на основании диагностики размеров локуса ITS1 (внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомального оперона) микромицетов и T-RFLP-анализа бактерий (с использованием Met-праймеров и рестриктазы AluI). Идентификация доминирующих видов микроорганизмов была основана на сравнении данных секвенирования рДНК с депозитами в международной базе данных NCBI GenBank (Saikaly et al., 2005; Баранов и др., 2021; Иващенко и др., 2021). Материал для исследования представлял собой образцы личинок и имаго *S. jaroschewskii*, собранных вручную с 4 модельных деревьев: личинка и молодые жуки текущего года с L1 (26–29.IX.2020); жуки, заселяющие скелетные ветви L2A и L2B (27.VII.2020); жуки зимовавшего поколения со скелетной ветви L2C (06.VI.2021); молодые жуки из ходов на скелетной ветви L2A (16.VII.2021); жуки зимовавшего поколения с L3 (06.VI.2021); жуки зимовавшего поколения с L5 (01.VI.2021). До начала исследования собранные образцы хранили в отдельных пробирках Эппендорфа в 70%-ном растворе этилового спирта при температуре -20 °С. Анализу подвергались жуки целиком, всего 22 экз. Бактерий выявляли только в метагеномах особей заболонника Ярошевского, собранных с модельного дерева L1.

Названия видов грибов приводятся согласно международной базе данных «MycBank» (2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Scolytus jaroschewskii Schevyrew, 1893 (заболонник Ярошевского) (рис. 1, 1, 2, 4, 5).

Морфологические особенности жука: длина тела 3.0–5.5 мм, в 2.4–2.5 раза превосходит его ширину; окраска тела красно-бурая с затемненными вершиной переднеспинки и центральной областью надкрылий. Отличительные признаки: форма булавы антенны близка к прямоугольной, щиток плотно покрыт светлыми волосками; вентрит 2 посередине заднего края с коротким заостренным на вершине зубчиком, без прилегающих к нему длинных щетинок; на диске надкрылий точки в бороздках такого же размера, как на промежутках; провентрикулос с равномерно плотным расположением зубцевидных бугорков на всей поверхности передних пластин (рис. 1, 4); гениталии самца с асимметрично закрученными влево склеротизованными боковыми пластинами трубки пениса, боковые пластины на вершине несут два параллельных очень коротких отростка, направленных к вершине трубки (см. рис. 1, 5).

Самцы отличаются от самок плоским лбом (выпуклый у самок) с густым плотным покровом из желтых щетинок (см. рис. 1, 1, 2).

Распространение. Ростовская обл., Крым, Кавказ и Закавказье, Казахстан, Средняя Азия (Узбекистан, Туркмения, Таджикистан), Афганистан, Иран.

Подвид *S. jaroschewskii kostini* Sokanovskiy, 1954 распространен на территории Казахстана в бассейнах рек Или и Сырдарья (Синадский, 1961, 1963). Он отличается от номинативного подвида грубой, глубокой пунктировкой переднеспинки и меньшими размерами тела (рис. 1, 3).

Ранее *S. jaroschewskii jaroschewskii* указывался как доминант в комплексе ксилофагов *Elaeagnus angustifolia* в тугайных насаждениях Кавказа и Закавказья (Яблоков-Хнзорян, 1961; Петров, 2005). В Ростовской обл. и в окрестностях Севастополя заболонник Ярошевского заселяет *Ulmus minor* Miller (название заселенных растений на

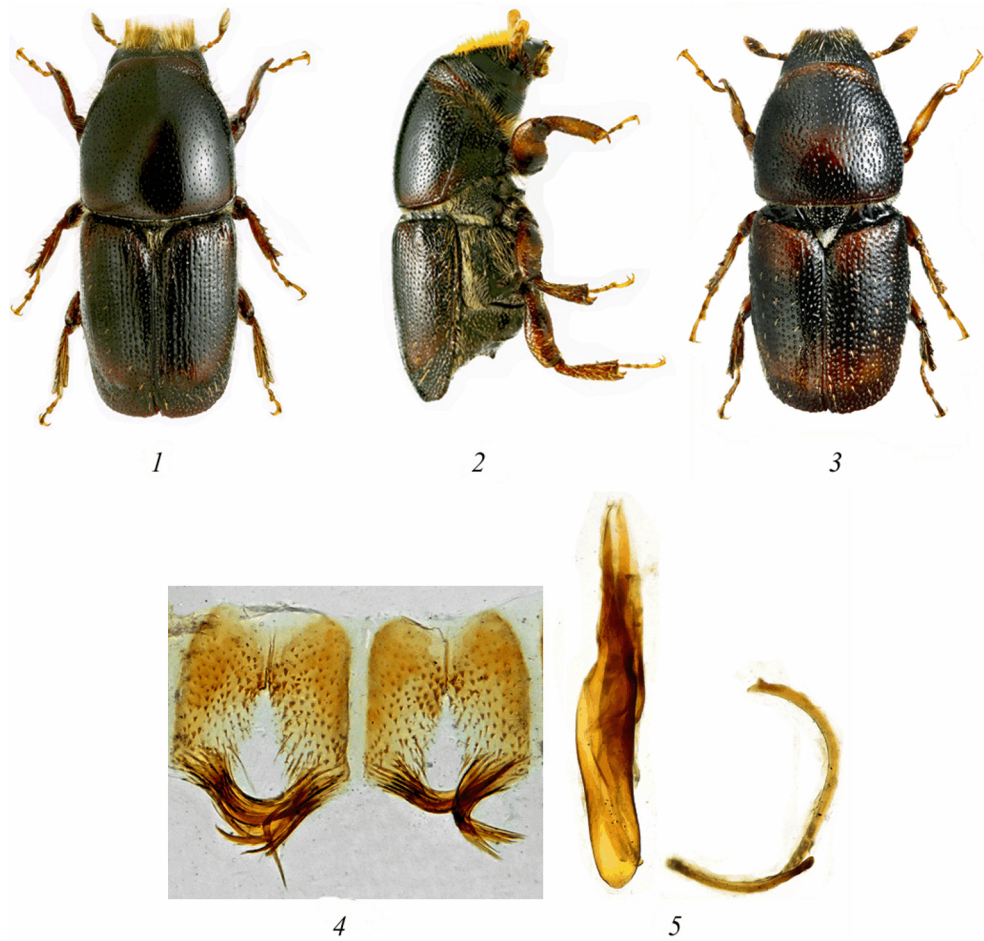


Рис. 1. *Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, самец, общий вид жука сверху (1, 3) и сбоку (2), провентрикулос (4) и гениталии, вид сверху (5).
 1, 2, 4, 5 – *S. jaroschewskii jaroschewskii* Schevyrew; 3 – *S. jaroschewskii kostini* Sokanovskiy.

этикетках жуков этого вида в коллекции К. Шедля (К. Е. Schedl) в Естественноисторическом музее в Вене, Австрия).

В Дагестане генерация одногодная. Весенний лёт жуков мы наблюдали с первой декады июня, пик лёта – со второй по третью декаду июня. Отдельные жуки заселяли деревья лоха до второй декады июля. Со второй декады августа по первую декаду сентября наблюдался лёт 5–10 % молодого поколения, завершившего развитие до зимовки.

Цикл развития питающихся личинок продолжается 38–46 дней. После питания часть личинок (5–10 %) окукливается в конце июля – начале августа. Большая часть личинок старших возрастов в сентябре выгрызает короткие камеры, углубленные в

древесину на 0.8–1.3 см. В них личинки зимуют и окукливаются с первой декады мая по первую декаду июня. Развитие куколки продолжалось от 11 до 18 дней.

Часть молодых жуков, покидающих старые ходы, проходит дополнительное питание в основаниях молодых побегов лоха или в развилках старых побегов, выгрызая изогнутые каналы длиной от 0.6 до 2 см (рис. 2, 1). Одновременно с дополнительным питанием самки начинают выгрызать маточные ходы на побегах лоха без внешних признаков ослабления. Во время заселения внешне здоровых деревьев ткани побегов интенсивно выделяли камедь (рис. 2, 2). Длина маточных ходов на живых побегах составляла от 0.8 до 2.8 см, число яиц в таких ходах было минимальным – от 1 до 17. Заболонь вокруг маточного хода окрашивалась выделяющейся камедью в красно-бурый цвет. Кора над продольным маточным ходом трескалась, и из трещины обильно вытекала камедь (рис. 2, 2, 3). Часто самки покидают «неудачные» маточные ходы и рядом выгрызают новые. В 1991 г. мы насчитывали от двух до шести повторных «неудачных» ходов одной самки на изолированных от других жуков фрагментах побегов. Все «неудачные» маточные ходы через 1–2 дня были полностью залиты камедью, и самки вынужденно покидали их или погибали в них. При этом камедь сосульками свисала с побегов, но некоторое время самки *S. jaroschewskii* были способны выгрызать короткие маточные ходы. На живых скелетных ветвях «неудачные» маточные ходы располагаются на нижней части побегов при заселении живых деревьев вдоль и вокруг ствола (рис. 2, 4). На этом этапе заселения живых деревьев проявление заболонником агрессивности не было связано с наличием или отсутствием пригодных для заселения необратимо ослабленных усыхающих деревьев. На живых побегах личиночные ходы располагались под корой во флоэме, не углубляясь в заболонь. Живые ткани дерева непригодны для питания личинок, и потомство заболонника (89–100 %) на живых побегах лоха погибало. На усыхающих после заселения заболонниками побегах лоха личиночные ходы короеда углублялись в заболонь.

На следующий год после частичного усыхания или гибели всего дерева заболонник Ярошевского заселял его по схеме «неагрессивного» ксилофага. Маточные ходы имели длину 20–151 мм. Смертность потомства заболонника на стадиях яйца и личинок до первой линьки на необратимо ослабленных деревьях снижалась в разные годы до 9–20 %. Перед зимовкой личинки углублялись в заболонь (рис. 2, 5). Кукольные колыбельки часто располагались на участках затиллованных сосудов древесины.

Изучение электрофоретических спектров 22 образцов *S. jaroschewskii* позволило выявить в отдельных особях от 2 до 28 видов грибов (в среднем 14). В общей сложности в метагеномах жуков обнаружены геномы 94 видов грибов, из которых к настоящему времени идентифицирован 41 таксон (табл. 1). В образцах поврежденных короедом ветвей лоха зафиксировано 35 видов грибов, 27 идентифицированных таксонов в табл. 1 отмечены звездочкой (*).

В составе микобиомов исследованных жуков отчетливо преобладают сумчатые грибы (Ascomycota), 3 вида (*Bjerkandera adusta*, *Filobasidium wieringae* и *Symmetrospora coprosmae*) относятся к базидиальным грибам (Basidiomycota).

Выявленные грибы весьма разнообразны по экологическим особенностям. Среди них отмечены неспецифичный энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* и микотрофные виды (*Cosmospora* sp., *Filobasidium wieringae*). Многие из выявленных видов



Рис. 2. Повреждения побегов лоха узколистного *Scolytus jaroschewskii* Schevyrew.
 1 – дополнительное питание жука в основании побега, 2 – выделение камеди жизнеспособными побегами во время заселения заболонником, 3 – трещина над маточным ходом, 4 – заселенный участок ствола, 5 – «успешные» ходы заболонника на усыхающем дереве.

развиваются сапротрофно на растительных и других субстратах, в их числе *Aspergillus* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium* spp., дрожжеподобные грибы из класса Saccharomycetes (*Candida* spp., *Meyerozyma guilliermondii*, *Nakazawaea* spp., *Wickerhamomyces* sp.), *Clonostachys rosea*, *Exophiala* sp., *Fusarium* sp. (комплекс *incarnatum-equiseti*), *Glomastix tumulicola*, *Penicillium sizovae*, *Stilbocrea* sp., *Symmetrospora coprosmae*, *Alternaria alternata*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium* sp. (комплекс видов *tricinctum*), *Penicillium* sp. и *Trichothecium roseum* могут проявлять патогенные свойства и причинять вред сельскохозяйственным культурам. Некоторые виды способны

Таблица 1. Таксоны грибов, обнаруженные в жуках *Scolytus jaroschewskii* Schevyrev на побегах лоха узколистного с признаками увядания

Гриб	Встречаемость в образцах, %	Доля в метагеномах, %		Модельные деревья, на которых собраны образцы жуков					
		min	max	L1	L2 A ¹	L2 B	L2C	L3	L5
* <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	19.5	3.3	17.6	+	–	+	–	–	–
* <i>Aspergillus flavus</i> Link	7.3	1.2	97.2	–	+/-	–	+	–	–
* <i>A. pseudoglaucus</i> Blochwitz	14.6	1.1	8.0	+	+/-	+	–	–	–
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church	12.2	1.5	12.4	–	+/-	+	–	+	–
* <i>Aureobasidium pullulans</i> (De Bary) G. Arnaud	17.1	1.0	18.4	+	+/-	–	–	–	–
<i>Beauveria bassiana</i> (Bals.-Criv.) Vuill.	2.4	3.5	3.5	–	-/+	–	–	–	–
* <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	7.3	1.4	1.9	+	–	–	+	+	–
<i>Candida</i> spp.?	9.8	1.1	5.0	+	+/-	–	+	–	–
* <i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	29.3	0.7	28.6	+	+/+	+	–	–	+
<i>Cladosporium</i> sp. (видовой комплекс <i>herbarum</i>)	2.4	4.6	4.6	+	–	–	–	–	–
<i>Clonostachys rosea</i> (Link) Schroers, Samuels, Seifert et W. Gams	17.1	0.8	19.3	+	-/+	+	+	+	+
* <i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. et Sacc.	0	0	0	–	–	–	–	–	–
* <i>Cosmospora</i> sp.	12.2	1.0	24.3	+	+/-	–	+	+	–
* <i>Diaporthe eres</i> Nitschke	9.8	3.5	6.7	–	-/+	+	–	+	–
<i>Dothiora</i> sp.	4.9	1.0	1.8	–	-/+	–	–	+	–
* <i>Epicoccum nigrum</i> Link	19.5	0.9	13.5	+	+/+	–	+	+	+
<i>Erysiphe</i> sp.	9.8	1.3	70.6	+	-/+	–	–	+	–
* <i>Eutypa</i> sp.	12.2	1.3	17.5	–	-/+	+	–	–	+
* <i>Eutypella</i> sp.	4.9	6.8	24.3	–	-/+	–	+	–	–
* <i>Exophiala</i> sp.	2.4	1.6	1.6	+	–	–			
* <i>Filobasidium wieringae</i> (Á. Fonseca, Scorzetti et Fell) Xin Zhan Liu, F. Y. Bai, M. Groenew. et Boekhout	4.9	1.5	1.9	+	–	–	–	–	–
* <i>Fusarium</i> sp. (видовой комплекс <i>incarnatum–equiseti</i>)	2.4	7.4	7.4	–	-/+	–	–	–	–

Таблица 1 (продолжение)

Гриб	Встречаемость в образцах, %	Доля в мета- геномах, %		Модельные деревья, на которых собраны образцы жуков					
		min	max	L1	L2 A ¹	L2 B	L2C	L3	L5
<i>*F. oxysporum</i> Schldl.	9.8	5.5	9.7	+	-/+	-	-	-	+
<i>*Fusarium</i> sp. (видовой ком- плекс <i>tricinctum</i>)	7.3	6.6	18.5	+	-	-	-	-	-
<i>Gliomastix tumulicola</i> (Kiyuna, An, Kigawa et Sugiy.) Summerb.	9.8	1.7	44.0	-	+/+	-	-	+	+
<i>*Meyerozyma guilliermondii</i> (Wick.) Kurtzman et M. Suzuki	7.3	5.4	21.1	-	-/+	-	+	+	-
<i>Nakazawaea</i> sp.	17.1	1.3	22.3	-	+/+	-	+	+	+
<i>N. wyomingensis</i> (Kurtzman) Kurtzman et Robnett	17.1	0.9	4.4	+	+/+	-	-	-	-
<i>*Ophiostoma</i> sp.	17.1	4.9	23.8	+	-	-	-	-	-
<i>Penicillium</i> sp.	4.9	0.8	7.9	-	+/+	-	-	-	-
<i>*P. sizovae</i> Baghd.	4.9	1.1	1.7	-	-	-	-	+	+
<i>Phaeoacremonium hungaricum</i> Essakhi, Mugnai, Surico et Crous	7.3	9.8	10.5	-	-/+	+	-	-	-
<i>*Phoma</i> sp. 1	4.9	1.4	1.6	-	-/+	-	+	-	-
<i>*Phoma</i> sp. 2	14.6	1.6	4.2	+	-	-	+	+	-
<i>Phoma</i> sp. 3	14.6	2.6	6.9	+	+/+	+	-	-	+
<i>Phomopsis</i> sp. 1	4.9	9.3	17.5	-	-	+	-	-	+
<i>*Phomopsis</i> sp. 2	7.3	2.9	7.6	-	+/-	+	-	-	-
<i>*Stilbocrea</i> sp.	29.3	2.0	93.0	+	-/+	+	-	-	+
<i>*Symmetrospora coprosmae</i> (Hamamoto et Nakase) Q. M. Wang, F. Y. Bai, M. Groenew. et Boekhout	9.8	1.4	31.0	+	+/-	-	-	-	-
<i>Trichothecium roseum</i> (Pers.) Link	21.9	1.1	72.9	+	+/+	+	+	-	+
<i>*Exophiala</i>	2.4	1.0	1.0	-	+/-	-	-	-	-
<i>*Wickerhamomyces</i> sp.	12.2	0.8	8.6	+	-/+	-	-	-	-
Всего идентифицировано таксонов грибов: 42				23	17/22	13	12	13	12
Число исследованных образцов жуков: 22				9	3/3	2	1	1	3

Примечание. ¹ Виды грибов, выявленные в жуках, заселявших модельное дерево L2 в июле 2020 г., и в молодых жуках, завершивших развитие в июле 2021 г.

развиваться на ослабленных живых деревьях (*Bjerkandera adusta*) и на отмирающих частях растений (*Epicoccum nigrum*).

В числе предположительно патогенных грибов следует отметить *Phaeoacremonium hungaricum*. Этот вид был выделен из образцов виноградной лозы (*Vitis vinifera* L.) с внешними симптомами эски, проявляющейся в увядании растений и поражении древесины (Essakhi et al., 2008). В метагеномах жуков зафиксировано также несколько таксонов (*Dothiora* sp., *Eutypa* sp., *Eutypella* sp., *Ophiostoma* sp., *Phoma* spp., *Phomopsis* spp.) из родов, представители которых могут вызывать некротические, раковые и сосудистые заболевания древесных растений. Некоторые виды *Phomopsis* известны как патогены лоха (Morton, Krupinsky, 1986; Farr et al., 1990; Saikaly et al., 2005). Наряду с этими грибами в образцах короеда обнаружен гриб *Diaporthe eres*. Этот вид поражает разные лесные растения и плодовые культуры (Sinclair, Lyon, 2005; *Diaporthe eres*..., 2022). Образование опоясывающих язв в результате развития этого гриба в тканях инфицированных ветвей и стволов приводит к усыханию части кроны растения, которое может выглядеть как при поражении вилтом. *Diaporthe eres* формирует пикнидиальные анаморфы типа *Phomopsis*. Выявленные в образцах виды *Phomopsis* генетически хорошо отличаются от *Diaporthe eres*. Заболевание, вызванное *D. eres*, может наносить ущерб как природным экосистемам, так и коммерческим культурам (*Diaporthe eres*..., 2022). Согласно литературным данным, способ распространения насекомыми большинства видов родов *Diaporthe* и *Phomopsis* неизвестен (Sinclair, Lyon, 2005). Указанные выше потенциальные грибные патогены найдены нами не только в метагеномах исследованных жуков заболонника Ярошевского, но также в образцах ветвей лоха, поврежденных этим короедом (см. табл. 1). Полученные результаты подтверждают трансмиссивность *Diaporthe eres* и других потенциальных патогенов жуками *Scolytus jaroschewskii* в лоховниках Самурского леса. Заражение растений во время дополнительного питания короеда и заселения им ветвей лоха способствует увеличению патологического отпада.

Патогенных видов бактерий, связанных с увяданием ветвей лоха (Петров, Кузьмичев, 1994), в исследованных особях *Scolytus jaroschewskii* не выявлено. В составе микробиомов жуков отмечены эндосимбиотическая бактерия *Candidatus Sodalis pierantonius* и сапротрофная бактерия *Sphingomonas* sp., в одном образце обнаружена также азотфиксирующая бактерия *Rhizobium* sp.

Наличие бактериальной инфекции не подтвердилось и в результате анализа поврежденных короедом ветвей лоха. В посевах с 6 из 12 изученных образцов на чашках не выросло ни одной бактериальной колонии. В посевах с остальных образцов среди обнаруженных бактерий преобладали колонии белого цвета с ровными краями. В двух образцах отмечены также единичные желтые колонии. Фенотипически сходные с фитопатогенными бактерии обнаружены не были. Для подтверждения проводили реакцию сверхчувствительности для 12 изолятов бактерий с различных образцов. Все протестированные изоляты показали отрицательный результат.

ВЫВОДЫ

На примере *Scolytus jaroschewskii* нами изучены особенности экологии агрессивных ксилофагов. При заселении жизнеспособных деревьев и инокуляции патогенных микроорганизмов в поведении короедов мы наблюдали следующие особенности:



Рис. 3. Повреждение лховника гребенщиковой сосудистой болезнью, переносимой заболонником Ярошевского, на модельных площадях в природном заказнике «Самурский».

1 – лховник гребенщиковой без признаков поражения вилтом; 2 – гибель в расстроенном насаждении деревьев лоха, заселенных заболонником Ярошевского.

- выбор для заселения внешне здоровых деревьев и отсутствие поселений на деревьях (или побегах) с летальными механическими повреждениями;
- агрессивные виды короедов становятся первопоселенцами на живых деревьях и некоторое время могут существовать в виде монопопуляции в отсутствие других видов ксилофагов;
- на первом этапе заселения жизнеспособного растения кормовая площадь короедной семьи минимальна и локализуется вокруг маточного хода;
- в начале заселения жизнеспособного растения самки выгрызают короткие маточные ходы, плодовитость самок снижается. В таких ходах мы наблюдали максимальную смертность (до 100 %) яиц и личинок младших возрастов, вызванную защитной реакцией растения. В процессе отмирания заселенных побегов заболонник заселял их в течение двух или трех лет. Маточные ходы на отмирающих побегах имели длину 55 до 70 мм и содержали от 86 до 115 яиц. Смертность яиц и личинок первого возраста снижалась до 5–15 %.

В микобиомах *Scolytus jaroschewskii* в насаждениях Дагестана нами обнаружен комплекс грибов из родов *Phaeoacremonium*, *Dothiora*, *Eutypa*, *Eutypella*, *Ophiostoma*, *Phoma* и *Phomopsis*, представители которых могут быть возбудителями некротических, раковых и сосудистых заболеваний древесных растений.

Возникновение комплексов, в которых роль переносчика патогенных микроорганизмов выполняют короеды, приводит к усыханию деревьев на больших территориях за короткий период (рис. 3, 1, 2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны К. В. Макарову (Московский педагогический государственный университет) за помощь в фотографировании внутренних органов заболонника Ярошевского. Особую признательность мы выражаем заместителю директора Дагестанского государственного природного заповедника Г. С. Джамирзоеву и сотрудникам национального парка «Самурский» за большую помощь и участие в проведении исследований в дельте р. Самур.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-54-00045.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов О. Ю., Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Колганихина Г. Б., Сазонов А. А. 2021. Сравнительная оценка структуры микобиомов фитофагов дуба черешчатого на основе данных фрагментного анализа локуса ITS1. В кн.: А. И. Ковалевич (ред.). Проблемы лесоведения и лесоводства. Сборник научных трудов Института леса НАН Беларуси. Вып. 81. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, с. 126–134.
- Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А. 2011. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири. Лесной вестник 4 (80): 78–81.
- Дудка И. А., Вассер С. П., Элланская И. А. и др. 1982. Методы экспериментальной микологии. Справочник. Под ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка, 551 с.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29920517>
- Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Баранов О. Ю., Колганихина Г. Б., Романенко М. О., Ярмолевич В. А. 2021. Молекулярно-генетическая идентификация доминирующих видов в микобиомах насекомых-фитофагов лиственных пород. В кн.: И. В. Войтов (ред.). Лесное хозяйство. Материалы докладов 85-й научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с международным участием). Минск, 1–13 февраля 2021 г. Минск: Белорусский государственный технологический университет, с. 125–127.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=45698722>
- Линдеман Г. В. 1978. Пути приспособления короедов-заболонников (Coleoptera, Scolytinae) к обитанию на мало ослабленных деревьях. Экология 6: 61–67.
- Линдеман Г. В. 1993. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука, 206 с.
- Никулина Т. В. 2011. К биологии короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), развивающихся на ильмовых породах в условиях Юго-Восточной Украины. В кн.: Матеріали наукової конференції професорсько-викладацького складу, наукових співробітників і аспірантів Донецького національного університету за підсумками науково-дослідної роботи за період 2009–2010 рр. Т. 1. Донецьк: Донецький національний університет, с. 268–269.
- Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н., Керчев И. А., Кривец С. А. 2011. Офиостомовые грибы в инвазийных популяциях уссурийского полиграфа в Сибири. В кн.: Болезни и вредители в лесах России: век XXI. Материалы Всероссийской конференции с международным участием и V ежегодных чтений памяти О. А. Катаева. Екатеринбург, 20–25 сентября 2011 г. Красноярск: Институт леса СО РАН, с. 56–58.
- Петров А. В. 2005. Фауна короедов (Coleoptera: Scolytidae) Республики Дагестан. Russian Entomological Journal 14 (3): 217–222.
- Петров А. В., Доставалов Е. А. 2015. Изменение агрессивности короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), ассоциированных с патогенными микроорганизмами. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии 211: 76–91.
- Петров А. В., Колганихина Г. Б. 2020. Влияние пирогенного фактора и дереворазрушающих грибов на популяционную динамику *Scolytus koenigi* Schevgyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в лесо-

степной зоне европейской части России. Энтомологическое обозрение **99** (4): 859–866.

<https://doi.org/10.31857/S0367144520040036>

- Петров А. В., Кузьмичев Е. П. 1994. Усыхание лоха на западном побережье Каспия под влиянием заболонника Ярошевского и патогенной микрофлоры. Лесоведение **3**: 48–53.
- Полянина К. С., Мандельштам М. Ю., Рысс А. Ю. 2019. Краткий обзор ассоциаций ксилобионтных нематод с жуками-короедами (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae). Энтомологическое обозрение. **98** (3): 481–499.
<https://doi.org/10.1134/S0367144519030031>
- Полянина К. С., Поповичев Б. Г., Рысс А. Ю. 2016. Стволовые нематоды ильмовых – угроза городским насаждениям Северо-Запада РФ: тесты на специфичность и патогенность. В кн.: Д. Л. Мусолин, А. В. Селиховкин (ред.). IX Чтения памяти О. А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Материалы международной конференции, Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 г. СПб.: СПбГЛТУ, с. 90–93.
- Синадский Ю. В. 1961. Вредная энтомофауна лоха (джиды) в тугайных лесах Средней Азии и Казахстана. Зоологический журнал **40** (7): 1019–1029.
- Синадский Ю. В. 1963. Вредители тугайных лесов Средней Азии и меры борьбы с ними. М.; Л.: Издательство АН СССР, 150 с.
- Старк В. Н. 1952. Жесткокрылые. Короеды. Фауна СССР, Т. 31. М.; Л.: Издательство АН СССР, 462 с.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 992 с.
- Яблоков-Хизорян С. М. 1961. Опыт восстановления генезиса фауны жесткокрылых Армении. Ереван: Издательство АН Армянской ССР, 266 с.
- Diaporthe eres* (apple leaf, branch and fruit fungus). Invasive Species Compendium [Интернет-документ]. 2022. CABI. [URL: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/18731>]. (дата обращения: 17.05.2022).
- Essakhi S., Mugnai L., Crous P. W., Groenewald J. Z., Surico G. 2008. Molecular and phenotypic characterisation of novel *Phaeoacremonium* species isolated from esca diseased grapevines. *Persoonia* **21**: 119–134.
<https://doi.org/10.3767/003158508X374385>
- Farr D. F., Bills G. F., Chamuris G. P., Rossman A. Y. 1990. Fungi on Plants and Plant Products in the United States. (Vol.) VIII, 1252 p. USA, St. Paul, Minnesota: American Phytopathological Society (APS) Press, 1989. (A Review). *Feddes Repertorium* **101** (7–8): 340.
- Morton H. L., Krupinsky J. M. 1986. Phomopsis Canker of Russian-olive. In: J. W. Riffle, G. W. Peterson (technical coordinators). Diseases of Trees in the Great Plains. General Technical Report RM-129. Fort Collins, CO: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, p. 44–45.
- МусоBank. [Интернет-документ]. 2022. [URL: <https://www.mycobank.org>]. (дата обращения: 27.04.2022).
- Petrov A. V., Mandelshtam M. Yu., Beaver R. A. 2019. A key to species of the tribe Scolytini Latreille, 1804 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Russia and adjacent countries. *Russian Entomological Journal* **28** (3): 286–302.
<https://doi.org/10.15298/rusentj.28.3.08>
- Pfeffer A. 1995. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). *Entomologica Basiliensia* **17**: 5–310.
- Saikaly P. E., Stroot P. G., Oerther D. B. 2005. Use of 16S rRNA gene terminal restriction fragment analysis to assess the impact of solids retention time on the bacterial diversity of activated sludge. *Applied and Environmental Microbiology* **71** (10): 5814–5822.
<https://doi.org/10.1128/AEM.71.10.5814-5822.2005>
- Sinclair W. A., Lyon H. H. 2005. Diseases of Trees and Shrubs. Ithaca, NY, London: Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, 660 p.
- Wood S. L., Bright D. E. 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic index. *Great Basin Naturalist Memoirs* **13** (A): 1–833.

DEVELOPMENT FEATURES AND DIVERSITY OF MICROBIOMES
OF *SCOLYTUS JAROSCHEWSKII* SCHEVYREW, 1893 (COLEOPTERA,
CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) ON RUSSIAN OLIVE,
ELAEAGNUS ANGUSTIFOLIA L., IN DAGESTAN

A. V. Petrov, G. B. Kolganikhina, S. V. Panteleyev, S. V. Vinogradova

Key words: Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae, bark beetles, *Scolytus jaroschewskii*, microbiome, pathogenic fungi, *Elaeagnus angustifolia*, Dagestan.

S U M M A R Y

The development of the bark beetles of the genus *Scolytus* on viable *Elaeagnus angustifolia* L. trees was studied. The biological features of the aggressive xylophage *Scolytus jaroschewskii* and the microorganisms association are characterized.