

УДК 565.7+561

ОБЗОР ДАННЫХ ОБ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ HYPocreales (ASCOMYCOTA) ЭОЦЕНОВОГО ВОЗРАСТА

© 2022 г. М. Н. Сухомлин^{a, *}, Д. Д. Воронцов^{b, **},
Д. В. Василенко^{c, d, ***}, Е. Э. Перковский^{e, ****}

^aИнститут эволюционной экологии НАН Украины, Киев, 03143 Украина

^bИнститут биологии развития РАН, Москва, 119334 Россия

^cПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^dЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

^eИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 01030 Украина

*e-mail: suhmary@ukr.net

**e-mail: colupaika@gmail.com

***e-mail: vasilenko@paleo.ru

****e-mail: perkovsk@gmail.com

Поступила в редакцию 17.11.2021 г.

После доработки 13.12.2021 г.

Принята к публикации 13.12.2021 г.

Из эоцена известен единственный кордиципитоидный гриб на сеноеде из балтийского янтаря и следы “мертвой хватки”, оставленные на листе из Месселя муравьем, зараженным кордиципитоидным грибом-паразитом. Находки кордиципитоидных грибов на жуке-скакуне из ровенского янтаря и на муравье *Camponotus* из балтийского янтаря не подтвердились. Муравьи рода *Camponotus* неизвестны из раннего и среднего эоцена, что не позволяет с уверенностью установить систематическую принадлежность самого древнего пораженного кордиципитоидными грибами муравья. Обсуждаются некоторые вопросы эволюции энтомопатогенных грибов порядка *Hypocreales*.

Ключевые слова: *Ophiocordycipitaceae*, *Clavicipitaceae*, *Coleoptera*, *Goriresina fungifora*, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X2203014X

ВВЕДЕНИЕ

Обширный сборный род *Cordyceps* s.l. (*Hypocreales*, *Sordariomycetes*, *Ascomycota*) в результате критического пересмотра с использованием молекулярных методов (Sung et al., 2007) был разделен на четыре рода, принадлежащие к трем семействам: *Metacordyceps* G.H. Sung, J.M. Sung, Nywel-Jones et Spatafora (*Clavicipitaceae*), *Ophiocordyceps* Petch, *Elaphocordyceps* G.H. Sung et Spatafora (*Ophiocordycipitaceae*) и *Cordyceps* Fr. (*Cordycipitaceae*). Однако, поскольку большинство видов этих родов составляют энтомопатогенные грибы, широкое применение для их обозначения в целом приобрел термин “кордиципитоидные грибы”, который используется в данной статье.

Наиболее интересным и широко известным таксоном в группе кордиципитоидных грибов является *Ophiocordyceps*, самый крупный род семейства *Ophiocordycipitaceae*, который в настоящее время насчитывает более 230 видов почти исключительно энтомопатогенных грибов (Spatafora et al.,

2015; Luangsa-ard et al., 2018). Виды, отнесенные к этому роду, являются паразитами широкого круга насекомых-хозяев, относящихся к различным отрядам. Однако в последнее время появились также сообщения об эндосимбиотических видах рода, связанных с питающимися на растениях гимноптерами (Quandt et al., 2014; Gomez-Polo et al., 2017; Matsuura et al., 2018), потерявшими облигатных бактериальных симбионтов (Matsuura et al., 2018).

Жизненный цикл этих грибов, как и многих других плеоморфных аскомицетов, включает две спорообразующие стадии: мейотическую и митотическую. Чаще всего половые репродуктивные стадии *Ophiocordyceps* соотносятся с представителями анаморфных родов *Hirsutella*, *Hymenostilbe*, а также некоторых других (Quandt et al., 2014; Shrestha et al., 2017).

Род *Ophiocordyceps* — космополитный, его наибольшее видовое разнообразие наблюдается в тропиках и субтропиках (напр., Sanjuán et al., 2015; Luangsa-ard, 2018; Araújo et al., 2018, 2020,

2021). Состав современных видов рода *Ophiocordyceps*, как и других кордицепитоидных грибов, а также их таксономия и разнообразие хозяев сравнительно хорошо изучены. В то же время, находки этих грибов-энтомофагов в ископаемом состоянии весьма скудны.

Наиболее древней находкой энтомопатогенных Нуросреales является *Paleoophiocordyceps cossorhagus* G.-H. Sung, Poinar et Spatafora из раннеэоценового качинского (бирманского) янтаря (Sung et al., 2008), возраст которого 99 млн лет. Это паразит червеца (Hemiptera, Coccinea, Albi-coccidae); более древние свидетельства паразитизма грибов на насекомых неизвестны (Sung et al., 2008).

К кордицепитоидным грибам относится и сохранившаяся в миоценовом доминиканском янтаре синнема *Hirsutella* (на сеноеде *Troctopsocopsis* sp.; Poinar, 2014); недавно этот гриб был описан как *Ophiocordyceps dominicanus* Poinar et Vega (Poinar, Vega, 2020).

Характерные парные отверстия вдоль жилок раннеэоценового листа *Byttneriopsis daphnogenes* (Ettingshausen) Kvaček et Wilde (Malvaceae) из лагерштетта Мессель (Гессен, Германия) (48 млн лет), оставлены муравьями-зомби, которыми манипулировали грибы-паразиты, принадлежавшие к кордицепитоидным (Hughes et al., 2011); родовое название растения в этой статье ошибочно указано как *Byttneriopsis*.

Еще одна подробно не описанная находка кордицепитоидных из доминиканского янтаря представлена грибом, морфологически сходным с современными видами рода *Beauveria* (анаморфа *Cordyceps* s. l.), инфицировавшим не крупного рабочего муравья из рода *Azteca* Forel, 1878 (Poinar, Thomas, 1984; Poinar, 2014).

Недавно был описан первый вид эоценовых *Ophiocordycipitaceae*, а именно, *Polycerphalomycetes baltica* Poinar et Vega с антенны нимфы балтийского сеноеда (Psocoptera, Troctopsocidae) (Poinar, Vega, 2020).

Из балтийского и саксонского янтарей (поздний эоцен) описано несколько видов аскомицетов, паразитирующих на членистоногих. Среди них саксонский *Stigmatomyces succini* W. Rossi, Kotrba et Triebel (Laboulbeniales) с груди стебельчатоглазой мухи *Prosphyracephala succini* (Loew, 1873) (Diopsidae; Rossi et al., 2005) и балтийский *Aspergillus collembolorum* Dörfelt et A.R. Schmidt (Eurotiales) с колемболы из подотряда *Entomobryomorpha* (Dörfelt, Schmidt, 2005).

Кроме этих находок, сообщения об ископаемых энтомопатогенных грибах из европейских янтарей (ровенский, балтийский и саксонский янтари) до недавнего времени отсутствовали. Первая находка *Ophiocordycipitaceae* из одновозрастного с балтийским (Mitov et al., 2021) ровен-

ского янтаря была указана с жука-скакуна *Goriresina fungifora* Matalin, Perkovsky et Vasilenko, 2021 (Matalin et al., 2021), а новый род *Clavicipitaceae* был описан с муравья из балтийского янтаря (Poinar, Maltier, 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Жук-скакун *Goriresina fungifora* обнаружен в образце позднеэоценового ровенского янтаря из местонахождения Воронки (Варашский р-н Ровенской обл., Украина) (Matalin et al., 2021, рис. 1, 2). Вес этого образца после первичной обработки — 88 г, размеры — 78 × 55 × 15 мм. Образец с голотипом *G. fungifora* (инв. номер SIZK L-813) хранится в коллекции Ин-та зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины; выявленные сининкклюзы перечислены в первоописании *G. fungifora* (Matalin et al., 2021), определение жужелицы из сининкклюзы до подтрибы приведено М. Кириченко-Бабко и др. (Kirichenko-Babko et al., 2021).

Поврежденный глаз скакуна (рис. 1) исследовали при помощи микроскопа Nikon E-800 (увеличение объектива 10×) с цифровой камерой Olympus OM-D E-M10-II. Индивидуальные кадры с промежуточной фокусировкой собирали в конечное изображение, используя ПО Helicon Focus 7.6.2 Pro, алгоритм А.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованном образце была ранее указана синнема гриба, выступающая из разрушенного правого глаза жука-скакуна (Matalin et al., 2021, рис. 8).

Переизучение образца позволило установить, что из глаза выступает не синнема, а зрительная доля, сходная с таковой современного скакуна *Tetracha* (s. str.) *spixii* opulenta Naviaux, 2007 из колл. Московского педагогического ун-та, любезно отпрепарированного и отснятого А.В. Маталиным. Отдельные грибные гифы можно увидеть на других участках кутикулы жука, но установить систематическое положение гриба не представляется возможным.

В настоящее время данных о взаимосвязи между экологией насекомых и биологией энтомопатогенных грибов, в частности, о взаимодействиях паразит-хозяин, а также их жизненных циклах, крайне мало (Araújo et al., 2021). Недавние филогенетические исследования с использованием палеонтологических данных дают некоторое представление об эволюции энтомопатогенных грибов и на основе анализа истории паразитов и их хозяев проливают свет на геохронологию этих грибов. Было продемонстрировано, что в эволюции грибов порядка гипокреальных с момента его появления (около 158–232 млн лет назад) имели место многочисленные переходы на новых хозя-

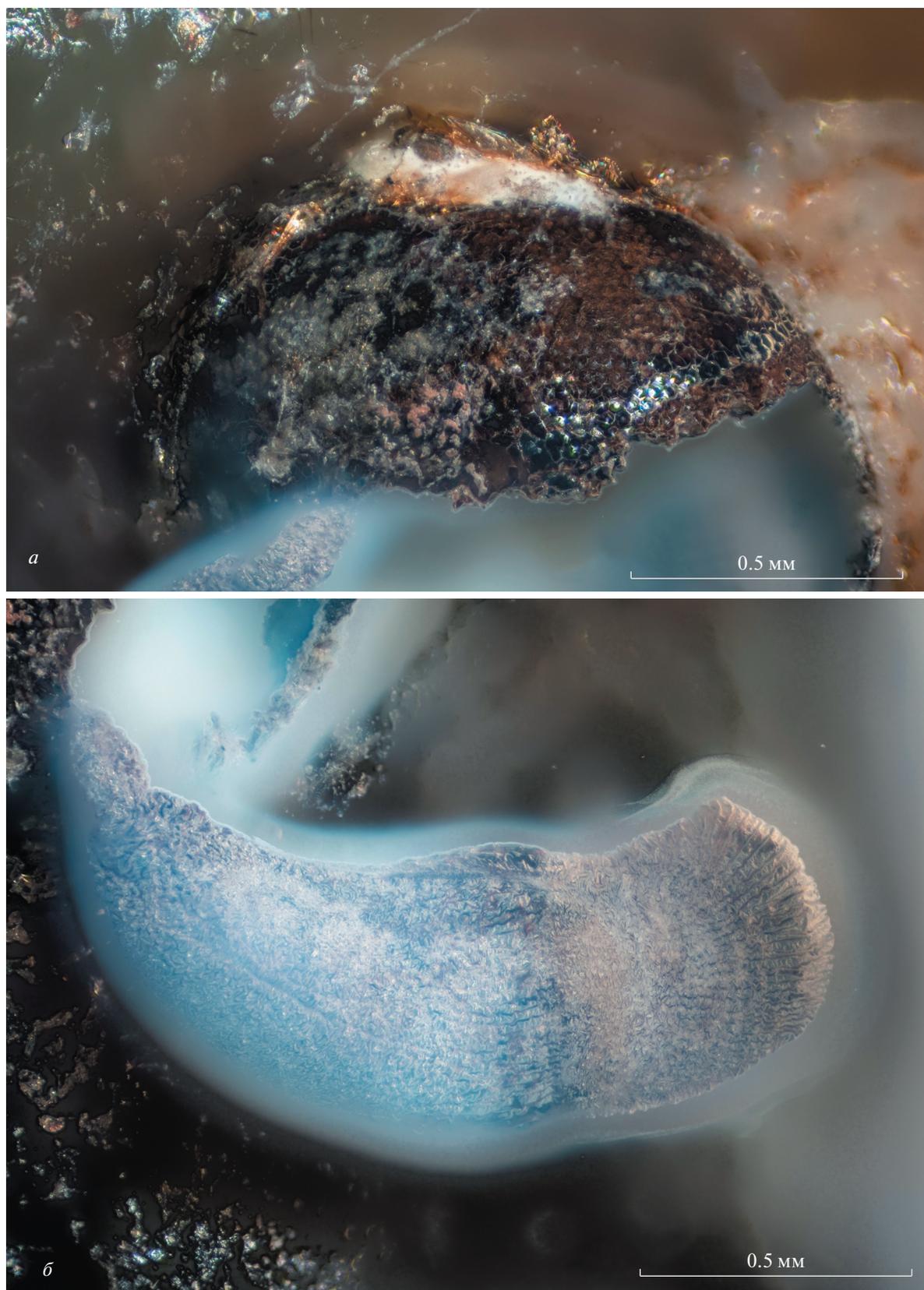


Рис. 1. Детали строения скакуна *Goriresina fungifora* Matalin, Perkovsky et Vasilenko, 2021, голотип SIZK L-813: мицелий (а) и зрительная доля (б), выступающая из поврежденного глаза; позднеэоценовый ровенский янтарь.

ев, причем на представителей как одного, так и разных царств живых организмов, живущих в одних и тех же местообитаниях (Spatafora et al., 2007; Sung et al., 2008). Реконструкция истории Ophiocordycipitaceae подтвердила древние черты их экологии как паразитов животных, оценив возраст кроновой группы, по крайней мере, ранним мелом (Sung et al., 2007). В другой работе с помощью молекулярных часов был определен возраст (143.47 млн лет) кроновой группы крупнейшего в семействе рода Ophiocordyceps, включающего в себя паразитов членистоногих (Dai et al., 2020).

Полученный с учетом возраста Ophiocordyceps dominicanus раннемеловой (верхний альб, 102 млн лет: Qu et al., 2018) возраст кроновых групп Hirsutella нуждается в корректировке, так как возраст доминиканского янтаря в этой работе был ошибочно удвоен до 30–45 млн лет (Qu et al., 2018), вместо давно установленных 15–20 млн лет (Penney, 2010).

Не было обнаружено никакой прямой связи между эволюцией анаморф Hirsutella и вымиранием на рубеже мела и палеогена, что свидетельствует о том, что разнообразие некоторых микроскопических спорносящих структур, напр., фиалид — верхушечных структур конидиеносцев, скорее всего, вызвано продолжительной экологической адаптацией и коэволюцией с насекомыми. Как известно, на рубеже мела и палеогена массовое вымирание насекомых не отмечено (Rasnitsyn, Quicke, 2002), за немногочисленными исключениями таких групп, как тли (Perkovsky, Wegierek, 2018), которые к важным хозяевам кордиципитоидных грибов не относятся.

Согласно одному из вероятных вариантов смен хозяев в ходе эволюции рода Ophiocordyceps, предложенному по результатам широкомасштабной филогенетической реконструкции гипокреальных грибов, грибы-паразиты муравьев-зомби произошли от предкового паразита жуков (личинки жуков в почве или гниющей древесине), сходного с современными видами Ophiocordyceps на жуках (Araújo, Hughes, 2019).

Упомянутый выше датированный ранним эоценом (48 млн лет) отпечаток листа из Месселя со следами характерной “мертвой хватки” муравьев (Hughes et al., 2011) удивительно похож на те, что оставляют муравьи-древоточцы трибы Camponotini, зараженные современным видом Ophiocordyceps camponoti-leonardi Kobmoo, Mongkols., Tasan., Thanakitp. et Luangsa-ard в Юго-Восточной Азии (Araújo et al., 2018). Однако в качестве хозяев Ophiocordyceps отмечены представители различных подсемейств муравьев: Dolichoderinae, Formicinae, Ectatomminae и Ponerinae, а не только представители трибы Camponotini, управление поведением которых грибами-манипуляторами наиболее изучено.

В то же время, род Colobopsis Mayr, 1861, к которому относится *C. leonardi* (Emery, 1889), основной (97%) хозяин Ophiocordyceps camponoti-leonardi в Юго-Восточной Азии [приведенного как *O. unilateralis* (Tul. & C. Tull.) Petch в: Hughes et al., 2011], из эоцена не известен. Род Camponotus Mayr, 1861, к которому *C. leonardi* относили ранее, известен лишь из позднего эоцена (Radchenko, Perkovsky, 2021). Североамериканский раннеэоценовый вид, ранее предположительно относимый к Camponotus (Hughes et al., 2011), в действительности оказался принадлежащим роду Oecophylla F. Smith, 1857 (Перфильева, 2021). Род Oecophylla известен из Месселя (Dlussky et al., 2008), и на его современном представителе недавно описан новый вид рода Ophiocordyceps (зараженные Oecophylla также оставляют следы мертвой хватки на листьях). Отличительным признаком этого вида является формирование фиалид не на поверхности синнем, а непосредственно на конечностях хозяина (Araújo et al., 2018).

Недавно было опубликовано описание паразитического гриба на рабочем муравье-формицине из балтийского янтаря, предположительно отнесенного к Clavicipitaceae, с установлением особого рода Allocordyceps Poinar, и указанием, что “it is quite possible that Allocordyceps represents a precursor” современных Ophiocordyceps (Poinar, Maltier, 2021, с. 4). Предположения и построения, высказанные в статье Дж. Пойнара и И.-М. Малтье (Poinar, Maltier, 2021), в значительной степени основаны на том, что ими изучен ископаемый представитель рода Camponotus. Однако на основании приведенных в статье фотографий муравья можно бесспорно утверждать, что Allocordyceps описан с формицины Prenolepis henschei Mayr, 1868, обычного муравья в позднеэоценовых янтарях (по крайней мере в 5 раз более обычного, чем Camponotus: Dlussky, Rasnitsyn, 2009; LaPolla, Dlussky, 2010) и, в частности, в балтийском янтаре (Perkovsky, 2011). На это указывает целый ряд признаков, хорошо различимых на фото: скапусы антенн значительно выступают за затылочный край головы (их длина больше длины головы, измеренной от края переднего края наличника до затылочного края); глубокое метанотальное вдавление на груди, проподеум, таким образом, четко отделен от метанотума, его основная поверхность приблизительно равна покатой; петиоль с наклонной чешуйкой, с длинной задней цилиндрической частью; тело в многочисленных длинных отстоящих волосках. Подобный набор признаков никогда не встречается у представителей рода Camponotus (личн. сообщ. Д.А. Дубовикова и Д.М. Жаркова). Помимо перечисленных признаков, отнесению к Camponotus (или Colobopsis) противоречит слишком мелкий размер рабочего: ширина его головы (Poinar, Maltier, 2021, рис. 1) равна 0.4 мм, что в 1.7 раза меньше, чем у самых

мелких представителей этих родов. Энтомопатогенные Нуроскреалы с голарктических, часто достаточно холодолюбивых, муравьев современного рода *Prenolepis* Mayr, 1861, не случайно названных “зимними муравьями” (winter ants: Perkovsky, 2011 и ссылки в этой работе), неизвестны. С большинством моментов в описании гриба трудно согласиться, особенно, если янтарь действительно был автоклавирован (Й. Дамзен, личн. сообщ.). По нашему мнению, опубликованные фото и описание не дают оснований для утверждения о находке в данном образце представителя Clavicripitaceae.

Представляется, что находка обоих кайнозойских кордиципитоидных на сеноедах неслучайна (Poinar, Vega, 2020): это мелкие насекомые, довольно обычные как на коре, так и в ископаемых смолах, и манипулирование их поведением кордицепсовыми неизвестно. Находка эоценовых кордиципитоидных на муравьях представляется весьма маловероятной, так как *Samronotus* были явно не слишком обычны на янтарном дереве, и для грибов-манипуляторов рассеивание спор со ствола янтарного дерева не слишком рационально, в т.ч. потому, что труп муравья-зомби должен рассеивать споры долго, а потоки смолы этому препятствуют. Возможно, последней причиной объясняется и почти полное отсутствие находок Нуроскреалы на муравьях в доминиканском и мексиканском янтарях, в которых их современные хозяева неплохо представлены и достаточно разнообразны.

* * *

Авторы искренне признательны А.В. Маталину (Московский педагогический ун-т) за фото *Tetracha* (s. str.) *spixii* *opulenta* и обсуждение статьи, А.П. Расницыну (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН), Д.А. Дубовикову и Д.М. Жаркову (оба из С.-Петербургского государственного ун-та), Й. Дамзену (Вильнюс) за обсуждение статьи, Р. Хамберу (США) за ценные советы, Н.Р. Хомичу (Ровно) — за помощь в приобретении образца, а также анонимным рецензентам за ценные замечания и комментарии к этой статье. Работа поддержана грантом РФФИ № 19-04-00046 (ДВВ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Перфильева К.С. Распространение и дифференциация по отпечаткам крыльев ископаемых видов *Oecophylla* (Hymenoptera: Formicidae) // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 80–93.

Araújo J.P.M., Evans H.C., Fernandes I.O. et al. Zombie-ant fungi cross continents: II. Myrmecophilous hymenostilboid species and a novel zombie lineage // Mycologia. 2020. V. 112. № 6. P. 1138–1170.

Araújo J.P.M., Evans H.C., Kepler R., Hughes D.P. Zombie-ant fungi across continents: 15 new species and new combinations within Ophiocordyceps. I. Myrmecophilous hirsutelloid species // Stud. Mycol. 2018. V. 90. P. 119–160.

Araújo J.P.M., Hughes D.P. Zombie-ant fungi emerged from non-manipulating, beetle-infecting ancestors // Curr. Biol. 2019. V. 29. № 21. P. 3735–3738.

Araújo J.P.M., Moriguchi M.G., Uchiyama S. et al. Ophiocordyceps salganeicola, a parasite of social cockroaches in Japan and insights into the evolution of other closely-related Blattodea-associated lineages // IMA Fungus. 2021. V. 12. № 3. P. 1–17.

Dai Y.D., Wu C.K., Yuan F. et al. Evolutionary biogeography of Ophiocordyceps sinensis: an indicator of molecular phylogeny to geochronological and ecological exchanges // Geosci. Front. 2020. V. 11. № 3. P. 807–820.

Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042.

Dlussky G.M., Wappler T., Wedmann S. New middle Eocene formicid species from Germany and the evolution of weaver ants // Acta Palaeontol. Pol. 2008. V. 53. № 4. P. 615–626.

Dörfelt H., Schmidt A.R. A fossil Aspergillus from Baltic amber // Mycol. Res. 2005. V. 109. № 8. P. 956–960.

Gomez-Polo P., Ballinger M.J., Lázár M. et al. An exceptional family: Ophiocordyceps-allied fungus dominates the microbiome of soft scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccidae) // Mol. Ecol. 2017. V. 26. № 20. P. 5855–5868.

Hughes D.P., Wappler T., Labandeira C.C. Ancient death-grip leaf scars reveal ant-fungal parasitism // Biol. Lett. 2011. V. 7. № 1. P. 67–70.

Kirichenko-Babko M., Perkovsky E.E., Vasilenko D.V. First syninclusion of tiger and ground beetles: Goriresina (Cicindelidae) and lebiine (Carabidae) from Rovno amber // 3rd Palaeontological Virtual Congress December 1–15th, 2021. Book of Abstracts. 2021. P. 125.

LaPolla J.S., Dlussky G.M. Review of fossil *Prenolepis* genus-group species // Proc. Entomol. Soc. Wash. 2010. V. 112. № 2. P. 258–273.

Luangsa-ard J., Tسانathai K., Thanakitpipattana D. et al. Novel and interesting Ophiocordyceps spp. (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales) with superficial perithecia from Thailand // Stud. Mycol. 2018. V. 89. P. 125–142.

Matalin A.V., Perkovsky E.E., Vasilenko D.V. First record of tiger beetles (Coleoptera, Cicindelidae) from Rovno amber with the description of a new genus and species // Zootaxa. 2021. V. 5016. № 2. P. 243–256.

Matsuura Y., Moriyama M., Łukasik P. et al. Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2018. V. 115. № 26. P. 5970–5979.

Mitov P.G., Perkovsky E.E., Dunlop J.A. Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in Eocene Rovno amber (Ukraine) // Zootaxa. 2021. V. 4984. № 1. P. 43–72.

Penney D. Dominican amber // Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010. P. 22–41.

Perkovsky E.E. Syninclusions of the Eocene winter ant *Prenolepis henshei* (Hymenoptera: Formicidae) and Germanaphis aphids (Hemiptera: Eriosomatidae) in Late Eocene Baltic and Rovno amber: some implications // Russ. Entomol. J. 2011. V. 20. № 3. P. 303–313.

- Perkovsky E.E., Wegierek P.* Aphid-Buchnera-Ant symbiosis, or why are aphids rare in the tropics and very rare further south? // *Earth Envir. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 2018. V. 107. № 2–3. P. 297–310.
- Poinar G.* Evolutionary history of terrestrial pathogens and endoparasites as revealed in fossils and subfossils // *Adv. Biol.* 2014. article 18135. <http://doi.org/10.1155/2014/181353>
- Poinar G., Maltier Y.-M.* *Allocordyceps baltica* gen. et sp. nov. (Hypocreales: Clavicipitaceae), an ancient fungal parasite of an ant in Baltic amber // *Fung. Biol.* 2021. V. 125. № 11. P. 886–890.
- Poinar G.O. Jr., Thomas G.M.* Laboratory Guide to Insect Pathogens and Parasites. N.Y.: Plenum Press, 1984. 424 p.
- Poinar G., Vega F.E.* Entomopathogenic fungi (Hypocreales: Ophiocordycipitaceae) infecting bark lice (Psocoptera) in Dominican and Baltic amber // *Mycology*. 2020. V. 11. № 1. P. 71–77.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E.* Wheeler's dilemma revisited: first *Oecophylla-Lasius* syninclusion and other ant syninclusions in the Bitterfeld amber (late Eocene) // *Invertebr. Zool.* 2021. V. 18. № 1. P. 47–65.
- Qu J., Zhou Y., Yu J. et al.* Estimated divergence times of *Hirsutiella* (asexual morphs) in *Ophiocordyceps* provides insight into evolution of phialide structure // *BMC Evol. Biol.* 2018. V. 18. № 111. P. 1–12.
- Quandt C.A., Kepler R.M., Gams W. et al.* Phylogenetic-based nomenclatural proposals for Ophiocordycipitaceae (Hypocreales) with new combinations in *Tolypocladium* // *IMA Fungus*. 2014. V. 5. № 1. P. 121–134.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.* (eds.). *History of Insects*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.
- Rossi W., Kotrba M., Triebel D.* A new species of *Stigmatomyces* from Baltic amber, the first fossil record of Laboulbeniomycetes // *Mycol. Res.* 2005. V. 109. № 3. P. 271–274.
- Sanjuán T.I., Franco-Molano A.E., Kepler R.M. et al.* Five new species of entomopathogenic fungi from the Amazon and evolution of neotropical *Ophiocordyceps* // *Fung. Biol.* 2015. V. 119. № 10. P. 901–916.
- Shrestha B., Sung G.-H., Sung J.-M.* Current nomenclatural changes in *Cordyceps* sensu lato and its multidisciplinary impacts // *Mycology*. 2017. V. 8. № 4. P. 293–302.
- Spatafora J.W., Quandt C.A., Kepler R.M. et al.* New 1F1N species combinations in Ophiocordycipitaceae (Hypocreales) // *IMA Fungus*. 2015. V. 6. № 2. P. 357–362.
- Spatafora J.W., Sung G.-H., Sung J.-M. et al.* Phylogenetic evidence for an animal pathogen origin of ergot and the grass endophytes // *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. № 8. P. 1701–1711.
- Sung G.-H., Hywel-Jones N.L., Sung J.-M. et al.* Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi // *Stud. Mycol.* 2007. V. 57. P. 5–59.
- Sung G.-H., Poinar G.O., Spatafora J.W.* The oldest fossil evidence of animal parasitism by fungi supports a Cretaceous diversification of fungal–arthropod symbioses // *Mol. Phylog. Evol.* 2008. V. 49. № 2. P. 495–502.

A Review of the Data on Entomopathogenic Hypocreales (Ascomycota) from Eocene

M. M. Sukhomlyn¹, D. D. Vorontsov², D. V. Vasilenko^{3, 4}, E. E. Perkovsky⁵

¹*Institute for evolutionary ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 03143 Ukraine*

²*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia*

³*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

⁴*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

⁵*Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 01601 Ukraine*

From the Eocene, the only record of cordycipitoid fungus on barklice in Baltic amber is known as well as a single example of death-grip leaf scars from Messel left by the ant parasitized by cordycipitoid fungus. The find of cordycipitoid fungus on the tiger beetle in Rovno amber and the report of clavicipitoid fungus on *Camponotus* ant in Baltic amber have not been confirmed. The ants of the *Camponotus* genus are unknown from the early and middle Eocene, therefore taxonomic position of the most ancient ant hosts of cordycipitoid fungi is unclear. Some aspects of the evolution of entomopathogenic fungi of the order Hypocreales are discussed.

Keywords: Ophiocordycipitaceae, Clavicipitaceae, Coleoptera, *Goriresina fungifora*, evolution