

Г.П. Островерхова, Н.В. Островерхова

КОАДАПТИВНАЯ СИСТЕМА «ГРИБ–МИЦЕТОФАГ»: ЭКОЛОГО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Впервые проанализированы экологические предпосылки возникновения коадаптивной системы «гриб–мицетофаг» (мицетоконсорции), сопряженность ее становления с таковым эумицетофагии у мицетофилоидов (Diptera, Mycetophiloida). Определена эволюционная последовательность возникновения мицетоконсорций, детерминированных грибами разных экологических групп, на основании чего высказано предположение об эволюции трофики макромицетов. Охарактеризованы особенности, определен статус, роль мицетоконсорций и их компонентов в структурно-функциональной организации лесных экосистем.

Коадаптивные системы – это системы, состоящие из взаимосвязанных и взаимозависимых разных (двух или более) таксонов и сформировавшиеся в процессе длительной совместной эволюции (коэволюции в широком смысле). Они объединены тесными экологическими связями, но не обмениваются генами. В них действует взаимное (реципрокное) давление отбора, приводящее к тому, что эволюция каждого таксона хотя бы частично зависит от эволюции другого [48].

Возникающие и развивающиеся в процессе эволюции всевозможные биологические взаимодействия между видами являются важными факторами, определяющими естественный отбор среди их особей, резко усиливающими формообразовательные процессы и в целом видообразование, что умножает состав биоценозов и всей биосферы. В результате эволюция создает системы – определенные сообщества, которые создают саму возможность существования видов, их эволюционные преобразования, в том числе и экологическую дифференцировку – формирование определенных адаптивных типов, жизненных форм, способных выполнять различные биоценотические функции. Межвидовые связи в этих системах могут быть разной степени напряженности – от временных до постоянных и до невозможности существовать друг без друга.

Биоценотические совокупности взаимосвязанных организмов – это экологические объекты, и их изучение важно для решения проблем экологии, познания биологического многообразия и структурно-функциональной организации биоценотической формы жизни, а также вопросов филогении, закономерностей исторического преобразования сообществ, решение которых пока находится на начальном этапе.

К коэволюции относятся разные формы популяционных взаимоотношений – от хищничества и конкуренции до мутуализма и протокооперации. Чаще коэволюция понимается в узком смысле как эволюционные взаимоотношения между растениями и животными, причем обычно имеются в виду животные растительноядные и опылители. Так, имеются обширные данные о мутуалистическом взаимодействии насекомых и опыляемых ими цветковых

растений и об эволюционной роли такого взаимодействия; о взаимоотношениях между муравьями и растениями, представляющими им жилье взамен защиты от растительноядных насекомых; в связи плодов с животными, распространяющими их семена, и т.д. Все это – прямое доказательство процесса ускорения эволюции и формирования множества новых таксонов, адаптаций.

Основой существования любой коадаптивной системы являются в основном трофические связи. Тип трофики (фито-, зоо-, сапро-, некро-, копрофагия и др.) и потребляемый субстрат обуславливают специфику коадаптивной системы: сообщества, формирующиеся на неживом субстрате, представляют многовидовые ассоциации (сообщества), а на живом – консорции.

Основоположник учения о консорциях В.Н. Беклемишев [1] понимал консорцию как группу особей, связанных общностью судьбы с центральным видом (растением, животным), основой существования которой являются преимущественно топические и трофические связи. Подобно же понимали консорцию другие авторы [2, 3], а некоторые [4–8] к консортивным связям относили отдельные дизъюнктивные формы связей.

Таким образом, в основе всех представлений о консорциях лежали взаимоотношения между свободноживущим автотрофным растением (детерминантом) и его потребителями (консортами), чаще всего насекомыми-фитофагами. Этой же системы «растение–фитофаг» касается и предложенный в [9] геоконсорционный уровень биоценотических исследований, согласно которому объектами наблюдения становятся элементарные экосистемные образования – геоценокonsorции: видовой состав непосредственно взаимодействующих групп особей, протекающие в ней продукционные, трофические и деструктивные процессы, общее энергетическое развитие, разнообразные биоценотические связи. То есть если коадаптивные связи насекомых с покрытосеменными растениями достаточно полно изучены, прослежены их взаимные адаптации и влияния в ходе эволюции [10, 11], то с гетеротрофными организмами биоценотические связи насекомых изучены слабо. Этот функционально значимый гетеротрофный блок совершенно не учитывается при изучении экосистем, при моделировании происходящих в них процессов, тем более в представлениях о научной картине мира.

Первые работы о связях насекомых с макромицетами относятся к первой половине XX в. [12–16]. Позже стали складываться представления о грибе с его обитателями как о некоей системе взаимосвязанных организмов. Так, указывая на роль грибных обитателей в распространении спор, В.Н. Беклемишев [1] в качестве примера биоценотических (симфизиологических) связей приводил взаимоотношения плодовых тел шляпных грибов и их потребителей, называя их прямыми трофическими связями. Он писал о том, что плодовые тела шляпных грибов, заселяющиеся многочисленными личинками двукрылых, жуками и прочими, поедающими ткань гриба и разносящими в своем кишечнике его споры, имеют для жизни вида такое же значение, как мясистые плоды цветковых: плодовые тела грибов также представляют живые части организма, специально предназначенные для поедания их животными. Однако говоря о возможности выделения консорций, состоящих исключительно из гетеротрофов, он указывал в качестве детерминанта таких консорций животных.

В работах ряда зарубежных авторов [17–19] гриб с его обитателями рассматривался как «биоценотический комплекс», отмечалась зависимость количественного и качественного состава двукрылых, поражающих грибы, от морфологических особенностей их плодовых тел.

В России первые специальные исследования видового состава обитателей шляпочных грибов, специфичности, сукцессии мицетобионтов были проведены в Сибири [20, 21]. Гриб с его обитателями рассматривался как экосистема (микроэкосистема), названная мицетоконсорцией [22–24]. Позже изучение обитателей грибов проводилось другими исследователями [25–29].

В итоге к настоящему времени известно около 500 видов двукрылых и свыше 1 100 видов жуков, связанных с грибами. Кроме них, многочисленны в грибах чешуекрылые, перепончатокрылые, ногохвостки, клопы, равнокрылые хоботные, а также другие беспозвоночные животные (слизни, пауки, клещи, псевдоскорпионы, ракообразные). Все они представляют разные трофические группы, среди которых основными являются мицетофаги, а именно специализированные мицетофаги (эумицетофаги) – мицетофилоиды (*Mycetophiloida*). Так, примерно из 70 видов древесных макромицетов известно свыше 120 видов мицетофилоидов (18 родов, 7 семейств); из более чем 200 видов напочвенных грибов – более 140 видов (25 родов, 6 семейств). В Сибири из 54 видов напочвенных грибов отмечено 60 видов мицетофилоидов (19 родов, 3 семейства). Эти данные говорят о том, что гриб со своими обитателями представляет мицетоконсорцию и является ее детерминантом. О консорциях, основанных грибами (а также бактериями и водорослями), писали Л.В. Арнольди и Е.М. Лавренко [30].

Основой коадаптивной системы «гриб–мицетофаг» – мицетоконсорции – являются мицетофаги (эумицетофаги) – представители *Mycetophiloida*, одной из немногих групп насекомых, в которой достаточно отчетливо прослеживается возникновение и становление настоящей мицетофагии – эумицетофагии.

Известно, что становление бибиоморфных (*Bibionomorpha*) двукрылых связано с таким субстратом, как разлагающаяся древесина, которая явилась исходной адаптивной зоной [31]. Как сложная биологическая среда (наличие в ней различной живой и неживой органики) она обеспечивала определенные преадаптации – резервные приспособления организма, которые могли быть использованы при изменяющихся отношениях его с окружающей средой и дать начало развитию многих филогенетических ветвей двукрылых. Для *Mycetophiloida* как низших бибиоморф разлагающаяся древесина явилась исходной адаптивной зоной для выработки не только характерной для нее мицетофагии (сначала неспециализированной – питание мицелием грибов), но и других типов питания (сапроксило-, зоомицето-, зоо-, миксомицето-, бриофагии). В филогенетической ветви *Mycetophiloida* переход на грибной мицелий получил дальнейшее развитие, завершившись возникновением высшей формы мицетофагии – эумицетофагии, что было генеральной линией эволюции этой группы. Другие типы питания не получили широкого развития и характерны для ограниченного числа ее таксонов.

На основании имеющихся данных в настоящее время можно предположить два пути возникновения эумицетофагии [32]. Первый путь – это от неспециализированной мицетофагии в разлагающейся древесине. В этих условиях питание мицелием низших грибов могло, с одной стороны, снижать темпы эволюции или, по крайней мере, не ускорять ее, а это содействовало выработке преадаптаций – комплекса частных арогенных приспособлений в исходной адаптивной зоне и их координированности. С другой стороны, питание многих обитателей низшими грибами в условиях разлагающейся древесины могло вызывать конкуренцию, которая способствовала алогенетической эволюции и большей преадаптированности к мицетофагии группы, каковой оказались мицетофилоиды, т.е. дальнейшей ее эволюции по пути расширения адаптивной зоны предков – по пути арогенеза. Это стало возможным, т.к. высшие базидиальные грибы тесно соприкасаются с исходной адаптивной зоной – разлагающейся древесиной, и мицетофилоиды заняли как бы пограничную адаптивную зону, обеспечивающую им дальнейшую эволюцию. В этой зоне они оказались вне конкуренции, был исключен недостаток личиночного питания, обеспечена хорошая защита, что обусловило довольно длительное персистирование мицетофилоидов. В этом случае схема адаптивных изменений такова: алломорфоз (разная трофическая специализация, в том числе неспециализированная мицетофагия в разлагающейся древесине) – ароморфоз (расширение адаптивной зоны предков – высшие базидиальные грибы) – алломорфоз на разных (таксономически и экологически) высших базидиальных грибах, что обеспечивало биологический прогресс и процветание группы, – специализация.

Второй возможный путь возникновения эумицетофагии – это не от алломорфной части филума, т.к. исходная адаптивная зона (разлагающаяся древесина) была ограниченной для ароморфной группы, а от рано отщепившихся от общего ствола и рано специализировавшихся предков, т.е. от детритофагии. Возникнув как самостоятельный тип питания в результате ранней дивергенции исходной группы (таксона), попавшей в разлагающуюся древесину, неспециализированная мицетофагия явилась для многих типов питания переходной. При этом пути возникновения эумицетофагии возможна такая схема адаптивных преобразований: ароморфоз (переход от детритофагии в разлагающуюся древесину) – специализация трофическая в разных направлениях (миксомицето-, зоомицето-, зоофагия и т.д.) – ароморфоз (переход в высшие базидиальные грибы), дальше – алломорфоз (на разных высших базидиальных грибах), т.е. биологический прогресс, и, наконец, – специализация.

Таким образом, возникновение эумицетофагии (первый и второй пути) было обусловлено, с одной стороны, конкуренцией и недостатком личиночного питания исходной группы (мицетофилоидов – неспециализированных мицетофагов) в условиях разлагающейся древесины, а с другой – наличием пограничной с ней свободной адаптивной зоны – высших базидиальных грибов. Эумицетофагия – это высшая форма мицетофагии, представленная двумя вариантами – ксиломицетофагией (питание на высших базидиальных древесных грибах) и эдафомицетофагией (питание высшими базидиальными на-

почвенными грибами), которая получила преимущественное развитие в силу морфоэкологических особенностей напочвенных грибов (мягкая консистенция, питательность, доступность карпофоров).

Возникшая коадаптивная система «гриб–мицетофаг» явилась результатом выработавшихся в ходе эволюции взаимных адаптаций, перестройки морфофункциональной организации и экологии всех онтогенетических фаз мицетофилоидов-эумицетофагов. У личинок основные адаптивные изменения коснулись ротового, локомоторного аппаратов, дыхательной системы [33]; окукливание в мяскомясистых быстро разлагающихся карпофорах напочвенных грибов или в почве способствовало возникновению кокона, а иногда puparia – полезной адаптации, впервые появившейся [34] вообще в отряде двукрылых; у имагинальной фазы существенно изменился грудной отдел и его придатки – появились бегательные со шпорами ноги, которые считаются исходными в отряде двукрылых, облегченное костализованное крыло.

Представляет интерес вопрос о структуре популяций мицетофилоидных двукрылых – эумицетофагов, данные о котором в литературе отсутствуют. Наиболее характерными особенностями обитания мицетофилоидов являются: скученность многочисленных личинок нескольких видов в карпофорах напочвенных грибов и одновременное присутствие малочисленных особей имаго, но многих видов в одном стесненном естественном биотопе. Такая гетеротопность мицетофилоидов обуславливает наличие двух типов видовых микропопуляций – личиночных (ларвальных) и имагинальных, охарактеризованных [35] как гемипопуляции. То есть распределение особей в пределах ареала вида таково, что их трофический (личинки) и репродуктивный (имаго) ареалы на небольшом участке леса совпадают, что, вероятно, является одним из факторов кружевного (островного) характера их распределения. Возможно, что имагинальные микропопуляции – это демы, т.е. объединения близкородственных особей, которые как нестойкие во времени и пространстве группировки вполне могут быть внутри популяций. В таких условиях может иметь место панмиксия, с которой, возможно, связаны различия в деталях морфологии, особенно в строении наружных половых придатков самцов, у особей одного вида.

В целом ларвальные и имагинальные микропопуляции представляют единую разновозрастную популяцию того или иного вида со всеми присущими любой популяции характеристиками. Ведущая роль в них принадлежит ларвальным микропопуляциям вследствие экстенсивного питания личиночной фазы легкодоступным и питательным грибным субстратом, а в общем – коадаптивной системе «гриб–мицетофаг», обеспечивающей биологический прогресс группы.

Вероятно, виды мицетофилоидов обладают сложной пространственно-временной популяционной структурой и являют собой сложные видовые комплексы популяций. Особенности их популяционной структуры в значительной мере подтверждают мысль В.Н. Беклемишева [35] о том, что чем обширнее ареал, чем разнообразнее его экологическое расчленение, чем мельче и менее подвижен данный вид, тем сложнее образуемый им комплекс популяций, тем сложнее пространственная структура этого комплекса. Безус-

ловно, что многие особенности морфологии мицетофилоидов-эумицетофагов, их онтогенеза, экологии, распространения особей в пределах ареалов видов, ареалы популяций и географические ареалы обусловлены историческими причинами, спецификой и границами лесных экосистем, распространением в них и эфемерностью высших базидиальных грибов.

Исторически становление мицетофагии и соответственно коадаптивной системы «гриб–мицетофаг», согласно современным данным, представляется следующим образом. Грибы – древняя группа, существовавшая еще до расхождения растений и животных [36], по поводу происхождения которой существуют различные, порой противоречивые взгляды [37]. Питание грибами (низшими) могло возникнуть в перми, триасе [38] или карбоне (раннем, среднем) [39], когда появились насекомые. Неспециализированная мицетофагия у многих насекомых была переходной на пути к различным типам питания [40]. Появление мицетофилоидов – типичных мицетофагов – датируется ранней юрой [41]. Переход на высшие базидиальные грибы и, таким образом, возникновение эумицетофагии могли произойти во второй половине мезозоя (середина юры), когда предполагается [31] появление трутовиков и грибов с крупными сочными карпофорами, что окончательно решило проблему недостатка личиночного питания у мицетофилоидов.

Появление мицетофагии в ходе исторического развития биоса – это своеобразный этап в эволюции типов обмена веществ, когда источником пищи для насекомых становятся первично гетеротрофные организмы – грибы, детерминировавшие впоследствии мицетоконсорции. В настоящее время в лесных экосистемах эти отношения имеют место в разлагающейся древесине и являются основой соответствующих сообществ, в древесных и напочвенных грибах, детерминирующих мицетоконсорции. Таксономический состав и экологическая дифференцировка мицетофилоидных комплексов в этих коадаптивных системах свидетельствуют о более ранних связях мицетофилоидов с разлагающейся древесиной, где их трофическое разнообразие наибольшее. Более сходен с ним мицетофилоидный комплекс сапротрофных древесных грибов, в которых, как и в разлагающейся древесине, обитают эволюционно менее продвинутые группы: *Ditomyiidae*, *Keroplastidae*, некоторые *Sciophilidae*, что свидетельствует о более раннем возникновении детерминированных ими мицетоконсорций. Это могли быть афиллофоровые (пориевые или пориеподобные) целлюлозоразрушающие грибы с хвойных пород. Паразитные грибы осваивались мицетофилоидами позже. Из напочвенных грибов мицетофилоидами сначала могли заселяться микоризные грибы, позднее – подстилочные и гумусовые сапротрофы, формирование детерминированных мицетоконсорций которыми, вероятно, еще не завершилось.

Эволюционные тенденции мицетофилоидов, становление мицетофагии и формирование коадаптивных комплексов «гриб–мицетофаг» позволяют судить о некоторых особенностях эволюции грибов [32, 42]. Так, состав консортов-мицетофагов, связанных с грибами *Tremellales* и низшими формами *Telephorales*, соответствует таксономическому статусу этих грибов как первичных, признаваемых большинством классификаций. Или описанная выше эволюционная последовательность возникновения консорций позволяет

предположить общую эволюционную направленность трофической специализации макромицетов: от сапрофитизма древесного, исходного для паразитизма, к более позднему сапрофитизму напочвенных грибов – подстилочных и гумусовых. Это в определенной мере сходно с точкой зрения И.М. Мирабдуллаева [43], хотя есть и другие мнения. Также состав консортов различных по ферментативному составу грибов позволяет говорить об освоении их в таком порядке: целлюлозоразрушающие – целлюлозолигининразрушающие – лигининразрушающие [32, 44].

Мицетоконсорции представляют определенные звенья в трофических цепях в лесных экосистемах, включающие иногда все уровни трофической пирамиды, а потому являются важными их стабилизирующими структурно-функциональными единицами. Как единое целое мицетоконсорция реагирует на комплекс абиотических факторов, в том числе и на неблагоприятные воздействия, как бы интегрируя всю экологическую ситуацию в целом. Способность грибов аккумулировать различные загрязняющие вещества общеизвестна. Имеющиеся пока немногочисленные предварительные данные говорят и о наличии в личинках загрязняющих веществ. Поэтому использование коадаптивных систем для оценки и прогноза состояния экосистем, для целей биоиндикации и мониторинга целесообразно [45] и означает новый методологический подход – синэкологический [46, 47].

Мицетоконсорции как второстепенные консорции [24, 49] в силу экологической специфики их детерминантов – грибов и основных консортов (личинки мицетофилоидов) – включаются в обе известные пищевые цепи, начинающиеся: 1) живыми автотрофными растениями и 2) неживыми и более или менее разложившимися веществами растительного или животного происхождения, потребляемыми детритоядными формами. В первые входят мицетоконсорции, детерминированные микоризными и паразитными грибами, которые являются консументами I, а их мицетофаги – консументами II. Во вторые цепи входят мицетоконсорции, детерминированные сапротрофными грибами: с разлагающейся древесины (на разных стадиях ее разложения), напочвенными подстилочными и гумусовыми сапротрофами, являющимися редуцентами, а личинки-мицетофаги в этом случае – консументы I.

Учитывая, что грибы в функциональных филогенетических системах представляют самостоятельное царство наряду с царствами растений и животных и что сапротрофные грибы, являясь, с одной стороны, редуцентами, с другой – воспроизводят неорганические элементы, новые формы устойчивых органических соединений (гумус), а также бесхлорофильное вещество своего тела, используемое мицетофагами, их можно считать своеобразными «продуцентами», или «редуценти-продуцентами», или «второстепенными продуцентами». Соответственно, целесообразно, наряду с известными категориями гетеротрофных организмов (фито-, зоо-, сапрофагов и др.), выделять мицетофагов; различать среди биотрофных консортов (фито- и зоотрофных) консортов микотрофных, а среди консументов – микоконсументов.

Таким образом, возникновение и становление коадаптивной системы «гриб–мицетофаг» (мицетоконсорции) связано с возникновением и становлением мицетофагии и ее наивысшей формы – эумицетофагии, что явилось

важным этапом в эволюции биоса. Становление зумицетофагии отчетливо прослеживается в филетической группе мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloida). Формирование мицетоконсорций происходило в последовательности: на сапротрофных древесных грибах, паразитных и микоризных, подстилочных и гумусовых сапротрофах. Мицетоконсорции – важные экологические единицы в экосистемах, занимающие определенное место в трофических цепях и играющие незаменимую роль в трансформации вещества, энергии, форм, информации, а также в аккумуляции загрязняющих веществ, что делает возможным их применение в биоиндикации и мониторинге – региональном и импактном.

Литература

1. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП: Биология. 1951. Т. 56, № 5. С. 3–30.
2. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 2. С. 181–201.
3. Лавренко Е.М. Полевая геоботаника. I. М.; Л.: АН СССР, 1959. 444 с.
4. Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 250 с.
5. Мазинг Г.В. Проблемы изучения консорций // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь, 1976. С. 18–27.
6. Селиванов И.А. Консорции в системе биоценологических взаимоотношений в биогеоценозах // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь, 1976. С. 11–17.
7. Работнов Т.А. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах // Бюлл. МОИП: Биология. 1970. Т. 75(2). С. 68–75.
8. Рафес П.М. Биогеоценологические исследования растительноядных насекомых. М.: Наука, 1980. 168 с.
9. Зубков А.Ф. Биогеоценологические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. 1996. № 2. С. 89–95.
10. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. С. 3–273.
11. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 213 с.
12. Weiss H.B., West E. Fungous insects and their hosts // Proc. biol. soc. Wash. 1920. Vol. 33. P. 1–20.
13. Dieuseide H. Les Repports entre les Champignons et les Insects // Rev. Zool. Agric. E. Appl. 1923. Vol. 22, № 10. P. 282–289.
14. Okada J. Beitrag zur Kenntniss der Fungivoriden Fauna Japans. 1936. Vol. 11, № 1–2. P. 56–60.
15. Частухин В.Я. Значение плодовых тел у шляпных грибов // Ботан. журн. 1932. № 2. С. 102–114.
16. Фридолин В.Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин // Тр. Кольск. базы. 1936. № 3. 215 с.
17. Benik L. Pilzkafer und Kaferpilze // Acta. Zool. Fennica. 1952. № 70. 250 p.
18. Eisfelder J. Diehaufigsten Pilzbewohner // Zeitschr. F. Pilzkunde. 1956. Vol. 22, № 4. P. 108–117.
19. Buxton P.A. British Diptera, associated with fungi. 3. Flies et all families reared from about 150 species of fungi // Entomol. Mon. mag. Lond. 1960. № 96. P. 61–94.
20. Островерхова Г.П. Членистоногие – обитатели высших базидиальных грибов некоторых районов Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1964. 24 с.
21. Островерхова Г.П. Обитатели высших базидиальных грибов // Уч. зап. Том. ун-та: Биол. и почвов. 1965. № 51. С. 105–111.

22. *Островерхова Г.П.* Комплексы мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloidea) как исторически сложившийся компонент лесных экосистем // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах. Л.: АН СССР; ЗИН, 1984. С. 90–92.
23. *Островерхова Г.П.* Некоторые особенности эволюции консортивных связей насекомых с гетеротрофными организмами // Макроэволюция. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. М.: Наука, 1984. С. 179–181.
24. *Островерхова Г.П.* Консортивные связи насекомых с грибами // Вопр. экол. беспозвоночных. Томск: ТГУ, 1988. С. 52–61.
25. *Халидов А.Б.* К фауне насекомых – обитателей шляпочных грибов в Среднем Поволжье // Материалы VII съезда ВЭО. Л., 1974. Ч. 1. С. 139–140.
26. *Халидов А.Б.* К характеристике энтомофауны шляпочных грибов в Татарской АССР // Эколого-морфол. исслед. беспозвоночных. Казань: Казан. ун-т, 1976. С. 48–58.
27. *Яковлев Е.Б.* О трофических связях личинок грибных комаров (Diptera, Mucetophiloidea) // Опер.-информ. матер. Лесоведение. Лесоводство. Петрозаводск, 1978. С. 37–41.
28. *Яковлев Е.Б.* Мицетобионтные двукрылые Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 25 с.
29. *Кривошеина Н.П., Зайцев А.И., Яковлев Е.Б.* Насекомые – разрушители грибов в лесах Европейской части СССР. М.: Наука, 1986. 308 с.
30. *Арнольди Л.В., Лавренко Е.М.* Краткая программа по изучению консортивных связей животных и низших растений в растительных сообществах // Программно-методич. записки по биокомплексному и геоботан. изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.; Л., 1960. С. 5–8.
31. *Кривошеина Н.П.* Морфоэкологические аспекты ранней эволюции двукрылых насекомых // Насекомые – разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979. С. 5–23.
32. *Островерхова Г.П.* О некоторых тенденциях эволюции мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloidea) // Тр. РЭО. СПб., 2007. Т. 78(2). С. 84–90.
33. *Островерхова Н.В., Островерхова Г.П.* О некоторых экоморфологических особенностях мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloidea) // Вестн. Том. ун-та. 2007. № 300(II). С. 209–212.
34. *Plachter H.* Zur Kenntnis zur Praeimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mucetophiloidea) // Zool. Jb. Anat. 1979. Vol. 101, № 1. P. 168–266; № 2. P. 271–302.
35. *Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций // Биоценолог. основы сравнит. паразитол. М.: Наука, 1970. С. 226–239.
36. *Горленко М.В.* Курс низших растений. М.: Высшая школа, 1981. 520 с.
37. *Кусакин О.Г., Дроздов О.Л.* Филема органического мира. I. СПб.: Наука, 1994. 282 с.
38. *Родендорф Б.Б.* Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых // Тр. ПИН АН СССР. 1946. Т. 13, вып. 2. 107 с.
39. *Расницын А.П.* Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 19–26.
40. *Ковалев В.Г.* Этапы и факторы исторического развития фауны Diptera // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 138–153.
41. *Жерихин В.В.* Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1980. С. 68–72.
42. *Островерхова Г.П.* Об основных этапах исторического становления мицетофагии у мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloidea): Материалы I Междунар. симп. «Эволюция жизни на Земле». Томск, 1997. С. 45–46.
43. *Мирабдуллаев И.М.* О происхождении и положении грибов в системе органического мира // Успехи совр. биол. 1994. Т. 114, вып. 1. С. 30–40.
44. *Островерхова Г.П.* О мицетофагии у двукрылых насекомых // Сиб. экол. журн. 2000. № 4. С. 387–394.
45. *Степанов А.М.* Биоиндикация на уровне экосистем // Биоиндикация и биомониторинг. М.: Наука, 1991. С. 59–64.
46. *Островерхова Г.П.* Грибные сообщества как объекты регионального мониторинга и биоиндикации загрязнений тяжелыми металлами // Сиб. экол. журн. 2002. Т. I. С. 35–40.

47. *Островерхова Г.П.* О синэкологическом подходе в биоиндикационных и мониторинговых исследованиях // Докл. III Междунар. науч.-практ. конф. «Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы-биофилы в окружающей среде». Семипалатинск, 2004. Т. 2. С. 565–568.

48. *Островерхова Г.П., Поддубная О.А., Патюкова М.Г.* Кoadaptивные биосистемы и некоторые вопросы, связанные с загрязнением их компонентов тяжелыми металлами // Концептуальные и практические аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: Матер. I Всероссийской школы-семинара с международным участием // Вестник Томского государственного университета. 2004. Приложение № 11. С. 122.

49. *Островерхова Г.П.* Мицетоконсорции в структурно-функциональной организации лесных экосистем // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: Материалы науч.-производ. конф. Томск, 1999. С. 195–199.