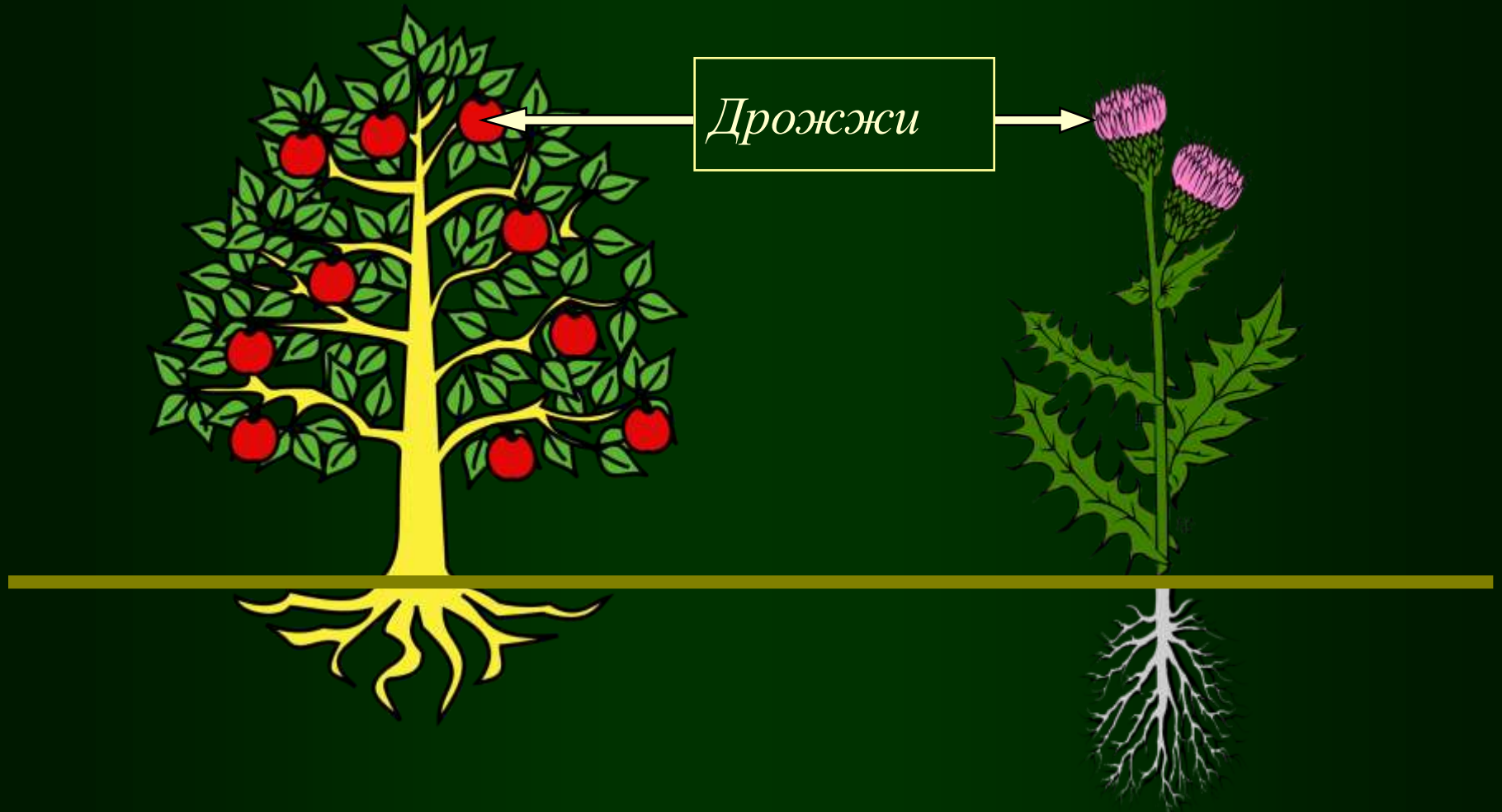


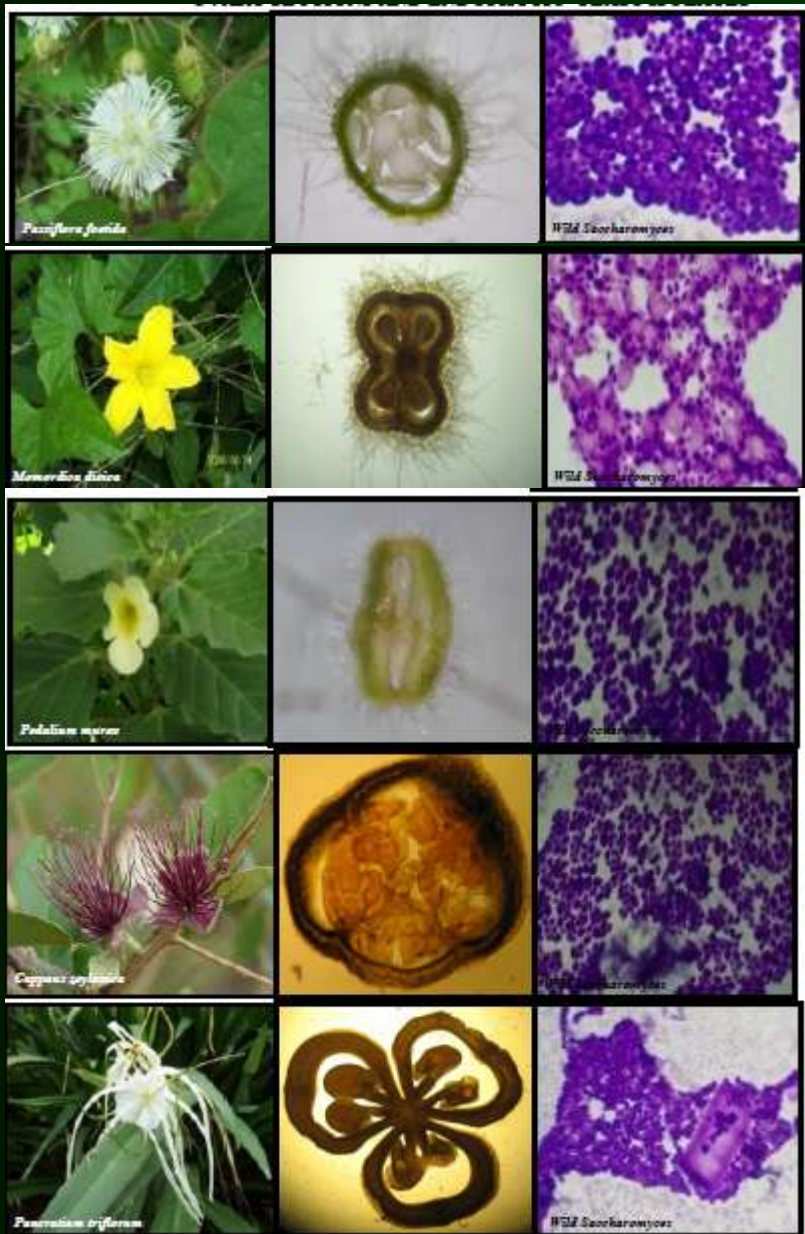
РАЗНООБРАЗИЕ СИСТЕМНЫХ ЭНДОФИТОВ

Благовещенская Е.Ю.

Эндофитные грибы – это грибы, заселяющие ткани растений и не вызывающие видимых симптомов заболеваний.



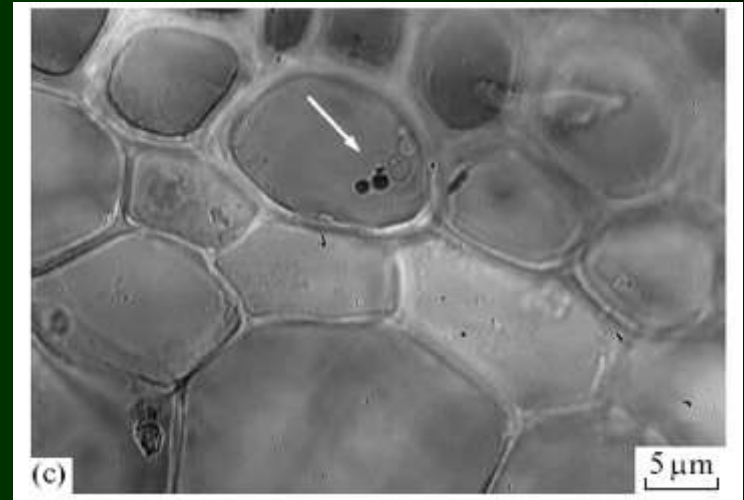
Дрожжи внутри завязей различных растений



Kamat Nandkumar, Saudagar S.
Exploring the hidden realms of global
biodiversity: interesting endophytic yeast
flora from floral ovaries. MSI national
seminar, Goa, Oct. 2009, 29 October

Table 1. Properties of the studied substrates

Plant species	Studied organ
<i>Allium nãðà</i> L. (onion)	Bulbs
<i>Anthriscus sylvestris</i> L. (chervil)	Storage roots
<i>Arctium tomentosum</i> Mill. (burdock)	"
<i>Armoracia rusticana</i> Gaertn., B. Mey. et Schreb. (horseradish)	"
<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliot (chokeberry)	Fruits
<i>Beta vulgaris</i> L. (beet)	Storage roots
<i>Cichorium intybus</i> L. (chicory)	Rhizomes
<i>Crataegus oxyacantha</i> L. (hawthorn)	Fruits
<i>Cucurbita pepo</i> L. (pumpkin)	"
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl. (carrot)	Storage roots
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop. (euonymus)	Fruits
<i>Ficaria verna</i> Huds. (pilewort)	Root bulbs
<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill. (gooseberry)	Fruits
<i>Helianthus tuberosus</i> L. (girasol)	Tubers
<i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden. (cow parsnip)	Rhizomes
<i>Hippophae rhamnoides</i> L. (ea-buckthorn)	Fruits
<i>Impatiens noli-tangere</i> L. (touch-me-not)	Roots
<i>Lonicera xylosteum</i> L. (honeysuckle)	Fruits
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill. (tomato)	"
<i>Malus domestica</i> Borkh. (apple)	"
<i>Orchis fuchsii</i> Druce (orchis)	Tubers
<i>Prunus domestica</i> L. (plum)	Fruits
<i>Pyrus communis</i> L. (pear)	"
<i>Quercus robur</i> L. (oak)	"
<i>Ribes rubrum</i> L. (currant)	"
<i>Rosa canina</i> L. (brier)	"
<i>Solanum tuberosum</i> L. (potato)	Tubers
<i>Sorbus aucuparia</i> L. (ashberry)	Fruits
<i>Viburnum opulus</i> L. (black haw)	"



Дрожжи внутри клеток
корней недотроги
(*Impatiens noli-tangere*)

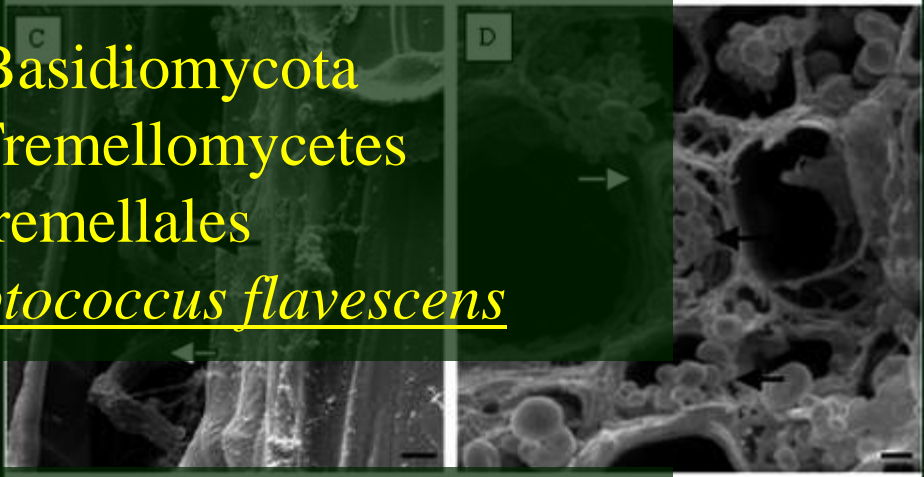
Citrus sinensis



http://pur-element.fr/site/index.php?option=com_content&task=view&id=54&Itemid=9



Ph. Basidiomycota
Cl. Microbotryomycetes
O. Sporidiobolales
Rhodotorula mucilaginosa



Ph. Basidiomycota
Cl. Tremellomycetes
O. Tremellales
Cryptococcus flavescens

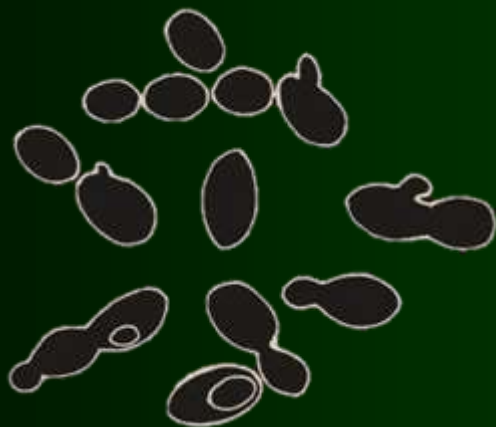


Ph. Ascomycota
Cl. Saccharomycetes
O. Saccharomycetales
Pichia guellermondii

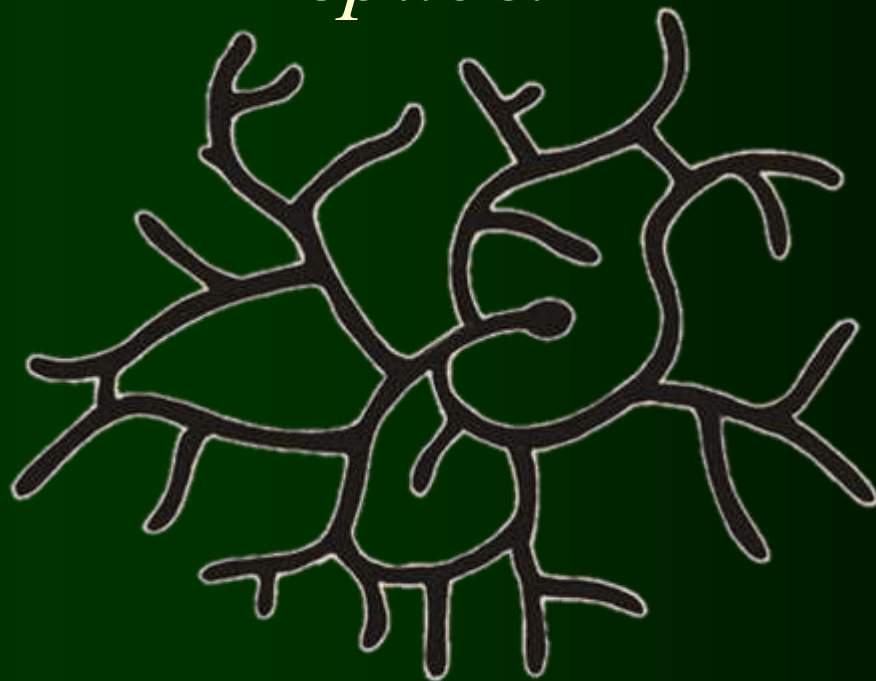
Дрожжи в сосудах проводящего пучка

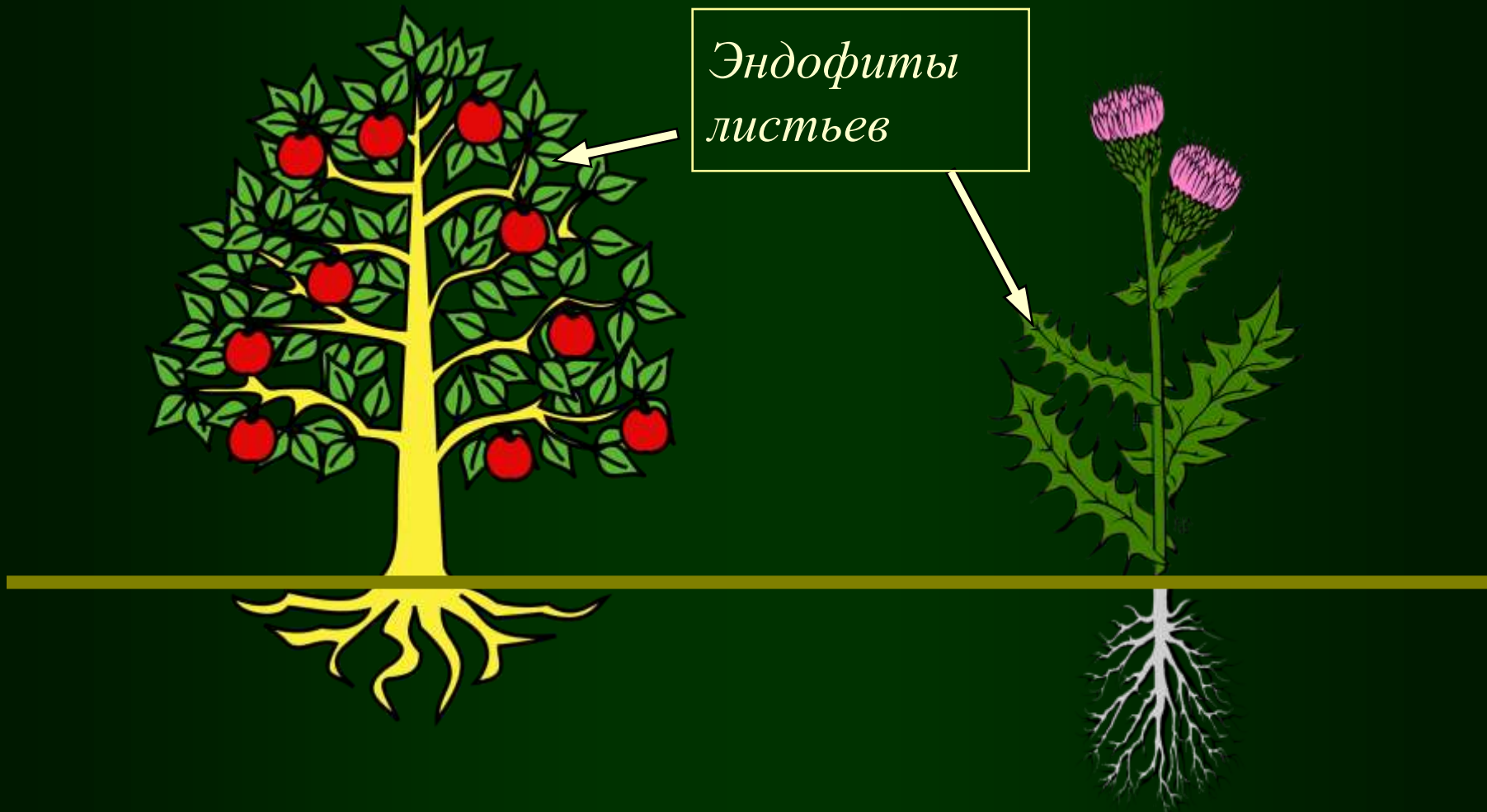
ЭНДОФИТНЫЕ ГРИБЫ

Дрожжи



*Мицелиальные
грибы*





*Эндифиты
листьев*

В тропических лесах центральной Панамы все зрелые листья любых видов деревьев содержат эндофитные грибы.

Arnold, 2002

Численность эндофитов достигает 1 изолята на 2 мм² листа! И обычно один лист содержит десятки видов.

Arnold, 2002

Gamboa et al., 2002

Различные листья одного и того же дерева могут содержать совершенно различные комплексы эндофитных грибов; число эндофитных грибов выделяемых с одного дерева составляет сотни видов; тысячи видов эндофитов могут встретиться на одном и том же виде растения в пределах его ареала обитания.

Arnold, 2003

ЭНДОФИТНЫЕ ГРИБЫ

Дрожжи

Локальное
развитие

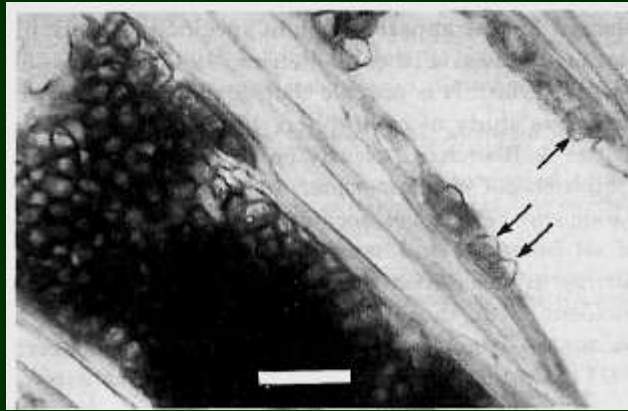
Эндофиты
листьев

*Мицелиальные
грибы*

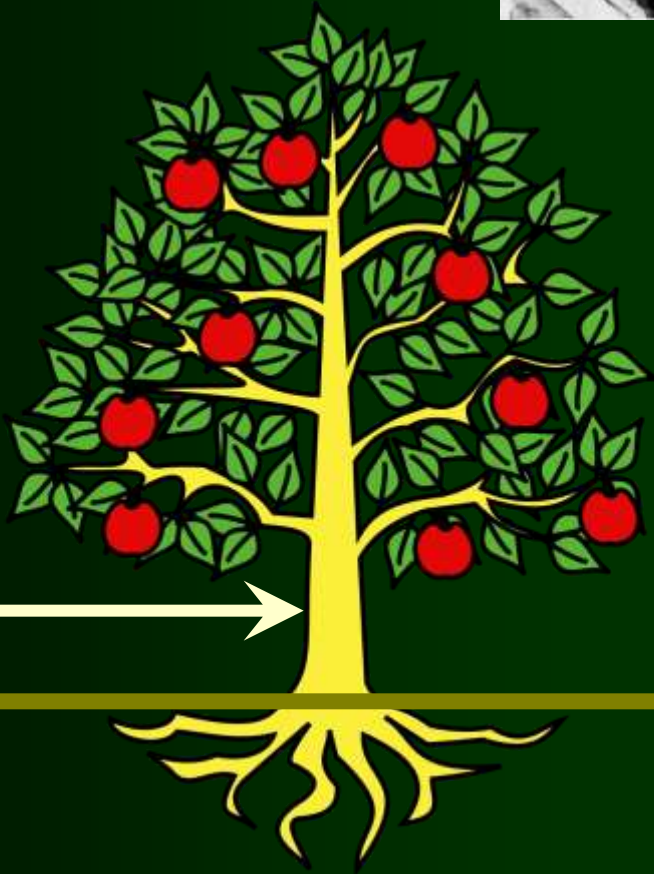
Системное
развитие



Эндифиты
деревьев



Chapela, 1989



Морaceae (Тутовые)

<http://www.exotic-plants.de/Semena/Derevo/Broussonetia-papyrifera.php>

Broussonetia papyrifera
(Шелковица бумажная)



Celtis occidentalis
(Каркас западный)



<http://www.missouribotanicalgarden.org/gardens-gardening/your-garden/plant-finder/plant-details/kc/a858/celtis-occidentalis.aspx>

Oleaceae (Маслинные)

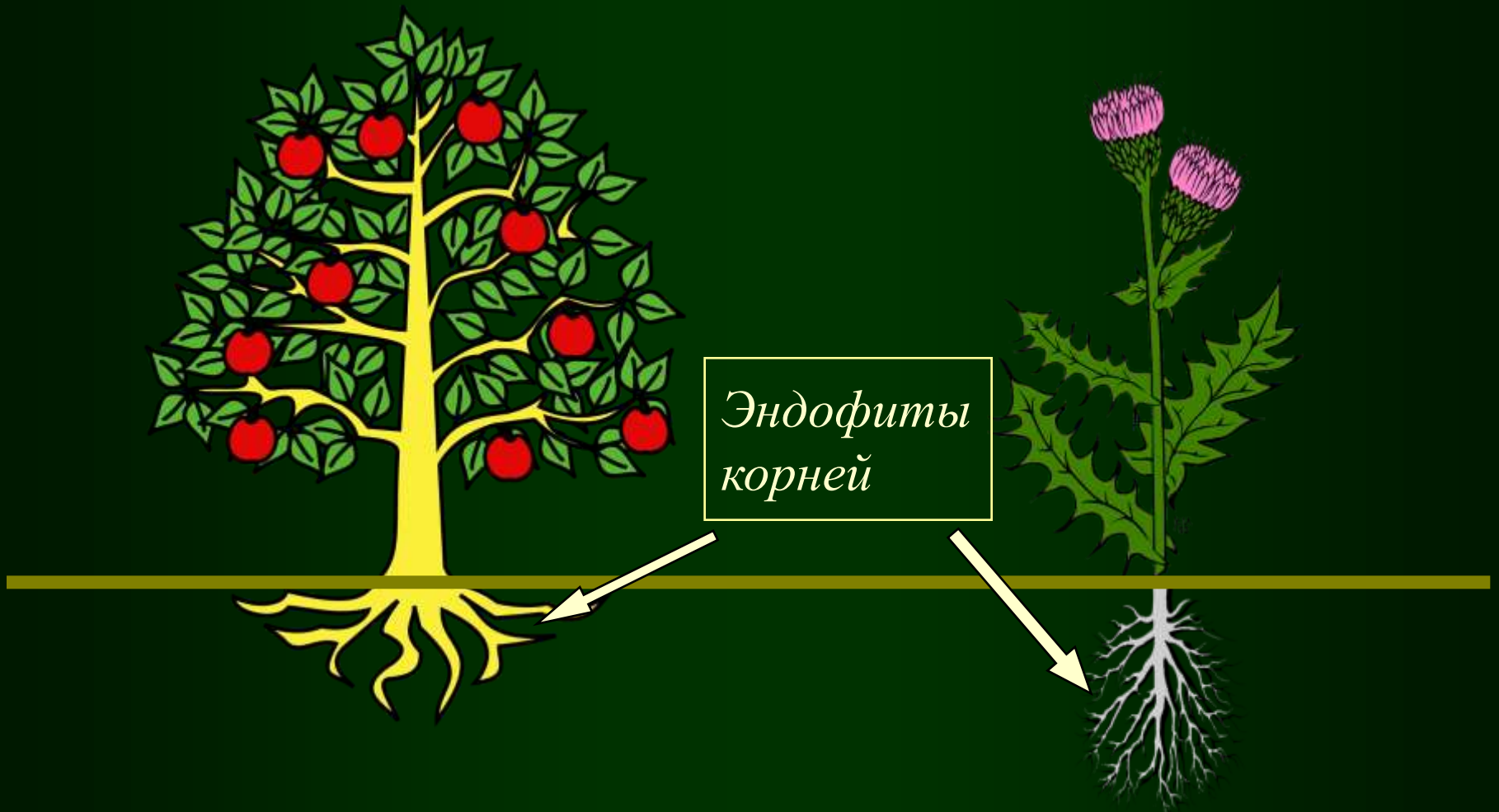
Ligustrum lucidum
(Бирючина блестящая)



http://gardenoftomorrow.com/ligustrum/ligustrum-privet-463/attachment/ligustrum_lucidum__tree_privet/

Coprinellus micaceus
Diplodia mutila
Diplodia seriata
Fusarium lateritum
Fusarium sp1
Lasiodiplodia theobromae
Lecythophora hoffmannii
Libertella sp.
Neofusicoccum ribis
Phialophora sp.
Rhizopus microsporus
Trichoderma koningii

Errasti et al., 2010



Эндифиты
корней

Gallaud T. 1905. *Etudes sur les mycorhizes endotrophes.*

Другой тип (не похожий на микоризу) колонизации грибами корней *Allium sphaerocephalum* and *Hibiscus aculeatus*

Peyronel B. 1922. *Richerche sulle micorize e sulla microflora radicola normale delle piante.*

Похожие структуры обнаружены в корнях *Triticum aestivum.*

Jumpponen, Trappe, 1998

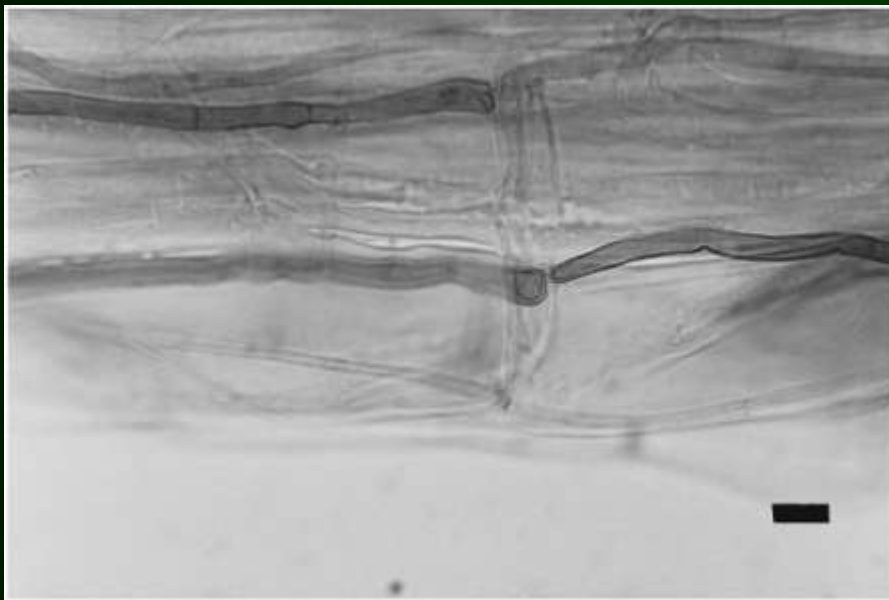
Dark Septate
Endophytes
(DSE) – Темные
септированные
эндифиты (ТС-
эндифиты)

Table 1. *Terms that have been used to describe fungal colonization that do not fit the identified categories of mutualistic or pathogenic symbiosis*

Term for fungal colonization	Reference
Casual mycorrhizal Endophytic	Burges (1936) Currah <i>et al.</i> (1987); Stoyke & Currah (1991); Stoyke <i>et al.</i> (1992); Väre <i>et al.</i> (1992)
Pseudomycorrhizal	Melin (1923); Thomas (1943); Robertson (1954); Kowalski (1970; 1973); Wang & Wilcox (1985); Wilcox & Wang (1987 <i>a</i>)
Weakly pathogenic	Wang & Wilcox (1985); Egger & Paden (1986 <i>a</i>); Wilcox & Wang (1987 <i>a</i>)
Dark septate	Haselwandter & Read (1982); Haselwandter (1987); Cázares (1992); Väre <i>et al.</i> (1992)
<i>Rhizoctonia</i> -like	Peyronel (1924); Haselwandter & Read (1980)
Septate endophytes	O'Dell <i>et al.</i> (1993)

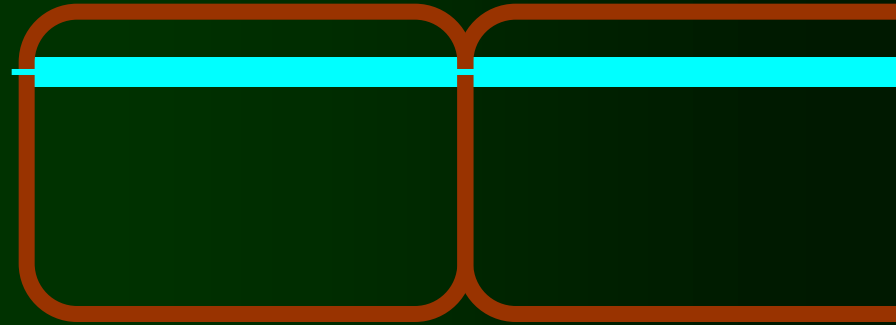
Phialocephala fortinii

Гифы растут вдоль длинной оси корня, от клетки к клетке, не вызывая при этом патологических изменений в корне. Через клет. стенку растения гифа проникает формируя очень узкую проникающую трубочку (penetrate tube)



Currah et al., 1993

O'Dell et al., 1993



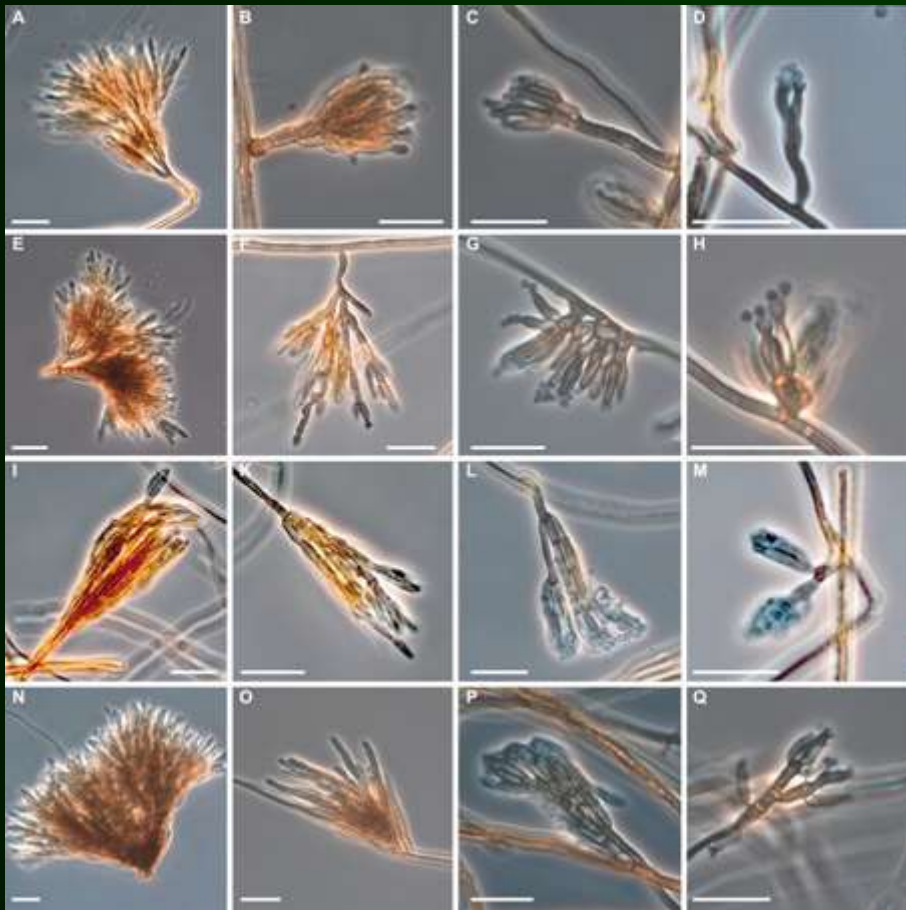
Внутриклеточный рост мицелия.

Jumpponen, Trappe, 1998

Ph. Ascomycota
Cl. Leotiomycetes
O. Helotiales

Leptodontidium orchidicola (23 хозяина)
Phialocephala dimorphospora (3 хозяина)
Phialocephala fortinii (37 хозяев)

Jumpponen, Trappe, 1998



Grunig et al., 2008

Ph. Ascomycota
Cl. Sordariomycetes
O. Chaetosphaeriales

Chloridium paucisporum (3 хозяина –
Betula alleghansis, *Picea rubens*,
Pinus resinosa)



<http://www.schimmel-schimmelpilze.de/presse-download.html>

Jumpponen, Trappe, 1998

Ph. Ascomycota
Cl. Dothideomycetes
O. Pleosporales

Drechslera sp. +
Lolium multiflorum

Ph. Magnoliophyta
Cl. Liliopsida
Fam. Poaceae



http://www.quantuslabs.com/mold_spore_descriptions.htm

Scervino et al., 2009

Alternaria

Phoma

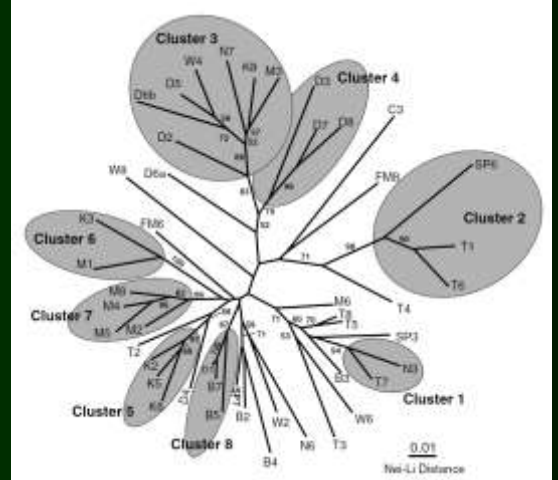
Aspergillus

Cadophora

Bulgaria

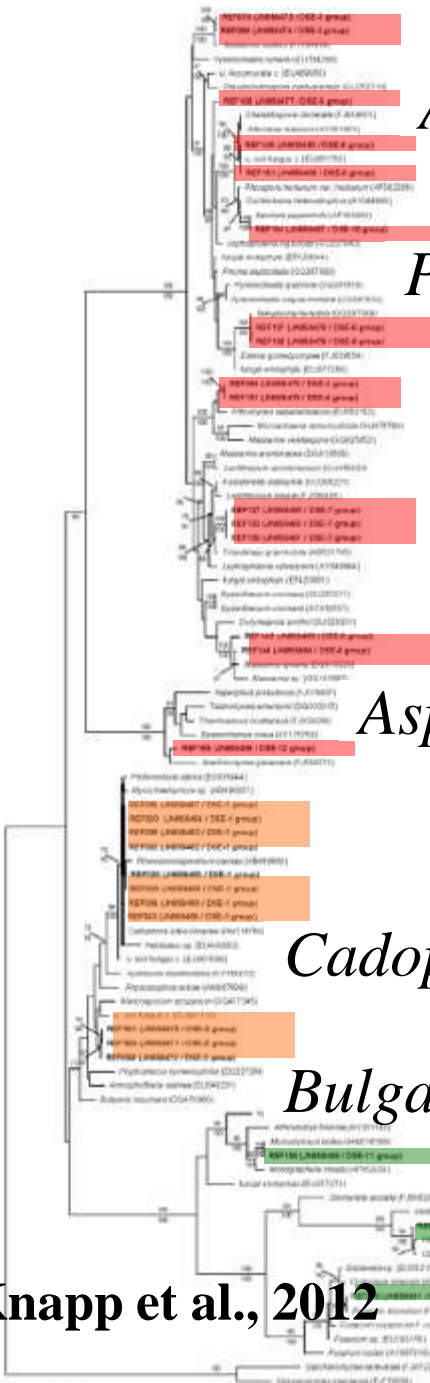
Xylaria

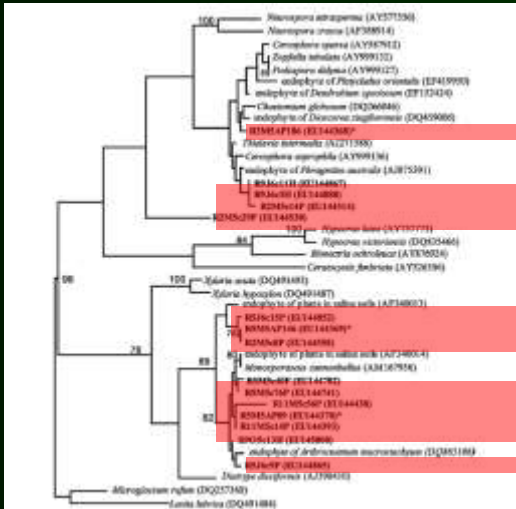
Cordyceps
Fusarium



Piercy et al., 2004

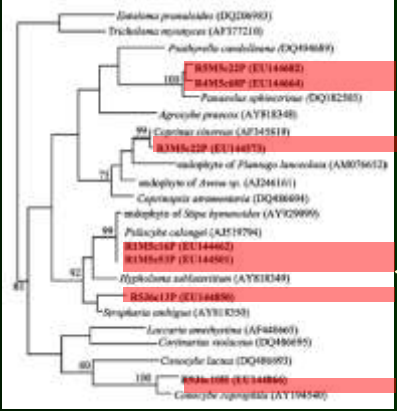
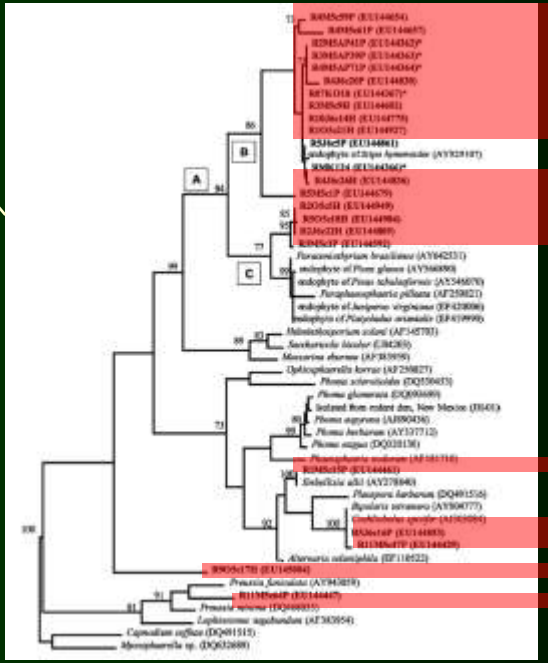
Knapp et al., 2012





Chaetomium globosum
Xylaria hypoxylon
Neurospora crassa

Phoma herbarum
Alternaria seleniiphila
Bipolaris tetramera



Coprinus cinereus
Cortinarius violaceus
Stropharia ambigua

ТС-эндофиты известны для 600 видов растений (320 родов, 114 семейств), среди которых есть хвощи, плауны и папоротники.

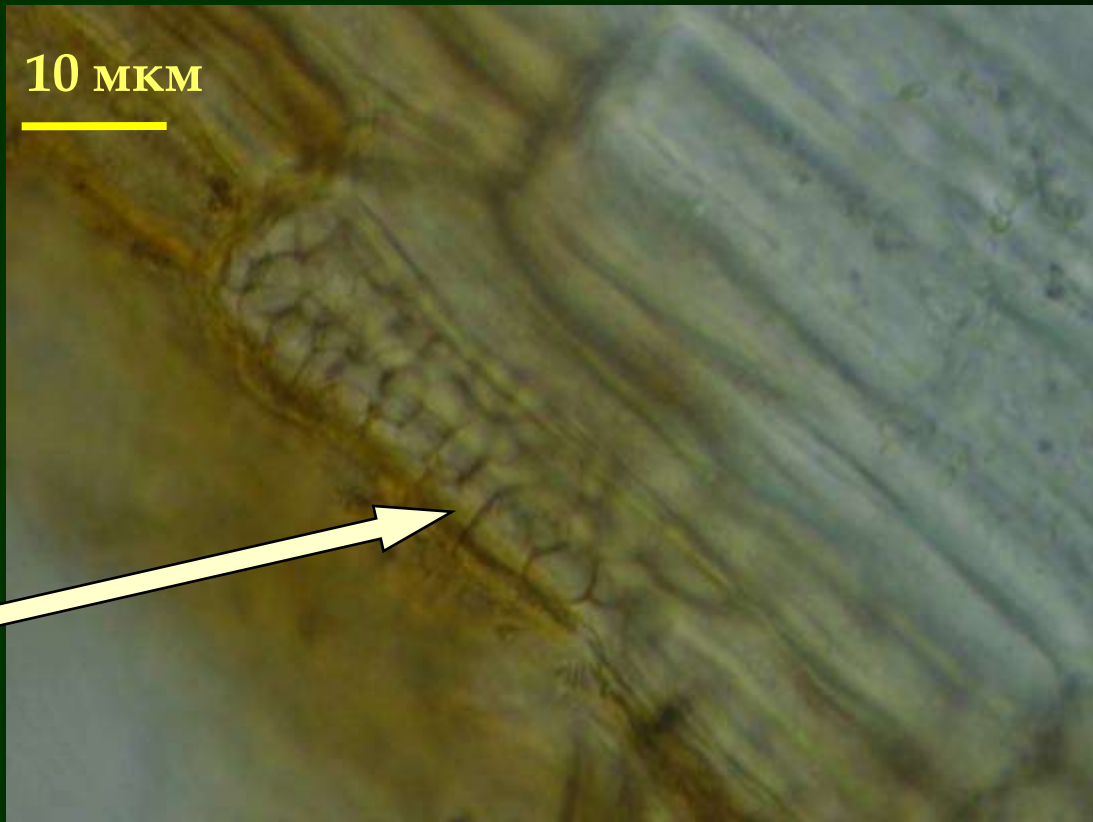
Встречаются повсеместно от Арктики до Антарктики.

“DSE appear to be found wherever they are sought.”

На территории Звенигородской
биостанции МГУ были обнаружены
ТС-эндифиты в корнях трех видов
растений:

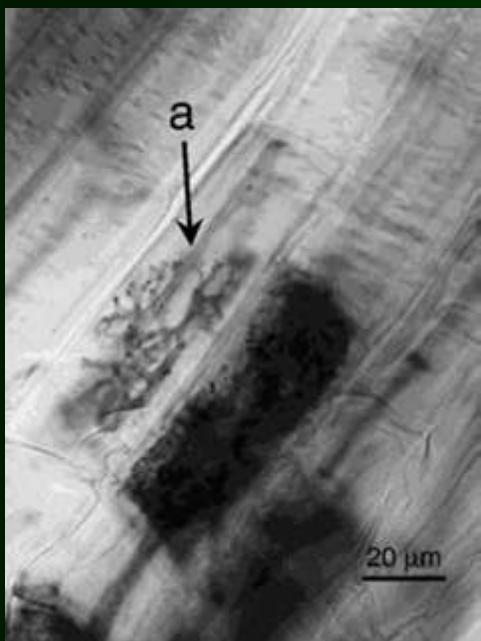
- ✓ *Geum urbanum*;
- ✓ *Geranium sylvaticum*;
- ✓ *Knautia arvensis*.

Микросклероций в
клетке корня

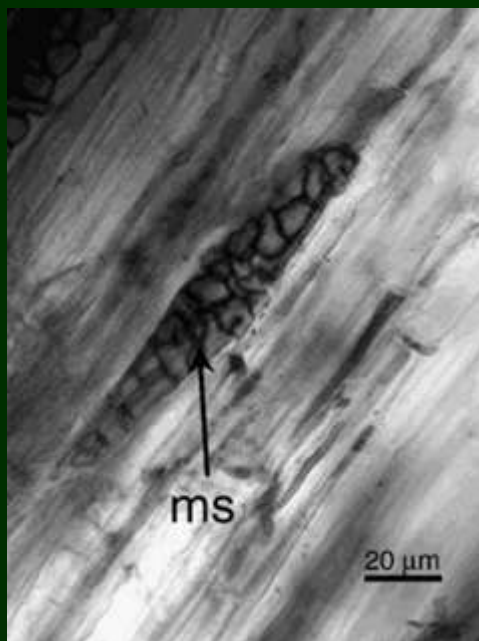


Типичные грибные структуры в корнях *Salix caprea* L.

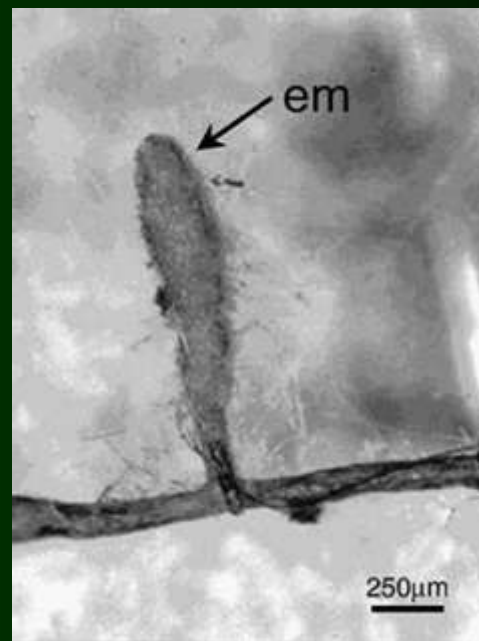
Арбускула
АМ-гриба




Микросклероций
ТС-эндифита



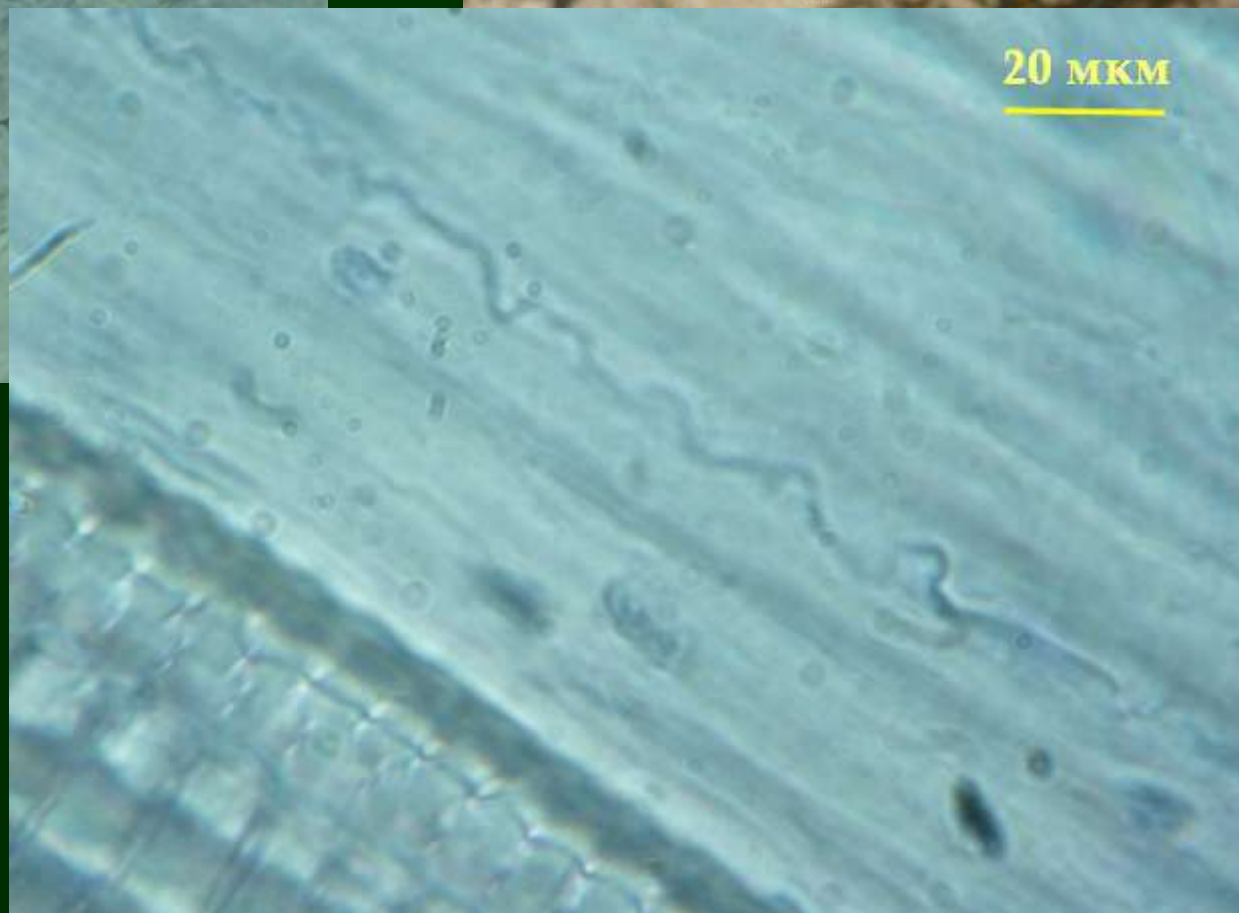
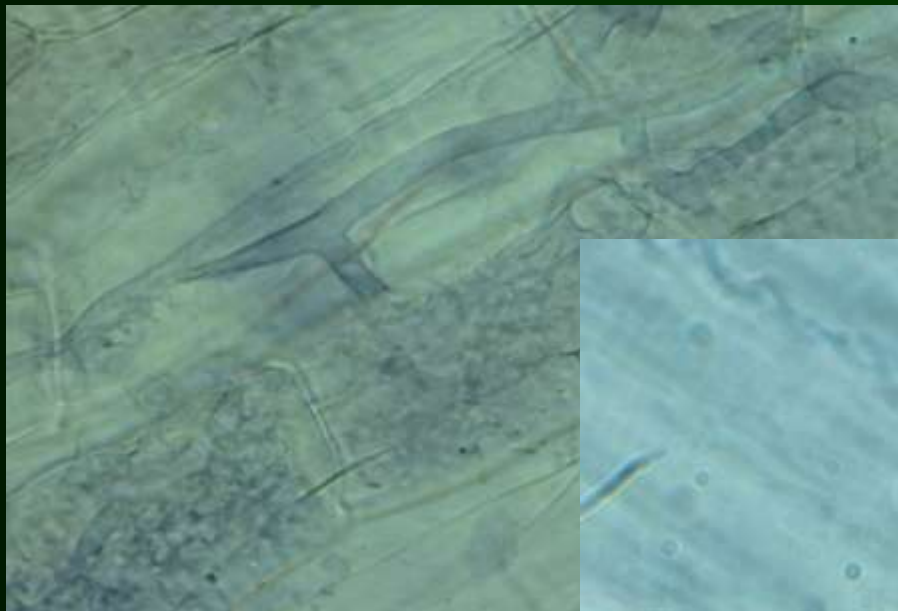
Чехол ЭМ-
гриба



ТС-эндофиты: влияние на растение

<i>Pinus sylvestris</i>	+	Проростки; условия повышенной концентрации CO ₂	Alberton et al., 2010	
<i>Solanum lycopersicum</i>	+	Только на ранних стадиях развития...	Andrade-Linares et al., 2011	
<i>Hordeum vulgare</i>	+	Особенно на ранних стадиях развития.	Achatz et al., 2010	
<i>Saussurea involucrata</i>		+	Проростки	Wu et al., 2010
<i>Vaccinium corymbosum</i> (Голубика высокорослая)	0	Проростки	Vano et al., 2010	

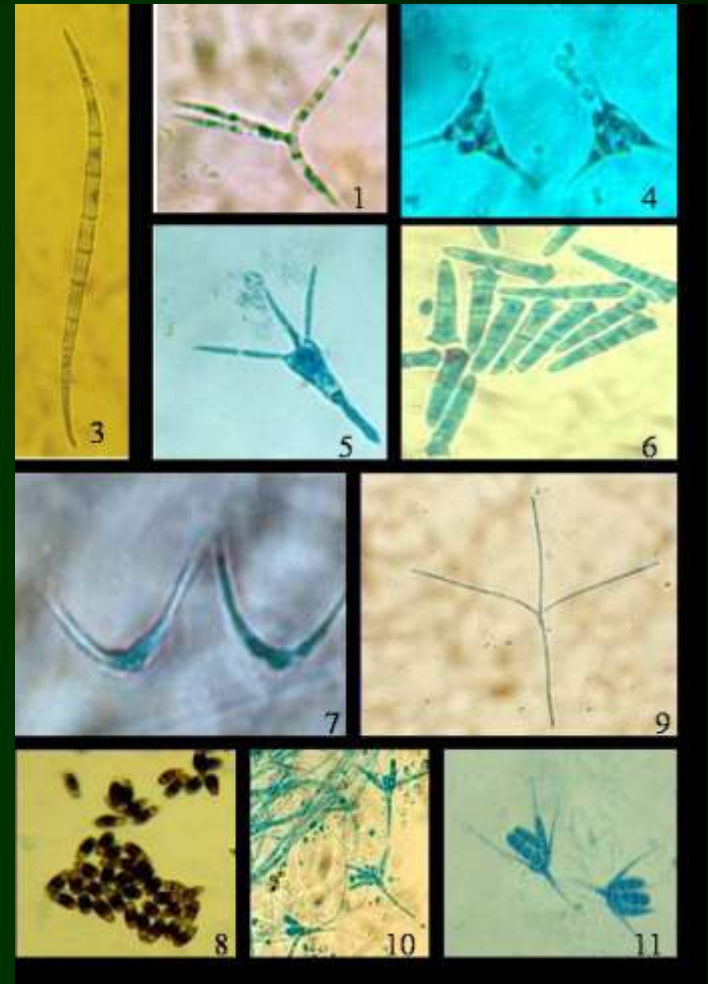
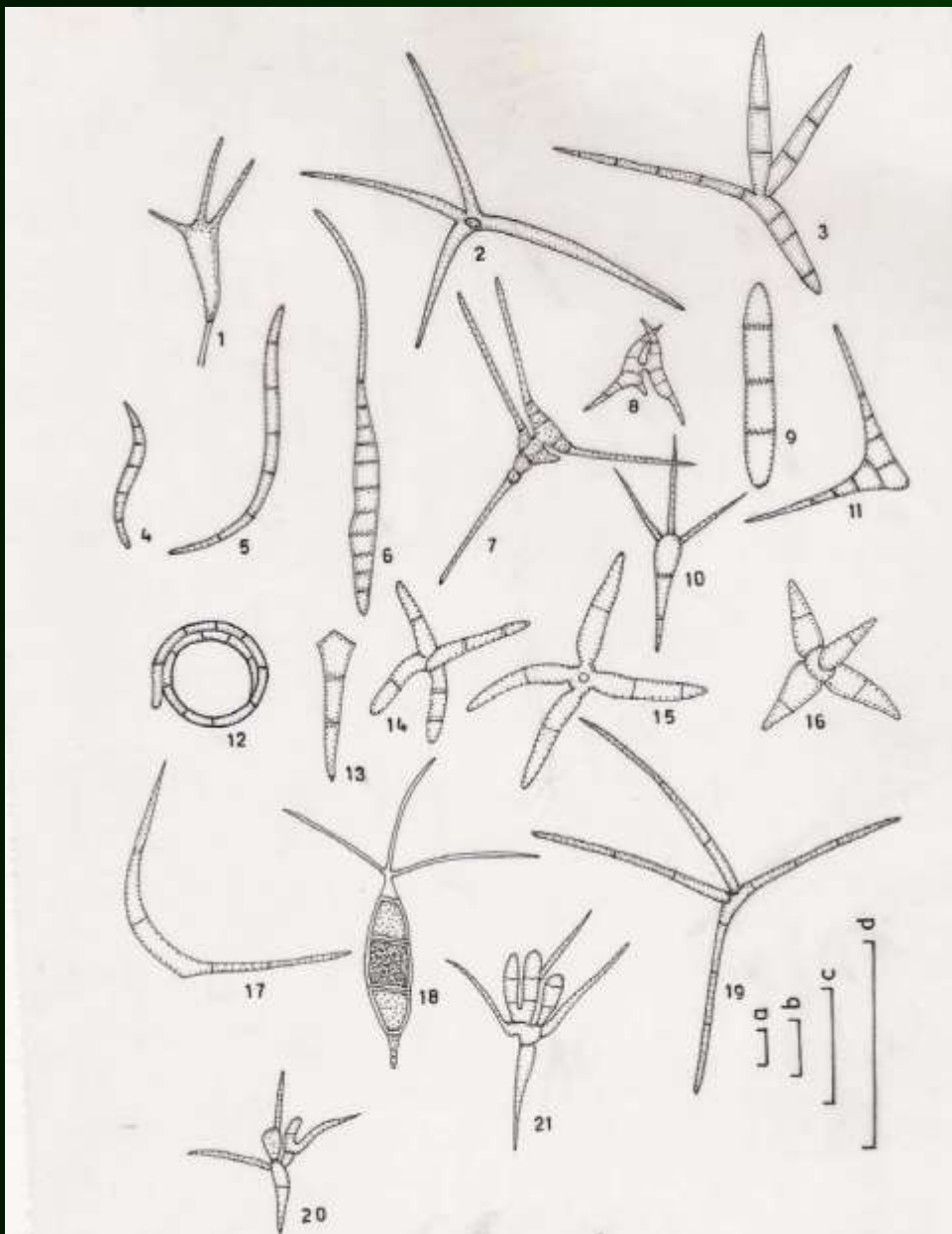
ЗБС МГУ: *Geum urbanum*



Ингольдовы грибы – водные и водновоздушные гифомицеты

C.T. Ingold. 1953. *Dispersal in fungi.*

Ц. Инголд. 1957. Пути и способы
распространения грибов.



Sati et al., 2009

Sati et al., 2008

Водные гифомицеты: как предотвратить смывание вниз по течению?

- (1) колонизация древесных субстратов, которые могут существовать на одном месте в течение нескольких лет;
- (2) присутствие телеоморфной стадии, формирующей споры, распространяемые по воздуху;
- (3) распространение спор и колонизированных листьев животными;
- (4) присутствие грибов в наземных местообитаниях (как патогены растений или эндофиты).

Bärlocher, 1992

Bärlocher, 2006

Waid J.S. 1954. Occurrence of aquatic hyphomycetes upon the roots surface of beech grown in woodland soil.

Bandoni R.J. 1972. Terrestrial occurrence of semiaquatic hyphomycetes.

На 2006 г. выявлено 35 видов (и еще 7 таксонов идентифицированы только до рода) водных гифомицетов, являющихся эндофитами погруженных корней растений (преимущественно деревьев).

Bärlocher, 2006

1. Marvanová, Fisher, 1991
2. Fisher et al., 1991
3. Marvanová et al., 1992
4. Sridhar, Bärlocher, 1992a
5. Sridhar, Bärlocher, 1992b
6. Iqbal et al., 1995
7. Raviraja et al., 1996
8. Ananda, Sridhar, 2002

✓ *Acer pictum* Thunb

✓ *Aesculus indica* Colebr

✓ *Alnus nepalensis* D. Dori

✓ *Artemisia vulgaris* Linn

✓ *Berberis* sp.

✓ *Debregeasia* sp.

✓ *Equisetum* sp.

✓ *Eupatorium*

haterophyllum Linn.

✓ Unidentified Fern

✓ *Geranium nepalense* Sw.

✓ *Ilex diphyrena* all.

✓ *Lyonia ovalifolia* Wall

✓ *Machilus duthiei* King

✓ *Murraya koenegii* Spreng.

✓ *Nepeta leucophylla* Benth.

✓ *Botrychium* sp.

✓ *Quercus floribunda* Wall.

✓ *Rosa moschata* J. Herrm.

✓ *Salix tetrasperma* Roxb.

✓ *Strobilanthes* sp.

✓ *Symplocos chinensis*

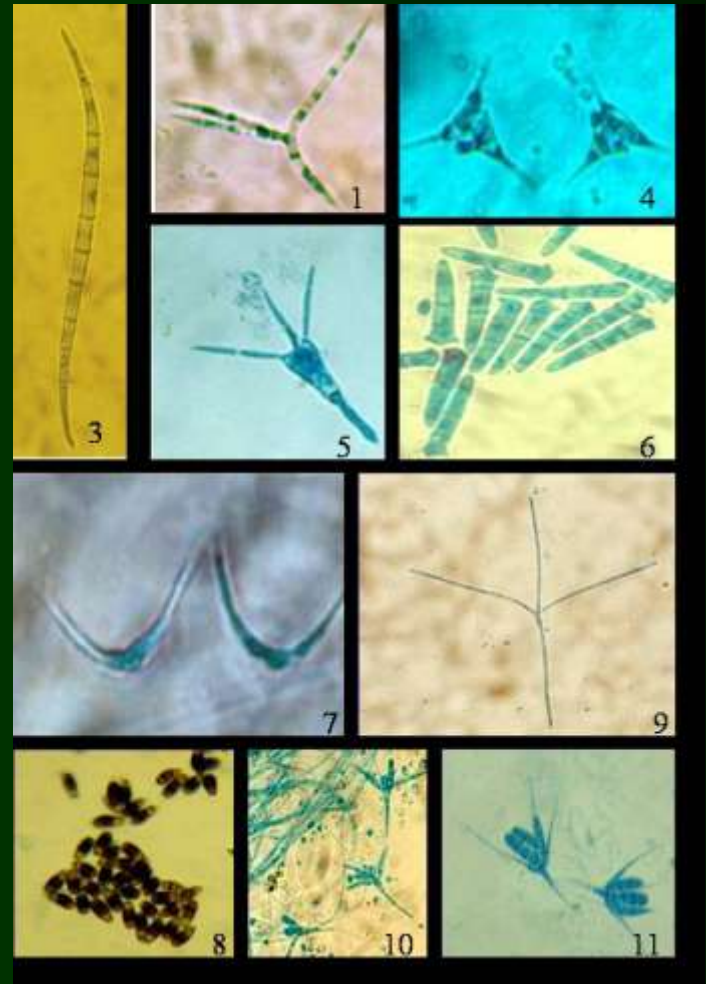
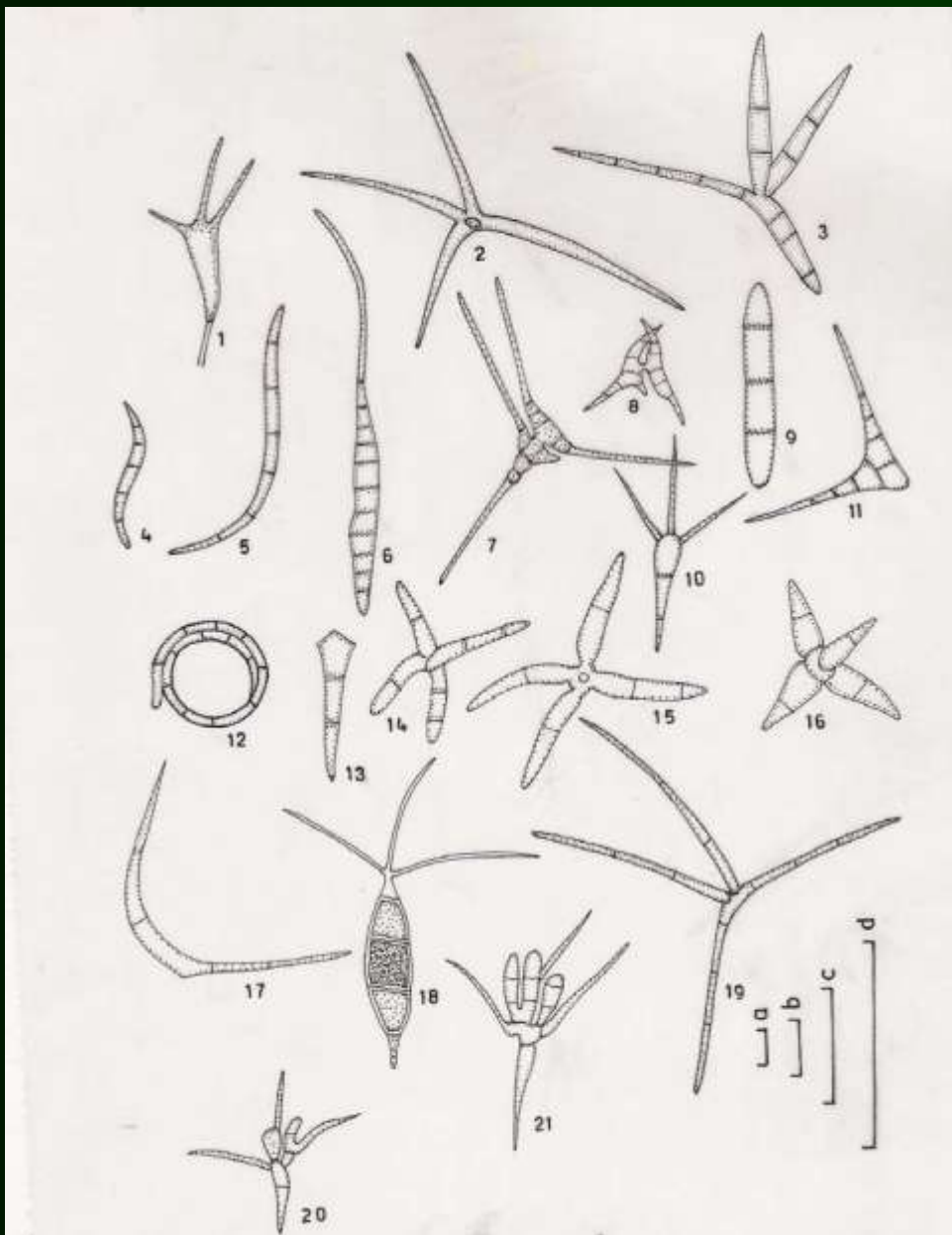
ochinchinewis(Lour)

✓ Unidentified grass

✓ *Valeriana wallichii* DC.

✓ *Viburnum mullaha* Buch-

Ham. Ex . D. Don



Sati et al., 2009

Бесполое
размножение

Масса конидий
скапливается в пене,
попадает в аэрозоль и
разносится ветром

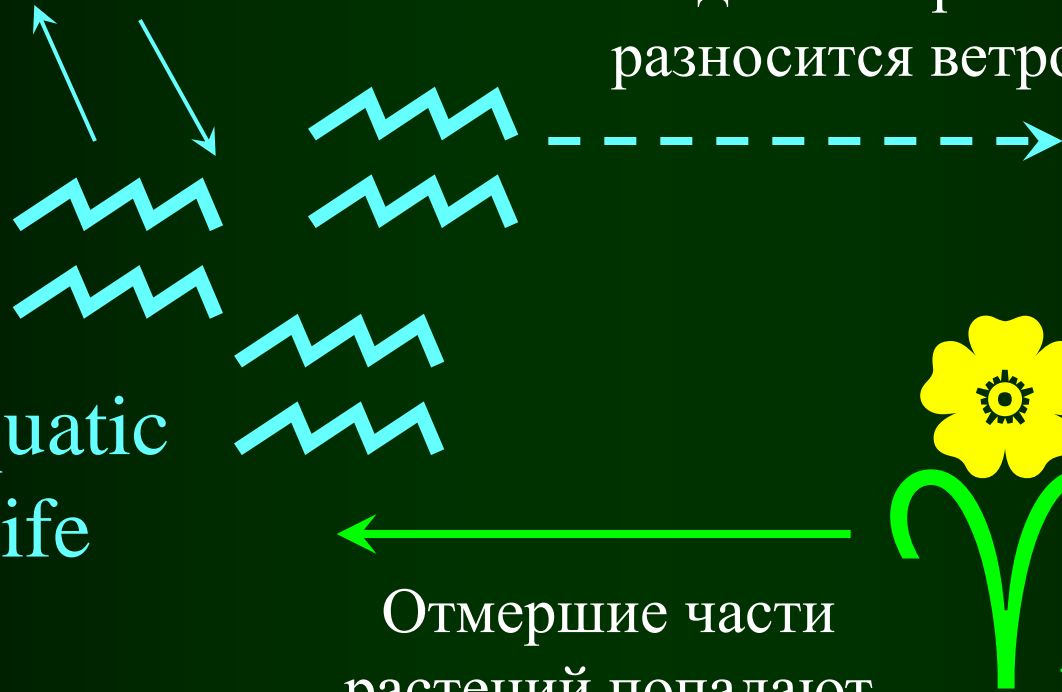
Колонизация
растений

Aquatic
life

Endophytic
life

Отмершие части
растений попадают
в воду

Половое
размножение?



Системные эндофиты, заселяющие надземные части растений

Эндофиты злаков или
клубоципитальные
эндофиты

A.E. Vogl, 1898 (January 23).

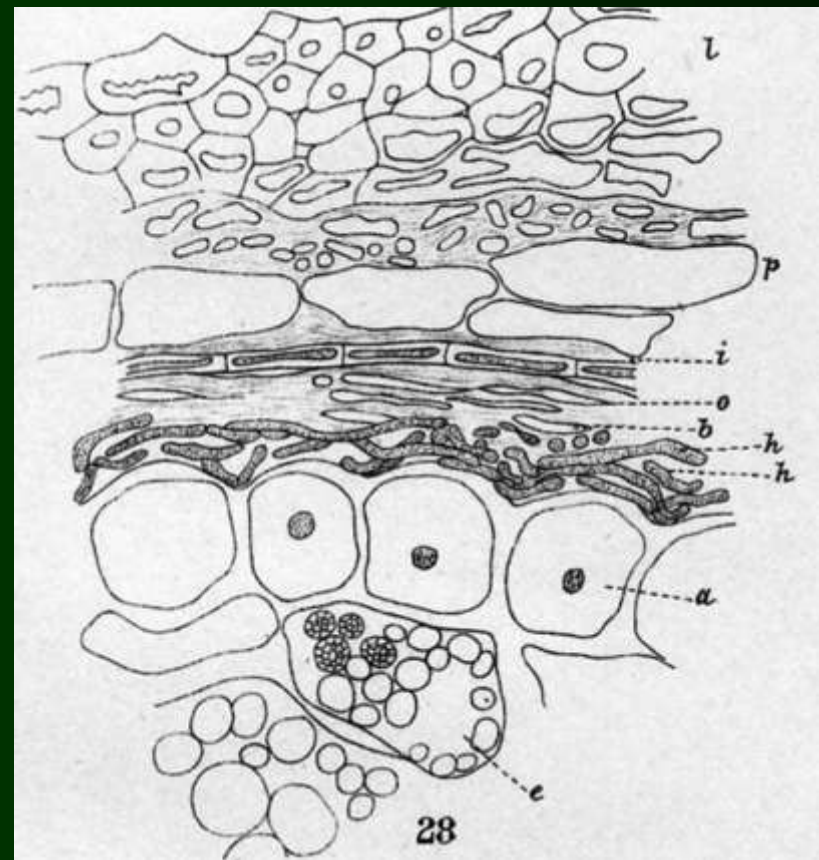
P. Guérin, 1898 (August). Sur la présence d'un Champignon dans l'Ivraie.

T.F. Hanausek, 1898 (September 8).

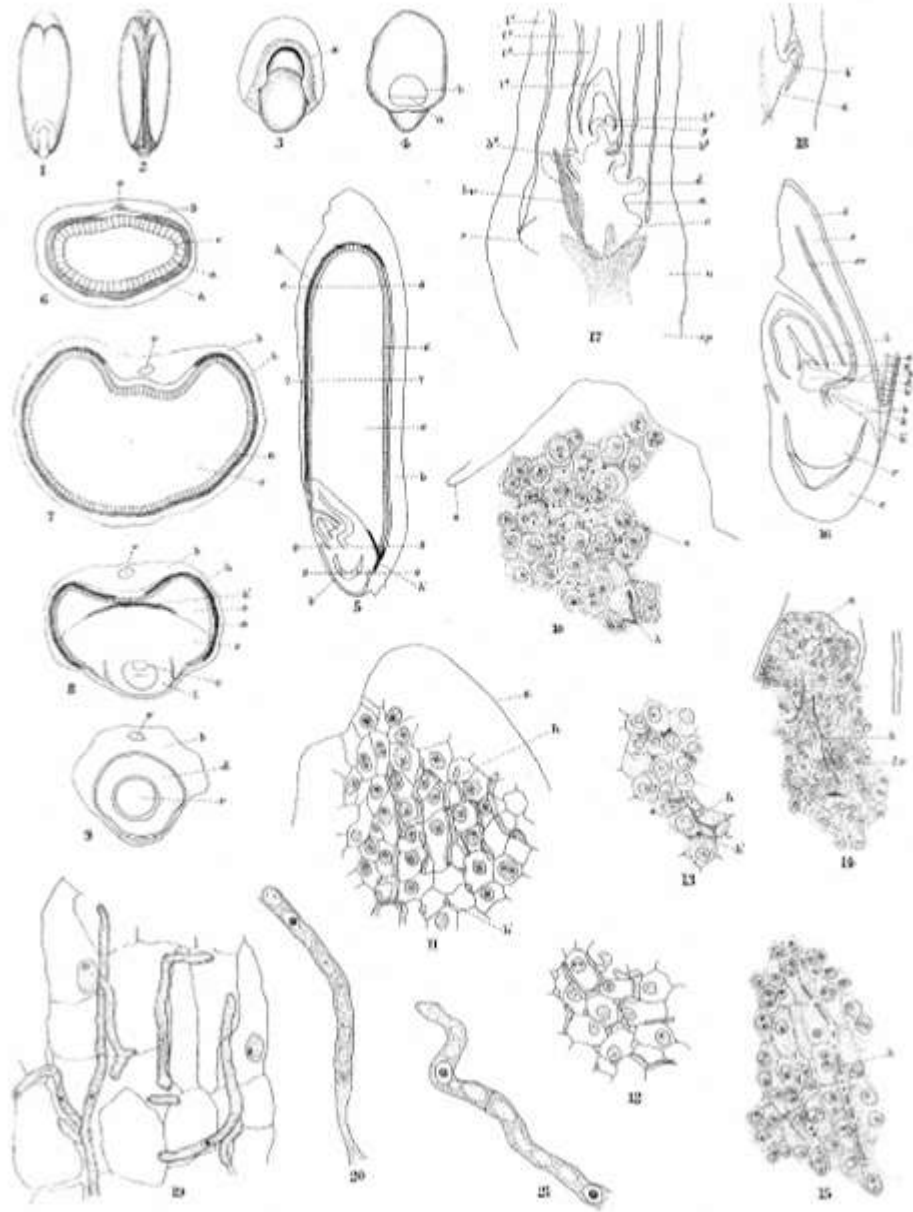
Vorläufige Mittheilung über von A. Vogl in der Frucht von *Lolium temulentum* entdeckten Pilz.

A. Nestler, 1898 (September 22).

Ueber einen in der Frucht von *Lolium temulentum* L., vorkommenden Pilz.



E.M. Freeman, 1904. The Seed-Fungus of *Lolium temulentum*, L., the Darnel.



E.M. Freeman,
1904. The Seed-
Fungus of *Lolium
temulentum*, L., the
Darnel.

“Es gibt außerdem Übergänge vom parasitären Befall zu freundschaftlichem oder für die Befallene Pflanze sogar nützlichem Zusammenleben mit dem fremden Organismus (Symbiose), wie sie die verpilzten Lolium-Früchte, die Mykorrhizen, die Wurzelknöllchen der Leguminosen usw. zeigen“.

Klebahn H. 1912. Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie.

“Симбиоз грибов с высшими растениями представляет один из наиболее любопытных биологических процессов большого теоретического и практического значения. Возможные комбинации этого симбиоза представляются в двух вариантах: первый вариант это, когда грибной симбионт сопровождает высшее растение во всех стадиях его развития. Наиболее типичным примером такого симбиоза является опьяняющий плевел (*Lolium temulentum* L.), о котором неоднократно упоминалось, грибница которого, сосредоточенная в семенах, при прорастании этих последних проникает в сеянцы и распространяется по мере их роста по всему растению, нисколько не мешая его развитию и не повреждая его органов. Это идеальный случай симбиоза, так сказать увековеченного, так как известно, что он повторяется неизменно во всех поколениях плевела с незапамятных времен”.

Ячевский А.А. 1933. Основы микологии.

Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S.
1977. *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses.

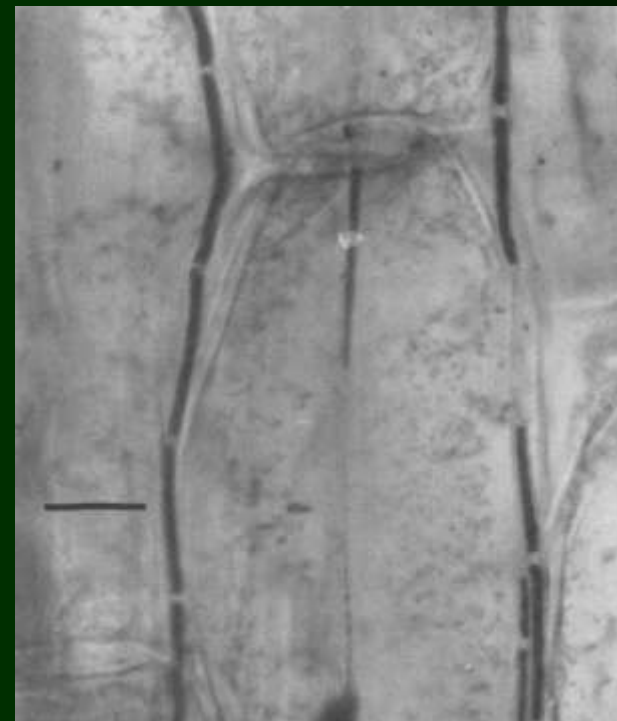
Массовые отравления скота, которого кормили тростниковой овсяницей (*Festuca arundinaceae*) – “gangrene of extremities” и “summer syndrome”. Ежегодные потери животноводческого хозяйства США составляли сотни миллионов долларов!



Claviceps?!

Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S.
1977. *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses.

Растения внешне выглядят здоровыми, но при микроскопировании в них обнаружили мицелий, распространяющийся по межклетникам.

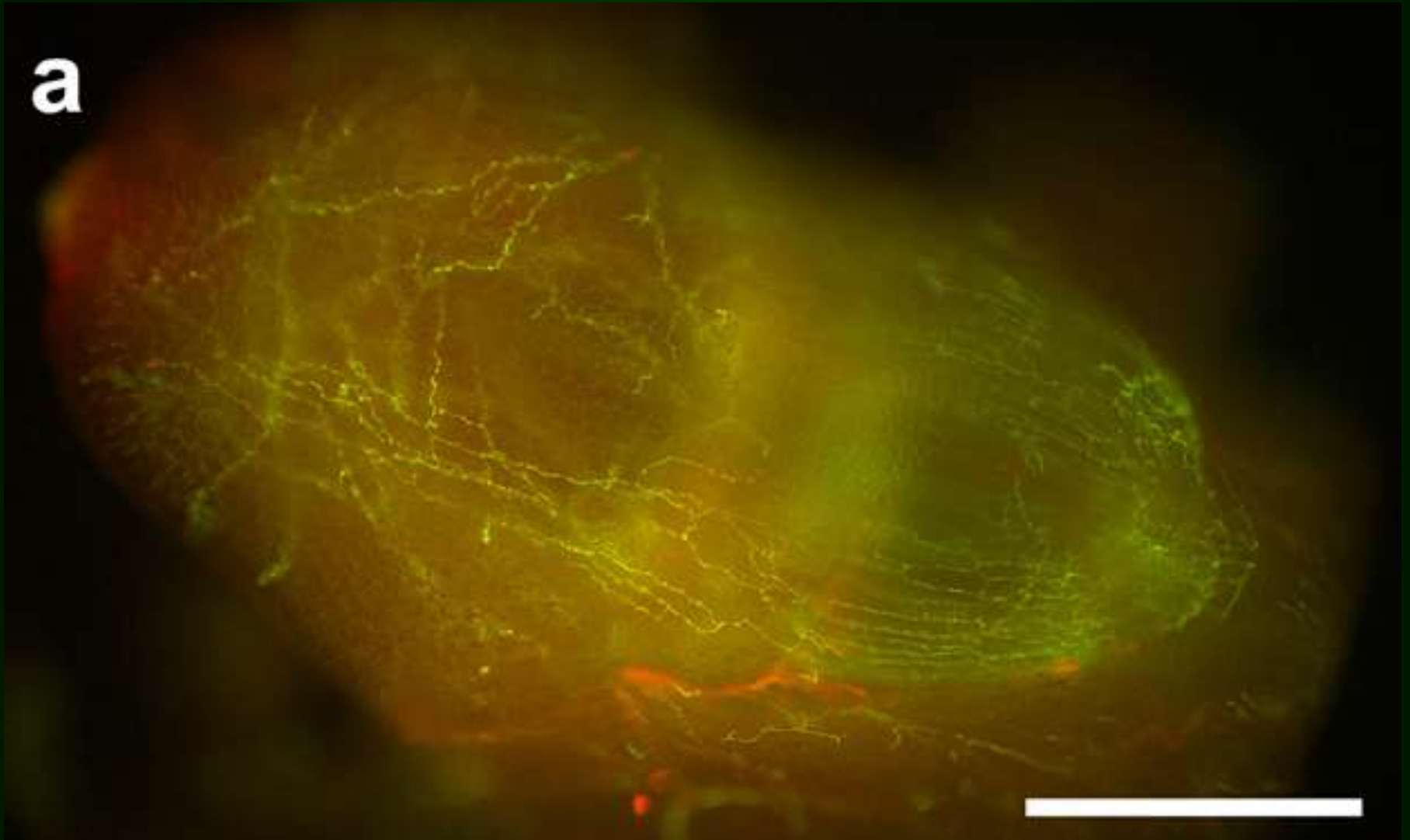


Поражено
100% растений

Есть симптомы
отравления

Поражено
>50% растений

Нет симптомов
отравления



Christensen et al., 2008

Системные эндофиты, заселяющие надземные части растений

Неклавиципитальные
эндофиты

Fusarium spp.

Банановое дерево (*Musa* spp.). Эндифит *Fusarium oxysporum* повышает устойчивость к нематодам.

Raparu et al., 2007

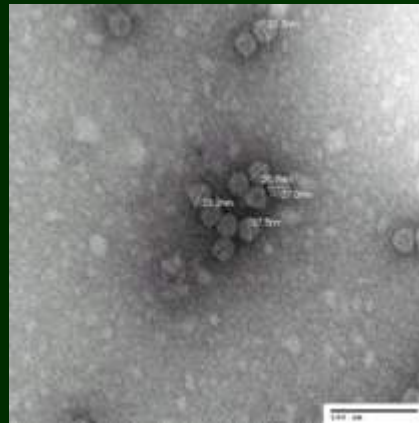


Fusarium culmorum заселяет ткани *Leymus mollis* (Колосняк мягкий); только инфицированное эндифитом растение способно выдерживать засоление (300–500 mM NaCl).

Rodriguez et al., 2008

Curvularia protuberata заселяет
ткани *Dichanthelium lanuginosum*,
что позволяет данной ассоциации
выдерживать температуры до 65°C.

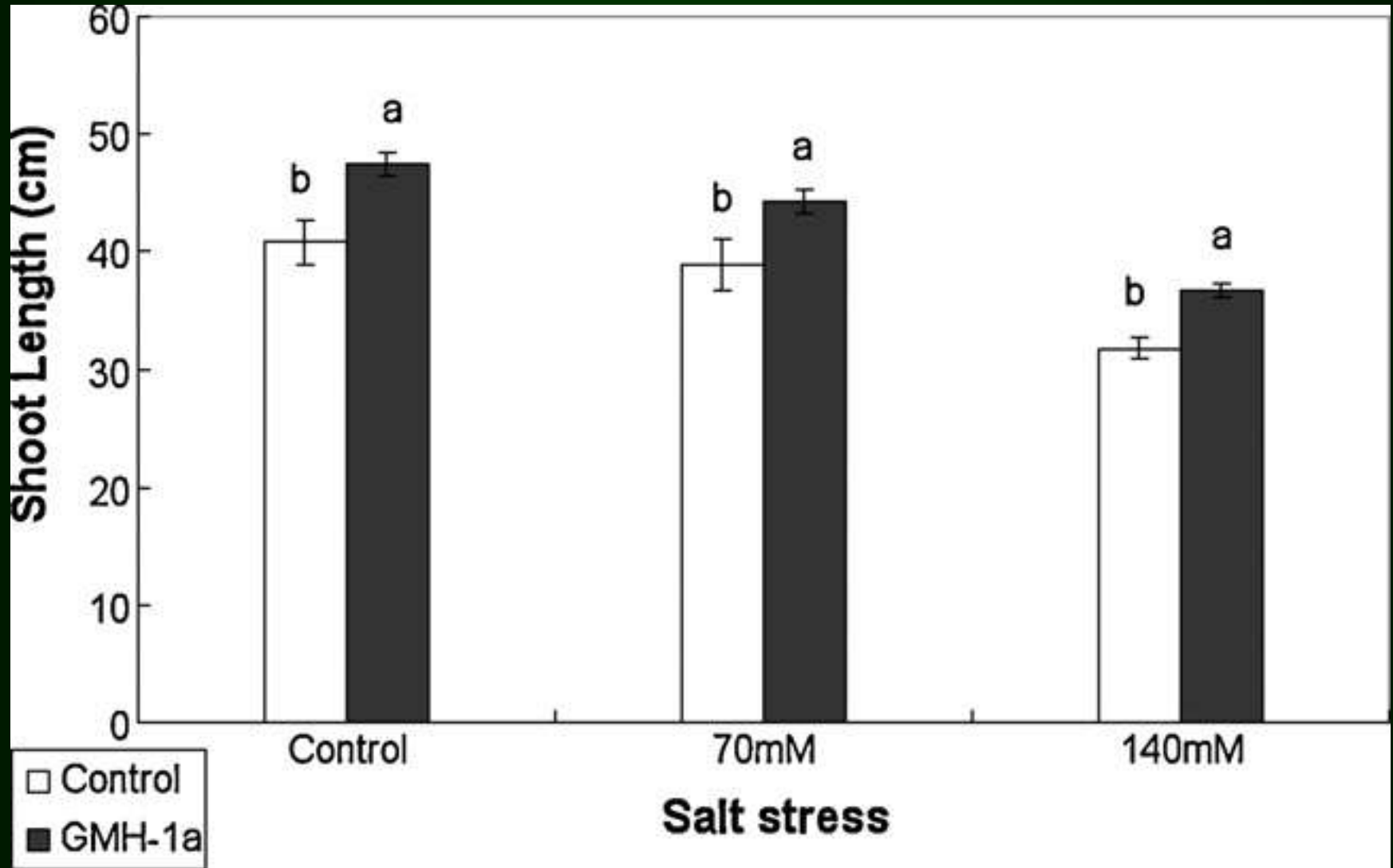
<http://www.rcn.montana.edu/resources/organisms/organismsinfo.aspx?nav=11&tid=1180&did=3&nid=161621&lid=9>



<http://mycor.nancy.inra.fr/blogGenomes/?tag=symbiosis>

Redman et al., 2002
Márquez et al., 2007

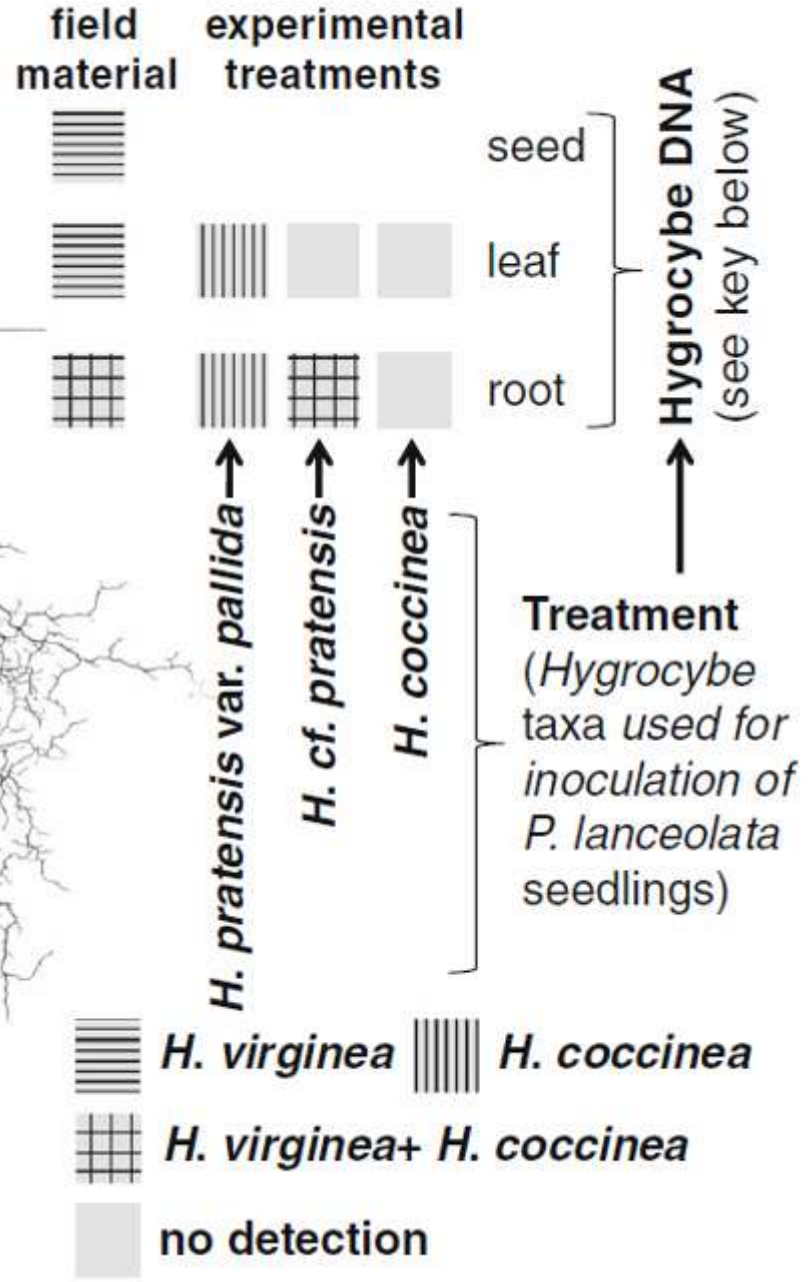
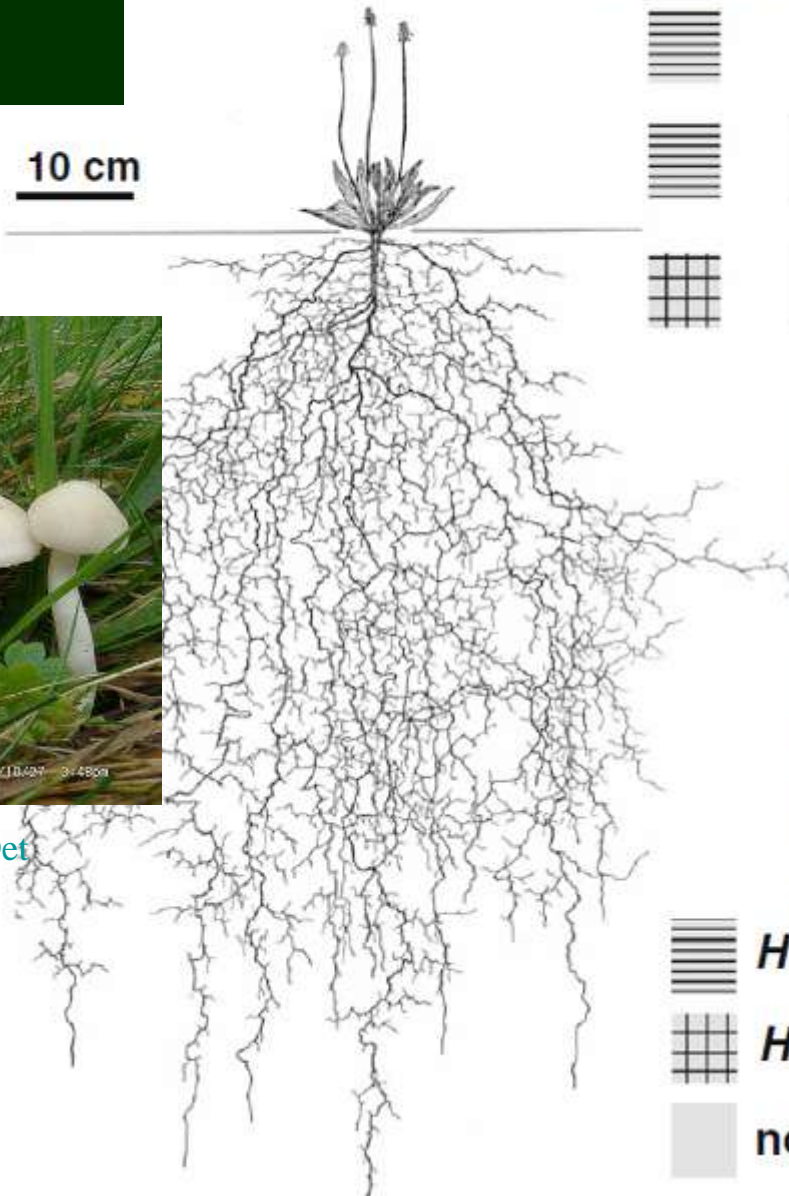
Aspergillus fumigatus + *Glycine max* (Соя)



Plantago lanceolata + *Hygrocybe* *virginia*

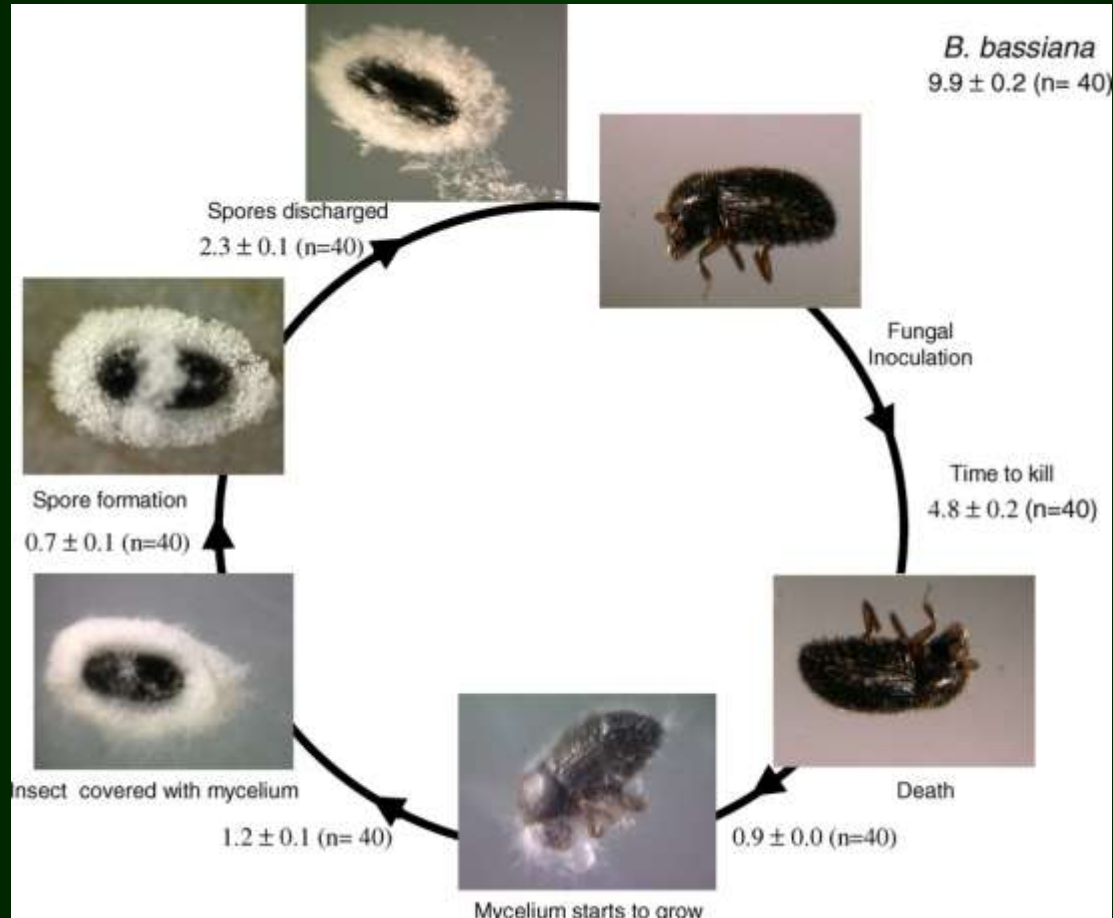


10 cm



<http://www.pilzbestimmer.de/Detail/10351.html>

В число эндофитов *Coffea arabica* входят такие виды, как *Beauveria bassiana* и *Clonostachys rosea*.



Различные системные эндофиты



Микофикобиоз – облигатный симбиоз между мицелиальными морскими грибами и морскими водорослями-макрофитами, причем водоросль является доминирующим партнером.

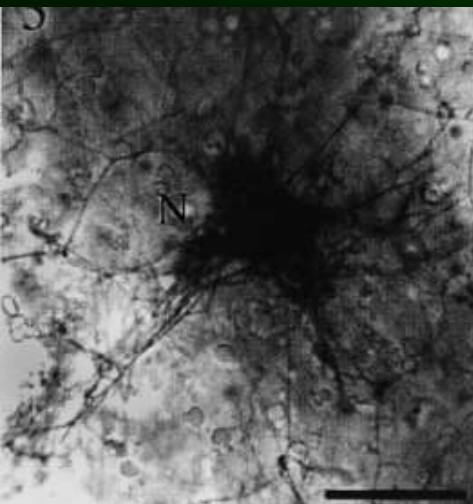
Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979



Arthur
Disbrowe
Cotton. 1909.
Notes on
marine
pyrenomycetes
.

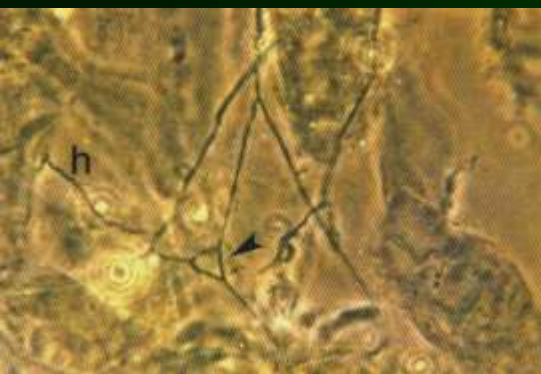


*Stigmatidium (Mycophycias)
ascophylli + Ascophyllum nodosum*

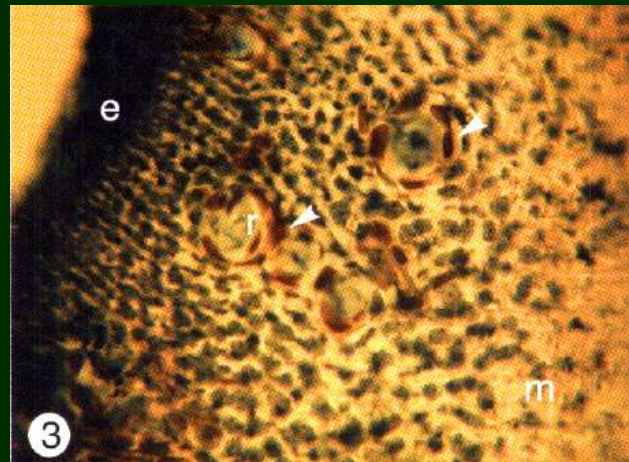


Muscorhycias ascophylli всегда присутствует в аскофиллуме и его мицелий обнаруживается повсюду среди клеток водоросли. При этом сколь-либо заметного повреждения водоросли не происходит.

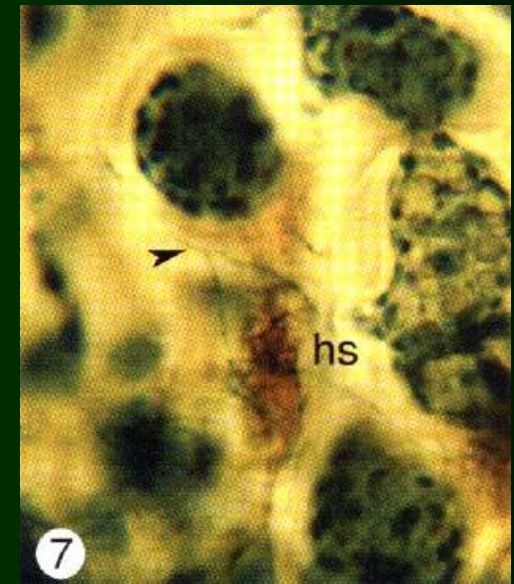
Garbary,
Deckert, 2004



Deckert, Garbary, 2005a



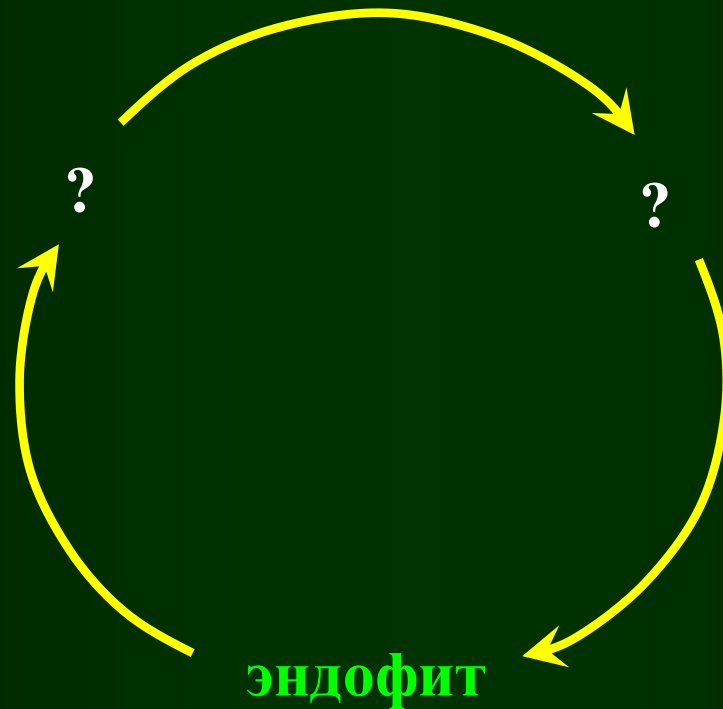
Ризоиды *Vertebrata lanosa* в ткани *Ascophyllum nodosum*. Вокруг ризоидов развивается СВЧ-реакция.



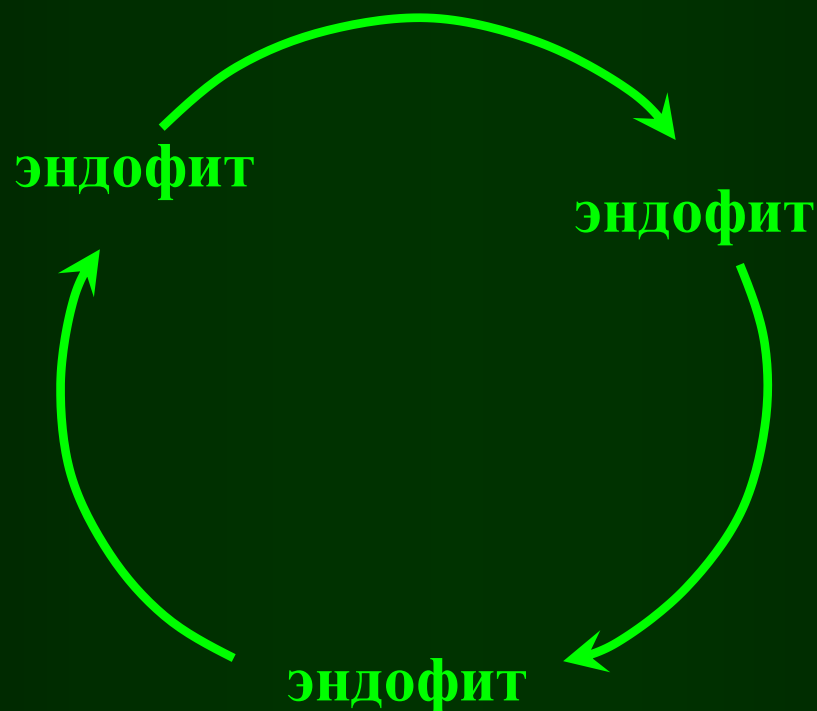
Мицелиальное сплетение вокруг СВЧ-клеток.

Deckert et al., 2005

➤ Существуют грибы, имеющие эндофитную стадию развития.

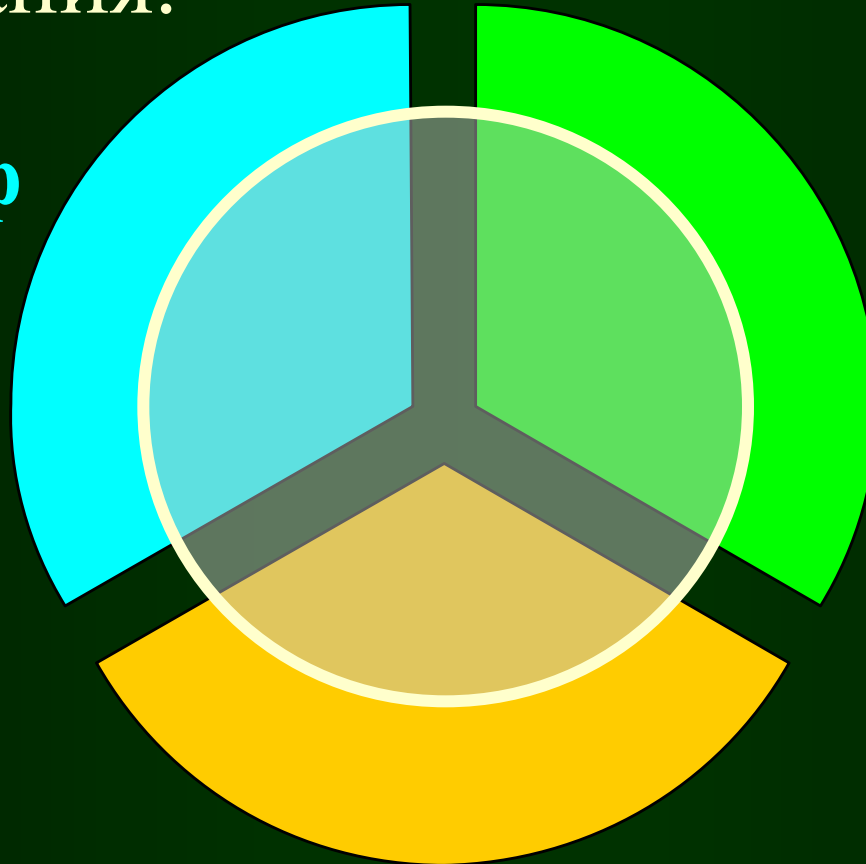


➤ Существуют эндофитные грибы, сопровождающие растение на протяжении всего жизненного цикла.



➤ Существуют грибы, для которых
эндофитизм – один из способов
существования.

Сапротроф



Эндифит

Паразит



Спасибо за внимание!