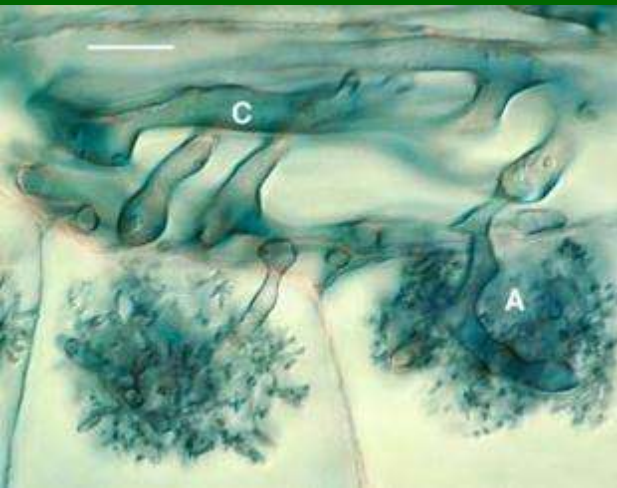


Биоразнообразие грибов.

2



Грибы, ассоциированные с растениями

Очень многие виды грибов *трофически* или *топически* связаны с растениями, возможны *прямые* и *косвенные* связи:

- *фитопатогены* (в основном биотрофы, трофическая связь);
- *эндифиты* (топическая связь, трофический статус не всегда ясен);
- *микоризообразователи* (биотрофы, иногда с сапротрофной активностью, трофическая и топическая связь);
- *сапротрофы* на остатках травянистых и древесных растений (ксилосапротрофы, подстилочные сапротрофы, трофическая связь);
- грибы *ризопланы* (поверхности корня) и *ризосферы* (прикорневой зоны) – топическая группа, иногда с прямыми или косвенными

Грибы в микоризных симбиозах

Микориза – важнейший грибо-растительный симбиоз, оказавший влияние на формирование и дальнейшее функционирование наземной растительности.

Основные черты микоризного симбиоза:

- *в симбиоз включаются* подземные органы растения и гифы гриба, располагающиеся *внутриклеточно* или *в межклеточном пространстве* растения;
- между симбионтами *формируется и развивается* в результате «генного диалога» *специализированная и структурно оформленная контактная зона*, где происходит *транспорт*;
- симбиоз является продуктом *длительной коэволюции партнёров*;
- *степень взаимной зависимости и взаимной выгоды* партнёров может быть *различной и несимметричной*;
- микориза – *мультитрофный комплекс*, включающий набор *ассоциативных микроорганизмов* с различными функциями;

Грибы в микоризных симбиозах

- *отношения в микоризном симбиозе представляют собой континуум от мутуализма до паразитизма.*

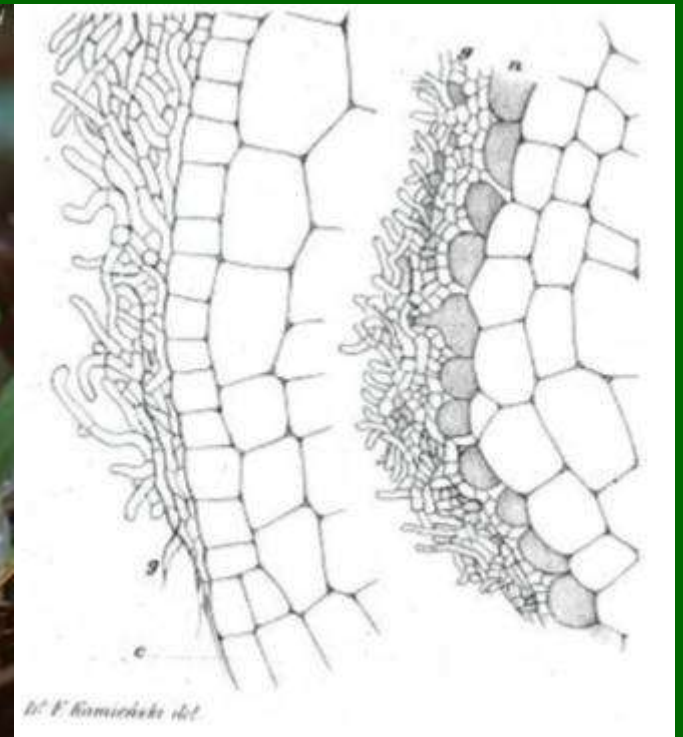
Термином «микориза» обозначают:

- *структуру - модифицированную часть корня, заселённую грибом-микоризообразователем;*
- *тип трофических взаимоотношений между корневой системой растения и микобионтом.*



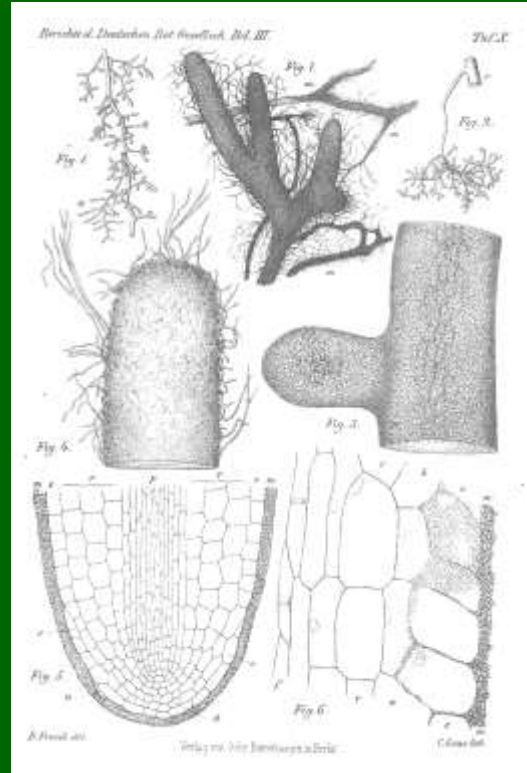
История изучения микоризных симбиозов

Первые сведения – из античности, уже *Теопраст* (371 – 287 гг. до н.э.) указывал на приуроченность отдельных грибов к корням дуба и некоторых других деревьев.



Каменский Франц Михайлович (1851 – 1913): в 1881 г. открыл способ питания бесхлорофильного растения подбельник (*Monotropa hypopithys*)

История изучения микоризных симбиозов



Франк Альберт
Бернард (1839 –
1900): в 1885 г. ввёл
термин «микориза»,
изучал симбиозы
древесных пород, в
частности, бука

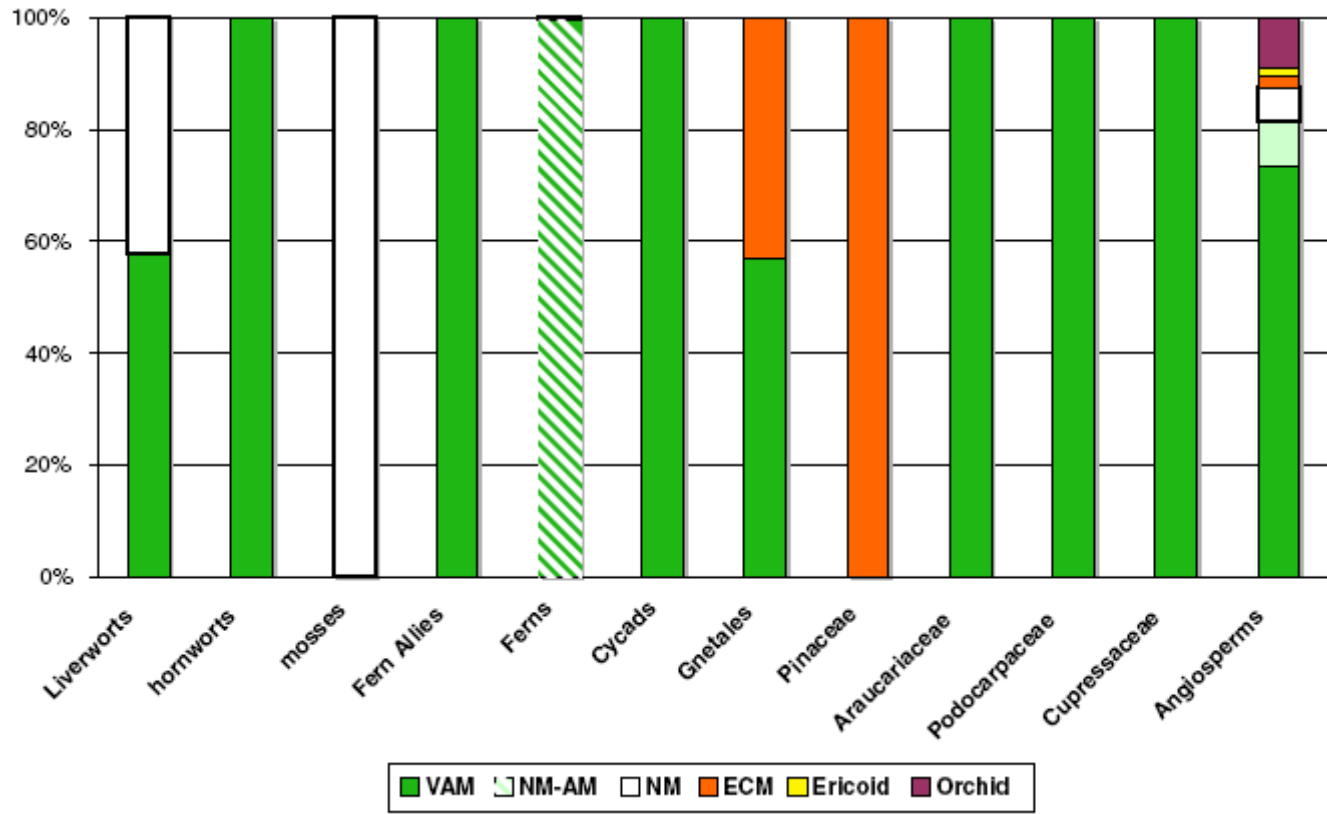
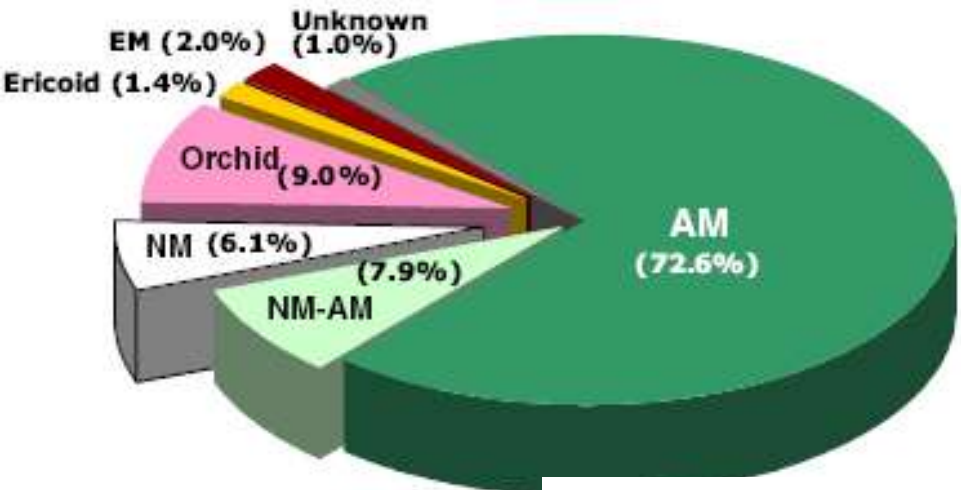
В настоящее время – спектр исследований: разнообразие микобионтов, обмен сигналами при установлении симбиоза, изменения генной экспрессии в симбиозе, специфичность симбиоза, транспортные процессы между симбионтами, эволюция симбиоза и вовлечение новых линий, прикладные аспекты.

Распространённость микоризных симбиозов

(по Brundrett, 2009)

• Только около 6% видов цветковых растений безмикоризны

• Среди растений в целом безмикоризный статус преобладает у зелёных мхов



Грибы в микоризных симбиозах

В микоризные симбиозы вступают 3 отдела грибов:

- отд. **Zygomycota s.l.** (отд. Mucoromycota: п/отд. Glomeromycotina и Mucoromycotina);
- отд. **Ascomycota** (п/отд. Taphrinomycotina, Pezizomycotina);
- отд. **Basidiomycota** (п/отд. Agaricomycotina).

Выделяют 7 типов микориз (Brundrett, 2004) на основании:

- таксономического положения растения;
- таксономического положения микобионта;
- строения контактной зоны.

Одна эволюционная линия грибов может включаться *более чем в один тип микоризного симбиоза*, кроме того, грибы могут быть *способны к свободному образу жизни*.

Типы микориз (по Brundrett, 2004)

арбускулярная

эктомикориза

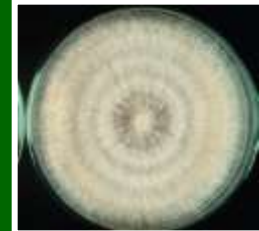
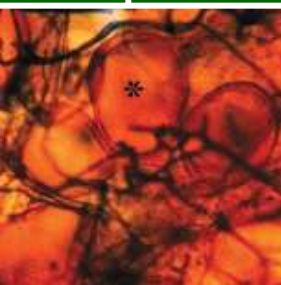
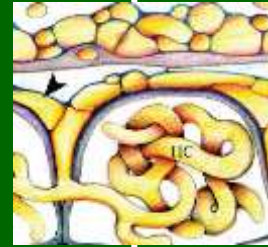
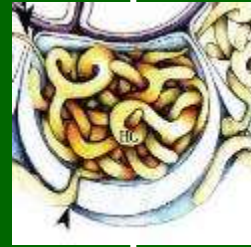
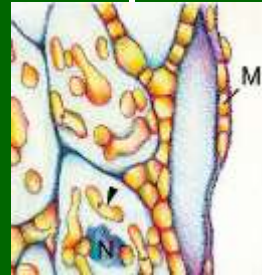
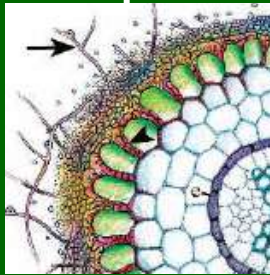
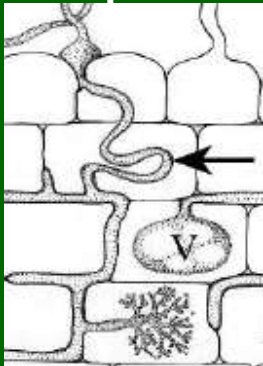
эктэндомикориза

эрикоидная

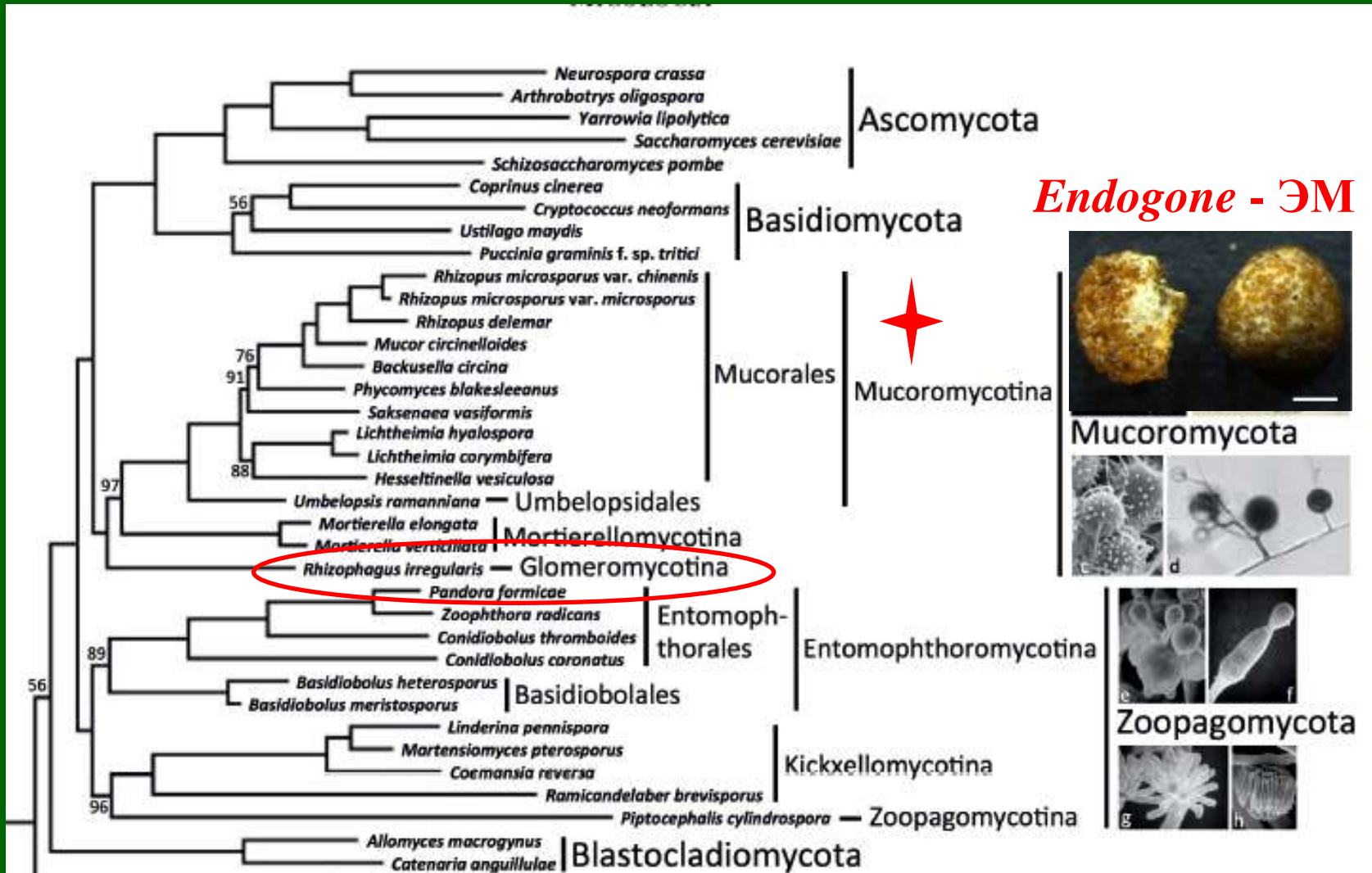
арбустоидная

монотропная

орхидная

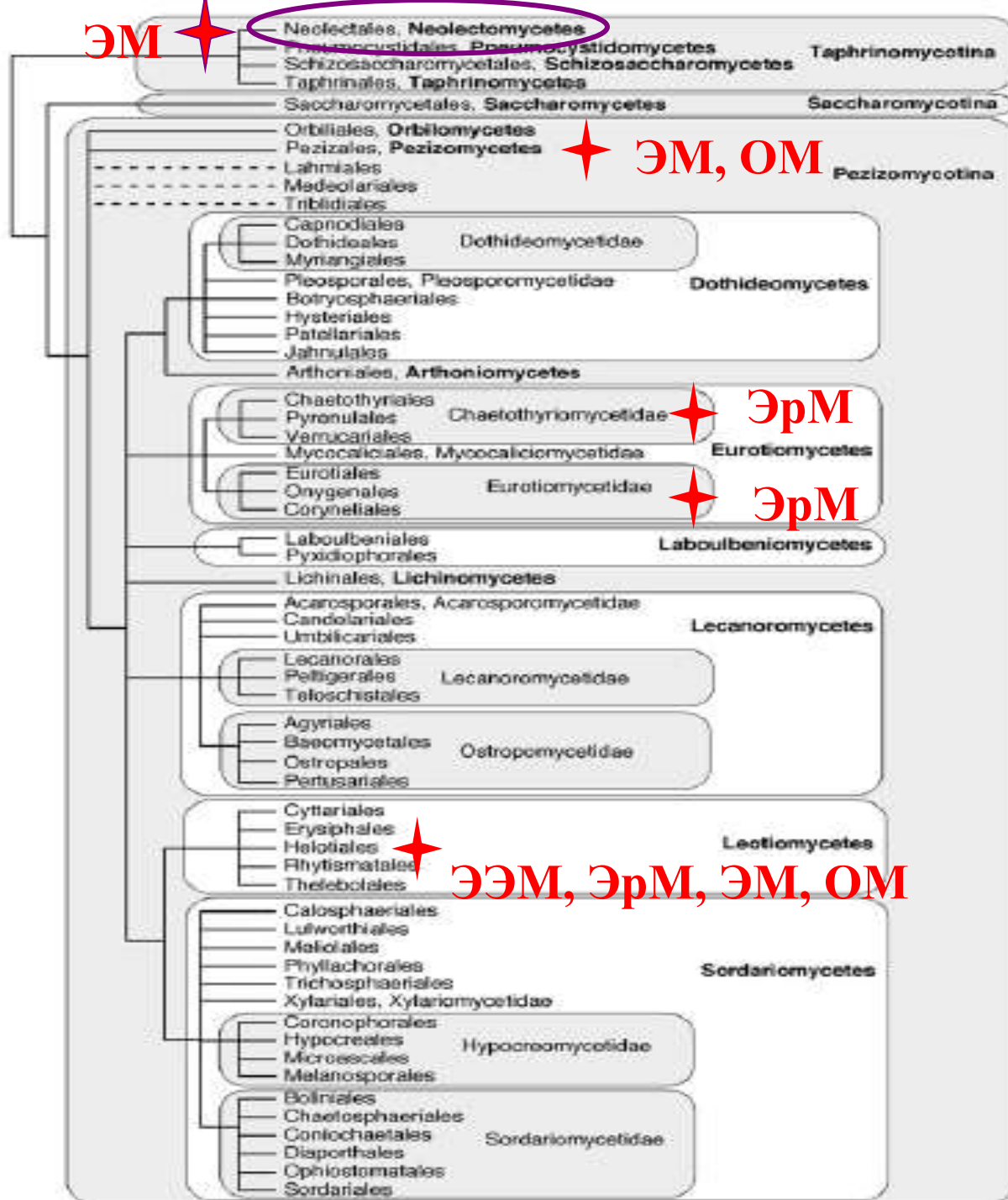


Грибы в микоризных симбиозах: отд. Zygomycota s.l.



(Spatafora et al., 2016)

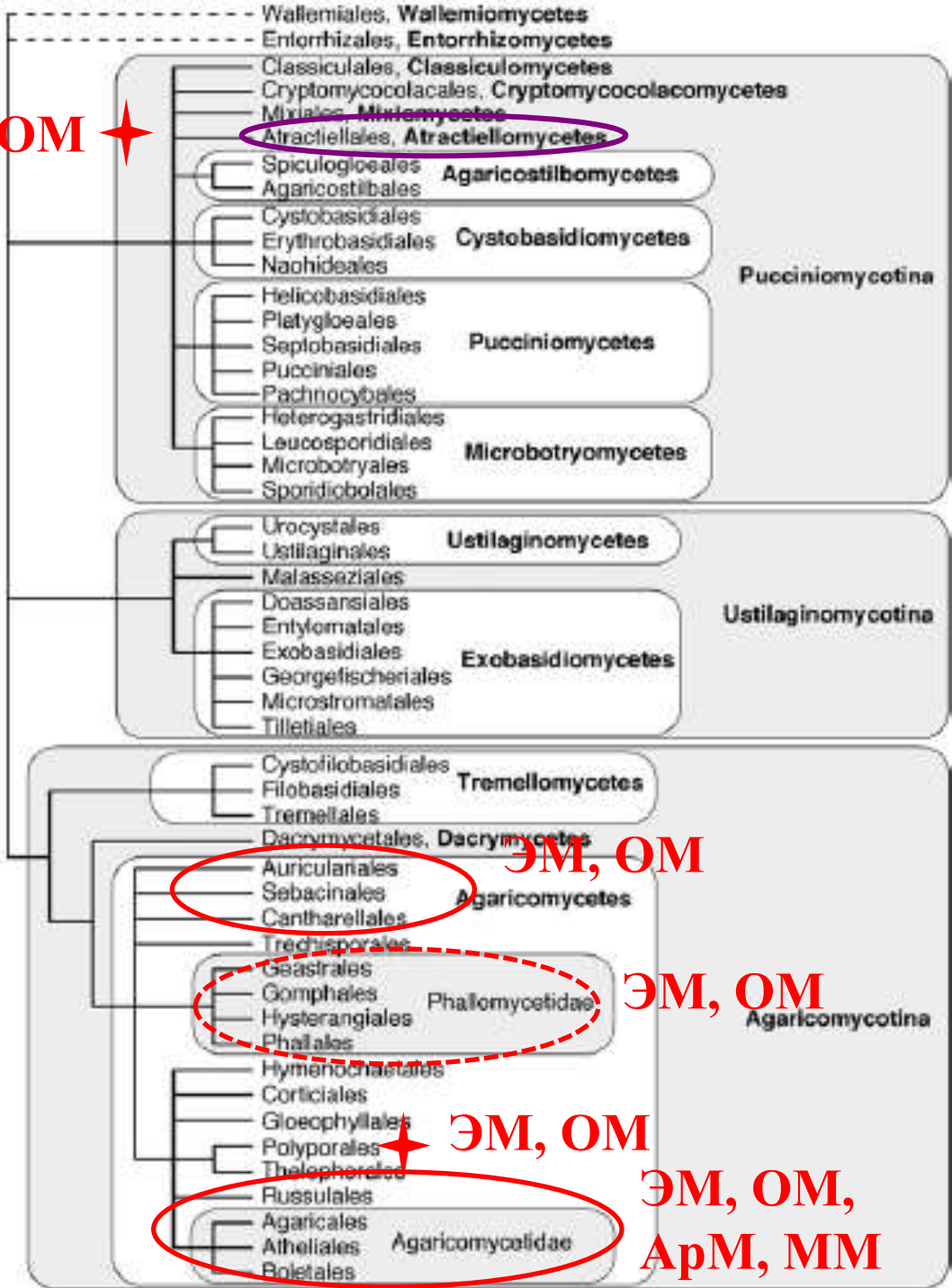
Отдел Ascomycota



(no Hibbett et al.,
2007)

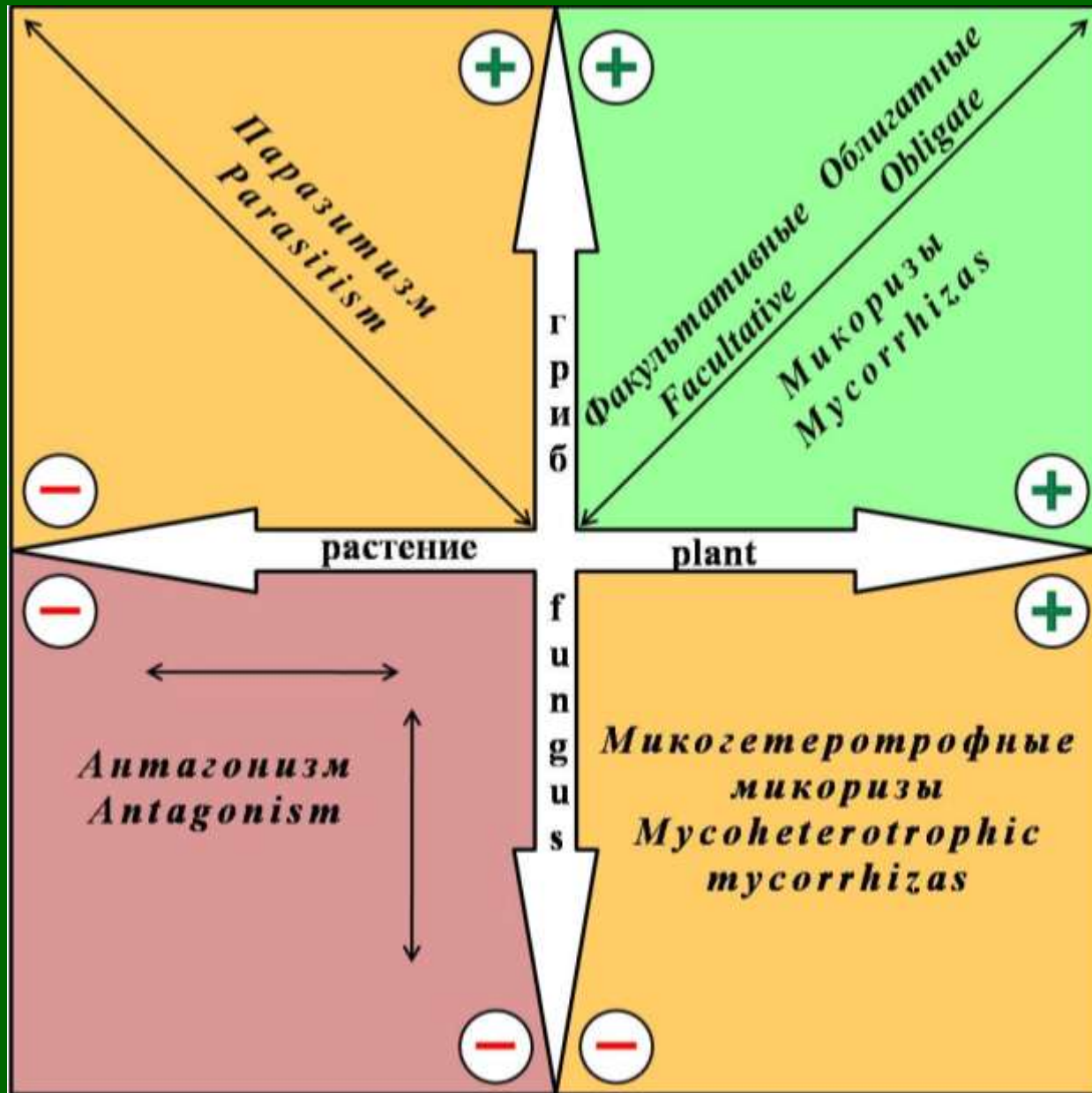
Отдел Basidiomycota

OM ✦



(no Hibbett et al., 2007)

Симбиотический континуум



Типы микориз

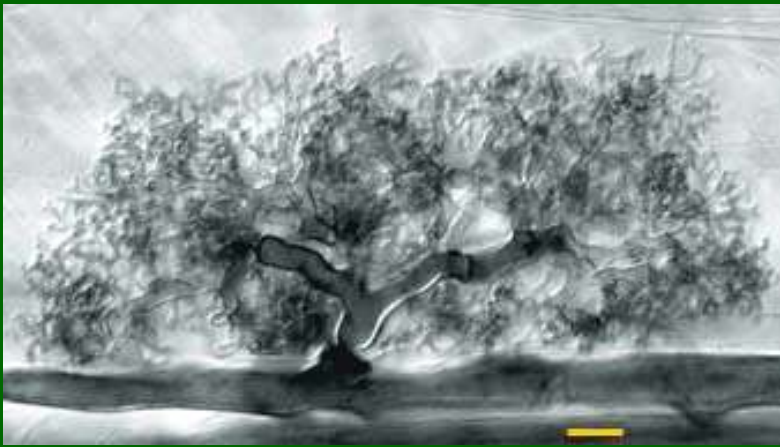
Сбалансированные (мутуалистические) микоризы

Арбускулярная микориза (АМ)

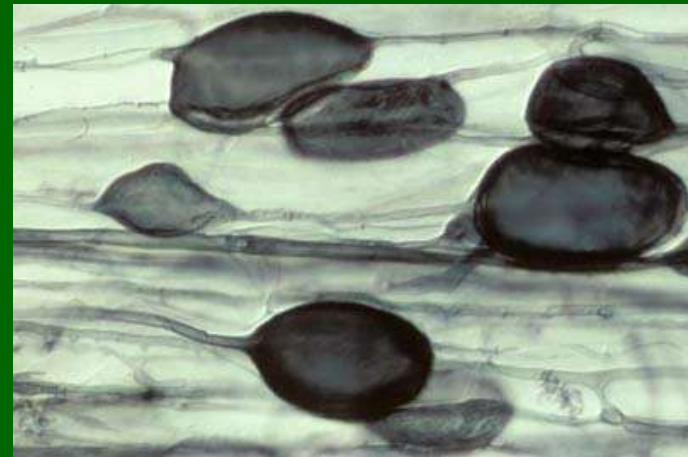
- **Образуют:** около **230 видов грибов** (п/отд. Glomeromycotina, отд. Mucoromycota), облигатно симбиотрофных, и более **200 тыс. видов растений**, иногда факультативно микоризных, преимущественно травянистых, но в тропиках и древесных.
- Основные роды: *Glomus*, *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Entrophospora*.
- Система группы - на основании молекулярных данных, филогения и таксономия существенно изменились.
- Ранее симбиоз считался неспецифичным.
- В спорах и мицелии содержатся эндобактерии.
- Распространены повсеместно, преобладают в тропиках, где отсутствует сезонность, а для почв характерно низкое содержание органических веществ.

Арбускулярная микориза (АМ)

• ранее называли «везикулярно-арбускулярной» микоризой (ВАМ) – по наименованиям основных грибных структур, но везикулы образуются не у всех родов симбионтов (нет у сем. Gigasporaceae), как, впрочем, и арбускулы



арбускула

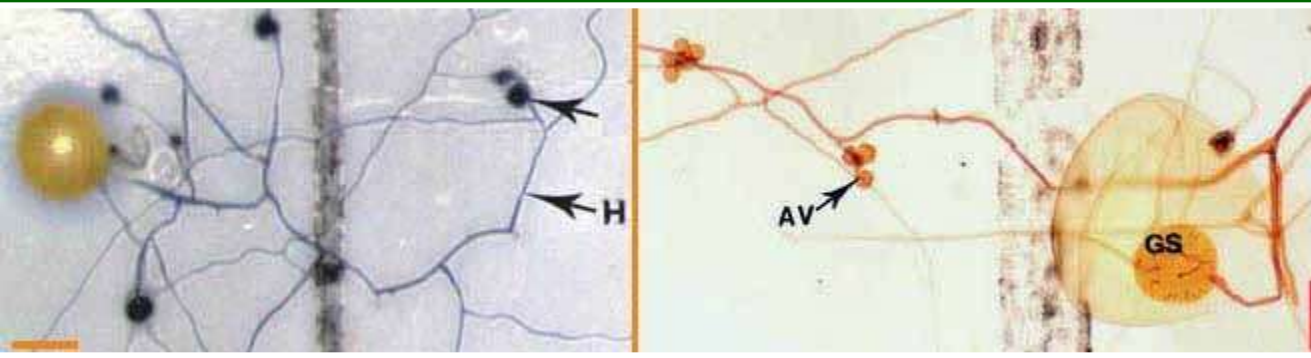


везикулы

Арбускулы – основная зона контакта симбионтов, находятся апопластно в живой растительной клетке.

Везикулы – запасающие структуры – тонкостенные, вздутые, часто наполненные липидами, межклеточные или внутриклеточные.

Арбускулярная микориза (АМ)



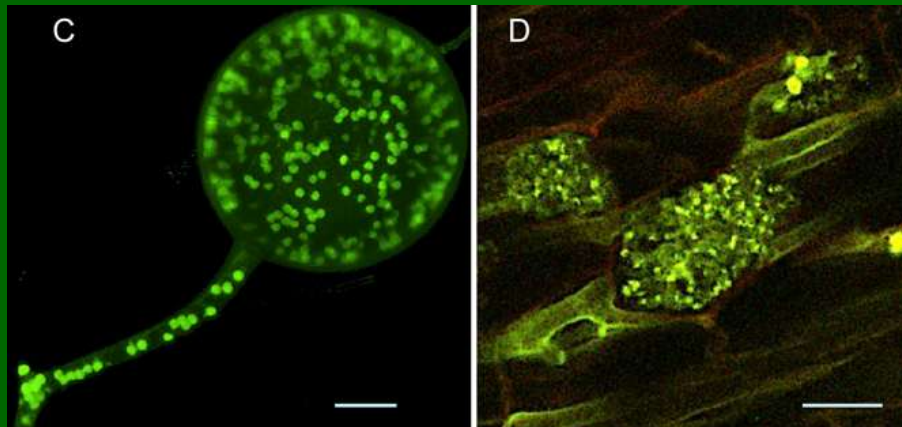
Прорастающие споры *Gigaspora decipiens* (слева), *Scutellospora canadensis* (справа).

Свободные гифы – находятся в почве, осуществляют поглощение питательных веществ, распространение симбиоза, образование спор. Существуют толстые «поисковые» гифы и тонкие «поглощающие» (Friese, Allen, 1991).



Микоризная корневая система, окруженная свободным мицелием (стрелка) со спорами (S), *Glomus mosseae*.

Генетическая организация АМ грибов



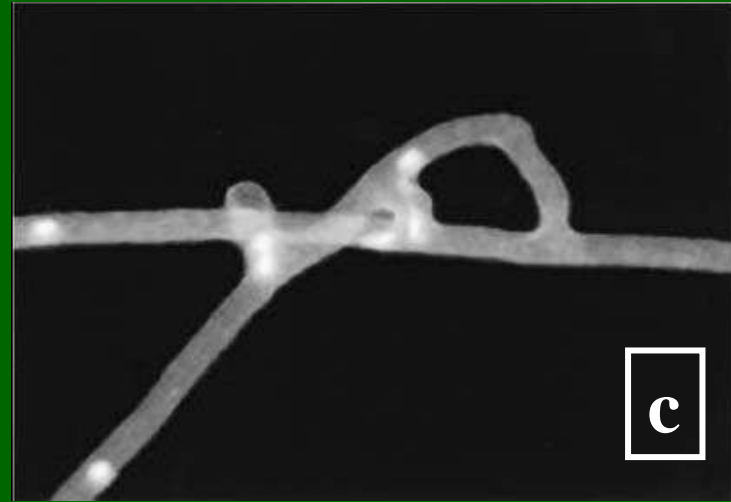
Rhizophagus irregularis – недавно геном был расшифрован полностью (Tisserant *et al.*, 2013). Выявлено 28232 кодирующих белок генов.

Как и у других симбионтов снижено количество генов, отвечающих за разрушение полисахаридов КС растения и токсичные вторичные метаболиты.

Обнаружены гены, связанные с половым процессом.

Отсутствуют некоторые ключевые гены первичного метаболизма.

Анастомозы между гифами АМ грибов



(a) Анастомоз (стрелка) между гифами свободного мицелия *Glomus mosseae*.

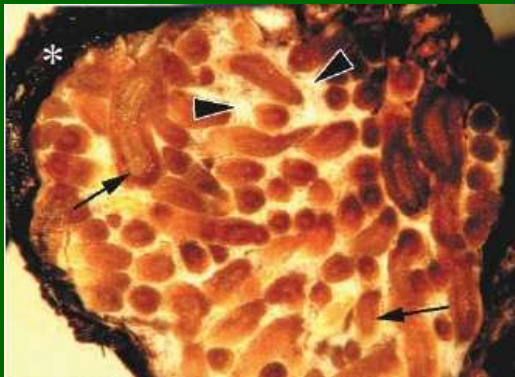
(b) Несовместимость (стрелка) между гифами *Glomus mosseae* географически удаленных изолятов. Образуется септа (стрелка), отсутствует ферментативная активность.

(c) Анастомоз между гифами *Glomus mosseae*, окраска DAPI. Ядра расположены в середине мостика (стрелка).

(Smith, Read, 2008)

Эктомикориза (ЭМ)

- **Образуют:** около **5-6 тыс. видов растений**, почти исключительно древесных или кустарников из Голосеменных (сем. Pinaceae, Cupressaceae) и Покрытосеменных (**18 семейств**, из которых важнейшие Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, Tiliaceae).
- Среди **травянистых растений** ЭМ указана для *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) и *Polygonum viviparum* (Polygonaceae), а также видов рода *Carex* с *Cortinarius cinnamomeus*.
- Преобладают в лесах умеренной зоны с выраженной сезонностью и высоким содержанием органики в почвах.



Эктомикориза (ЭМ)

- около **8 тыс. видов грибов**: преимущественно отд. Basidiomycota (Agaricomycetidae, Агарикоидные и Гастероидные – сем. Amanitaceae, Hygrophoraceae, Tricholomataceae, Cortinariaceae, Boletaceae, Russulaceae, Pisolithaceae, Sclerodermataceae), реже представители отд. Ascomycota, в основном, Pezizomycetes.
- Микоризные симбионты произошли от сапротрофов около 180 млн л. назад (*Kohler et al., 2015*).



Amanita



Pisolithus

Специфичность ЭМ симбиозов: генералисты



Cenococcium + Picea

Cenococcium geophilum формирует так называемую «черную микоризу» более чем со **130 видами** деревьев и кустарников в лесных сообществах северного полушария. Выяснено, что это - **комплексный вид** (*Douhan et al., 2007*)



Cairney JWG 2002 *Pisolithus* – death of the pan-global super fungus. *New Phytologist* 153 2, 199–201.

Pisolithus tinctorius = 11 видов

Специфичность ЭМ симбиозов: специфичные симбионты



Специфичность не всегда *симметрична*, чаще присуща *микобионтам*.

Pisonia grandis (Nyctaginaceae) – пример «односторонне» специфичного ЭМ растения.



Rhizopogon

(Только Pinaceae)



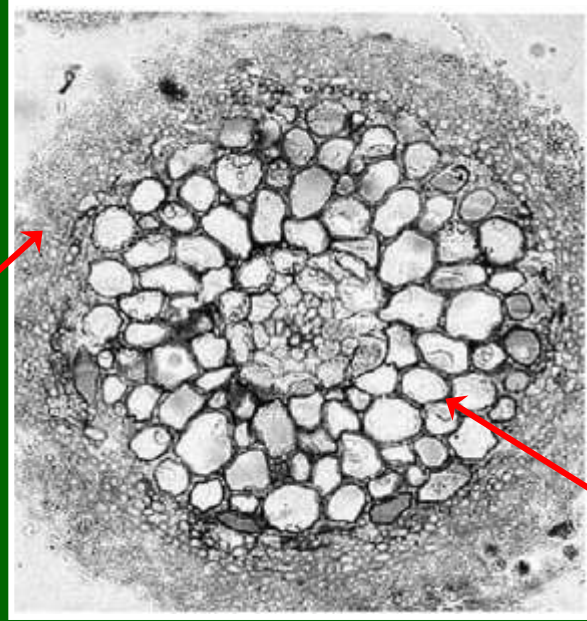
Suillus



Alrova

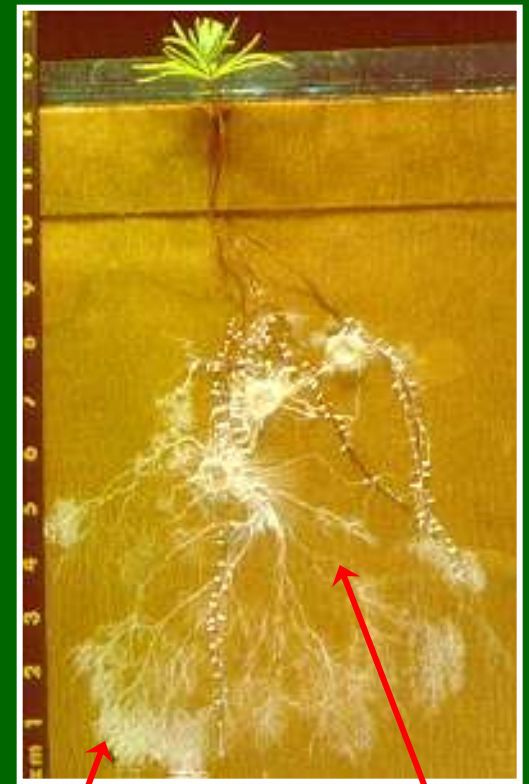
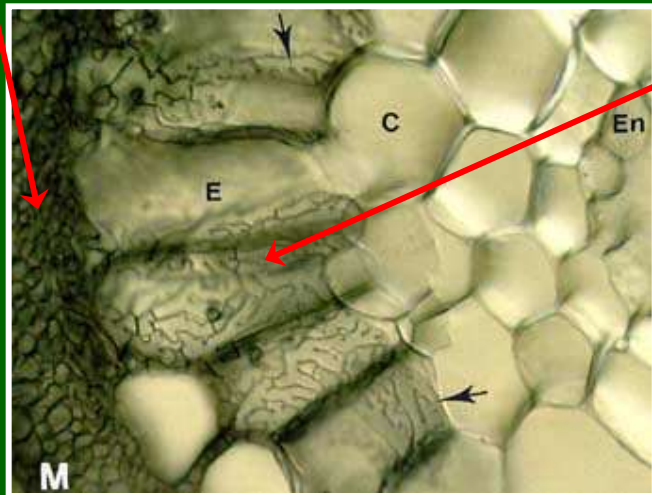
(Только *Alnus*)

Эктомикориза (ЭМ)



чехол

сеть Гартига



свободный
мицелий

Внутриклеточных структур
в норме не образуется

Эктомикориза (ЭМ)

Тем не менее, внутриклеточная колонизация наблюдается в аскомицетных физиологически активных микоризах:

липа + *Tuber borchii*,

бук + *Lactarius subdulcis* + *Leucoscypha leucotricha*
(*Montanini et al., 2003; Brand, 1992*).

Трюфельные грибы часто развиваются в стареющих корнях.



Tuber borchii



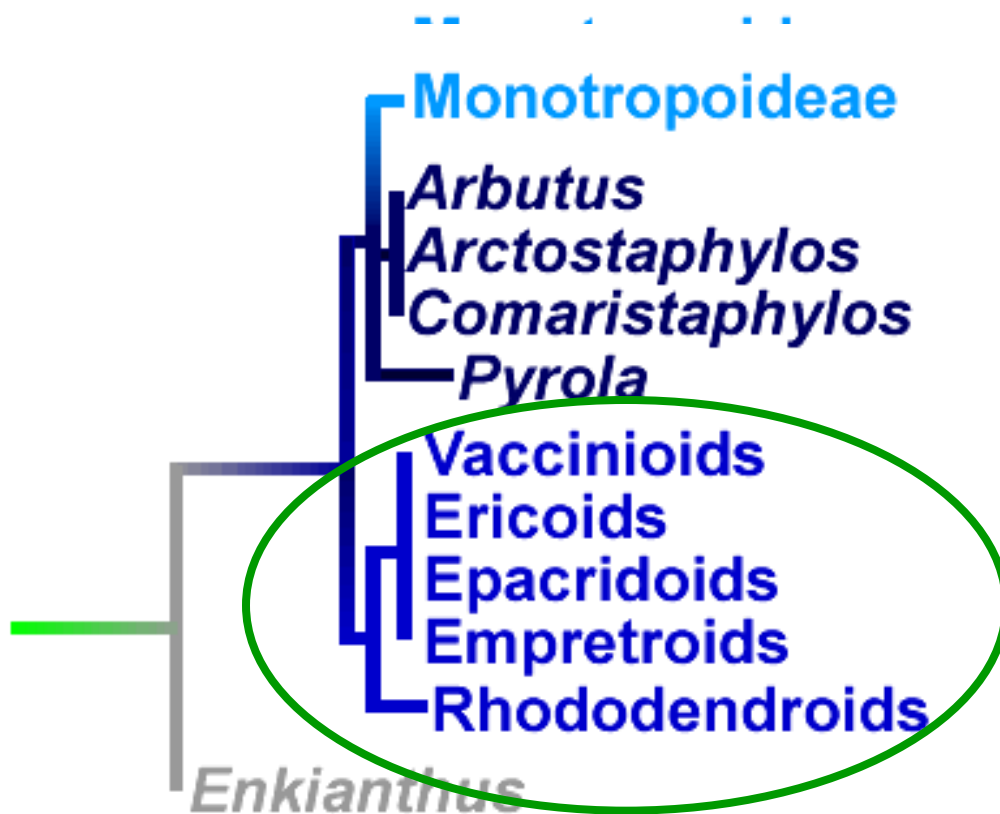
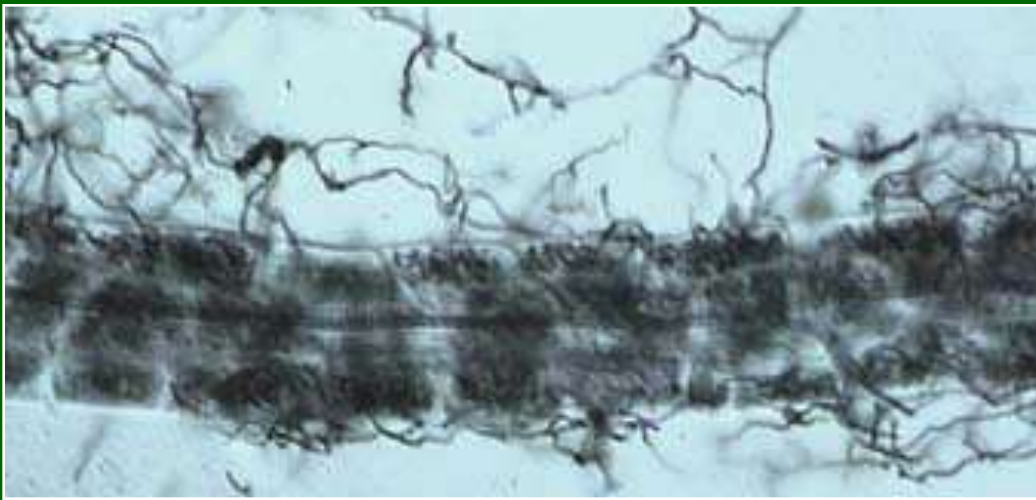
*Lactarius
subdulcis*



Leucoscypha leucotricha

Эрикоидная микориза (ЭрМ)

Образуют: представители пор. Ericales (5 п/сем. из Ericaceae Северного и Южного полушария: Ericoideae, Cassiopoideae, Harrimanelloideae, Vaccinioideae, Styphelioideae). В целом для порядка характерно **4 типа** микориз, включая арбускулярную, эрикоидный тип – самый эволюционно молодой (*Selosse et al., 2007*).



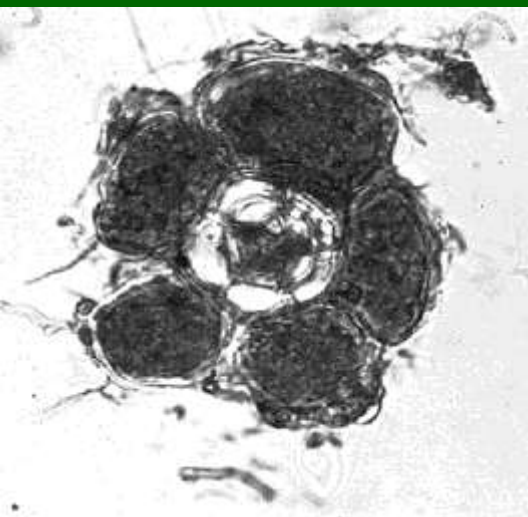
Эрикоидная микориза (ЭрМ)

Микобионты: аскомицеты из кл. *Leotiomycetes* (*Rhizoscyphus ericae* и его анаморфа *Scytalidium vaccinii*), *Melinomyces*, *Oidiodendron maius* и *Eurotiomycetes* (*Capronia*); базидиомицеты из пор Sebacinales подгруппа В (кл. *Agaricomycetes*).

Микобионты могут формировать *микоризы других типов* (ЭМ) и быть *эндофитами* (ТСЭ), обладают сапротрофной активностью.

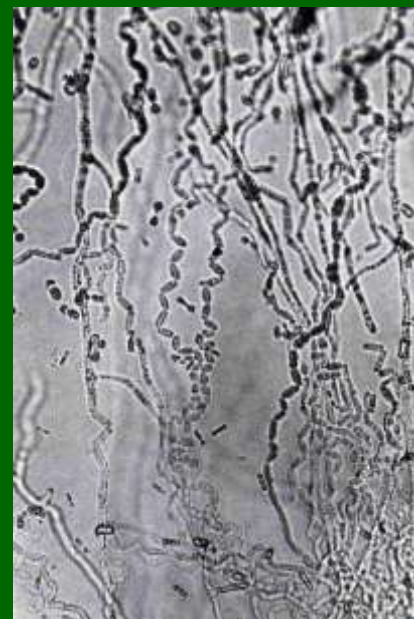
Всего около **130 видов** микобионтов, в основном микромицеты.

Комплексный таксон *Rhizoscyphus ericae* формирует микоризу с **25 родами** (*Calluna*, *Erica*, *Vaccinium*) и **2 тыс.** видов деревьев и кустарников сем. *Ericaceae* в северном полушарии.

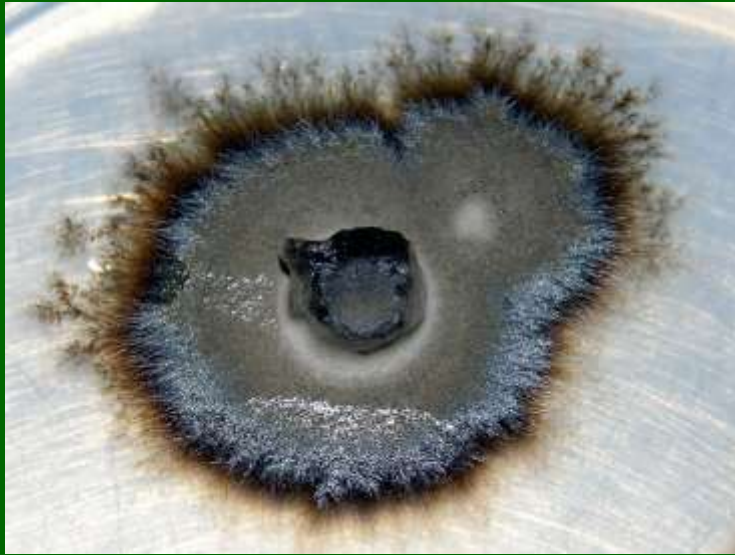


Calluna

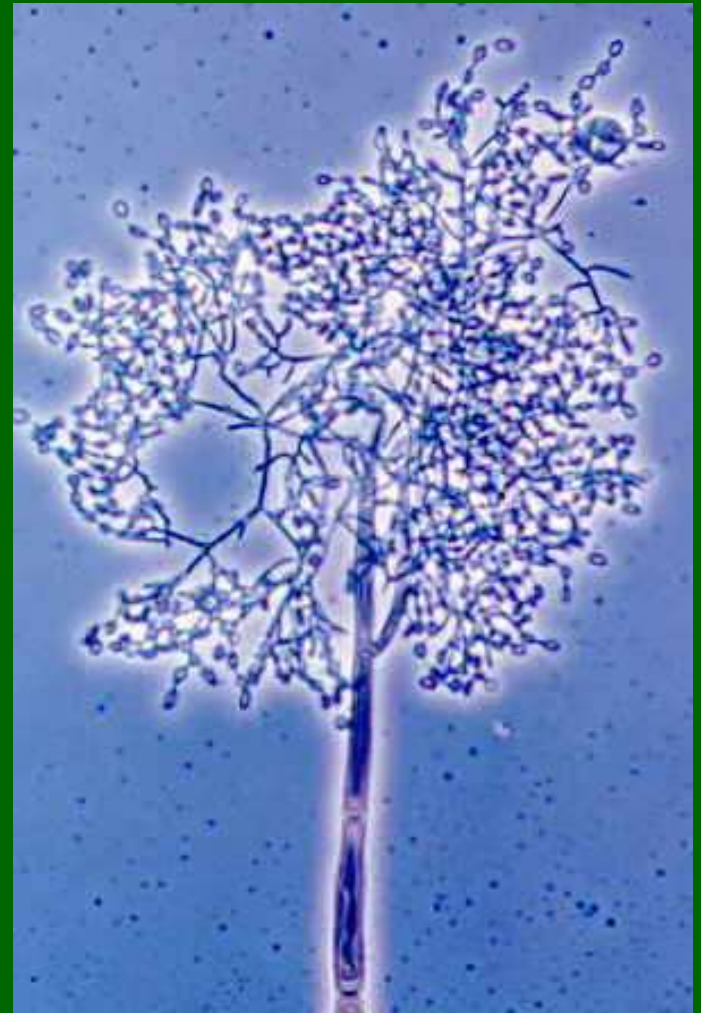
зигзагообразные
гифы



Эрикоидная микориза (ЭрМ)



Rhizoscyphus ericae



Oidiodendron maius



Sebacina



Эрикоидная микориза (ЭрМ)

Вопрос о специфичности открыт: она не показана точно, но может следовать из малого размера соседствующих друг с другом генет микобионтов.

- Вересковые доминируют в болотных ценозах, на почвах с очень низким содержанием азота и под пологом бореального леса.
- Все их местообитания характеризуются олиготрофными почвами с низкими значениями рН и наличием ряда факторов, вызывающих стресс растений (большое количество металлов в почве, сильно пониженная или повышенная влажность, повышенные или пониженные температуры и др.).



Колонизация волосковидного корня микобионтом (* - точка входа)

Поздняя стадия разрушения ЭрМ в корнях *Rhododendron ponticum*.

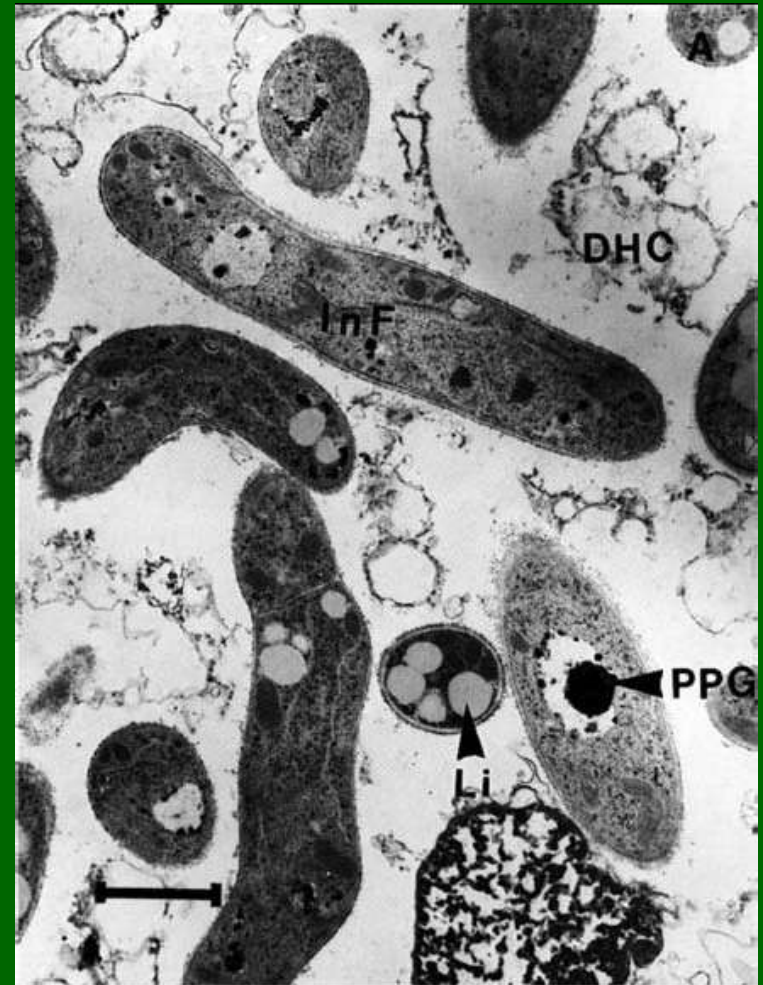
Цитоплазма растения (DHC) почти полностью разрушена, в то время как гифы (InF) очевидно жизнеспособны.

Видны капли масла (Li) и полифосфатные гранулы (PPG).

Видны капли масла (Li) и полифосфатные гранулы (PPG).

Деление - 1 μm .

(no Duddridge, Read, 1982b).



Арбутоидная микориза (АрМ)

- **Образуют:** представители пор. Ericales (п/сем. Arbutoideae – *Arbutus*, *Arctostaphylos* и сем. Pyrolaceae)



Arbutus

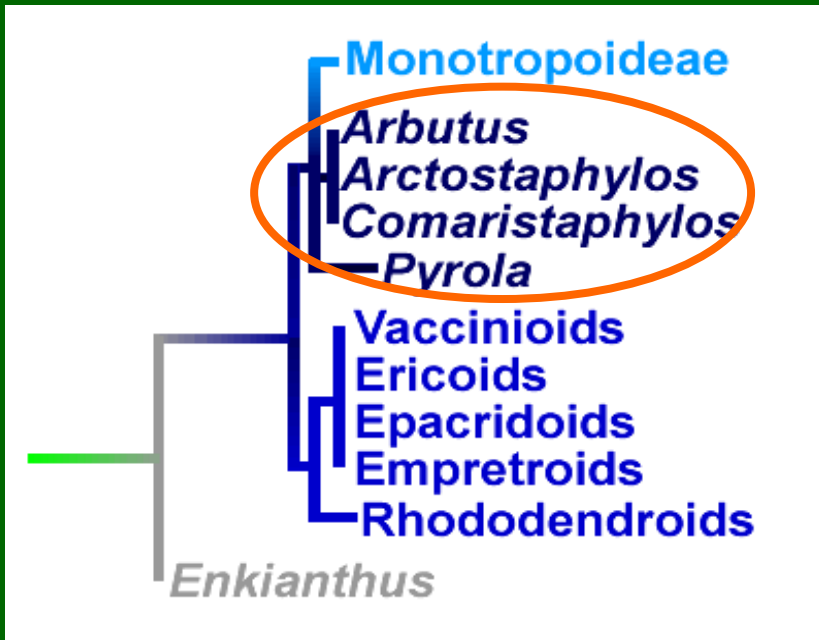


Arctostaphylos



Pyrola

Арбутоидная микориза (АрМ)



• **Микобионты:** агарикоидные базидиомицеты, образующие эктомикоризу с хвойными (*Hebeloma*, *Cortinarius*, *Tomentella*, *Russula*, *Sebacina*, *Suillus*, *Tricholoma*, *Lactarius* и др.), реже аскомицеты



Cortinarius



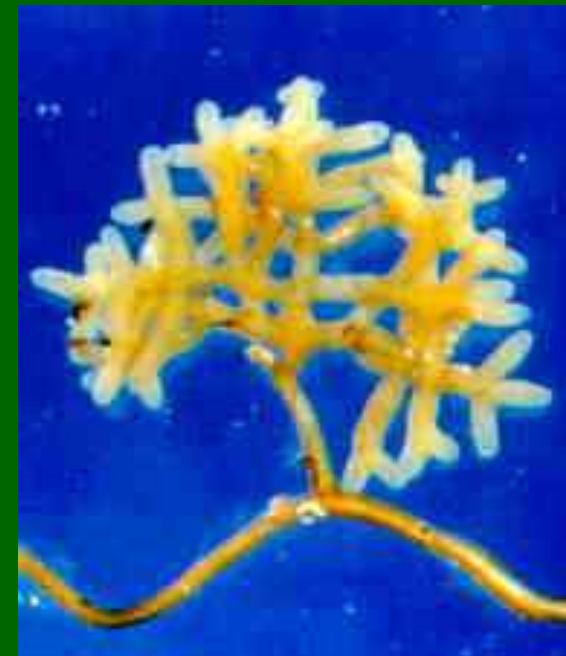
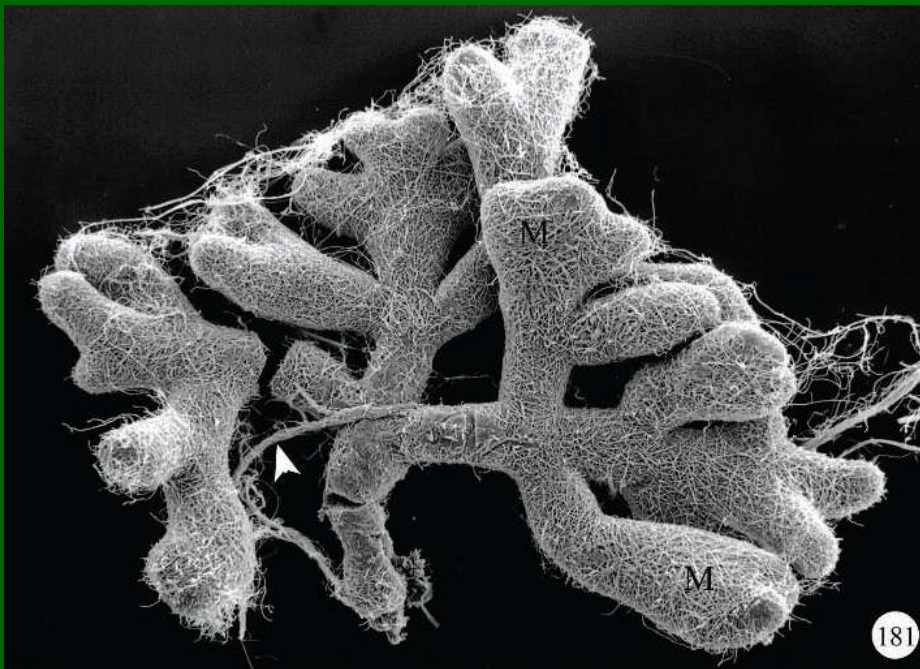
Russula



Tricholoma

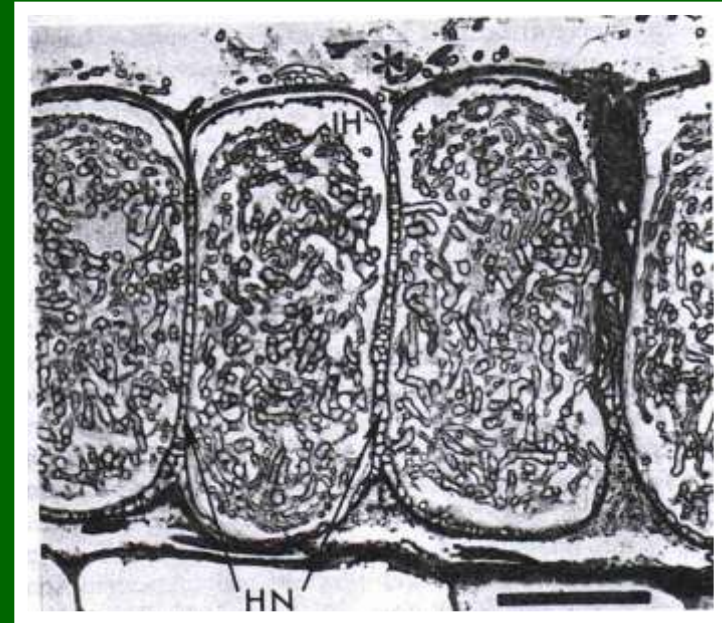
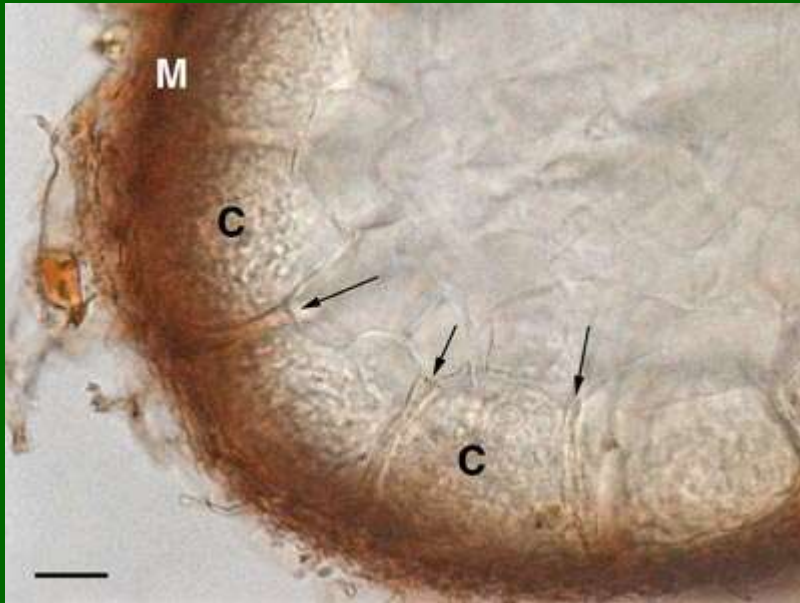
Арбутоидная микориза (АрМ)

- Как в ЭМ, имеются чехол и сеть Гартига.
- Корневые окончания могут быть морфологически изменены.
- Внутри клеток расположены клубки гиф.



микоризное окончание *Arbutus menziesii*

Арбутоидная микориза (АрМ)



Микориза *Arbutus unedo*:
Сеть Гартига (стрелки), клубки
(С) и чехол (М)

клубки гиф в клетках растения

Эксплуативные микоризы: паразитизм растения на микобионте

Mycologist, Volume 19, Part 3 August 2005. ©The British Mycological Society Printed in the United Kingdom.
DOI: 10.1017/S0269915X05003046

Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi
in myco-heterotrophs and **debunking** the 'saprophytic'
plant myth

JONATHAN R. LEAKE

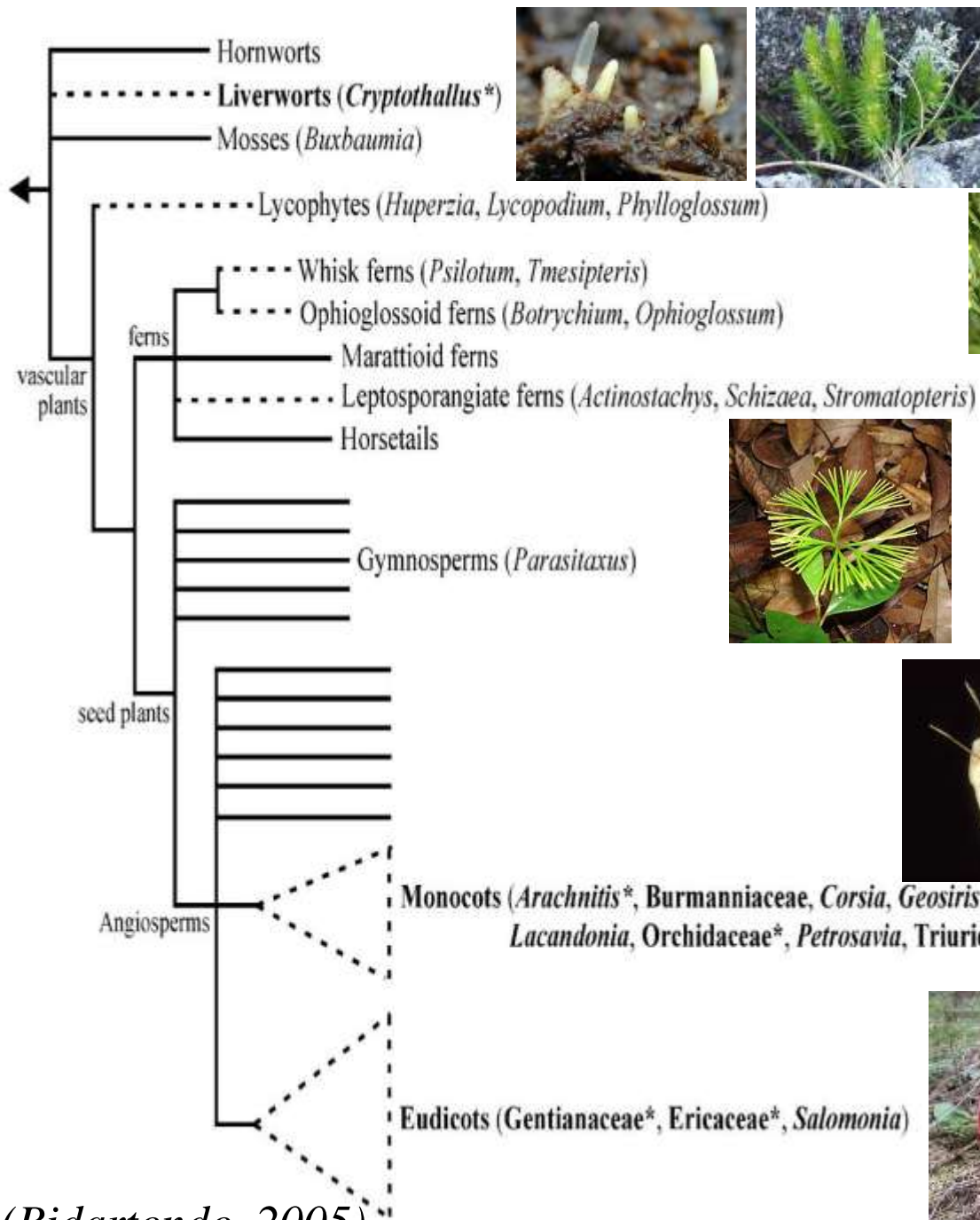


Monotropastrum

Voyria



Линии растений, в которых развивалась микогетеротрофия



(Bidartondo, 2005)

Монотропоидная микориза (ММ)

Тип микоризы, состоящий из 3 компонентов:

Зеленое древесное растение

Гриб, образующий с ним эктомикоризу

Бесхлорофилльное растение из сем Monotropaceae, паразитирующее непосредственно на грибе и опосредованно – на растении (**эпипаразитизм на эктомикоризе**)



Sarcodes



Hemitomes



Pterospora



Monotropa

Микобионт: базидиомицеты из 5 семейств (основные роды *Russula*, *Lactarius*, *Boletus*, *Suillus*, с гипогейными ПТ *Rhizopogon*, *Gautieria*).

Общая черта – способность к образованию эктомикоризы.

Вид растения взаимодействует с видом или группой близких видов микобионтов.



*Pterospora
andromedea*



*Rhizopogon
salebrosus*



*Sarcodes
sanguinea*



*Rhizopogon
ellenae*



*Russula
paludosa*



*Monotropa
uniflora*



*Russula
integra*

- Симбиоз очень **специфичный**, что и определяет распространение растений из Monotropaceae.
- Многие виды способны выживать в условиях сильного затенения
- Проблема поиска хозяина решается посредством наличия **периода покоя** у семян с последующим прорастанием в ответ на специфичную стимуляцию со стороны хозяина, как и в случае паразитов.
- Показано, что микогетеротрофы (*Sarcodes*) **стимулируют** рост и **микоризообразование** гриба-симбионта.
- Микобионт размножается преимущественно **вегетативно**, что значительно замедляет выработку ответа грибной популяции с целью избежания эипаразитизма.
- Отбирая «свой» микобионт и стимулируя его развитие, микогетеротрофные растения способны значительно **изменять структуру сообщества ЭМ грибов**, хотя и на небольших расстояниях



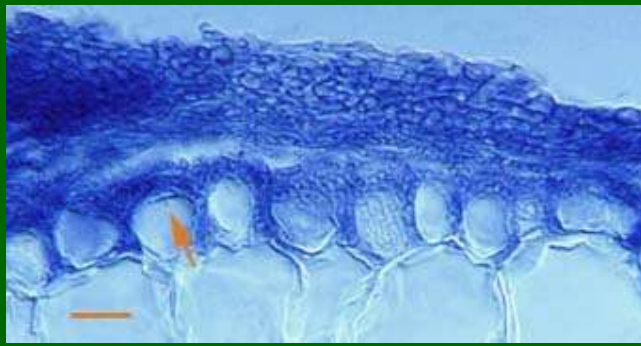
Sarcodes

*Allotropa
virgata*

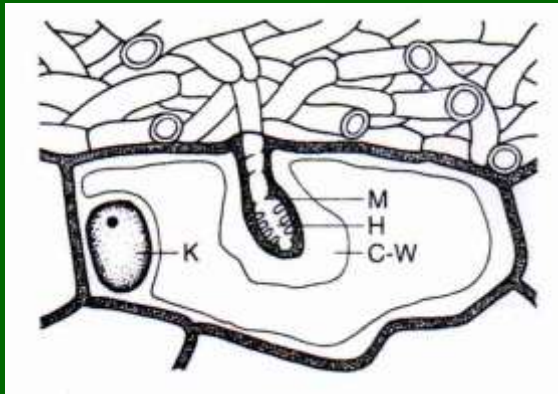


Tricholoma magnivelare

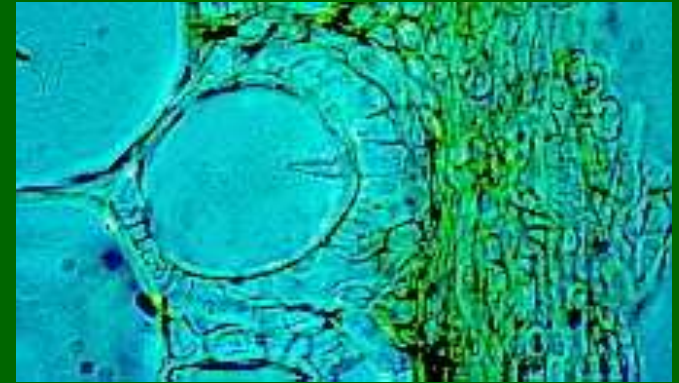




Структура, аналогичная сети Гартига в эпидермисе, не заходит в клетки коры. Туда проникают отдельные гифы, образуя гаустории в виде шипа. Их количество зависит от времени года.

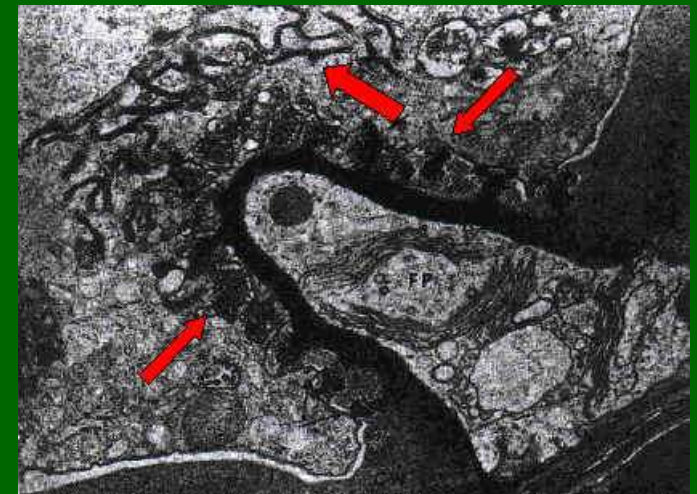


«Гаустория» (шип) действует в обратном направлении: вещества движутся не в гифу, а от нее - в клетку растения.



Кончик шипа вскрывается, и в цитоплазму разворачивается мембранный мешочек, куда выходит содержимое шипа. Напрямую в цитоплазму оно не попадает.

Внутриклеточные выросты в клетке коры, отходящие от шипа (показаны красными стрелками)



Орхидная микориза (ОМ)

Образуют около 35 тыс. видов сем. Orchidaceae (все микогетеротрофны на ранних стадиях развития, а около 200 видов – на протяжении всей жизни). По степени обеспеченности органическими веществами выделяют 3 линии:

1. Фотосинтезирующие зеленые растения открытых местообитаний



Cypripedium



Goodyera repens

2. Зеленые орхидеи затененных местообитаний (эпифиты в кронах, наземные под пологом леса).



Encyclia tampensis

3. Абсолютно бесхлорофильные микогетеротрофы
(около 200 видов)



Gastrodia elata



Galeola lindleyana

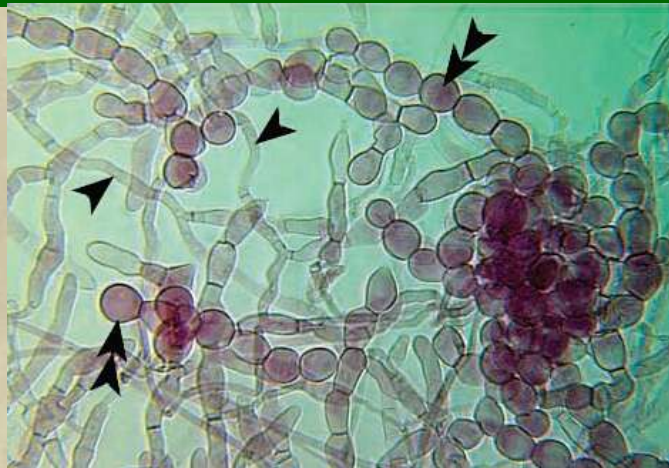


Neottia nidus-avis

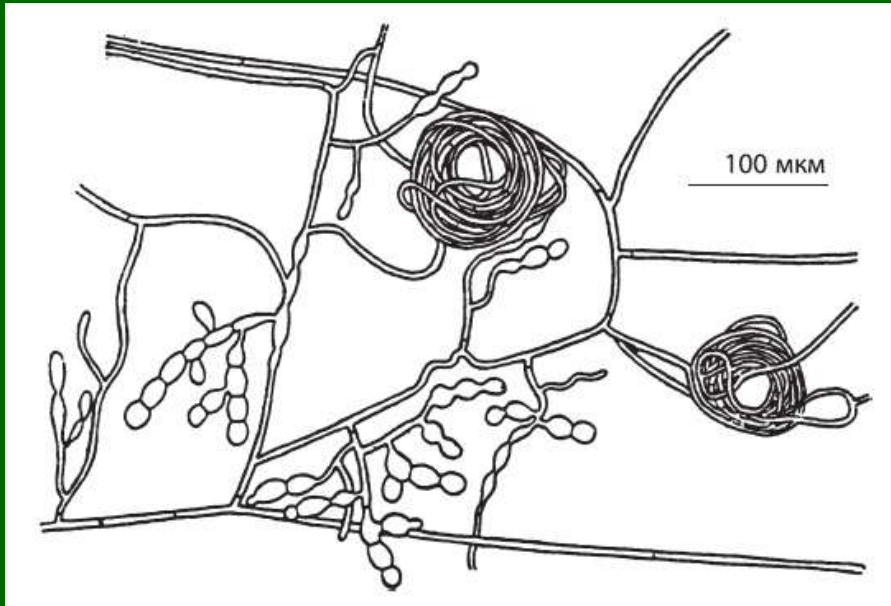
Орхидная микориза (ОМ)

Микобионты: преимущественно отд. Basidiomycota: телеоморфы комплексного таксона *Rhizoctonia* (сем. Ceratobasidiaceae, Tulasnellaceae) и ряд агариикоидных и афиллофороидных представителей (виды родов *Armillaria*, *Hymenochaete*, *Thelephora*, *Tylospora*, *Piloderma*, *Sebacina*, *Tremellodon*) являющихся сапротрофами, ЭМ грибами или паразитами растений иногда аскомицеты.

Трофическая принадлежность большинства симбиотических видов рода *Rhizoctonia* неизвестна.



Rhizoctonia-подобные грибы



Rhizoctonia repens
(=*Tulasnella calospora*)
(из Bernard, 1909)

- При выделении микобионтов из тканей орхидных и непосредственно из пелотонов часто встречались так называемые «ризоктониевые грибы» (Bernard, 1902; 1904; 1909)
- Морфология этих грибов весьма скудна: отмечены гифы без пряжек и монилиоидные клетки, образующие микросклероции
- Специфичность орхидной микоризы долгое время была недооценена (Curtis, 1937 и др.)

Базидиомицетные микобионты орхидных микориз



Mycena



Armillaria



Fomes

Базидиомицетные микобионты орхидных микориз



Tomentella



Thelephora



Sebacina



Tremellodendron



Tulasnella



Hymenochaete

Смена микобионнта в течение цикла развития растения



1. *Mycena osmundicola*

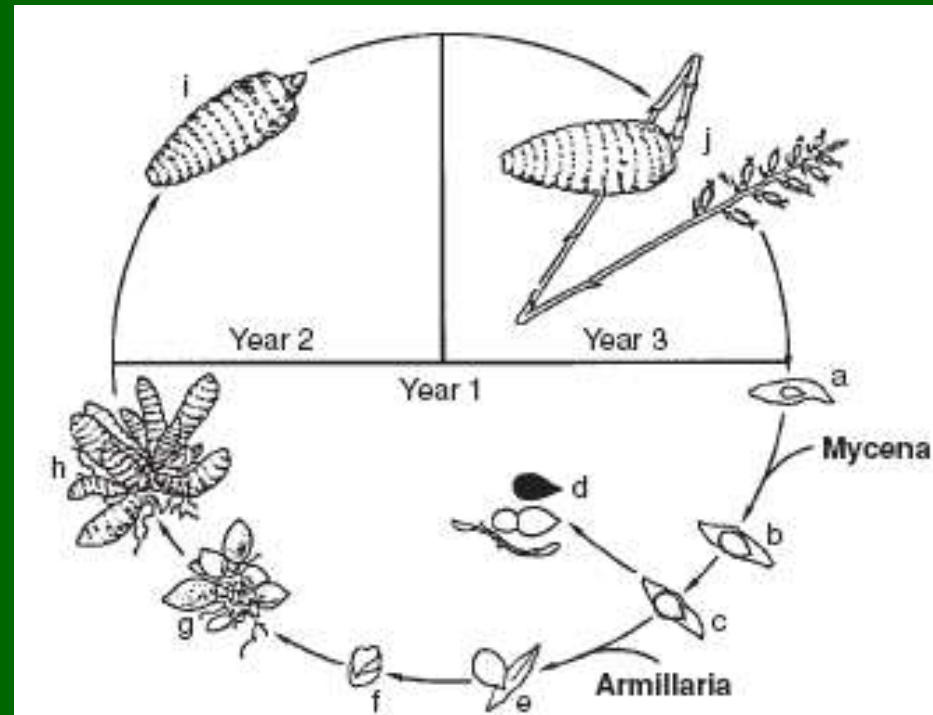


2. *Armillaria mellea*

Gastrodia elata

1. Сапротроф, специализированный, слабая конкурентоспособность
2. Паразит, агрессивный, универсальные способности к разложению субстрата

(Xu, Guo, 2000)



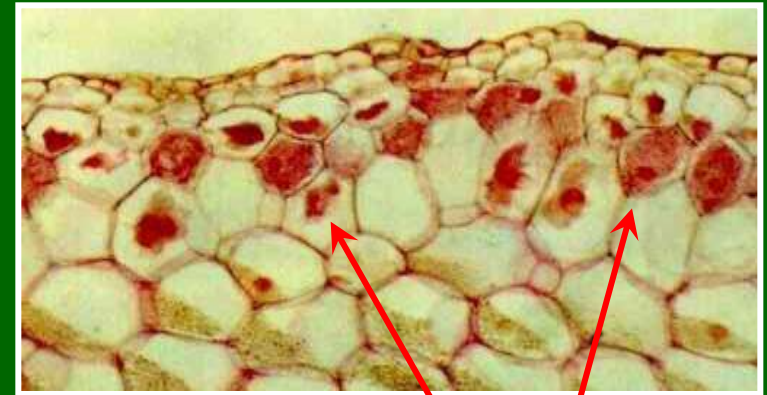
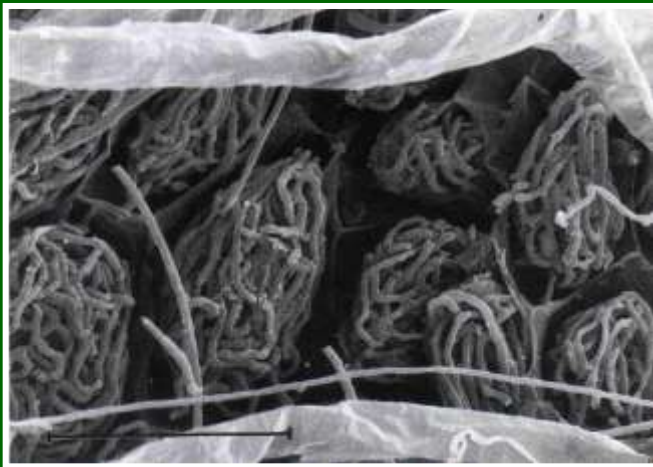
Инфекция грибом-микоризообразователем не всегда ведет к образованию симбиоза.

Развитие взаимоотношений может происходить тремя путями:

1. образование симбиоза
2. паразитизм гриба, ведущий к угнетению и гибели растительного зародыша (протокорма - зародышевого клубенька)
3. отторжение симбионта растительной клеткой .

Колонизация грибом происходит на стадии протокорма.

На этой стадии все Орхидные облигатно микотрофны.

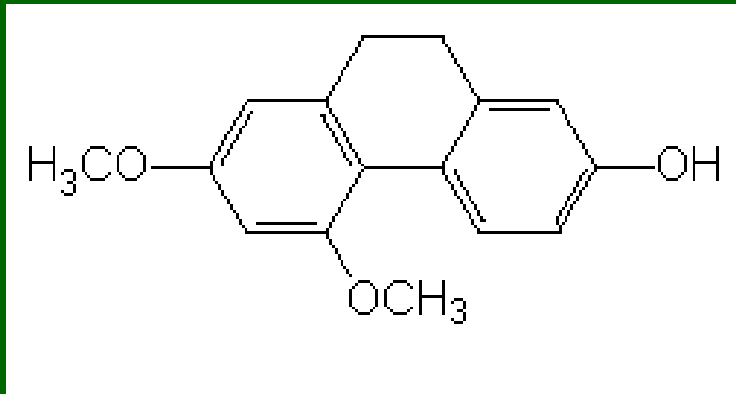


МИКОБИОНТ

Пелотоны – гифальные клубки внутри клеток, на их поверхности происходит обмен веществами.

Взаимодействие с микобионтом регулируется растением, начиная от стадии инфекции.

Распространение гриба строго локализовано, в отличие от инфекции теми же видами грибов растений других семейств. Развитие способности контролировать колонизацию эндوفитными и некротрофными грибами и введение их в микоризные симбиозы уникально для Орхидных.



Орхинол – фитоалексин, умеренная защитная реакция, ингибирующая рост микобионта. Под действием орхинола происходит разрушение пелотонов.

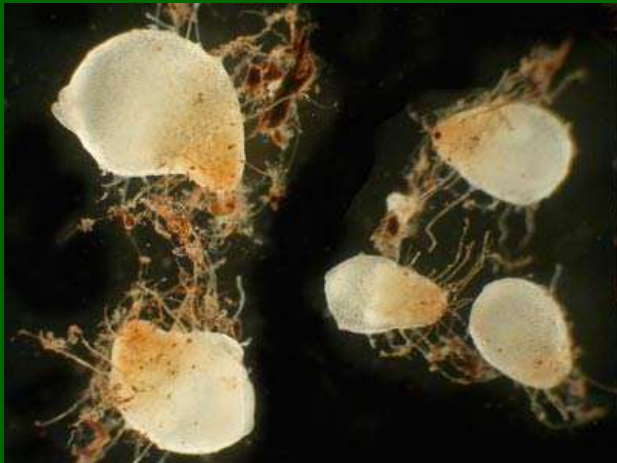


Orchis militaris

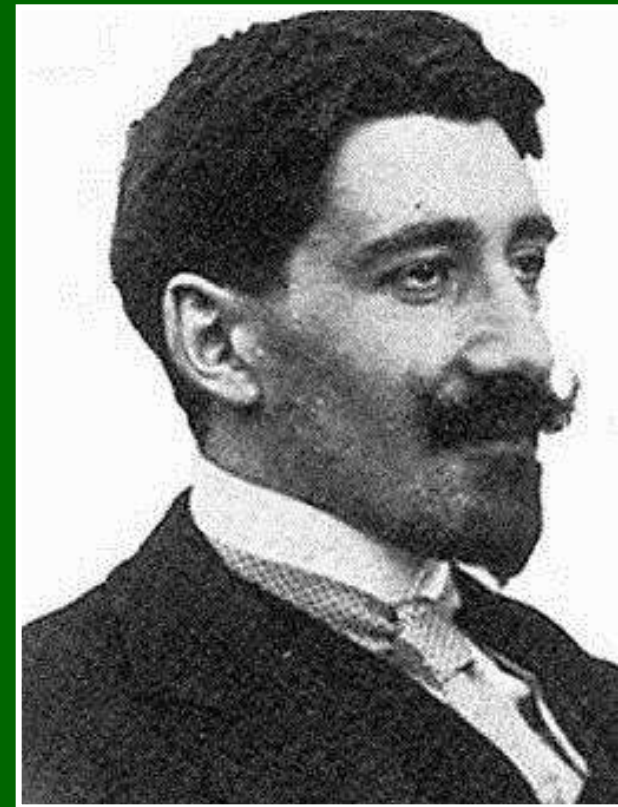
Гипотеза Бернара (Bernard, 1909) – первая гипотеза симбиогенного происхождения сосудистых растений.

Инфицирование симбиогенными грибами **протокорма** имело эволюционное значение. Орхидные – результат долгой коэволюции. Возникновение многолетности у растений и развитие всей наземной растительности связано с образованием симбиозов грибов и первых сосудистых растений.

Так же объяснялось возникновение специализированных запасющих органов – клубней и корневищ.



Нозль Бернар
(1874 – 1911)



Микоризы смешанного типа

- Образуют около **5%** видов Покрытосеменных
- Обычно АМ + ЭМ
- *Eucalyptus* – соотношение АМ и ЭМ корневых окончаний определяется доступностью Р или N: при недостатке Р преобладает АМ, N – ЭМ
- Корневые окончания с разными типами микориз приурочены к разным почвенным горизонтам (ЭМ – гумус, АМ – минеральные)
- Вероятно, это промежуточная стадия при эволюции от АМ к ЭМ



Quercus



Eucalyptus