

Лекции «Симбиология»

Преподаватели: д.б.н., проф. Елена Сергеевна Лобакова, д.б.н., в.н.с. Ольга Андреевна Горелова, к.б.н., н.с. Екатерина Юрьевна Благовещенская, к.б.н., доц. Елена Юрьевна Воронина.

Объем курса – 56 часов (46 часов лекции и 10 часов семинары).

Форма отчетности – зачет.

ПРОГРАММА ПО КУРСУ «СИМБИОЛОГИЯ» V КУРС БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ МГУ КАФ. МИКОЛОГИИ И АЛЬГОЛОГИИ

Общие вопросы симбиологии

Введение в симбиологию. Введение в науку понятия «симбиоз» (A. de Bary, 1879) и основные положения теории симбиоза А. де Бари. Современное представление о симбиозах. Теория симбиогенеза. Симбиоз как фундаментальное явление, определяющее состояние живой природы.

История открытия, основные этапы изучения симбиоза. Работы А.С. Фаминцына, О.В. Баранецкого. Основные положения симбиотической концепции А.С. Фаминцына, К.С. Мережковского, Б.М. Козо-Полянского, К.И. Скрябина, А.П. Генкеля. Понятия симбиопаразитизма (К.И. Скрябин, 1923) и симбиоморфизма (П.А. Генкель, 1936). Современные молекулярно-генетические доказательства эндосимбиотического происхождения эукариотной клетки. Множественность симбиозов. Обобщение исследований по многообразию симбиозов, разработка концепции симбиоза. Актуальность исследований симбиозов на современном этапе.

Система понятий для изучения симбиоза. Классификации симбиозов. Особенности классификации симбиозов микроорганизмов. Типы симбиозов по: локализации симбионтов друг относительно друга, взаимозависимости партнеров, уравновешенности получаемой симбионтами пользы и вреда от сожительства. Ди-, три-, мультикомпонентные симбиотические системы. Способы пространственной интеграции партнеров. Критерий взаимозависимости партнеров. Понятие экологической и генетической облигатности. Индекс взаимодействия партнеров в симбиозе.

Соотношение понятий ассоциация и симбиоз. Применение понятия «симбиоз» к ассоциациям, в которых осуществляются взаимовыгодные отношения между партнерами. Критерии симбиоза. Понятия хозяин и симбионт. Диссоциация и реассоциация симбиоза.

Понятия свободноживущий и апосимбиотический организм. Специфичность симбиоза. Селекция и узнавание партнеров при формировании симбиоза.

Ассоциативный симбиоз. Ассоциативный симбиоз как многокомпонентная интегральная система, включающая хозяина в качестве макропартнера, стабильный доминантный микросимбионт и ассоциированные микросимбионты, динамически меняющиеся в жизненном цикле системы. Многокомпонентные комплексы симбионтов, видовое и функциональное разнообразие партнеров в составе симбиозов. Роль доминантного и ассоциативных симбионтов в функционировании симбиоза в целом. Структурно-функциональные особенности ассоциативного симбиоза. Quorum sensing.

Ассоциативная азотфиксация. Рост стимулирующие PGPR-бактерии и их влияние на растения. Роль ассоциативных микросимбионтов в симбиозах разных типов.

Категории взаимных эффектов партнеров в симбиозе. 1). Продукты метаболизма одного из партнеров как источник питания для другого. 2). Образование симбионтом видоспецифических продуктов, выполняющих функцию химической защиты хозяина. 3). Хозяин как среда обитания для симбионта. *Новоприобретения в симбиозе. Соотношение прогрессивных и регрессивных изменений и их роль в эволюции симбиоза.*

Многообразие природных симбиозов, основные группы. Многообразие сочетаний партнеров в симбиозах по принципу их таксономической принадлежности. Бактерии, археи - простейшие, беспозвоночные. Разнообразие микроорганизмов в ассоциациях с простейшими. Экологические аспекты протозойно-бактериальных взаимодействий.

Хемосинтезирующие бактерии в симбиозе с погофонорами, вестиментиферами, двустворчатými моллюсками. Уникальность симбиозов беспозвоночных животных: одноклеточных фораминифер (макросимбионт) и многоклеточных нематод (микросимбионт). Функции свечения в морских экосистемах. Особенности функционирования симбиозов светящихся бактерий. Условия необходимые для формирования симбиотических систем светящихся бактерий.

Растительные симбиозы: клубеньковые бактерии – бобовые растения; актиномицеты – небобовые растения; азотфиксирующие бактерии (pp. *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Agrobacterium* и др.) – злаковые растения.

ЛИТЕРАТУРА

Бухарин О.В., Лобакова Е.С., Н.Б. Перунова, Усвяцов Б.Я., Черкасов С.В. Симбиоз и его роль в инфекции. Екатеринбург. УрО РАН. 2011. 300 с.

Заика В.Е. Симбиозы водных животных с водорослями. Киев. Наукова Думка. 1991. 144 с.

Goff L.J. (ed.) *Algal symbiosis*. Cambridge. Cambridge University Press. 1983. 216 p.

Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. Учебник для вузов. М. Владос. 2004. 592 с.

Наумов Д.В., Пропп М.В., Рыбаков С.Н. Мир кораллов. Л. Гидрометеиздат. 1985.

359 с.

Составитель: д.б.н., проф. Е.С. Лобакова

Синцианозы

Синцианозы – симбиозы цианобактерий с организмами разных таксонов.

Физиологическая роль цианобактерий как фотосинтезирующего и/или азотфиксирующего симбионта. Таксономическое разнообразие партнеров цианобактерий по симбиозам различной сложности организации.

Синцианозы с гетеротрофными организмами: прокариотами, грибами, простейшими, беспозвоночными и низшими первично хордовыми животными. Сравнительная характеристика этой группы синцианозов по разнообразию цианобионтов, их локализации и функциональной нагрузке в симбиотической системе, специфичность и механизмы формирования таких систем.

Синцианозы с фототрофными организмами: динофлагеллятами, диатомеями, макроводорослями и высшими растениями. Общая характеристика синцианозов этой группы со сравнением специфичности взаимодействия партнеров, степени их структурной и метаболической интеграции в единую биологическую форму жизни. Этапы формирования и факторы устойчивого развития растительных синцианозов. Одноклеточные и способные к клеточной дифференцировке квазимногочелюстные цианобактерии, формирующие синцианозы.

Экспериментальные методы изучения синцианозов. Ограничения исследования интактных симбиозов и принципы экспериментальной симбиологии. Объекты, цели и основные методические приемы экспериментальной симбиологии. Экспериментальное исследование синцианозов с грибами, гидроидными полипами и высшими растениями.

Свойства цианобактерий, обуславливающие их способность формировать симбиозы с различными организмами. Сочетание фотоавтотрофии и автодиазотрофии. Структурная и физиологическая пластичность цианобактерий. Типы клеточной дифференцировки цианобактерий в свободноживущем состоянии. Гетероцисты, гормоциты и акинеты. Механизмы регуляции цитодифференцировки и персистенции цианобактерий в свободноживущем состоянии и при формировании симбиозов. Индукция положительного таксиса гормогониев к тканям-мишеням макросимбионта - обязательное и первично достаточное условие формирования растительных синцианозов как

пространственно объединенных систем. Формирование эффективного diaзотрофного симбиоза: NtcA-зависимые регуляторные сети цианобактерий, азотфиксация, интегрированная система азотного гомеостаза. Взаимозависимые морфогенные процессы партнеров по синцианозу. Роль макропартнера и цианобионта в организации единой формы жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Составитель: д.б.н., в.н.с О.А. Горелова

Грибные симбиозы

Симбиотические отношения дрожжей с различными организмами. Эндофитные дрожжи. Ассоциации дрожжей и бактерий. Симбиозы дрожжей с различными животными. Дрожжи как внутриклеточные симбионты простейших и примитивных беспозвоночных. Симбиотические дрожжи в кишечнике различных животных. Дрожжи, обитающие на поверхности тела млекопитающих.

Особенности мицелиальных грибов при взаимодействии с животными и растениями. Взаимоотношения грибов и животных. Агрокультуры общественных насекомых. Термитные сады. История изучения. Выгоды грибов и термитов при их симбиозе. Структура грибного сада термитов. Соотношение бесполого и полового размножения. Муравьиные сады. История изучения. Две эволюционные линии муравьев, использующих в пищу культивируемые грибы. Аттины, высшие и низшие, их особенности с точки зрения грибных садов. Структура грибного сада муравьев. Меры, применяемые муравьями по предотвращению появления грибов-контаминантов. Группа *Megalomyrmex silvestrii*. Сравнение муравьиных и термитных садов.

Амброзиевые грибные сады. История изучения. Понятия «амброзиевые грибы» и «амброзиевые жуки». Связь амброзиевых грибов с грибами – патогенами деревьев, в т.ч. возбудителями таких важных заболеваний, как голландская болезнь вязов, рак дуба и др. Формирование грибных галерей. Перенос грибного инокулюма жуками. Многокомпонентные симбиозы. Симбиозы некоторых ос-рогохвостов с трутовыми грибами.

Симбиоз *Septobasidium* sp. с щитовками. История изучения. Формирование камер, внутри которых находятся зараженные щитовки. Взаимосвязь размножения гриба и щитовок. Опосредованный паразитизм гриба на деревьях. Трихомицеты. Систематической

положение, жизненный цикл. Место т.н. «яичниковых цист» в жизненном цикле гриба. Соотношение мутуализма и паразитизма в симбиотических отношениях трихомицетов с насекомыми. Лабульбениевые грибы. Систематическое положение, жизненный цикл. Особенности взаимоотношения с насекомыми-хозяевами.

ЛИТЕРАТУРА

- Aanen D.K.* As you reap, so shall you sow: coupling of harvesting and inoculating stabilizes the mutualism between termites and fungi// *Biol. Lett.* 2006. V. 2. P. 206 – 212.
- Aanen D.K., Eggleton P., Rouland-Lefèvre C., Guldborg-Frøsløv T., Rosendahl S., Boomsma J.J.* The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts// *PNAS.* 2002. V. 99. P.14887 – 14892.
- Adams R.M.M., Mueller U.G., Schulz T.R., Norden B.* Agro-predation: usurpation of attine fungus gardenes by *Megalomermex* ants// *Naturwissenschaften.* 2000. V. 87. P. 549 – 554.
- Boekhout T.* Gut feeling for yeasts// *Nature.* 2005. V. 434. P. 449 – 450.
- Cafaro M.J.* Species richness patterns in symbiotic gut fungi (Trichomycetes)// *Fungal Diversity.* 2002. V. 9. P. 47 – 56.
- Chapela I.H., Rehner S.A., Schultz T.R., Mueller U.G.* Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi// *Science.* 1994. V. 266. P. 1691 – 1694.
- Couch J.N.* The biological relationship between *Septobasidium retiforme* (B. & C.) Pat. and *Aspidiotus osborni* New. and Ckll.// *Quarterly Journal of Microscopical Science.* 1931. V. 74. P. 383 – 437.
- Currie C.R., Mueller U.G., Malloch D.* The agricultural pathology of ant fungus gardens// *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1999. V. 96. P. 7998 – 8002.
- De Fine Licht H.H., Boomsma J.J., Aanen D.K.* Presumptive horizontal symbiont transmission in the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*// *Molecular Ecology.* 2006. V.15, P. 3131 – 3138.
- Ferrington L.C., Jr., Lichtwardt R.W., Hayford B., Williams M.C.* Symbiotic Harpellales (Trichomycetes) in Tasmanian aquatic insects// *Mycologia.* 2005. V. 97. P. 254 – 262.
- Fraedrich S.W., Harrington T.C., Rabaglia R.J., Ulyshen M.D., Mayfield A.E., III, Hanula J. L., Eickwort J. M., Miller D. R.* A fungal symbiont of the redbay ambrosia beetle causes a lethal wilt in redbay and other Lauraceae in the southeastern United States// *Plant Dis.* 2008. V. 92. P. 215 – 224.
- Gatesoupe F.J.* Live yeasts in the gut: Natural occurrence, dietary introduction, and their effects on fish health and development// *Aquaculture.* 2007. V. 267. P. 20 – 30.

Green A.M., Mueller U.G., Adams R.M.M. Extensive exchange of fungal cultivars between sympatric species of fungus-growing ants// *Molecular Ecology*. 2002. V. 11. P. 191 – 195.

Haanstad J.O., Norris D.M. Microbial Symbioses of the Ambrosia Beetle *Xyloterinus politus*// *Microb. Ecol.* 1985. V. 11. P. 267 – 276.

Hanula J.L., Mayfield A.E., III, Fraedrich S.W., Rabaglia R.J. Biology and host associations of redbay ambrosia beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), exotic vector of laurel wilt killing redbay trees in the Southeastern United States// *J. Econ. Entomol.* 2008. V. 101. P. 1276 – 1286.

Henk D.A., Vilgalys R. Molecular phylogeny suggests a single origin of insect symbiosis in the Pucciniomycetes with support for some relationships within the genus *Septobasidium*// *American Journal of Botany*. 2007. V. 94. P. 1515 – 1526.

Kajimura H. Discovery of mycangia and mucus in adult female xiphydriid woodwasps (Hymenoptera: Xiphydriidae) in Japan//*Annals of the Entomological Society of America*. 2000. V. 93. P. 312 – 317.

Kane M.D., Mueller U.G. Insights from insect-microbe symbioses. P. 289 – 313. *In* Biodiversity of microbial life. J.T. Staley and A.-L. Reysenbach (ed.). New York: Wiley-Liss, Inc. 2002. 552 p.

Kirisits T. Fungal associates of european bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. P. 181–235. *In* Bark and wood boring insects in living trees in Europe: a synthesis. F. Lieutier et al. (eds.). The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2004, 2007 (reprint). 569 p.

Klepzig K.D., Moser J.C., Lombarder F.J., Hofstetter R.W., Ayres M.P. Symbiosis and competition: complex interactions among beetles, fungi and mites// *Symbiosis*. 2001. V. 30. P. 83 – 96.

Korb J., Aanen, D.K. The evolution of uniparental transmission of fungal symbionts in fungus-growing termites (Macrotermitinae)// *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2003. V. 53, P. 65 – 71.

Lichtwardt R.W. Trichomycetes and the Arthropod Gut. P. 3 – 19. *In* The Mycota. V. VI. Human and Animal Relationships, 2nd Edition. A.A. Brakhage and P.F. Zipfel (Eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2008. 296 p.

Little A.E.F., Murakami T., Mueller U.G., Currie C.R. Defending against parasites: fungus-growing ants combine specialized behaviours and microbial symbionts to protect their fungus gardens// *Biol. Lett.* 2006. V. 2. P. 12 – 16.

Lopitz-Otsoa F., Rementeria A., Elguezabal N., Garaizar J. Kefir: A symbiotic yeasts-bacteria community with alleged healthy capabilities// Rev. Iberoam. Micol. 2006. V. 23. P. 67 – 74.

*Lu Q., Decock C., Zhang X.Y., Maraite H. Ophiostomatoid fungi (Ascomycota) associated with *Pinus tabulaeformis* infested by *Dendroctonus valens* (Coleoptera) in northern China and an assessment of their pathogenicity on mature trees// Antonie van Leeuwenhoek. 2009. V. 96. P. 275 – 293.*

Maldonado M., Cortadellas N., Trillas M I., Rützler K. Endosymbiotic yeast maternally transmitted in a marine sponge// Biol. Bull. 2005. V. 209. P. 94 – 106.

*Martínez A.S., Fernández-Arhex V., Corley J.C. Chemical information from the fungus *Amylostereum areolatum* and host-foraging behaviour in the parasitoid *Ibalia leucospoides*// Physiological Entomology. 2006. V. 31., P. 336 – 340.*

McCreadie J.W., Beard C.E., Adler P.H. Context-dependent symbiosis between black flies (Diptera: Simuliidae) and trichomycete fungi (Harpellales: Legeriomycetaceae)// Oikos. 2005. V. 108. P. 362 – 370.

Mehdiabadi N.J., Hughes B., Mueller U.G. Cooperation, conflict, and coevolution in the attine ant-fungus symbiosis// Behavioral ecology. 2006. V. 17. P. 291 – 296.

Mikheyev A.S., Mueller U.G., Abbot P. Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis// PNAS. 2006. V. 103. P. 10702 – 10706.

Mueller U.G. Ant versus fungus versus mutualism: ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis// Am. Nat. 2002. V. 160. P. S67 – S98.

Mueller U.G., Rehner S.A., Schultz T.R. The Evolution of Agriculture in Ants//Science. 1998. V. 281. P. 2034 – 2038.

Mueller U.G., Schultz T.R., Currie C.R., Adams R.M.M., Malloch D. The origin of the attine fungus mutualism// The Quarterly review of Biology. 2001. V. 76. P. 169 – 197.

Mueller U.G., Gerardo N. Fungus-farming insects: Multiple origins and diverse evolutionary histories// PNAS. 2002. V. 99. 15247 – 15249.

Mueller U.G., Poulin J., Adams R.M.M. Symbiont choice in a fungus-growing ant (Attini, Formicidae)// Behavioral Ecology. 2004. V. 15. P. 357 – 364.

Prillinger H., König H. The Intestinal Yeasts. P. 319 – 334. In Soil Biology. V. 6. Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates. H. König, A. Varma (eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. 482 p.

Rouland-Lefèvre C., Bignell D.E. Cultivation of symbiotic fungi by termites of the subfamily macrotermitinae. P. 733 – 756. In Cellular Origin and Life in Extreme Habitats. V. 4.

Symbiosis: Mechanisms and Model Systems, ed. J. Seckbach. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers. 2004. 796 p.

Rouland-Lefèvre C., Inoue T., Johjima T. Termitomyces/Termite Interactions P. 335 – 350. *In Soil Biology. V. 6. Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates.* H. König, A. Varma (eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. 482 p.

Schultz T.R. Ants, plants and antibiotics// *Nature.* 1999. V. 398. P. 747 – 748.

Schulz T.R., Mueller U.G., Cameron R.C., Rehner S.A. Reciprocal illumination: A comparison of agriculture of humans and ants. P.149-190. *In Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution,* ed. F. Vega, M Blackwell. New York: Oxford University Press. 2005. 352 p.

Scott J.J., Oh D.-C., Cetin Yuceer M., Klepzig K.D., Clardy J., Currie C.R. Bacterial Protection of Beetle-Fungus Mutualism// *Science.* 2008. V. 322. P. 63.

Spatafora J.W. Evolution of ascomycota-arthropoda symbioses. P. 591 – 609. *In Cellular Origin and Life in Extreme Habitats. V. 4. Symbiosis: Mechanisms and Model Systems,* ed. J. Seckbach. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers. 2004. 796 p.

Suh S.-O., Noda H., Blackwell M. Insect Symbiosis: derivation of yeast-like endosymbionts within an entomopathogenic filamentous lineage// *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. P. 995 – 1000.

Weir A. The laboulbeniales – an enigmatic group of arthropod-associated fungi. P. 613 – 620. *In Cellular Origin and Life in Extreme Habitats. V. 4. Symbiosis: Mechanisms and Model Systems,* ed. J. Seckbach. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers. 2004. 796 p.

Эндофитные грибы. Понятие о грибах-эндофитах. Работа Фримана по плевелу опьяняющему. На основании каких данных можно сделать вывод о принадлежности гриба к эндофитам. Методические сложности отнесения гриба к эндофитам. Соотношение между эндофитами и латентными патогенами. Отличия при взаимодействии эндофитных и патогенных грибов с растением-хозяином.

Морские лишайники. *Verrucaria tavaresiae*. Лихеноиды. Микофикобиозы. Симбиоз *Mycophycias ascophylli* и бурых водорослей *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia canaliculata*. Развитие мицелия в талломе водоросли. Связь размножения гриба и водоросли. Роль микобионта при взаимодействии водоросли с другими организмами.

Классификация эндофитных грибов. Неклавиципитальные эндофиты. Подходы к выделению групп.

Темные септированные эндофиты корней (ТС-эндофиты). История открытия, таксономическое положение, растения-хозяева, встречаемость в природе. Развитие мицелия в корнях растений. Формирование поверхностного мицелия, проникновение в корни, интрацеллюлярный рост гиф, формирование микросклероциев. Взаимодействие ТС-эндофитов и микоризных грибов.

Эндофиты листьев. Разнообразие, встречаемость, особенности биологии. Размножение. Соотношение биотрофной и сапротрофной частей жизненного цикла. Влияние эндофитов листьев на развитие растения.

Прочие системные эндофиты. Развитие в растении. Влияние на растение-хозяина. Взаимоотношения эндофитного гриба и растения в условиях стресса. Взаимосвязь сапротрофного и биотрофного жизненного цикла. Энтмопатогенные и эндофитные грибы. Возможное переключение эндофитного/энтмопатогенного развития.

Ингольдовы грибы. Особенности размножения и распространения. Эндофитное развитие водных и водновоздушных гифомицетов. Предположительный полный жизненный цикл ингольдовых грибов.

ЛИТЕРАТУРА

Abdellatif L., Bouzid S., Kaminskyj S., Vujanovic V. Endophytic hyphal compartmentalization is required for successful symbiotic Ascomycota association with root cells// *Mycological research*. 2009. V. 113. P. 782 – 791.

Bae H., Sicher R.C., Kim M.S., Kim S.-H., Strem M.D., Melnick R.L., Bailey B.A. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*// *Journal of Experimental Botany*. 2009. V. 60. P. 3279 – 3295.

Bärlocher F. Fungal endophytes in submerged roots. P.179 – 190. *In Soil Biology*. V. 9. Microbial Root Endophytes. B. Schulz, C. Boyle, T. N. Sieber (Eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2006.

Deckert, R.J., Garbary, D.J. *Ascophyllum* and its symbionts. VI. Microscopic characterization of the *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) symbiotum// *Algae*. 2005a. V. 20. P. 225 – 232.

Garbary D.J., Deckert R.J. Three part harmony – *Ascophyllum* and its symbionts. P. 311 – 321. *In Cellular Origin and Life in Extreme Habitats*. V. 4. Symbiosis: Mechanisms and Model Systems, ed. J. Seckbach. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers. 2004. 796 p.

Garbary D.J., Deckert R.J., Hubbard C. *Ascophyllum* and its symbionts. VII. Three-way interactions among *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) and *Vertebrata lanosa* (Rhodophyta)// *Algae*. 2005. V. 20. P. 353 – 361.

Grünig C.R., Sieber T.N., Rogers S.O., Holdenrieder O. Spatial distribution of dark septate endophytes in a confined forest plot// *Mycol. Res.* 2002. V. 106. P. 832 – 840.

Grünig C.R., Brunner P.C., Duò A., Sieber T.N. Suitability of methods for species recognition in the *Phialocephala fortinii* – *Acephala applanata* species complex using DNA analysis// *Fungal Genetics and Biology*. 2007. V. 44. P. 773 – 788.

Jumpponen A., Trappe J.M. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi// *New Phytol.* 1998. V. 140. P. 295 – 310.

Jumpponen A., Mattson K.G., Trappe J.M. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter// *Mycorrhiza*. 1998. V. 7. P. 261 – 265.

Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. *Marine Mycology, the Higher Fungi*. New York: Academic Press. 1979. 690 p.

Krings M., Taylor T.N., Hass H., Kerp H., Dotzler N., Hermsen E.J. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses// *New Phytologist*. 2007. V. 174. P. 648 – 657.

Newsham K.K., Upson R., Read D.J. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions// *Fungal Ecology*. 2009. V. 2. P. 10 – 20.

Paparu P., Dubois T., Coyne D., Viljoen A. Defense-related gene expression in susceptible and tolerant bananas (*Musa* spp.) following inoculation with non-pathogenic *Fusarium oxysporum* endophytes and challenge with *Radopholus similis*// *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2007. V. 71. P. 149 – 157.

Porrás-Alfaro A., Herrera J., Sinsabaugh R.L., Odenbach K.J., Lowrey T., Natvig D.O. Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass// *Applied and environmental microbiology*. 2008. V. 74. P. 2805 – 2813.

Postma J.W.M., Olsson P.A., Falkengren-Grerup U. Root colonisation by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forests// *Soil Biology & Biochemistry*. 2007. V. 39. P. 400 – 408.

Rodríguez R.J., White J.F., Jr., Arnold A.E., Redman R.S. Fungal endophytes: diversity and functional roles// *New Phytologist*. 2009. V. 182. P. 314 – 330.

Rubini M.R., Silva-Ribeiro R.T., Pomella A.W.V., Maki C.S., Araújo W.L., dos Santos D.R., Azevedo J.L. Diversity of endophytic fungal community of cacao (*Theobroma cacao* L.)

and biological control of *Crinipellis pernicioso*, causal agent of Witches' Broom Disease// Int. J. Biol. Sci. 2005. V. 1. P. 24 – 33.

Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C. The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): thallus organization and symbiont interaction// American Journal of Botany. 2004. V. 91. P. 511 – 522.

Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C. Ultrastructural study of the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae) in the free-living state and in lichen symbiosis with the intertidal marine fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina)// Eur. J. Phycol. 2005. V. 40. P. 353 – 361.

Sati S.C., Belwal M. Aquatic hyphomycetes as endophytes of riparian plant roots// Mycologia. 2005. V. 97. P. 45 – 49.

Sati S.C., Belwal M., Pargaein N. Diversity of water borne conidial fungi as root endophytes in temperate forest plants of western Himalaya// Nature and Science. 2008. V. 6. P.59 – 65.

Scervino J.M., Gottlieb A., Silvani V.A., Pérgola M., Fernández L., Godeas A.M. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*// Soil Biology & Biochemistry. 2009. V. 41. P. 1753 – 1756.

Schulz B., Boyle C. The endophytic continuum// Mycol. Res. 2005. V. 109. P. 661 – 686.

Selosse M.-A., Vohnik M., Chauvet E. Out of the rivers: are some aquatic hyphomycetes plant endophytes?// New Phytologist. 2008. V. 178. P. 3 – 7.

Silvani V.A., Fracchia S., Fernández L., Pérgola M., Godeas A. A simple method to obtain endophytic microorganisms from field-collected roots// Soil Biology & Biochemistry. 2008. V. 40. P. 1259 – 1263.

Usuki F., Narisawa K. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and a nonmycorrhizal plant, Chinese cabbage// Mycologia. 2007. V. 99. P. 175 – 184.

Vega F.E., Posada F., Aime M.C., Pava-Ripoll M., Infante F., Rehner S.A. Entomopathogenic fungal endophytes// Biological Control. 2008. V. 46. P. 72 – 82.

Wilberforce E.M., Boddy L., Griffiths R., Griffith G.W. Agricultural management affects communities of culturable root-endophytic fungi in temperate grasslands// Soil Biology & Biochemistry. 2003. V. 35. P. 1143 – 1154.

Xu H., Deckert R.J., Garbary D.J. *Ascophyllum* and its symbionts. X. Ultrastructure of the interaction between *A. nodosum* (Phaeophyceae) and *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes)// Can. J. Bot. 2008. V. 86. P. 185 – 193.

Клавиципитальные эндофиты. История изучения. Таксономическое положение. Анаморфные эндофиты, значение рода *Neotyphodium*. Происхождение видов *Neotyphodium* spp. Основные хозяева клавиципитальных эндофитов. Развитие мицелия в тканях растения-хозяина. Распространение анаморфных видов с семенами растения-хозяина. Встречаемость в природе. Изменение уровня зараженности растений в природных сообществах.

Влияние эндофитных грибов на развитие растений. Изменение химического состава растений. Изменение прироста биомассы, количества формируемых побегов и урожая семян. Влияние факторов внешней среды на взаимодействие гриба и растения. Развитие зараженных растений в условиях водного стресса. Повышение устойчивости растений к дефициту фосфора. Взаимодействие эндофитов с патогенными и микоризообразующими грибами.

Влияние эндофитов на животных, питающихся зараженными злаками. Токсичность зараженных растений для скота и других теплокровных животных. Токсичность зараженных растений для насекомых-вредителей и паразитических нематод. Важнейшие алкалоиды эндофитных грибов. Строение, синтез и токсичность различных алкалоидов.

Сложности классификации взаимодействия между клавиципитальными эндофитами и растениями-хозяевами. Классификация ассоциаций «гриб-растение» по способу распространения гриба. Жизненный цикл грибов с горизонтальным распространением. Совмещение горизонтального и вертикального распространения. Спорность мутуализма при вертикальном распространении эндофита. Общие проблемы анализа мутуалистических отношений между организмами.

ЛИТЕРАТУРА

Ahlholm J.U., Helander M., Lehtimäki S., Wäli P., Saikkonen K. Vertically transmitted fungal endophytes: different responses of host-parasite systems to environmental conditions// Oikos. 2002. V. 99. P. 173 – 183.

Arachevaleta M., Bacon C.W., Hoveland C.S., Radcliffe D.E. Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress// Agron. J. 1989. V. 81. P. 83 – 90.

Azevedo M.D., Welty R.E. A study of fungal endophyte *Acremonium coenophialum* in the roots of tall fescue seedlings// Mycologia. 1995. V. 87. P. 289 – 297.

- Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S. *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses// Appl. Environ. Microbiol. 1977. V. 34. P. 576 – 581.
- Bazely D.R., Ball J.P., Vicari M., Tanentzap A.J., Bérenger M., Rakocevic T., Koh S. Broad-scale geographic patterns in the distribution of vertically transmitted, asexual endophytes in four naturally occurring grasses in Sweden// Ecography. 2007. V. 30. P. 367-374.
- Bayat F., Mirlohi A., Khodambashi M. Effects of endophytic fungi on some drought tolerance mechanisms of tall fescue in a hydroponics culture// Russian Journal of Plant Physiology. 2009. V. 56. P. 510 – 516.
- Bultman T.L., Welch A.M., Boning R.A., Bowdish T.I. The cost of mutualism in a fly-fungus interaction// Oecologia. 2000. V. 124 P. 85 – 90.
- Bush L.P., Wilkinson H., Schardl C.L. Bioprotective alkaloids of grass-fungal endophyte symbioses// Plant Physiol. 1997. V. 114. P. 1 – 7.
- Cheplick G.P. Costs of fungal endophyte infection in *Lolium perenne* genotypes from Eurasia and North Africa under extreme resource limitation// Environmental and Experimental Botany. 2007. V. 60. P. 202 – 210.
- Christensen M.J., Bennett R.J., Ansari H.A., Koga H., Johnson R.D., Bryan G.T., Simpson W.R., Koolaard J.P., Nickless E.M., Voisey C.R. *Epichloë* endophytes grow by intercalary hyphal extension in elongating grass leaves// Fungal Genetics and Biology. 2008. V. 45. P. 84 – 93.
- Clay K., Schardl C.L. Evolutionary origin and ecological consequences of endophyte symbioses with grasse// Am. Nat. 2002. V. 160. P. S99 – S127.
- Coley A.B., Fribourg H.A., Pelton M.R., Gwinn K.D. Effects of tall fescue endophyte infestation on relative abundance of small mammals// J. Environ. Qual. 1995. V. 24. P. 472 – 475.
- Cook R., Lewis G.C. Fungal endophytes and nematodes of agricultural and amenity grasses// Biotic interactions in plant-pathogen assoc. –Wallingford; New York. 2001. P. 35 – 61.
- Dennis S.B., Allen V.G., Saker K.E., Fontenot J.P., Ayad J.Y.M., Brown C.P. Influence of *Neotyphodium coenophialum* on copper concentration in tall fescue// J. anim. Sci. 1998. V. 76. P. 2687 – 2693.
- Easton H.S., Latch G.C.M., Tapper B.A., Ball O.J.P. Ryegrass host genetic control of concentrations of endophyte-derived alkaloids// Crop. Sci. 2002. V. 42. P. 51 – 57.
- Easton H.S. Grasses and *Neotyphodium* endophytes: co-adaptation and adaptive breeding// Euphytica. 2007. V. 154. P. 295 – 306.
- Faeth S.H. Are endophytic fungi defensive plant mutualists?// Oikos. 2002. V. 98. P. 25 – 36.

- Faeth S.H., Sullivan T.J.* Mutualistic asexual endophytes in a native grass are usually parasitic// *Am. Nat.* 2003. V. 161. P. 310 – 325.
- Freeman E.M.* The Seed-Fungus of *Lolium temulentum*, L., the Darnel// *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1904. V. 196. P. 1 – 27.
- Guo B.Z., Hendrix J.W., An Z.-Q., Ferris R.S.* Role of *Acremonium* endophyte of fescue on inhibition of colonization and reproduction of mycorrhizal fungi// *Mycologia.* 1992. V. 84. P. 882 – 885.
- Hahn H., McManus M/T/, Warnstorff K., Monahan B.D., Young C.A., Davies E., Tapper B.A., Scott B.* *Neotyphodium* fungal endophytes confer physiological protection to perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) subjected to a water deficit// *Environmental and Experimental Botany.* 2008. V. 63. P. 183 – 199.
- Knoch T.R., Faeth S.H., Arnott D.L.* Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert seed-harvesting ants// *Oecologia.* 1993. V. 95. P. 470 – 473.
- Krauss J., Härris S.A., Bush L., Husi R., Bigler L., Power S.A., Müller C.B.* Effects of fertilizer, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies// *Functional Ecology.* 2007. V. 21. P. 107 – 116.
- Kuldau G., Bacon C.* Clavicipitaceous endophytes: Their ability to enhance resistance of grasses to multiple stresses// *Biological control.* 2008. V. 46. P. 57- 71.
- Kunkel B.A., Grewal P.S., Quigley M.F.* A mechanism of acquired resistance against entomopathogenic nematode by *Agrotis ipsilon* feeding on perennial ryegrass harbouring a fungal endophyte// *Biological Control.* 2004. V. 29. P. 100 – 108.
- Latch G.C.M., Christensen M.J.* Artificial infection of grasses with endophytes// *Ann. appl. Biol.* 1985. V. 107. P. 17 – 24.
- Meister B., Krauss J., Härris S.A., Schneider M.V., Müller C.B.* Fungal endosymbionts affect aphid population size by reduction of adult life span and fecundity// *Basic and Applied Ecology.* 2006. V. 7. P. 244 – 252.
- Monnet F., Vaillant N., Hitmi A., Coudret A., Sallanon H.* Endophytic *Neotyphodium lolii* induced tolerance to Zn stress in *Lolium perenne*// *Physiologia plantarum.* 2001. V. 113. P. 557 – 563.
- Moon C.D., Miles C.O., Järfors U., Schardl C.L.* The evolutionary origins of three new *Neotyphodium* species from grasses indigenous to the southern hemisphere// *Mycologia.* 2002. V. 94. P.694 – 711.
- Morse L.J., Faeth S.H., Day T.A.* *Neotyphodium* interactions with a wild grass are driven mainly by endophyte haplotype// *Functional Ecology.* 2007. V. 21. P. 813 – 822.

- Müller C.B., Krauss J. Symbiosis between grasses and asexual fungal endophytes// Current Opinion in Plant Biology. 2005. V. 8. P. 450 – 456.
- Saikkonen K., Faeth S.H., Helander M., Sullivan T.J. Fungal endophytes: A continuum of interactions with host plants//Annu. Rev. Ecol. Syst. 1998. V. 29. P. 319 – 343.
- Saikkonen K., Wäli P., Helander M., Faeth S.H. Evolution of endophyte–plant symbioses// Trends in Plant Science. 2004. V. 9. P. 275 – 280.
- Saikkonen K., Lehtonen P., Helander M., Koricheva J., Faeth S.H. Model systems in ecology: dissecting the endophyte–grass literature// Trends in Plant Science. 2006. V. 11. P. 428 – 433.
- Schardl C.L., Moon C.D. Processes of species evolution in *Epichloë/Neotyphodium* endophytes of grasses. P. 273 – 310. In: Clavicipitalean fungi: evolutionary biology, chemistry, biocontrol and cultural impacts. White J.F., Jr., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L. and J.W. Spatafora (eds.). New York, Marcel Dekker, Inc. 2003.
- Schardl C.L., Grossman R.B., Nagabhyru P., Faulkner J.R., Malik U.P. Lolines: currencies of mutualism// Phytochemistry. 2007. V. 68. P. 980 – 996.
- Scott B., Young C. Genetic manipulation of clavicipitalean endophytes. P. 425 – 443. In: Clavicipitalean fungi: evolutionary biology, chemistry, biocontrol and cultural impacts. White J.F., Jr., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L. and J.W. Spatafora (eds.). New York, Marcel Dekker, Inc. 2003.
- Spiering M.J., Lane G.A., Christensen M.J., Schmid J. Distribution of the fungal endophyte *Neotyphodium lolii* is not a major determinant of the distribution of fungal alkaloids in *Lolium perenne* plants// Phytochemistry. 2005. V. 66. P. 195 – 202.
- Vicari M., Hatcher P.E., Ayres P.G. Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore// Ecology. 2002. V. 83. P. 2452 – 2464.
- Young C.A., Tapper B.A., May K., Moon C.D., Schardl C.L., Scott B. Indole-diterpene biosynthetic capability of *Epichloë* endophytes as predicted by *ltm* gene analysis// Applied and Environmental Microbiology. 2009. V. 75. P. 2200 – 2211.

Составитель: к.б.н., н.с. Е.Ю. Благовещенская

Микоризные симбиозы

Введение: что такое микориза, определения данного типа симбиоза и его главные отличия от прочих грибных симбиозов.

Краткая история научного изучения микориз и современное состояние вопроса.
Основные направления исследования микориз.

Распространенность микотрофии среди основных таксономических групп растений. Немикоризные растения, причины их безмикоризного статуса и механизмы, компенсирующие отсутствие симбиоза с грибами.

Классификация типов микориз. Эндо- и эктомикориза. Современная классификация типов микориз по М. Брандретту. Сбалансированные (мутуалистические) типы микориз: арбускулярная микориза, эктомикориза, эктэндомикориза, эрикоидная микориза, арбутоидная микориза и смешанные типы микориз. Эксплуативные (немутуалистические) типы микориз: монотропидная микориза, орхидная микориза и прочие типы. Облигатные и факультативные микоризы. Микобионты и фитобионты микориз различных типов. Типы зон контакта между симбионтами в микоризах разных типов, их цитологические и функциональные особенности.

Взгляды на природу микоризного симбиоза и взаимоотношения между симбионтами и смена точек зрения исследователей в ходе истории изучения микориз. Является ли микориза примером мутуализма? Место микоризы в симбиотическом континууме. Различные «амплуа» микоризообразующих грибов: эндофиты, микобионты, антагонисты, некротрофные паразиты.

Экологические функции микориз: роль микориз в жизни растения-хозяина и в растительных сообществах. Микоризы и жизнеспособность растения-хозяина. Роль микоризы в снабжении растения элементами минерального питания: физиология и биохимия микоризы и обмен веществами между симбионтами. Механизмы транспорта веществ между симбионтами. Фосфорный, азотный и углеродный обмен в микоризах. Факторы, влияющие на реципрокность обмена. «Мошенничество» в микоризах. «Физиологические» и «экологические» симбионты. Роль микоризы в защите корневой системы растения от различных патогенов и прочие функции в жизнедеятельности растения-хозяина. Микоризы в биогеоценозах. Влияние микоризы на формирование, состав и сукцессии растительных сообществ. Участие в круговоротах биогенных элементов и их интенсификация. Влияние на внутривидовую и межвидовую конкуренцию между растениями, интеграция сообщества в единое целое и перераспределение ресурсов в пределах сообщества посредством общих микоризных сетей. Изменение условий окружающей среды микоризными грибами.

Микоризосфера: биотические связи микоризных грибов. Микоризосфера как уникальный тип местообитания для организмов различных таксономических и трофических групп. Основные группы организмов, встречающиеся в микоризосфере, их

функции и влияние на формирование и функционирование микоризного симбиоза. Бактерии, актиномицеты, грибы и почвообитающие беспозвоночные в микоризосфере.

Молекулярно-генетические аспекты взаимодействий симбионтов при формировании микоризы. Роль сигнальных систем в установлении симбиоза в течение пресимбиотической и симбиотической фаз развития. Этапы формирования арбускулярной микоризы и эктомикоризы и сигналы симбионтов. Сигналы симбионтов в микоризах других типов. Параллелизм «генного диалога» и каскадных реакций симбионтов микоризы с имеющими место в других симбиотических ассоциациях: клубеньковом симбиозе, лишайнике, отношениях «паразит-хозяин» у фитопатогенных грибов и растений.

Козволюция грибов и растений на примере микоризного симбиоза. Роль микоризы в формировании наземных растительных сообществ. Гипотезы о происхождении микоризного симбиоза, история его возникновения и эволюция типов микориз. Возможные направления эволюции отношений между симбионтами. Линии грибов и растений, недавно включившиеся в формирование микоризного симбиоза.

Биотехнология микоризы. Синтез искусственных ассоциаций *in vitro* и в нестерильных условиях и применение микоризы в экспериментальной науке, лесном и сельском хозяйстве, а также в охране редких видов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Воронина Е.Ю. Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // Микология сегодня. Т. 1. Под ред. Дьякова Ю.Т., Сергеева Ю.В. М. Национальная академия микологии. 2007. С. 142-234.

Brundrett M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // *New Phytol.* Vol. 154. P. 275-304.

Brundrett M.C. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations // *Biol. Rev.* Vol. 79. P. 473-495.

Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal Symbiosis. Third Edition. NY. Academic Press. 2008. 787 p.

<http://mycorrhizas.info/>

<http://invam.caf.wvu.edu/>

Составитель: к.б.н., доц. Е.Ю. Воронина.

