



# Грибы в микоризных симбиозах



# Эколого-трофические группы грибов



# Симбиотрофия у грибов

Две основные симбиотические стратегии грибов:  
**лихенизация и микоризация.**

Среди крупных таксонов грибов лихенизированные представители преобладают в отд. **Ascomycota**, микоризные – в отд. **Basidiomycota**.



*Lichenomphalia*



*Cladonia*

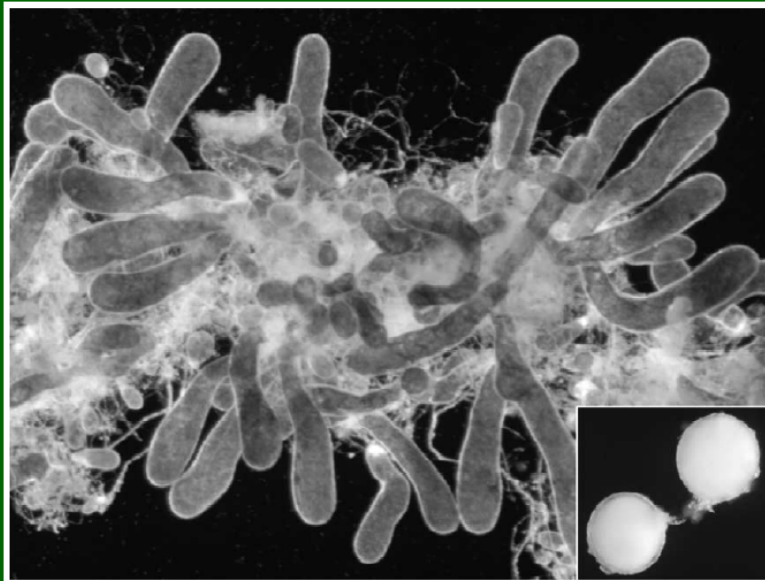
# Симбиотрофия у грибов



*Laccaria bicolor*



*Tuber borchii*



*Geosiphon pyriformis*,  
почвенный гриб, близкий к  
облигатно микоризным  
гломеромицетам, образует  
эндосимбиоз с  
цианобактерией *Nostoc*

Микоризу можно определить как **эволюционно сложившуюся** между корнями высших растений и грибами, а также нередко и **прокариотами**, трофоценотическую, **структурно оформленную** ассоциацию, в которой перечисленные организмы воспроизводятся и сосуществуют в физиологически и экологически **взаимозависимом состоянии** и в отношениях, называемых **мутуалистическим симбиозом**

*(Каратыгин, 1993)*

# Микоризные симбиозы

*Микориза* – эволюционно сложившийся структурно оформленный симбиоз, необходимый для одного или обоих партнеров, между грибом (приспособленным к жизни в почве и внутри растения) и корнем (или иным контактирующим с субстратом и осуществляющим транспорт веществ органом) живого растения. Микоризы развиваются в специализированных органах растений, где тесный контакт между симбионтами является результатом синхронного развития гриба и растения. Микоризные симбиозы представляют собой континуум от мутуалистических до паразитических взаимоотношений, и положение в нем определяется видовой принадлежностью симбионтов, факторами окружающей среды и возрастной стадией симбиоза

# Распространенность микориз среди групп растений

Группа	Изученные виды	Облигатно микоризные (%)	Факульт. микоризные (%)	НМ (%)
Мхи	143	42	4	54
Споровые	426	43	9	47
Голосеменные	84	99	1	0
Цветковые	2964	72	3	14
<b>ВСЕГО</b>	<b>3617</b>	<b>68</b>	<b>12</b>	<b>20</b>

*(no Wang, Qiu, 2006)*

# Типы микориз (по Brundrett, 2004)

арбускулярная

эктомикориза

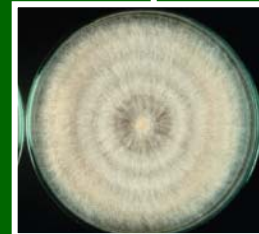
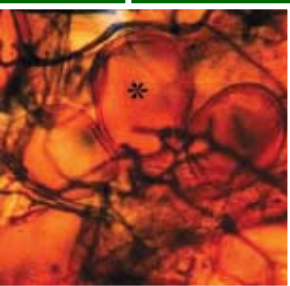
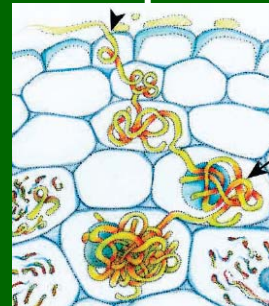
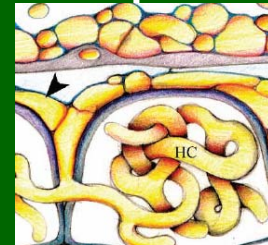
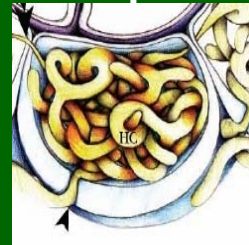
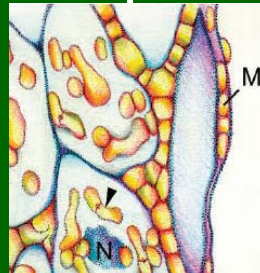
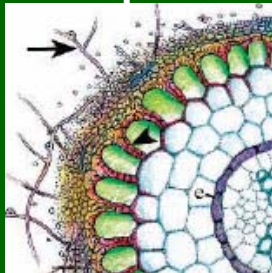
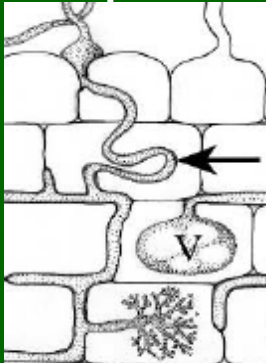
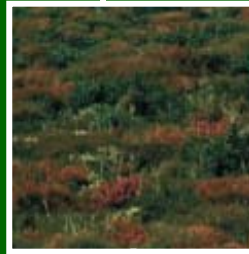
эктэндомикориза

эрикоидная

арбустоидная

монотропная

орхидная





тип	АМ	ЭМ	ЭЭМ	АрМ	ММ	ЭрМ	ОМ
Мицелий септир.	-	+	+	+	+	+	+
Мицелий несептир.	+	-	-	-	-	-	-
Внутриклет. структуры	+	-	+	+	+	+	+
Чехол	-	+	+-	+-	+	-	-
Сеть Гартига	-	+	+	+	+	-	-
Бесхлорофил. растения	- (+)	-	-	-	+	-	+
Таксоны грибов	Glomero	Basidio Asco	Basidio Asco	Basidio	Basidio	Asco	Basidio
Таксоны растений	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Monotropaceae	Ericales Bryo	Orchidaceae

# Экологические функции микориз

- роль микориз **в жизни растения**
- роль микориз **в биогеоценозах**
  
- повышение жизнеспособности растения-хозяина
- регуляция микоризой фотосинтеза растения (увеличение интенсивности фотосинтеза)
- повышение частоты визитов опылителей
- улучшение водного режима растений
- повышение устойчивости к засолению
- снижение поступления металлов в побеги растений
- **снабжение растения элементами минерального питания**
- **защита корневых систем от патогенов**

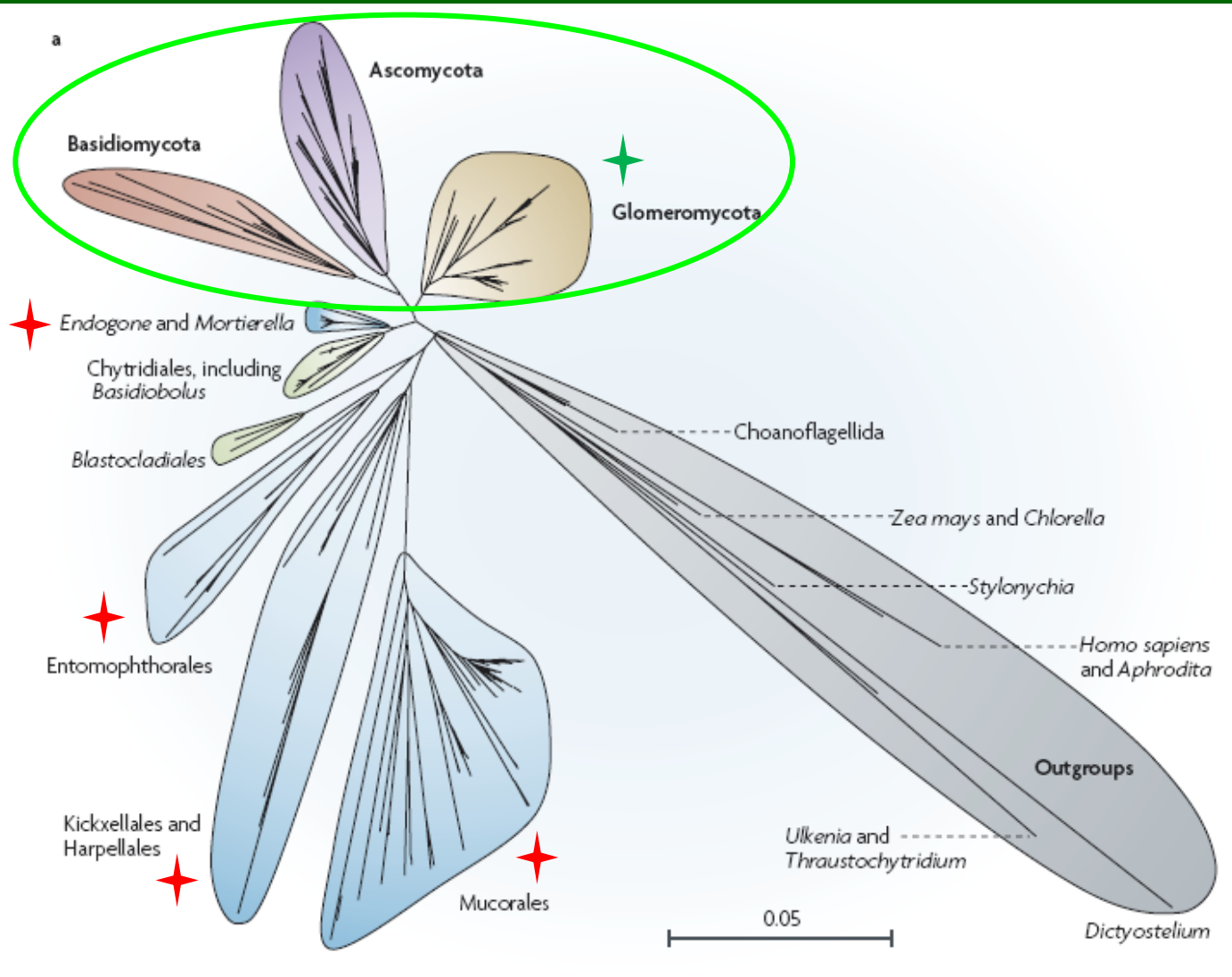
# Функции микориз в биогеоценозах

- Предоставление растению-хозяину преимуществ в конкурентной борьбе
- Участие микоризных грибов в формировании и сукцессиях растительных сообществ
- Участие в круговоротах биогенных элементов и их интенсификация
- Предотвращение утраты питательных веществ из сообщества, особенно в периоды, когда корни неактивны
- Перераспределение питательных веществ в почве путем создания мицелиальных сетей с общим транспортом веществ

# Функции микориз в биogeоценозах

- Участие в запасании органического вещества в почве путем качественного и количественного изменения органических соединений, участие в разложении опада
- Участие некоторых видов микоризных грибов в детоксикации почвы
- Влияние экстраматрикулярного мицелия на структуру и химию почвы
- Влияние на микробные популяции и корневые экссудаты в почве
- Плодовые тела и мицелий микоризных грибов – местообитание и/или пища для ряда групп животных

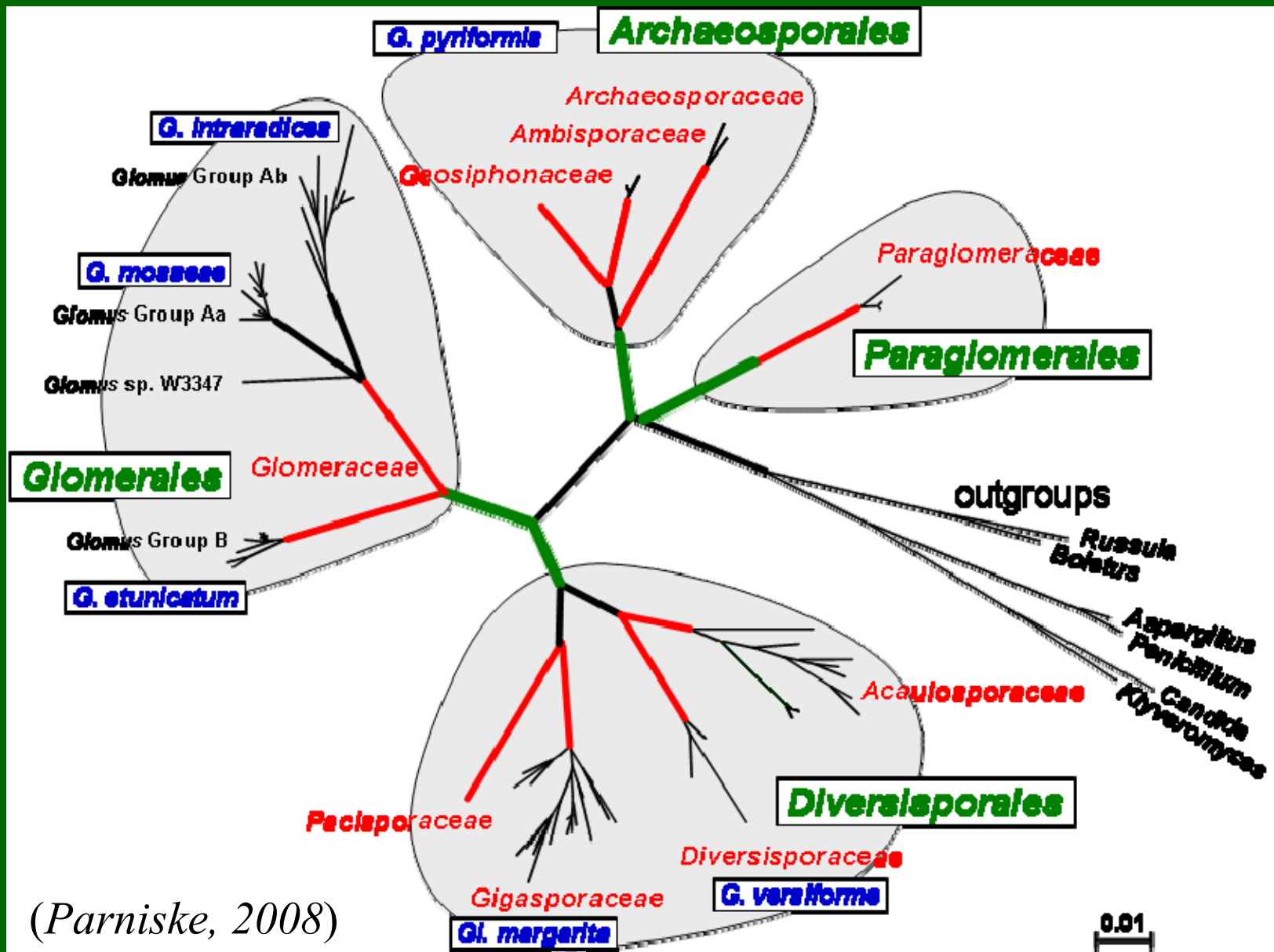
# Положение микоризных грибов в системе

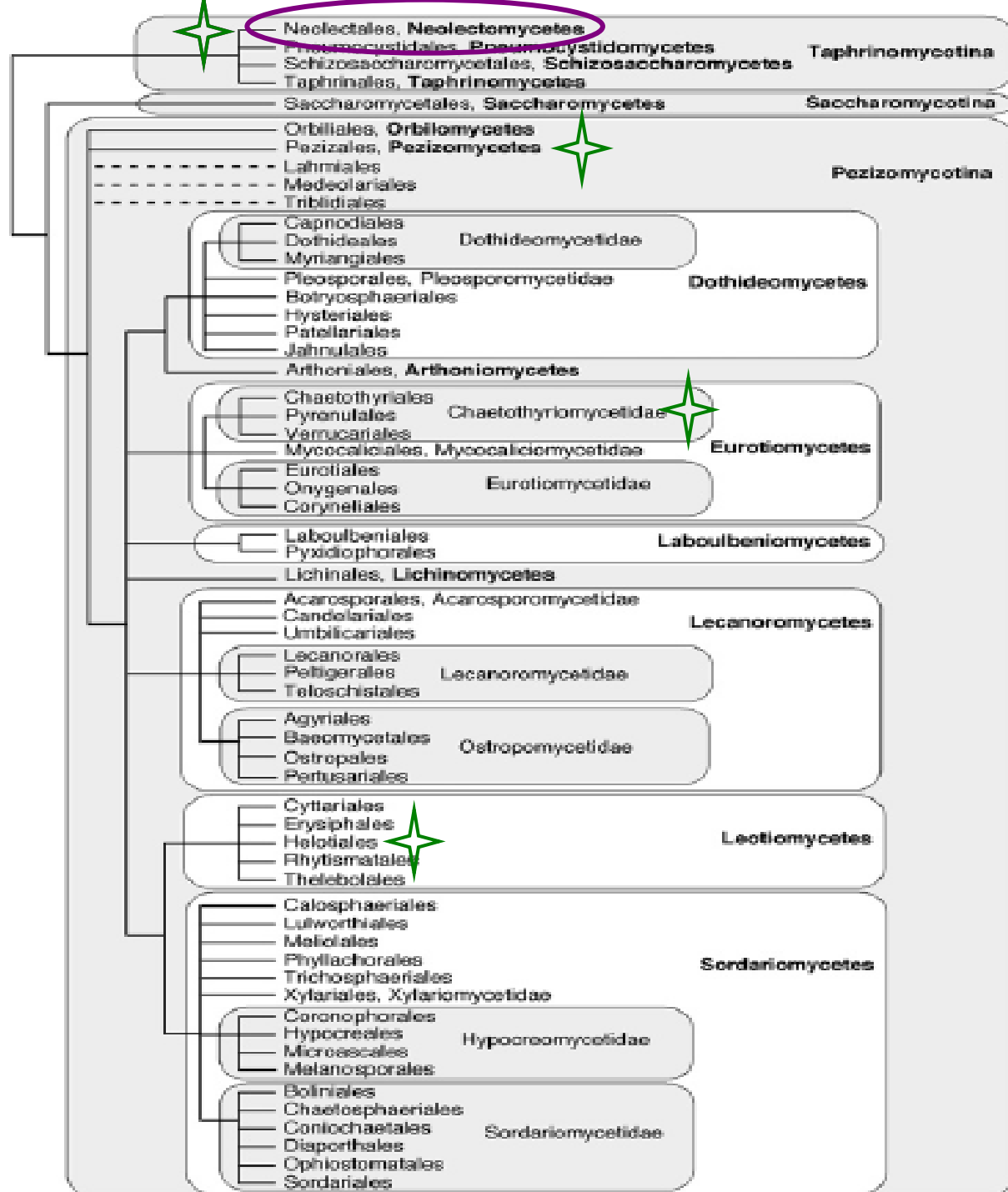


Отделы  
**Glomeromycota**  
**Ascomycota**  
**Basidiomycota**

# Отдел Glomeromycota

Все представители облигатно симбиотрофны





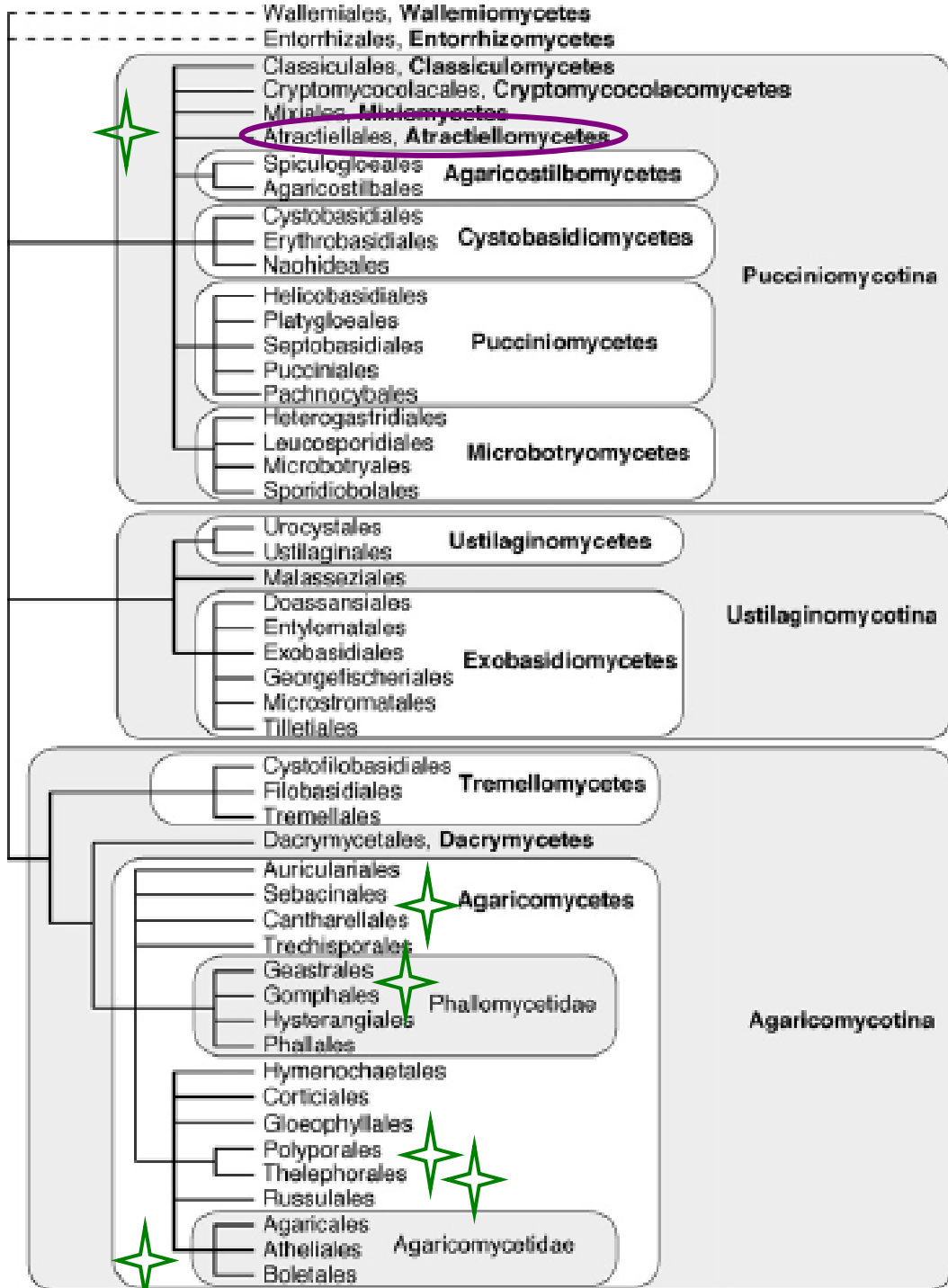
# Отдел Ascomycota



*Neolecta vitellina*

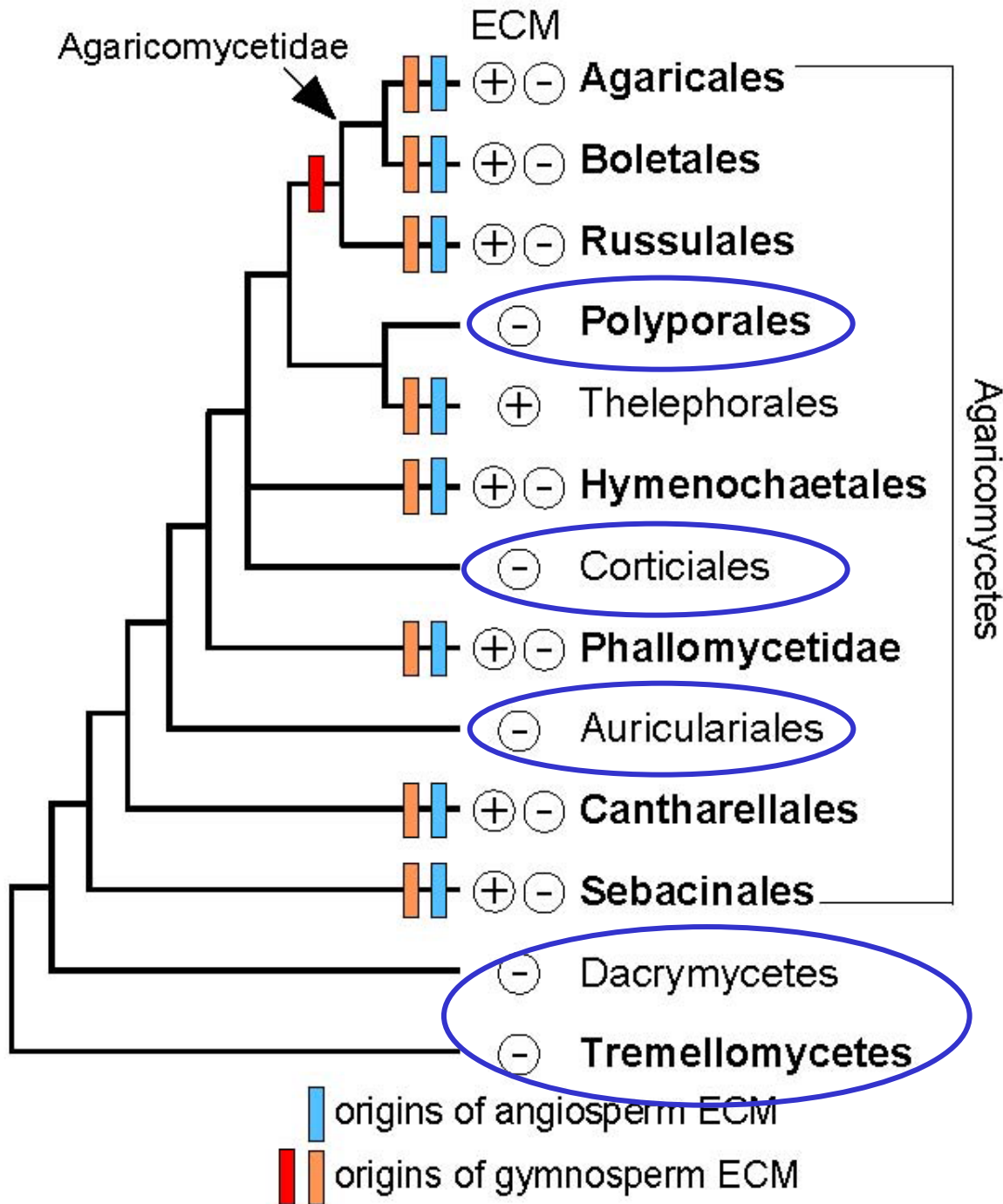
(no Hibbett et al.,  
2007)

# Отдел Basidiomycota



(no Hibbett et  
al., 2007)





Линии  
агарикоидных  
базидиомицетов,  
содержащие ЭМ  
виды

# Основные проблемы в исследованиях микориз

- **Установление микоризного статуса** (как растений, так и грибов)
- **Выяснение пользы/вреда микоризной ассоциации** (преимущественно, относительно растений)

## Методы установления микоризного статуса

- **В строгом смысле:** путем выведения симбионтов в чистую культуру и ресинтеза микоризы. Метод непригоден для АМ и многих некультивируемых симбионтов микориз других типов



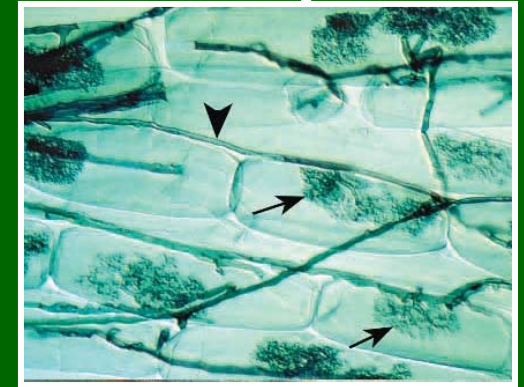
*Russula*

*Cortinarius*



# Методы установления микоризного статуса

• Визуализация грибных структур в растительных тканях, **характерных для микоризных контактных зон** (для растений)



- **Наблюдение** распределения плодовых тел в лесах
- **Прослеживание** гиф от плодовых тел к эктомикоризе, причем мицелий нефизиономичен
- **Распространение данных** об изученных видах на родственные и не очень
- **Морфотипирование** эктомикоризных окончаний и попытки идентификации микобионта по морфологии микоризы
- **Применение молекулярных методов** анализа к корневым окончаниям (следует помнить, что микобиота корней не ограничивается микоризообразователями)
- **Методы изотопного анализа** с использованием как радиоактивных, так и стабильных изотопов

Среди представителей преимущественно симбиотрофных семейств также встречаются исключения, например, *Boletinellus merulioides* и *Xerocomus parasiticus*, близкородственные микоризным видам, но не являющиеся микобионтами эктомикоризы

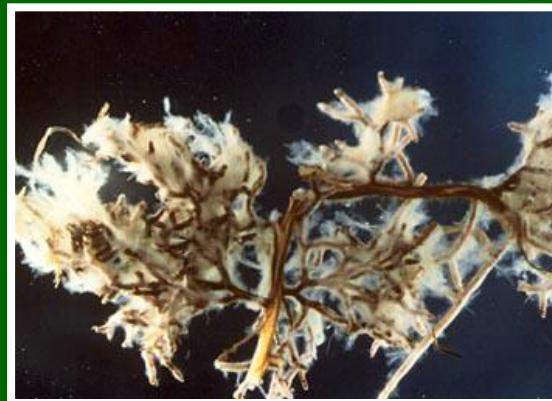
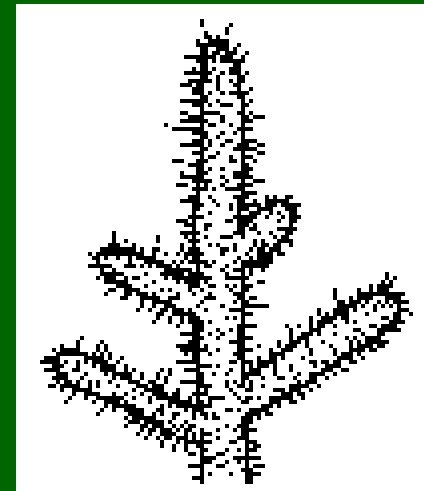
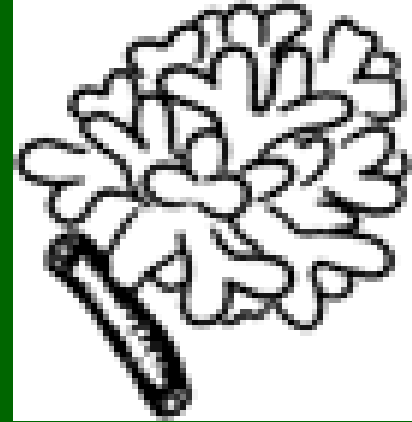
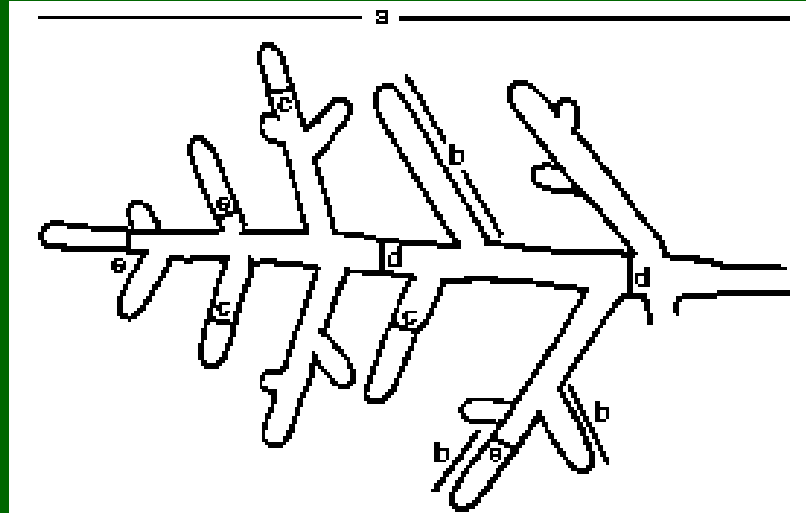


*Xerocomus parasiticus* на *Scleroderma* sp.

# Морфотипирование эктомикориз

Признаки микоризного  
окончания:

- тип ветвления
- форма
- размеры
- окраска
- текстура
- блеск
- морфология  
экстраматрических гиф
- наличие ризоморф



# Морфотипирование эктомикориз

## DEEMY – System for characterization and Determination of EctoMYcorrhizae (Agerer, Rambold, 1996)

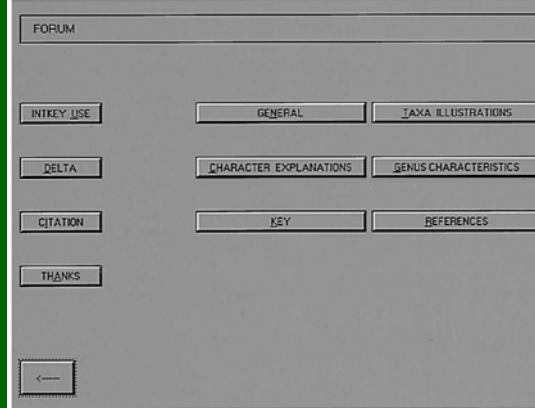


Fig. 1

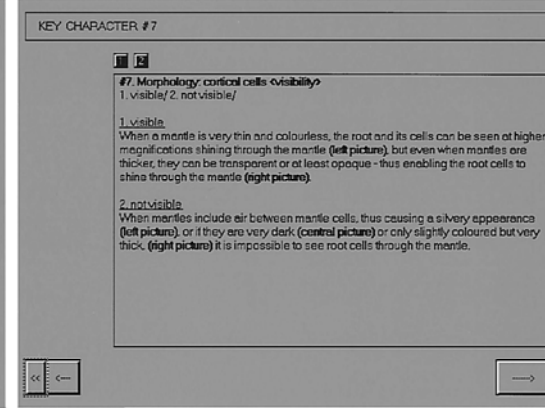


Fig. 2

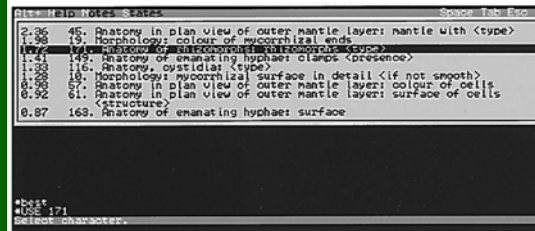


Fig. 3

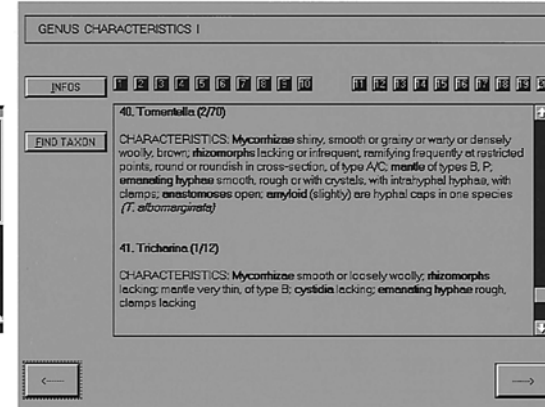


Fig. 4

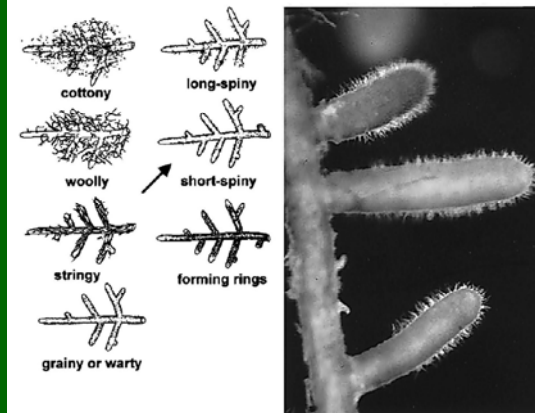


Fig. 5

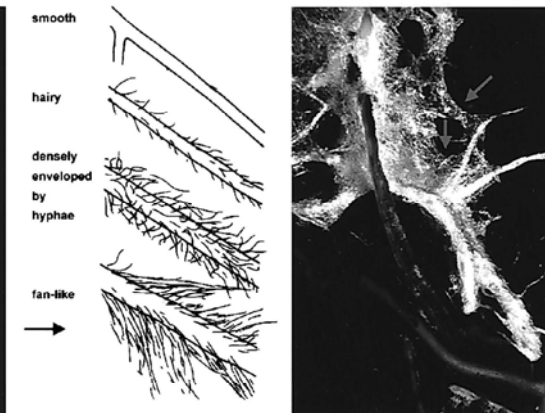


Fig. 6

Базы данных в

Интернете:

<http://www.deemy.de/>

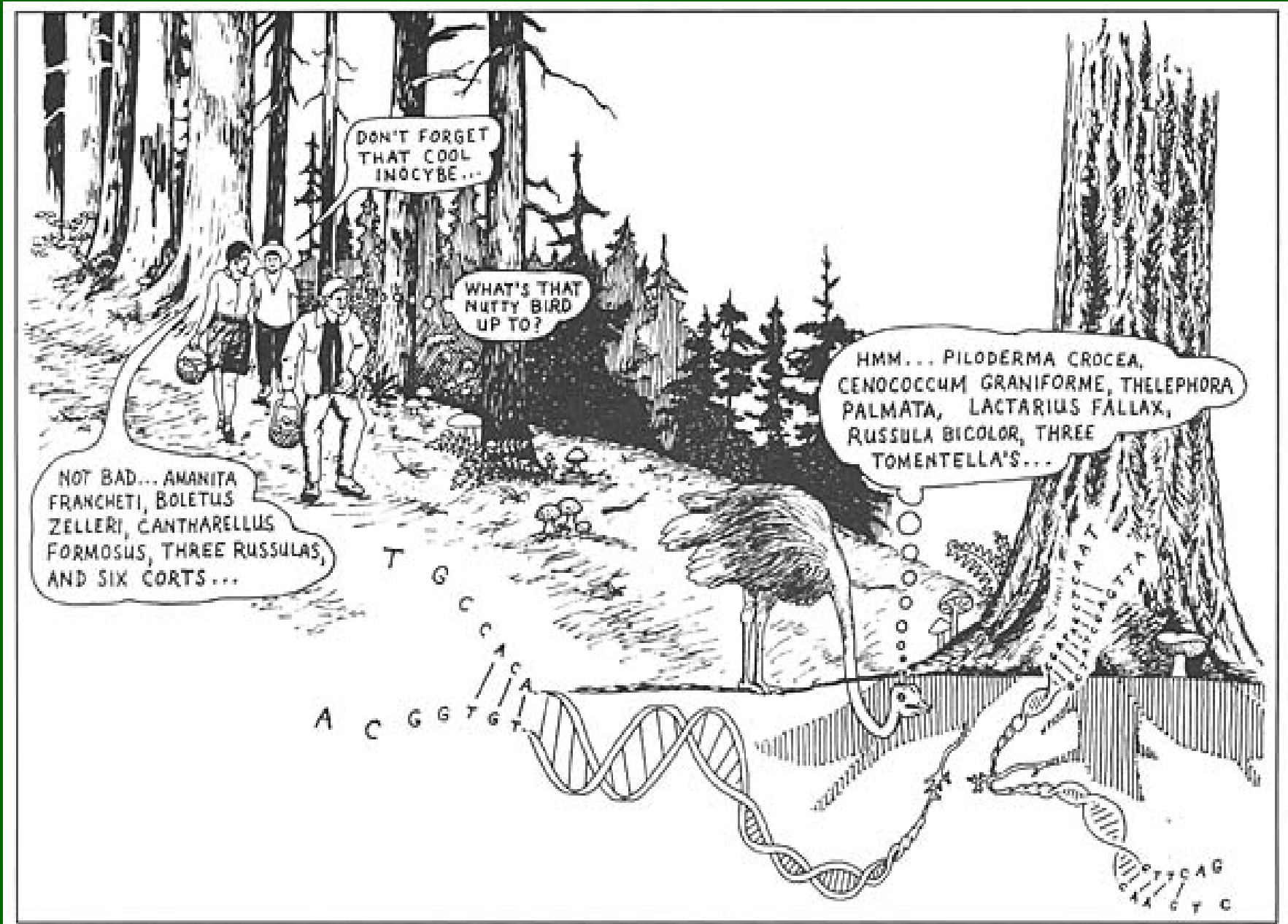
Descriptors/Headings

<http://dde.forrex.org/>

biodiversity/ecto/

glossary/identification\_e.html

# Молекулярные методы исследования микориз



# Применение молекулярно-генетических методов для исследования микориз

I Исследование вклада симбиоза в динамику экосистем (новое направление в экологии – **молекулярная экология**):

1. распределение в почве микоризных грибов (взгляд на подземное сообщество – кто в действительности обитает на корнях)

2. что происходит при нарушении структуры сообществ в результате пожаров, загрязнений и т.п.

3. выявление генотипов грибов и изучение структуры популяций и границ индивида, что у грибов далеко не очевидно.

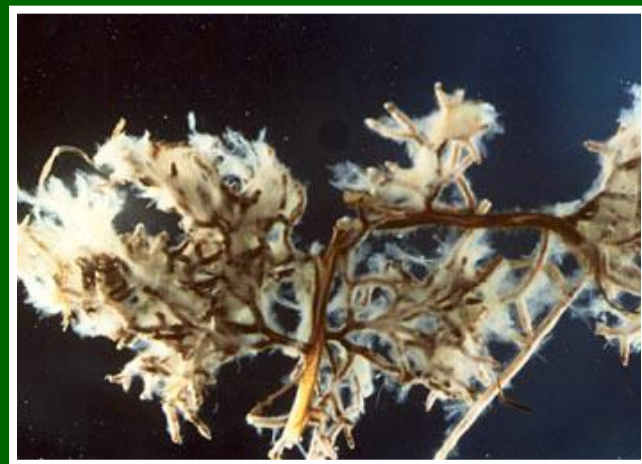


# Применение молекулярно-генетических методов для исследования микориз

**II** идентификация чистых культур микоризообразователей

**III** идентификация микобионтов непосредственно из микоризных окончаний

**IV** исследование этапов развития микоризы и взаимодействия симбионтов (генетические методы)



# Внедрение молекулярных методов позволило:

- **Количественно** изучать сообщества ЭМ грибов, распространение их в природе.

Оценить видовое разнообразие и роль в сообществе видов ЭМ грибов **без ПТ** или с **гипогейными** или **малозаметными ПТ**



*Cenococcium*

+

*Picea*



*Rhizopogon*



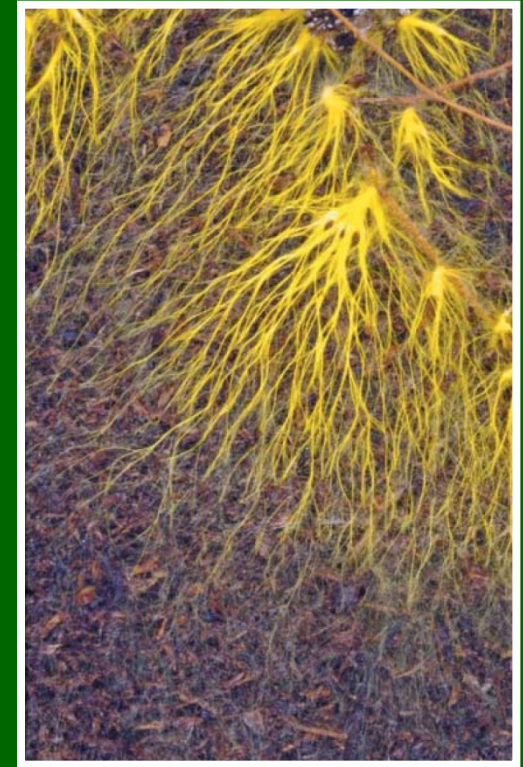
*Tomentella*



*Gautieria*

# Внедрение молекулярных методов позволило:

- Изучать **свободный мицелий микоризных грибов**, который очень трудно или невозможно идентифицировать морфологическими или культуральными методами
- Исследовать **генотипы грибов** и их связь с физиологией микоризы
- Исследовать организмы **микоризопланы и микоризосферы**
- Идентифицировать **микобионт непосредственно из ЭМ окончаний**.



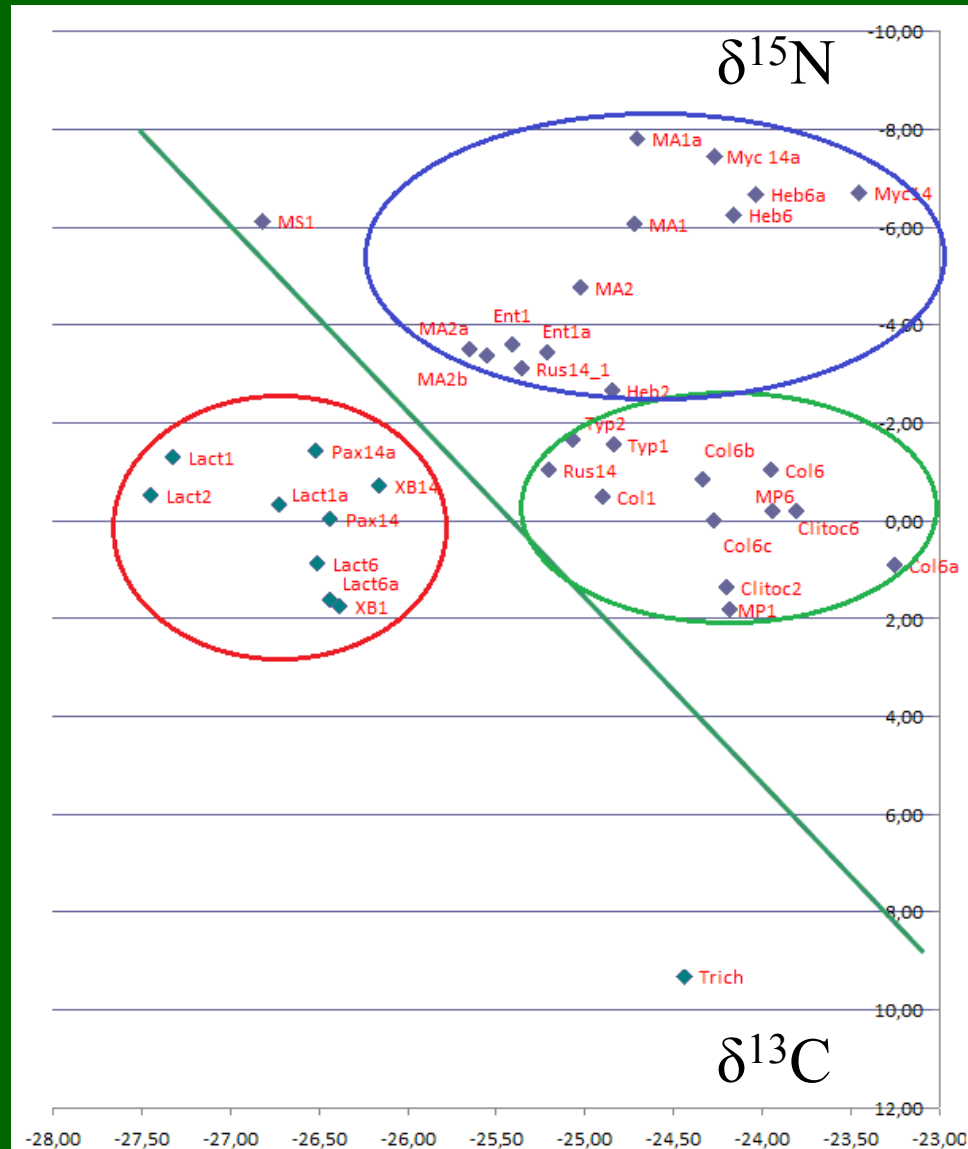
# Недостатки молекулярных исследований микориз:

- Получаемые данные могут быть несравнимы за счет отсутствия универсального протокола
- Эталонные последовательности, с которыми сравнивают результаты, грешат ошибками и неточностями определения.
- Получаемые данные о подземной структуре ЭМ сообщества зачастую противоречат результатам, полученным методом картирования, и объяснить это трудно (в подземной части сообщества никак не отражены виды, активно образующие ПТ).
- Микоризное окончание может быть устойчивым сообществом двух и более видов грибов, чьи ДНК выделяются совместно.
- Методы все еще дорогостоящи, поэтому количество исследуемых проб минимизируется, иногда в ущерб качеству эксперимента

# Метод анализа стабильных изотопов

$$\delta^n E = [(R_{\text{проба}} - R_{\text{стандарт}}) / R_{\text{стандарт}}] * 1000$$

где E - элемент (например, С или N), n – масса более тяжелого (и редкого) изотопа, и R - относительное обилие этого изотопа в анализируемой пробе и стандарте



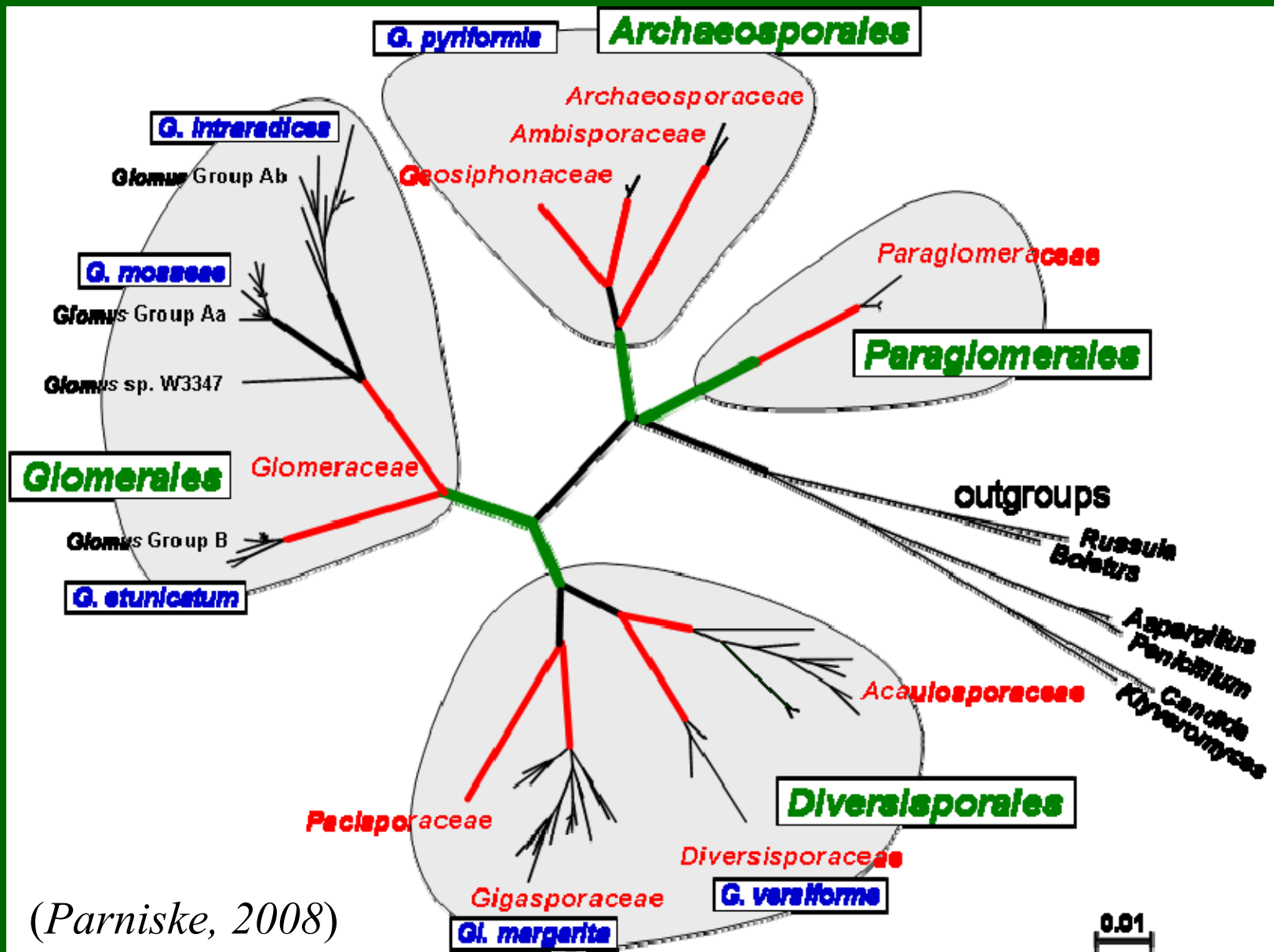
# Отдел Glomeromycota: арбускулярная микориза (АМ)

Все протестированные представители образуют АМ, и все АМ грибы принадлежат к этому отделу.

- **Микобионты:** свыше **200 видов грибов** (4 порядка из отд. Glomeromycota = Symbiomycota) и около **300 тыс. видов растений**, преимущественно травянистых, из **1000** родов.
  - Основные роды: *Glomus*, *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Entrophospora*
  - Система группы - на основании молекулярных данных, филогения и таксономия в состоянии разработки, адекватная концепция вида отсутствует
  - Ранее симбиоз считался неспецифичным, но сейчас это мнение пересмотрено

# Отдел Glomeromycota

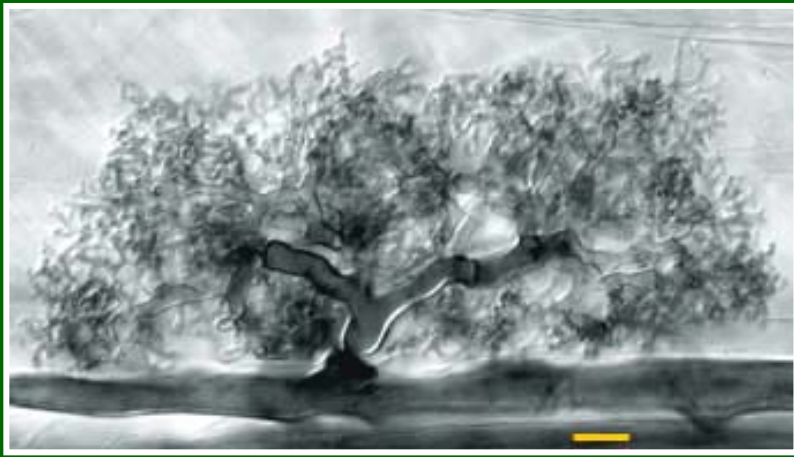
## Современная система группы



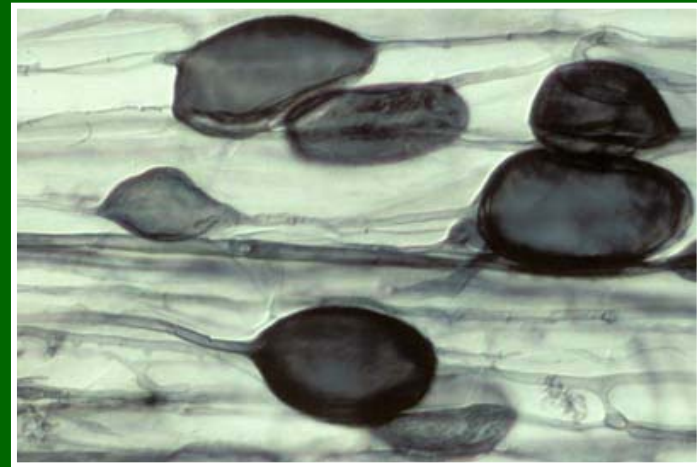
(Parniske, 2008)

# 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



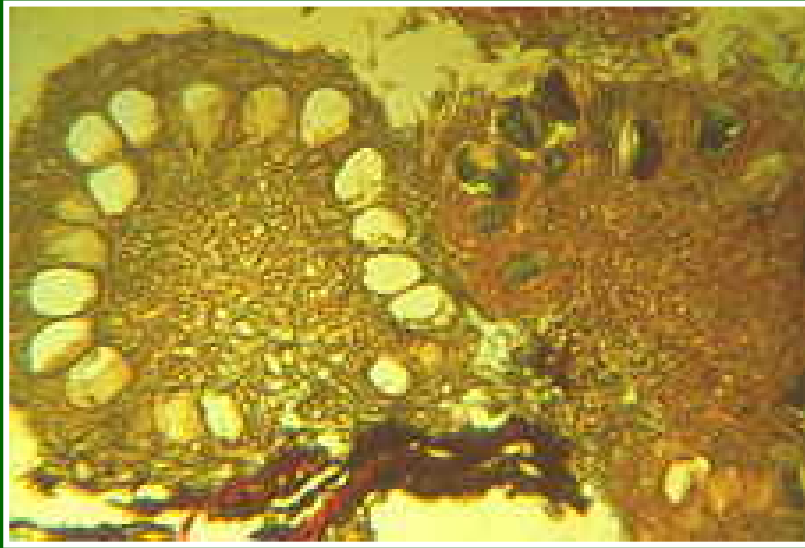
везикулы

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

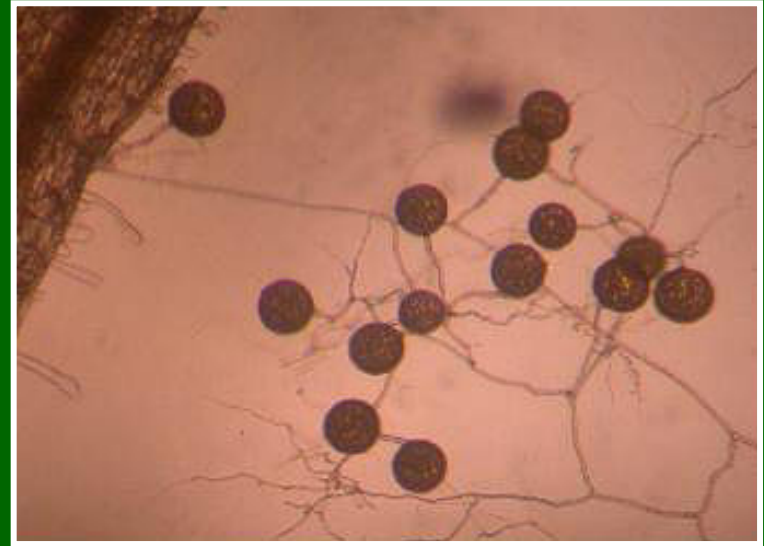
**Везикулы** – запасующие структуры – тонкостенные, вздутые, часто наполненные липидами, межклеточные или внутриклеточные.



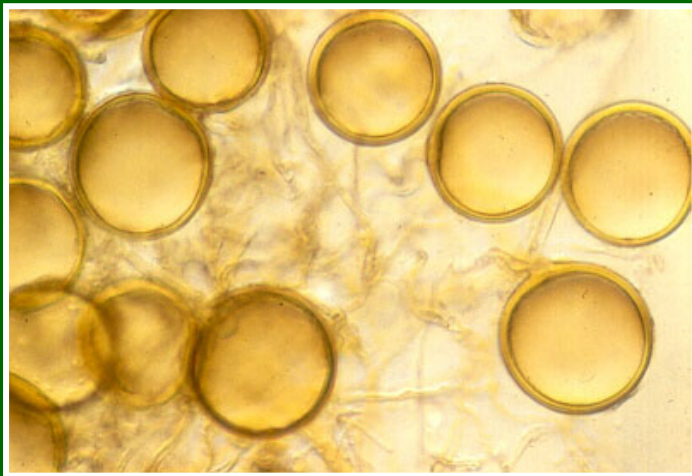
# Арбускулярная микориза (АМ)



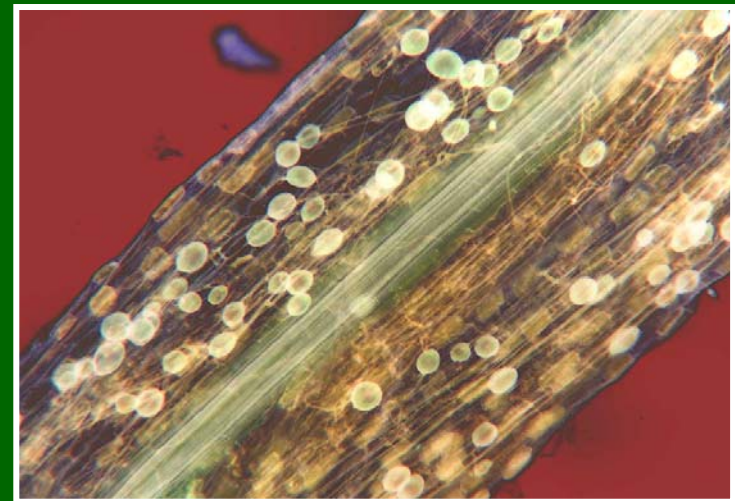
«спорокарп» из хламидоспор



свободный мицелий и споры



споры



корень с везикулами

# Отдел Glomeromycota: арбускулярная микориза (АМ)

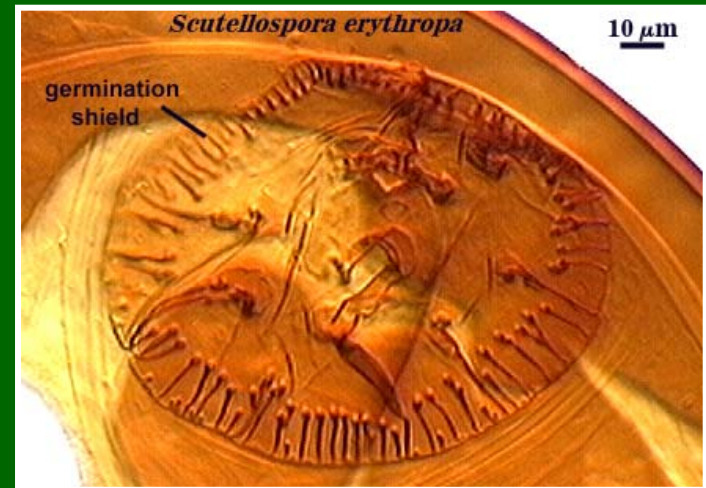
- Представители с **несептированным мицелием и множеством ядер** неизвестной ploидности и статуса
- Гломусовые грибы – **облигатные симбиотрофы**, поддержание их в чистой культуре невозможно
- **Споры способны к многократному прорастанию** и покою в случае отсутствия подходящего партнера
- **? Возможная причина облигатной симбиотрофии** – особенности липидного метаболизма. В пресимбиотической фазе грибы неспособны к синтезу липидов, являющихся основным запасным веществом и органической «валютой» их мицелия

# Генетическая организация АМ грибов

- На одну спору приходится **800-3500** ядер, предполагаемо гаплоидных
- Размер генома мал 16,54 Мб (0,017 пг) - *G. intraradices*, но может достигать 1058,4 Мб (1,1 пг) у *S. pellucida*
- Полиплоидия маловероятна, скорее происходит накопление повторяющихся последовательностей
- Внутри клеток имеются эндосимбионты

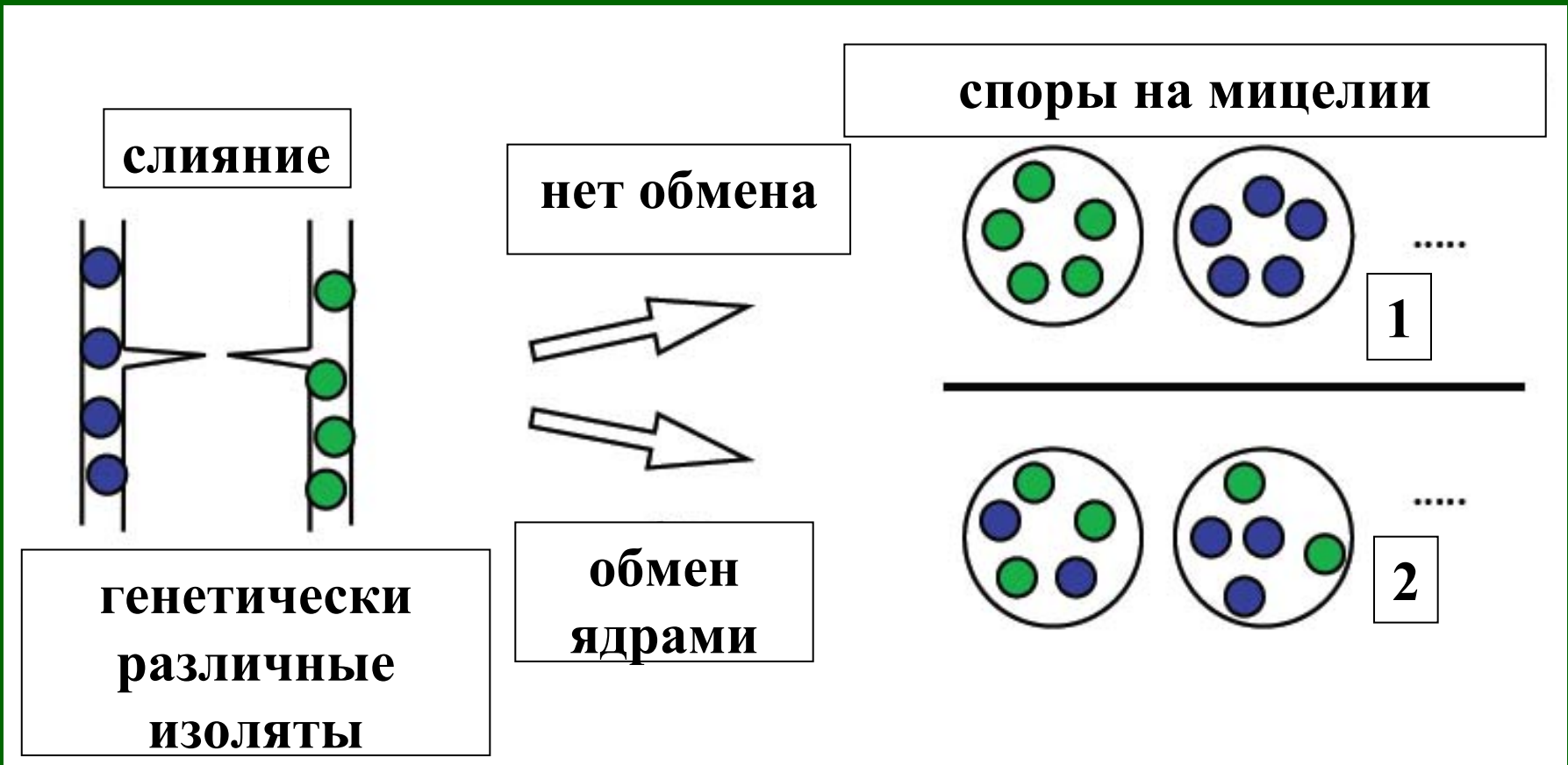


*Glomus intraradices*



*Scutellospora erythropha*

# Возможная генетическая рекомбинация АМ грибов



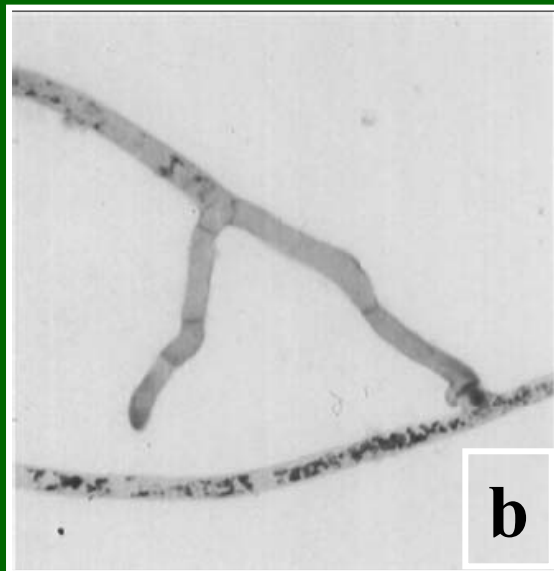
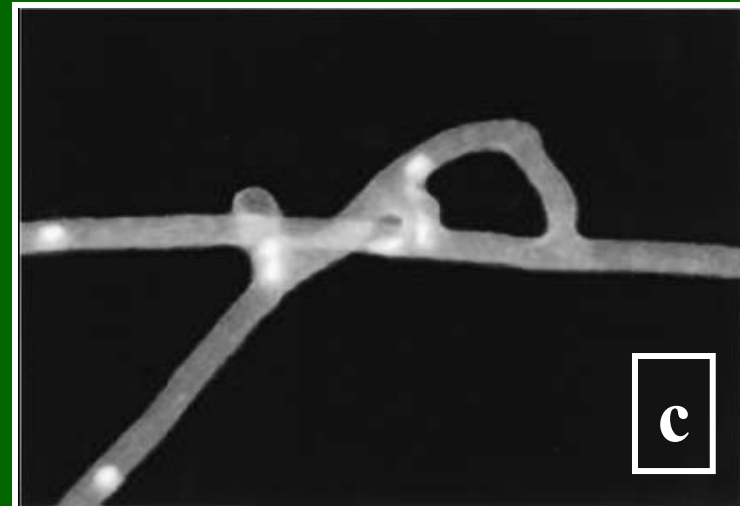
1. *Гомокариотическая* модель

(но: разные количества одной последовательности в разных ядрах)

2. *Гетерокариотическая* модель

(но: затруднителен переход ассоциации ядер по несептированному мицелию; частоты ядер должны сохраняться неизменными)

# Анастомозы между гифами АМ грибов

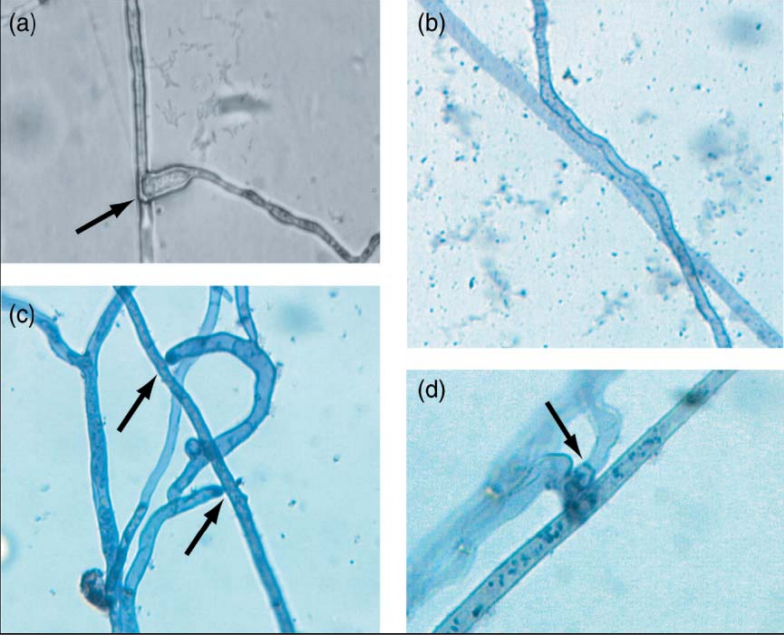


(a) Анастомоз (стрелка) между гифами свободного мицелия *Glomus mosseae*.

(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)



- 5 изолятов из популяции *Glomus intraradices* с одного поля изучали с целью обнаружения анастомозов между гифами, прорастающими из спор.
- АМ грибы анастомозировали, возможно, с рекомбинацией.
- Пары разных изолятов культивировали совместно. С применением нескольких молекулярных методов выявлено, что рекомбинация между генетически различными изолятами произошла. Фенотипы потомства значительно отличались от родительских. 9 из 10 пар изолятов анастомозировали.

## Контакты между гифами генетически различных изолятов.

(a) Слияние.

(b) Отсутствие взаимодействия, морфология не изменилась.

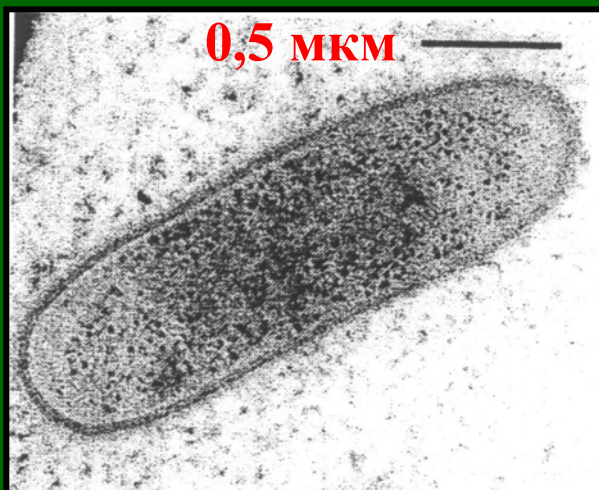
(c) Несовместимость.

(d) Несовместимое слияние.

Окрашивание на сукцинат-дегидрогеназу (a) и Трипан блю (a–d).

(Croll et al., 2009)

# Эндосимбионты арбускулярно-микоризных грибов



*Candidatus*  
*Glomeribacter*  
*gigasporarum*

В цитоплазме мицелия АМ грибов содержатся бактериальные эндосимбионты, ранее считавшиеся бактериеподобными грибными структурами (BLO - bacteria-like organisms/organelles).

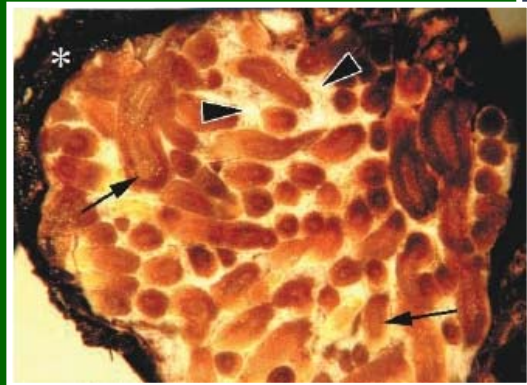
Сейчас известно, что они являются палочковидными Грам-отрицательными бактериями и широко распространены.

Спора *Gigaspora margarita* содержит около **130 тыс.** живых бактерий.

В 2003г. был предложен новый таксон *Candidatus* (Bianciotto et al., 2003), а ранее эндосимбиотические бактерии относили к роду *Burkholderia*.

# Отделы Ascomycota и Basidiomycota: 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*.





# Эктомикориза

- около **6 тыс. видов грибов**: преимущественно отд. Basidiomycota (Агарикоидные и Гастероидные – сем. Amanitaceae, Hygrophoraceae, Tricholomataceae, Cortinariaceae, Boletaceae, Russulaceae, Pisolithaceae, Sclerodermataceae ),  
реже представители отд. Ascomycota - сем. Geoglossaceae, Helvellaceae, Pezizaceae, Elaphomycetaceae, Tuberaceae.
- Около 40% всех макромицетов образуют микоризы.

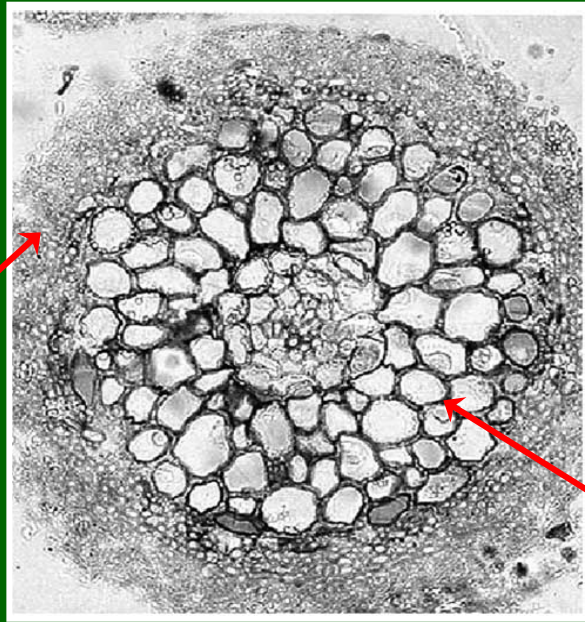


*Amanita*



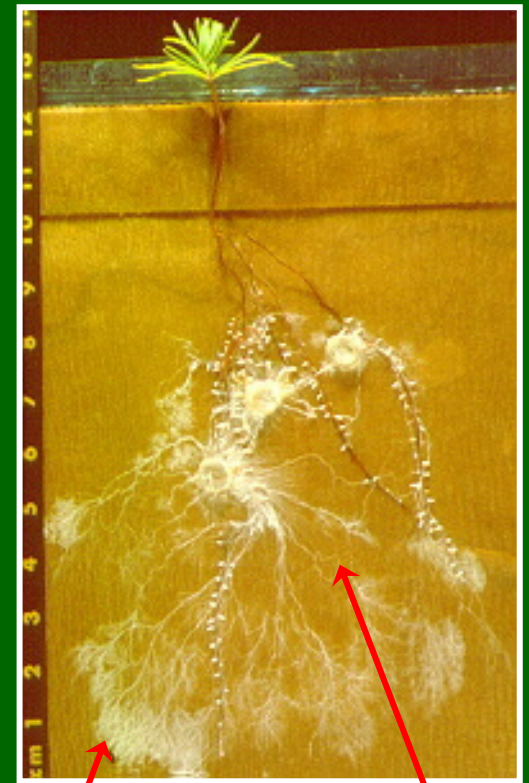
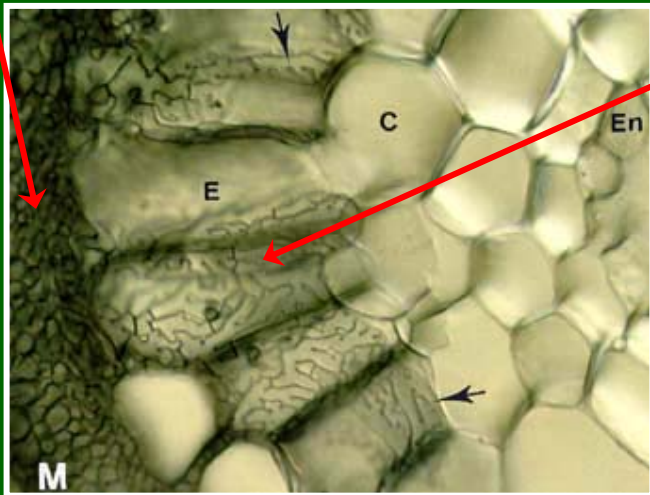
*Pisolithus*

# Эктомикориза



чехол

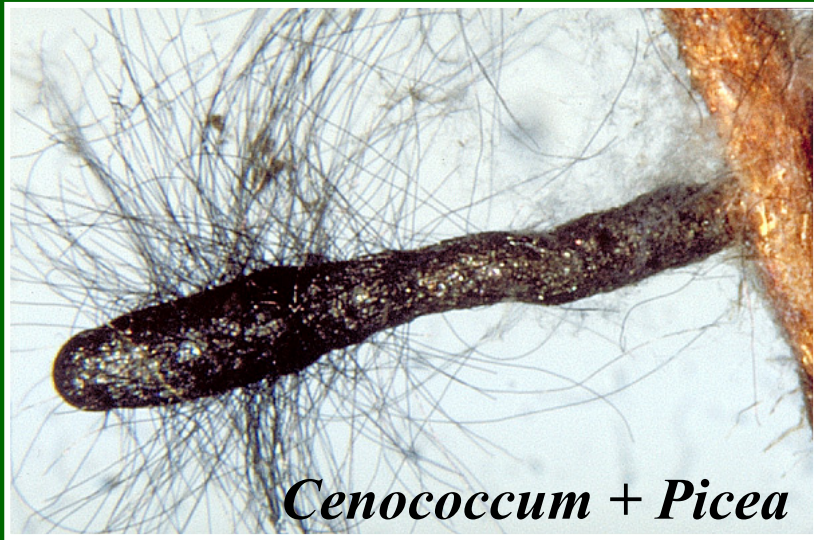
сеть Гартига



свободный  
мицелий

Внутриклеточных структур  
в норме не образуется

# Специфичность ЭМ симбиозов



*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)



*Rhizopogon*

(Только Pinaceae)



*Suillus*



*Alrova*

(Только *Alnus*)

# Специфичность ЭМ симбиозов



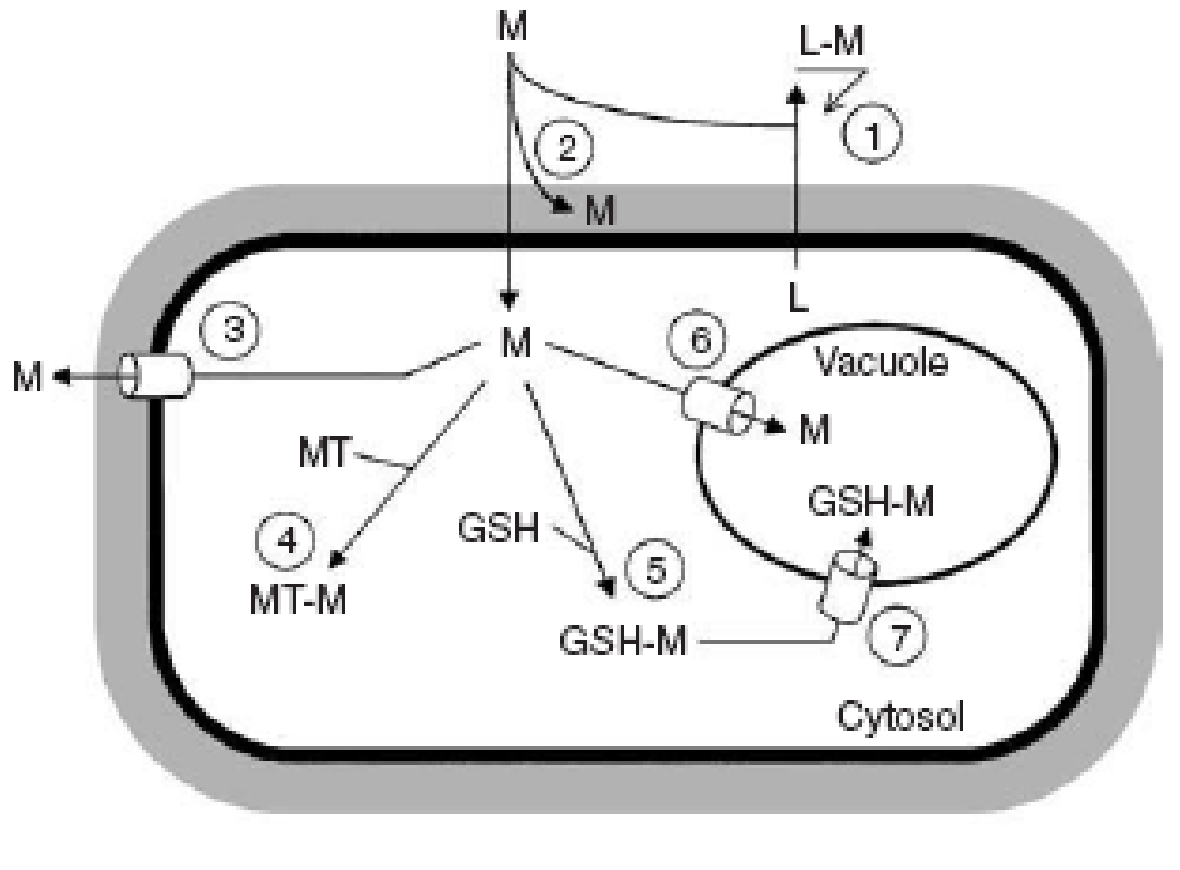
*Pisolithus*

*Pisolithus tinctorius* = **11** ВИДОВ

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

## Возможные механизмы устойчивости к Ме у ЭМ грибов

*(Bellion et al., 2006)*



1. Внеклеточное хелатирование экскретируемыми лигандами (L);
  2. связывание на клеточной стенке;
  3. усиленный отток;
  4. внутриклеточное хелатирование металлотioneином (MT);
  5. внутриклеточное хелатирование глутатионом (GSH);
  6. компартментализация внутри клетки (вакуоли);
  7. вакуолярная компартментализация GSH-M комплекса.
- M - ионы металлов.

# Частичная и полная микогетеротрофия растений

*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

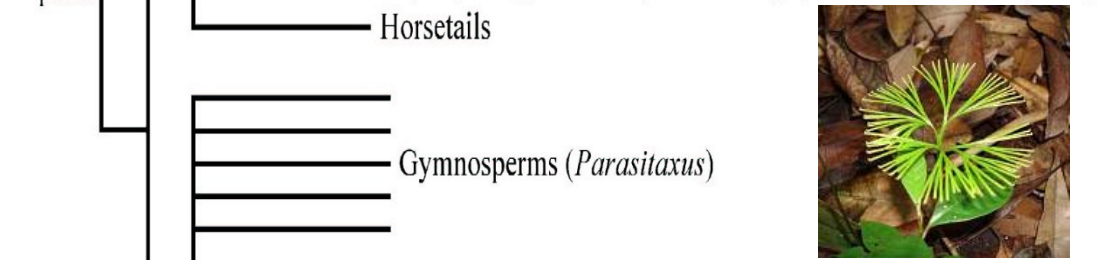
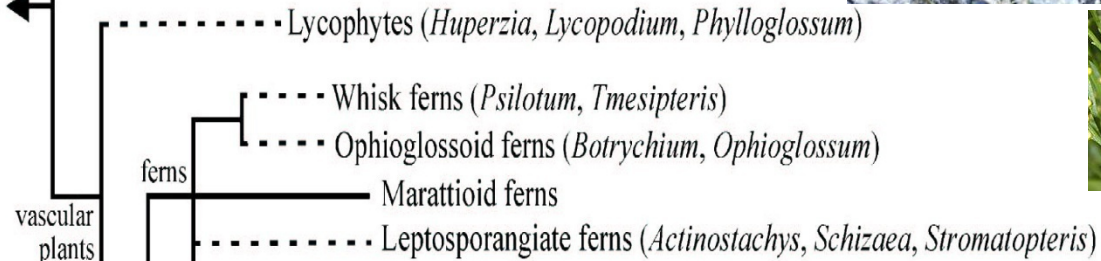
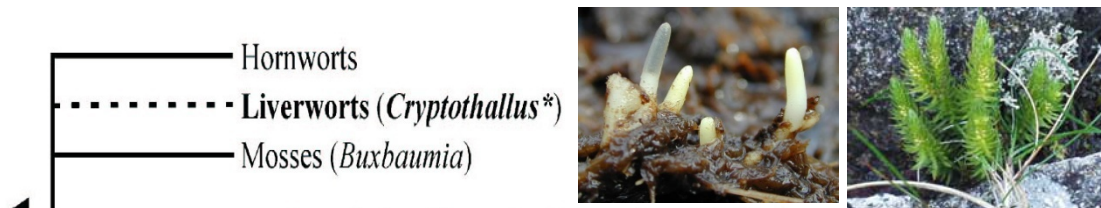


*Voyria*

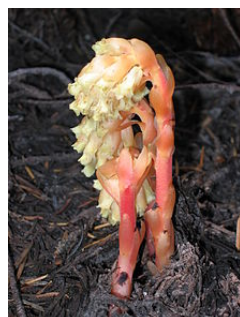
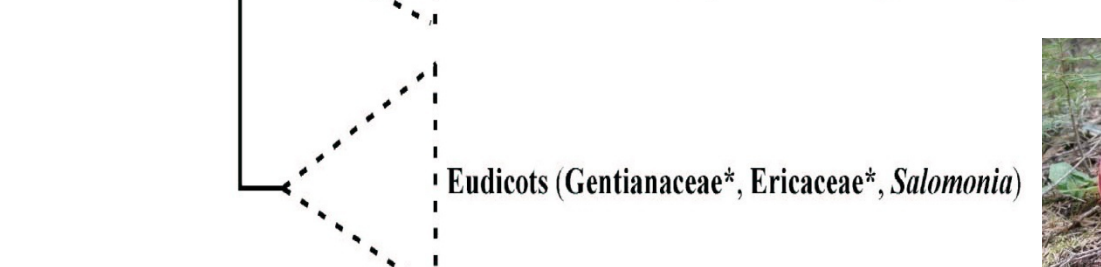
*Monotropastrum*



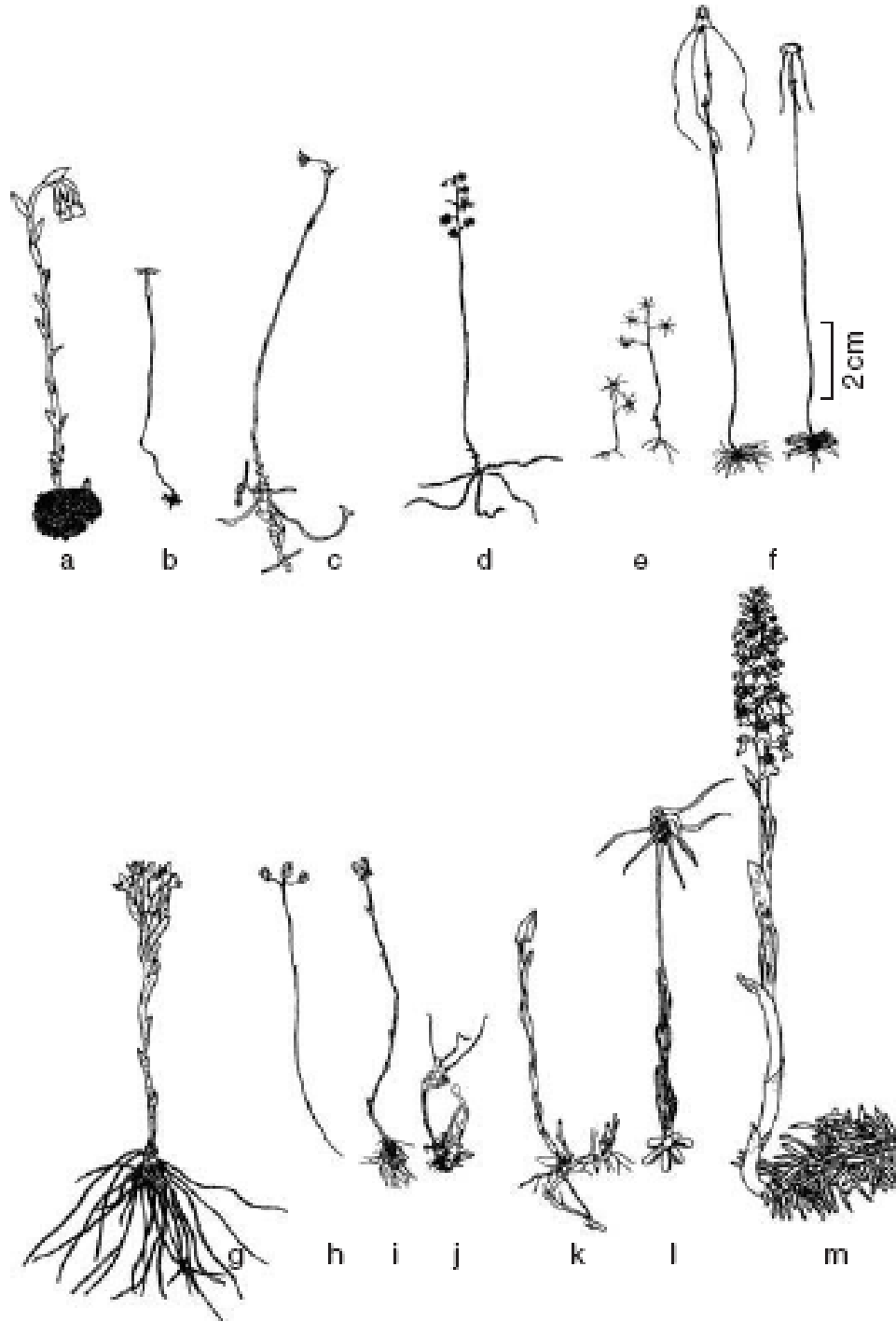
# Линии растений, в которых развивалась микогетеротрофия



Monocots (*Arachnitis\**, *Burmanniaceae*, *Corsia*, *Geosiris*, *Lacandonia*, *Orchidaceae\**, *Petrosavia*, *Triuridaceae*)



(Bidartondo, 2005)



## Представители основных групп микогетеротрофных растений:

- (a) Monotropoideae: *Monotropa uniflora*;
- (b) Gentianaceae: *Voyria chiona*;
- (c) Petrosaviaceae: *Petrosavia*;
- (d) Triuridaceae: *Sciaphila albescens*;
- (e) *Peltophyllum lutea*;
- (f) *Triuris alata*;
- (g) Burmanniaceae: *Campylosiphon purpurascens*;
- (h) *Burmannia tenella*;
- (i) *Gymnosiphon brachycephalus*;
- (j) *Thismia saulensis*;
- (k) Corsiaceae: *Corsia ornata*;
- (l) *Arachnites uniflora*;
- (m) Orchidaceae: *Neottia nidus-avis*.



# Частичная и полная микогетеротрофия растений

• 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*

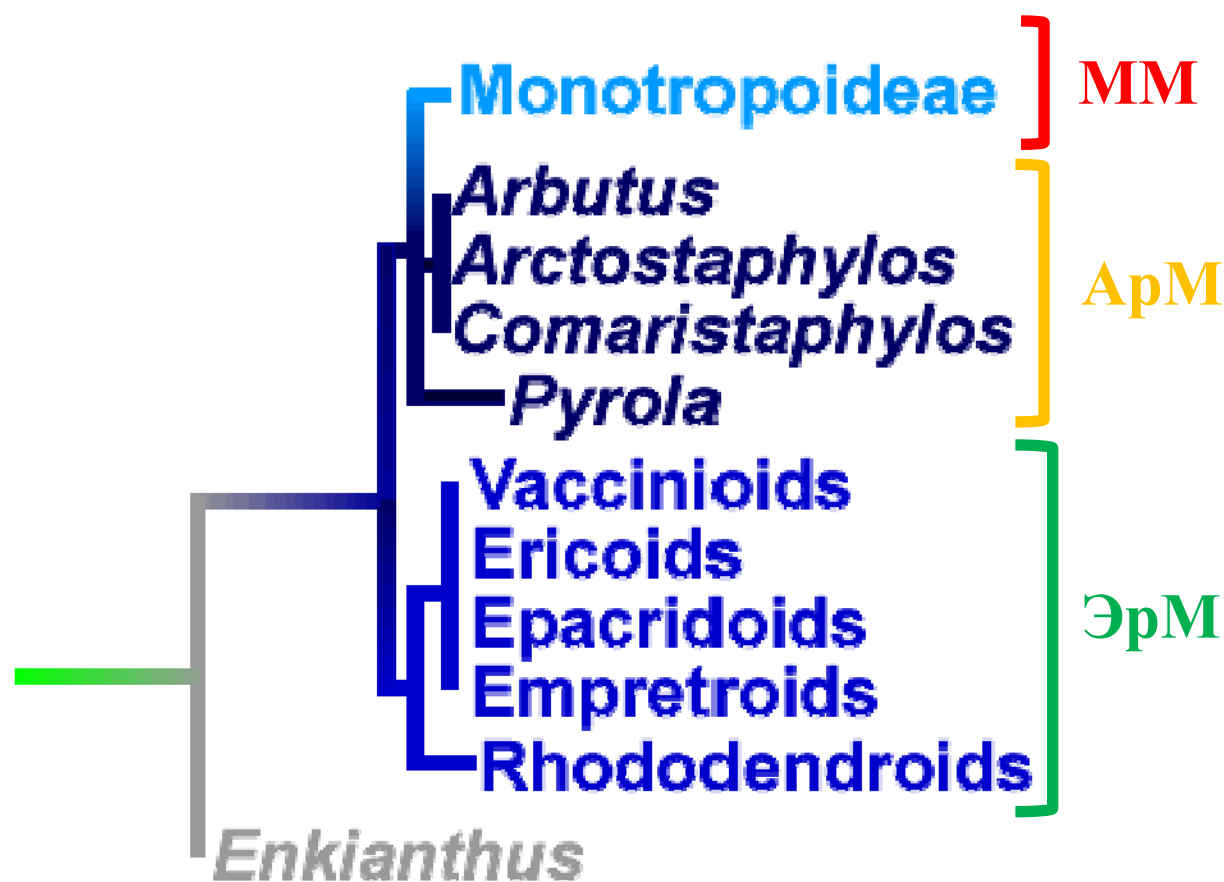


*Pterospora*



*Monotropa*

Отделы Ascomycota и Basidiomycota: микоризы  
частично и полностью микогетеротрофных растений  
Взаимосвязь филогении и типов микориз в пор. Ericales



**Полная  
микогетеротрофия**

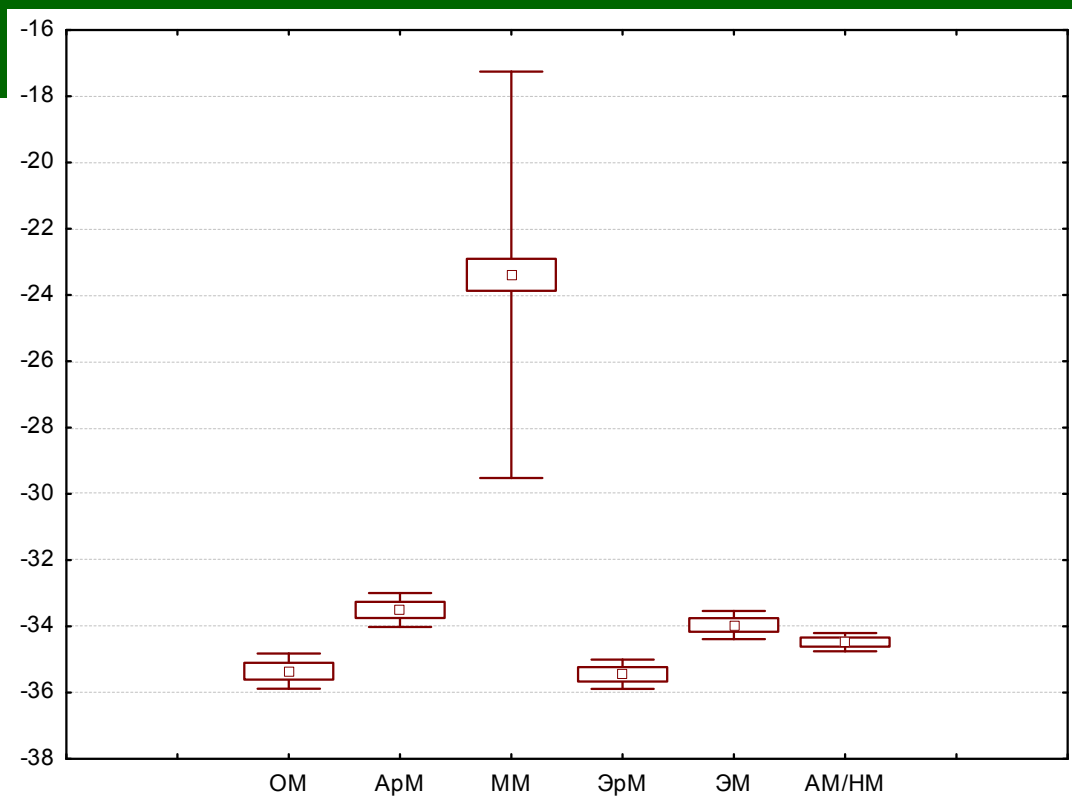
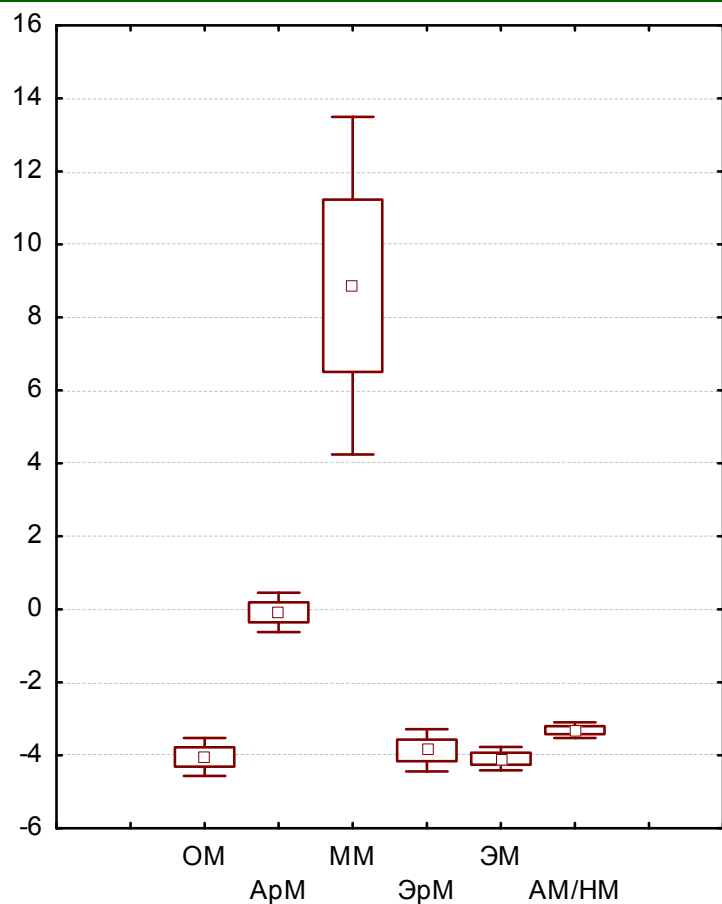
**Частичная  
микогетеротрофия**

**Полная  
автотрофия**

# Отделы Ascomycota и Basidiomycota: микоризы частично и полностью микогетеротрофных растений

## Распределение $\delta^{13}\text{C}$

## Распределение $\delta^{15}\text{N}$



- Среднее
- ▭ Среднее ± ошибка среднего
- ┆ Среднее ± стандартная ошибка

# Эпипаразитизм на арбускулярной микоризе

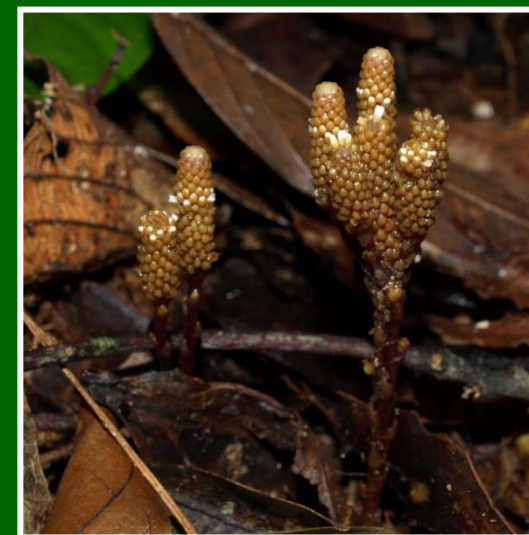
Чаще объектом эпипаразитизма является ЭМ, но существуют и микогетеротрофы на АМ: образуются тройственные симбиозы с участием гломусового гриба, АМ растения и бесхлорофилльного растения-эпипаразита.



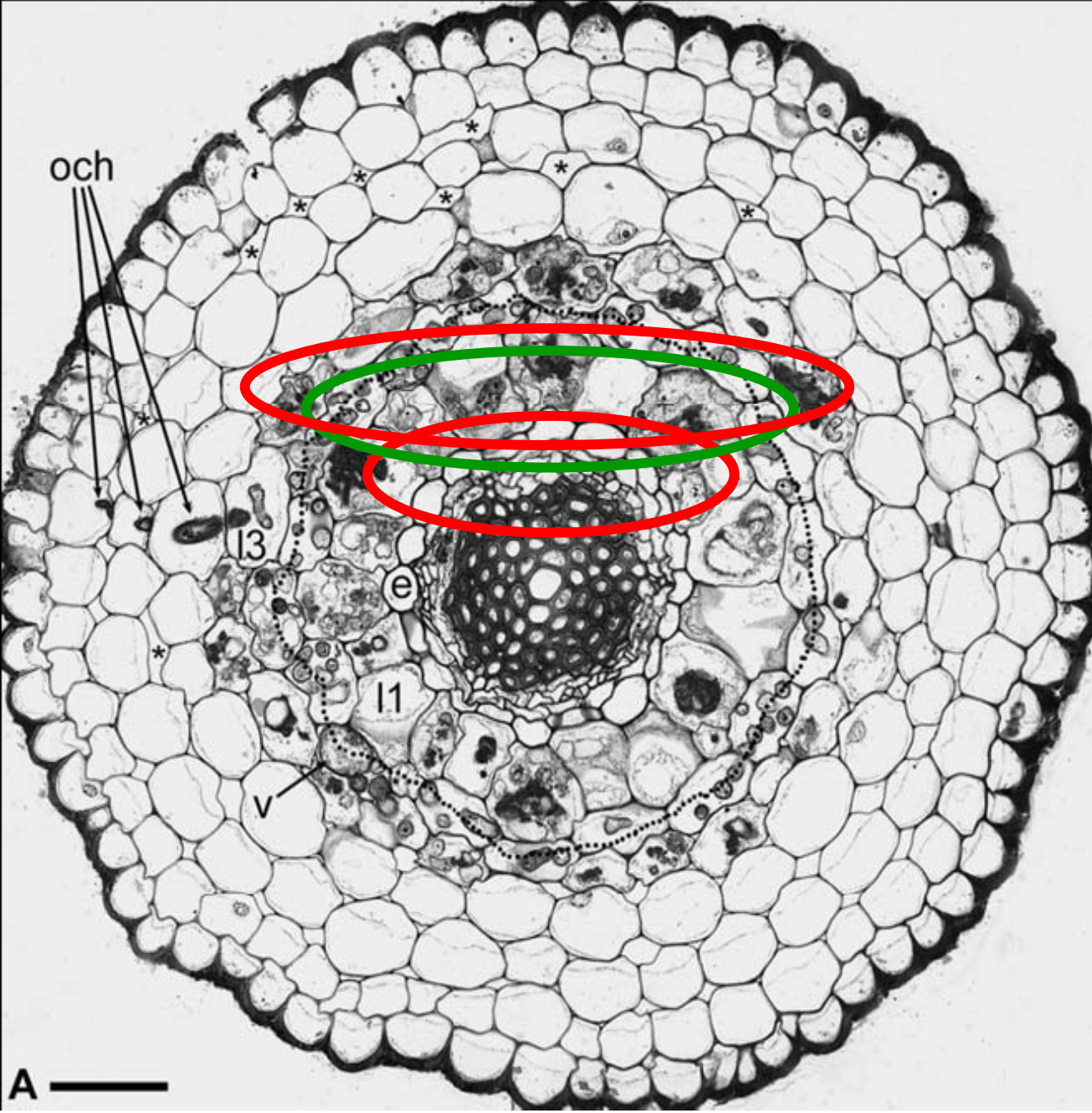
*Triuris*  
(сем. Triuridaceae)



*Voyria*  
(сем. Gentianaceae)



*Epirixanthes*  
(сем. Polygalaceae)



Срез корня *E. rariana* с переваренными гифами в слое 1 (11) и слое 3 (13), но в слое 2 (пунктир) гифы целые. Och - гифы в наружной коре, \* - межклетники наружной коры, v - везикула; e - эндодерма. Деление = 50  $\mu$ m.

# Орхидная микориза

**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*



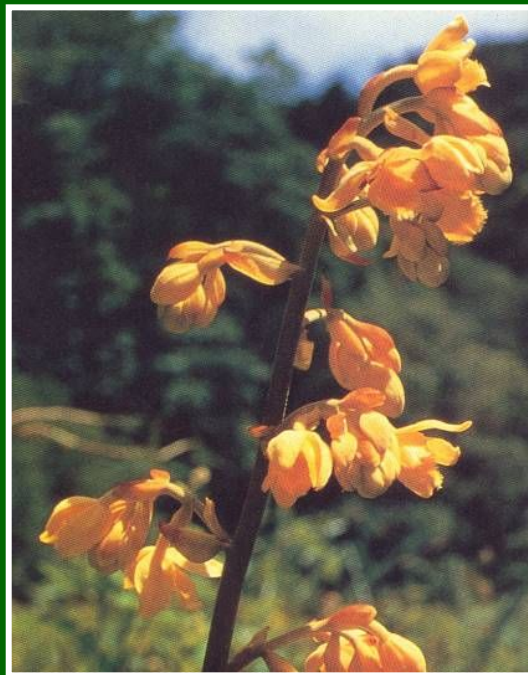
*Encyclia tampensis*

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

3. Абсолютно бесхлорофильные микогетеротрофы  
(около 200 видов)



*Gastrodia elata*



*Galeola lindleyana*



*Neottia nidus-avis*

# Орхидная микориза

- **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.





# 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*

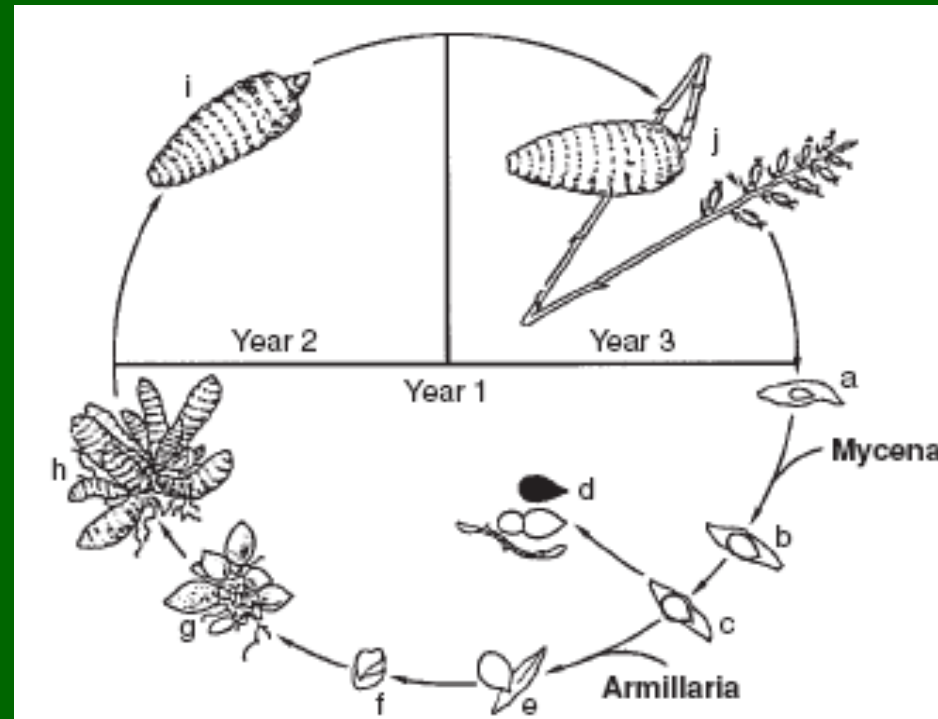


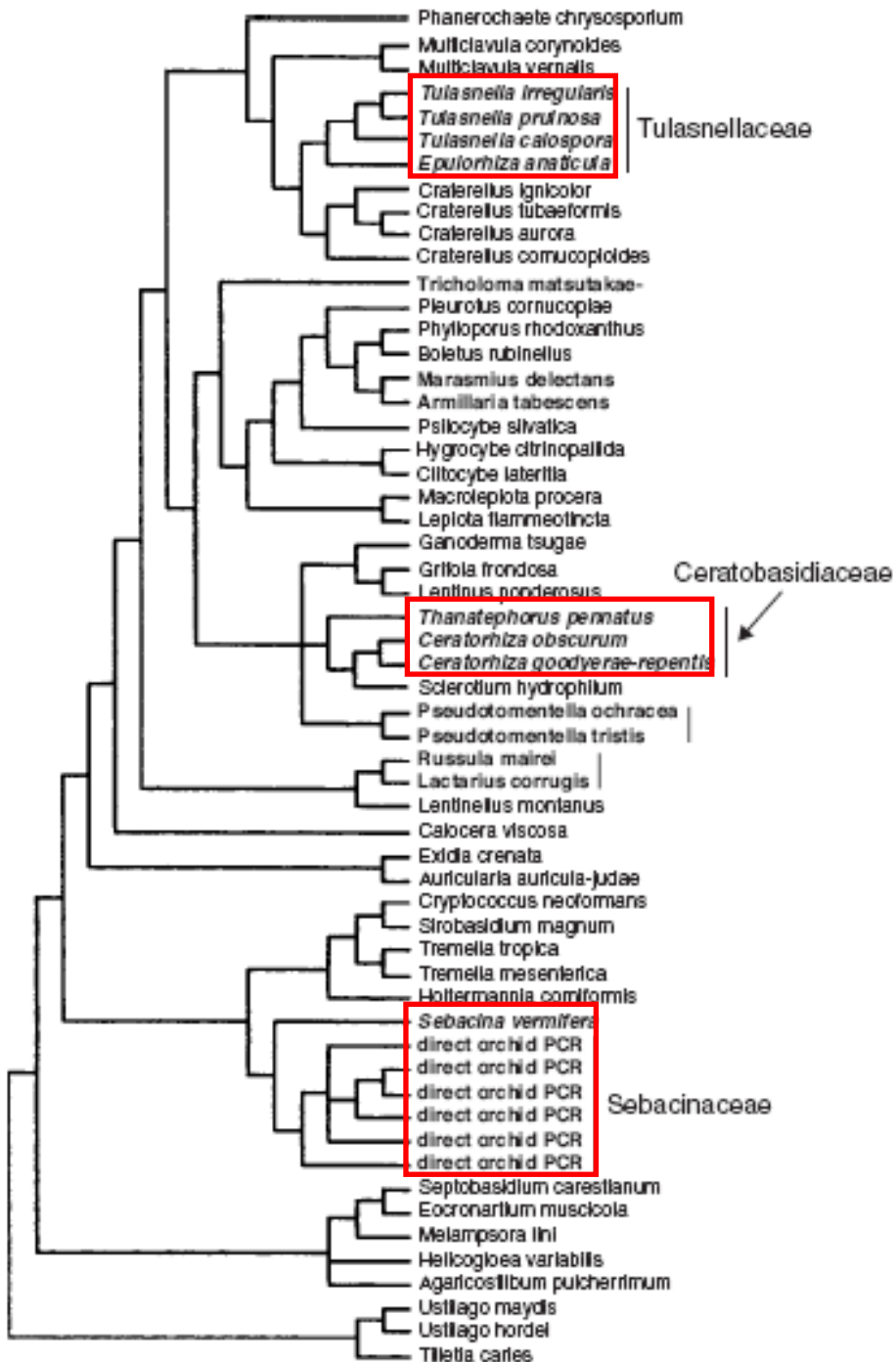
2. *Armillaria mellea*

*Gastrodia elata*

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

(Xu, Guo, 2000)

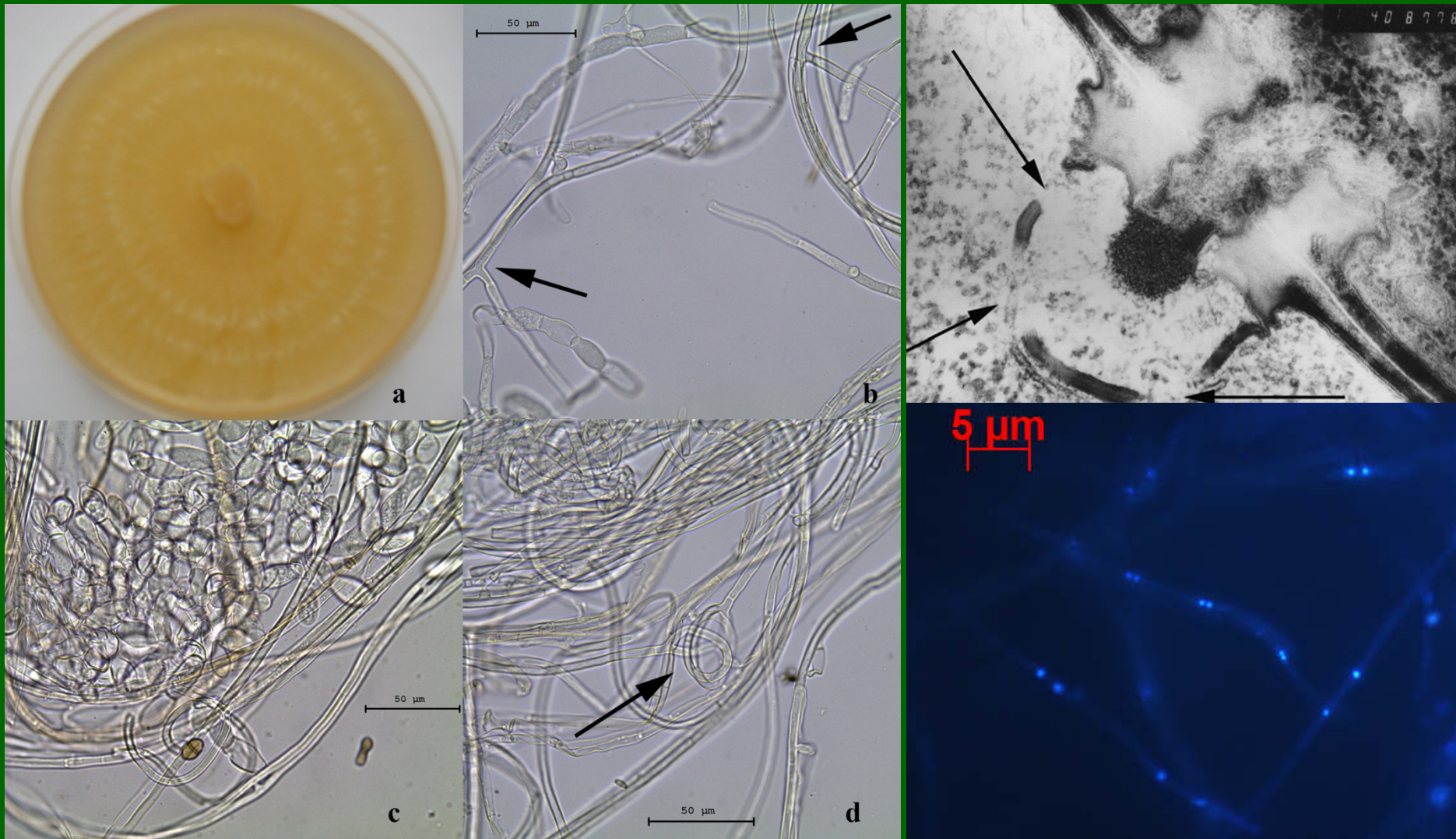




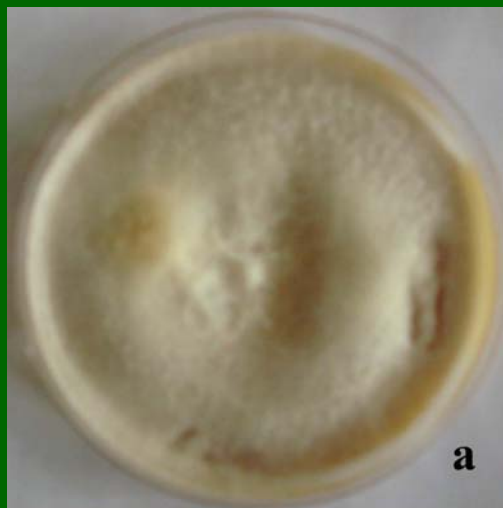
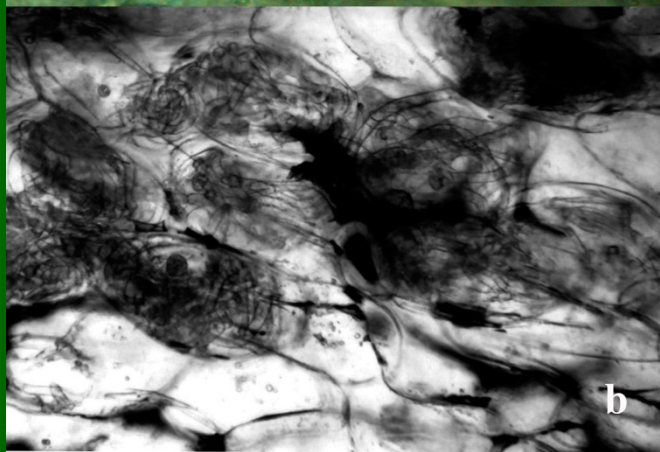
Положение микобионтов ОМ из  
рода *Rhizoctonia sensu lato*  
среди Basidiomycota

(по Taylor et al., 2002)

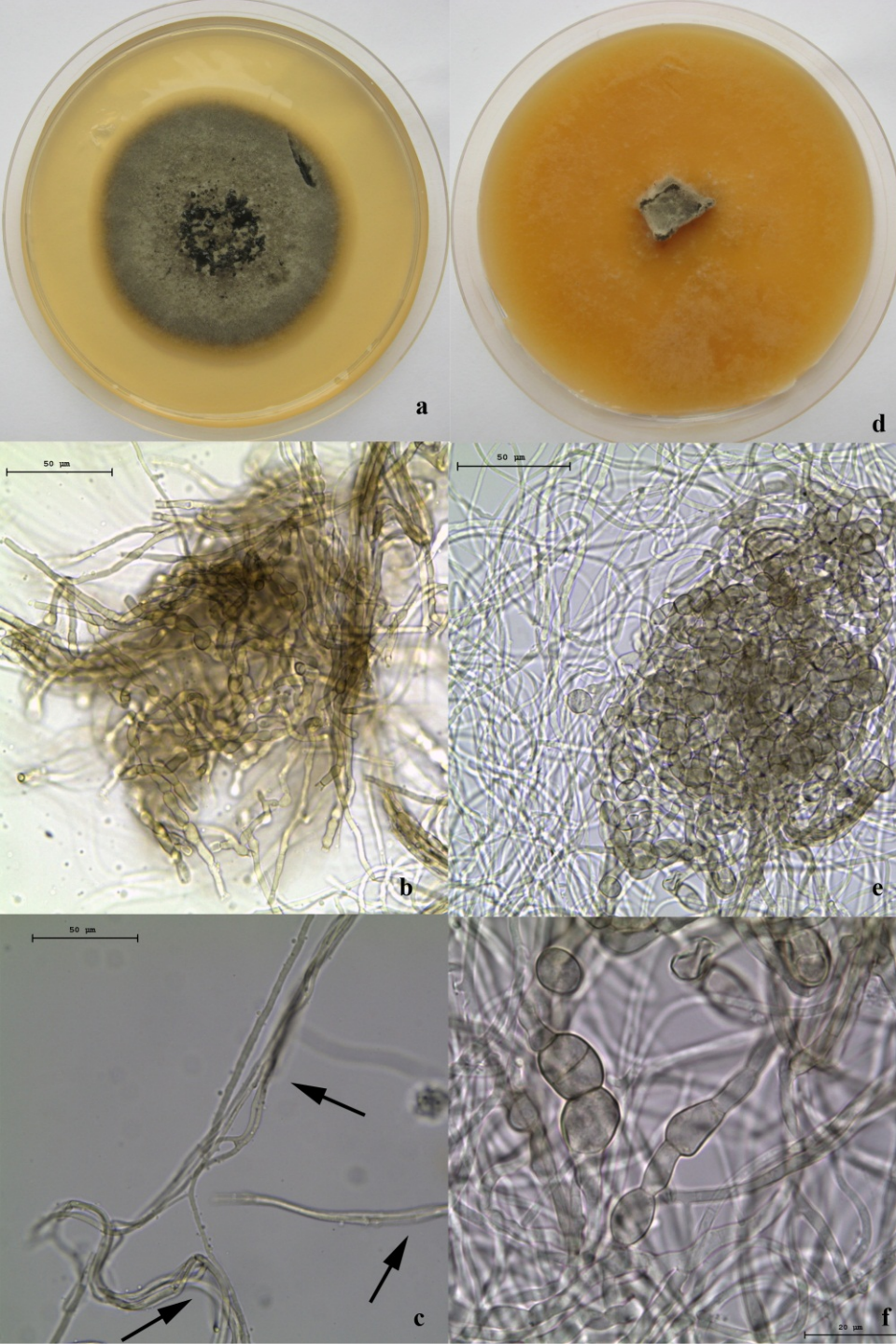
# *Rhizostonia*-подобные мицелиальные формы в ОМ *Goodyera repens*



# Базидиальные изоляты и анаморфные грибы из *Goodyera repens*

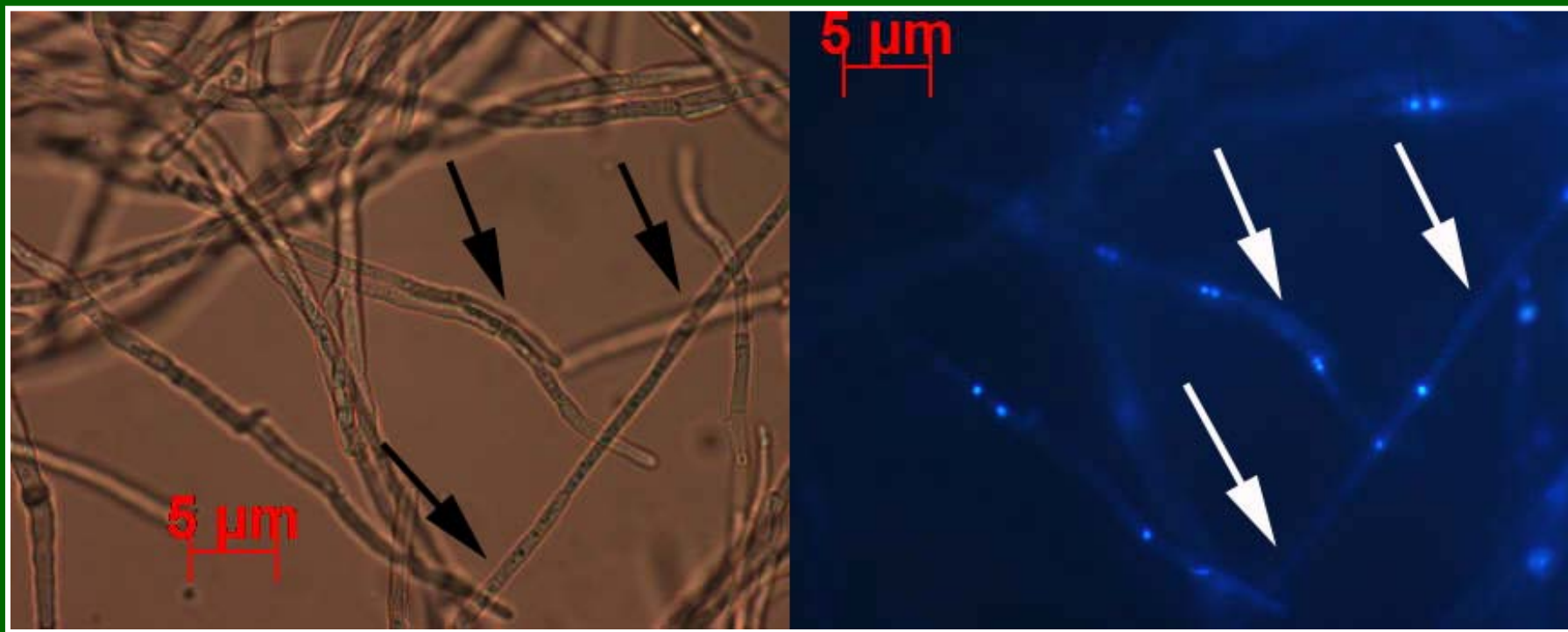


*Rhizoctonia*-  
подобные  
мицелиальные  
формы в ОМ  
*Goodyera repens*



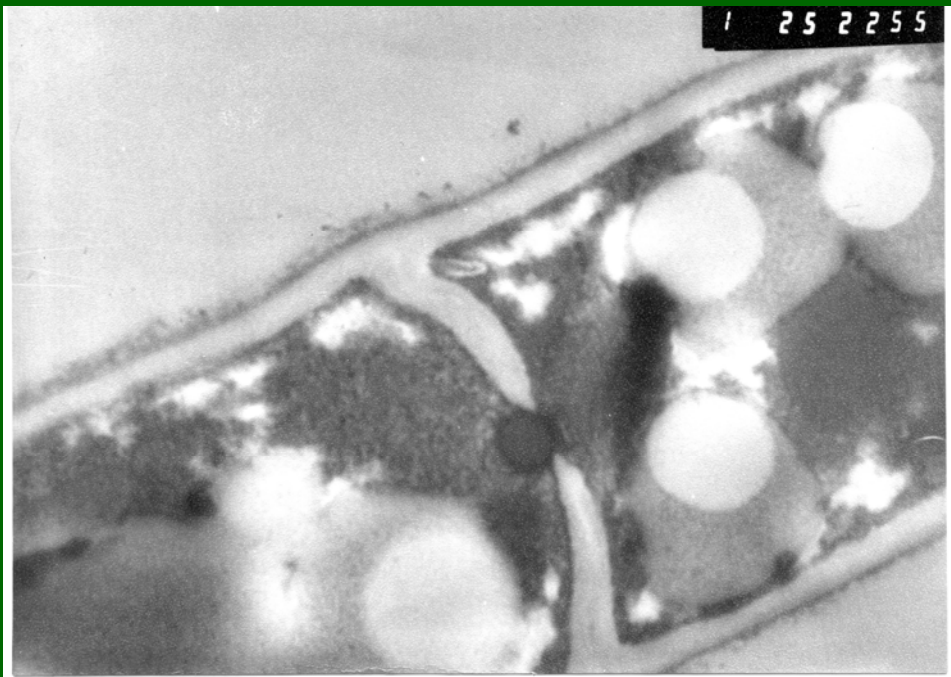
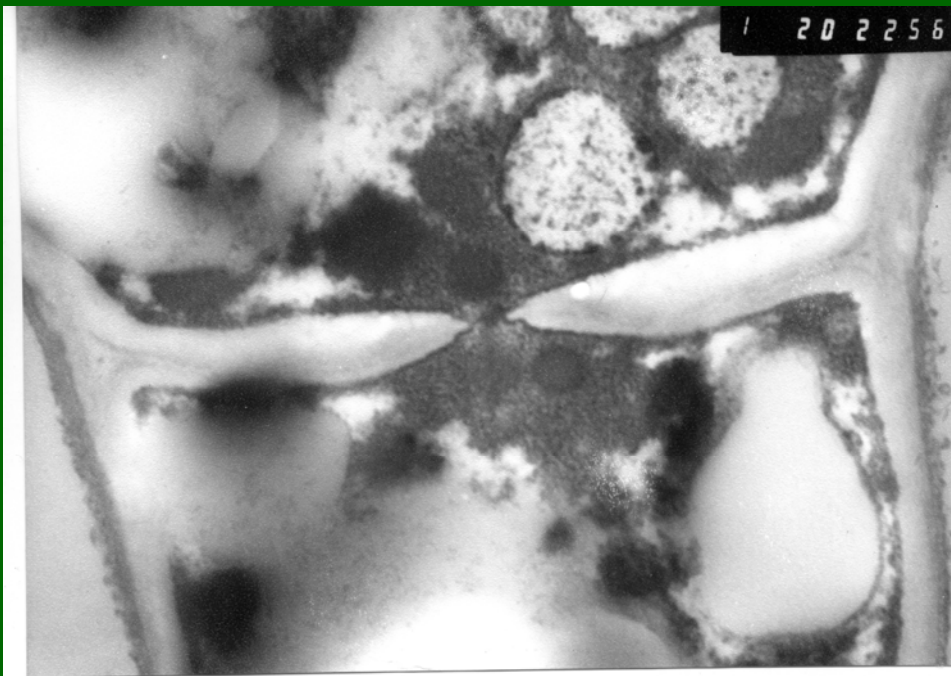
- образование склероциев из монилиоидных клеток;
- формирование тяжей из анастомозирующих гиф

# *Rhizoctonia*-подобные мицелиальные формы в ОМ *Goodyera repens*

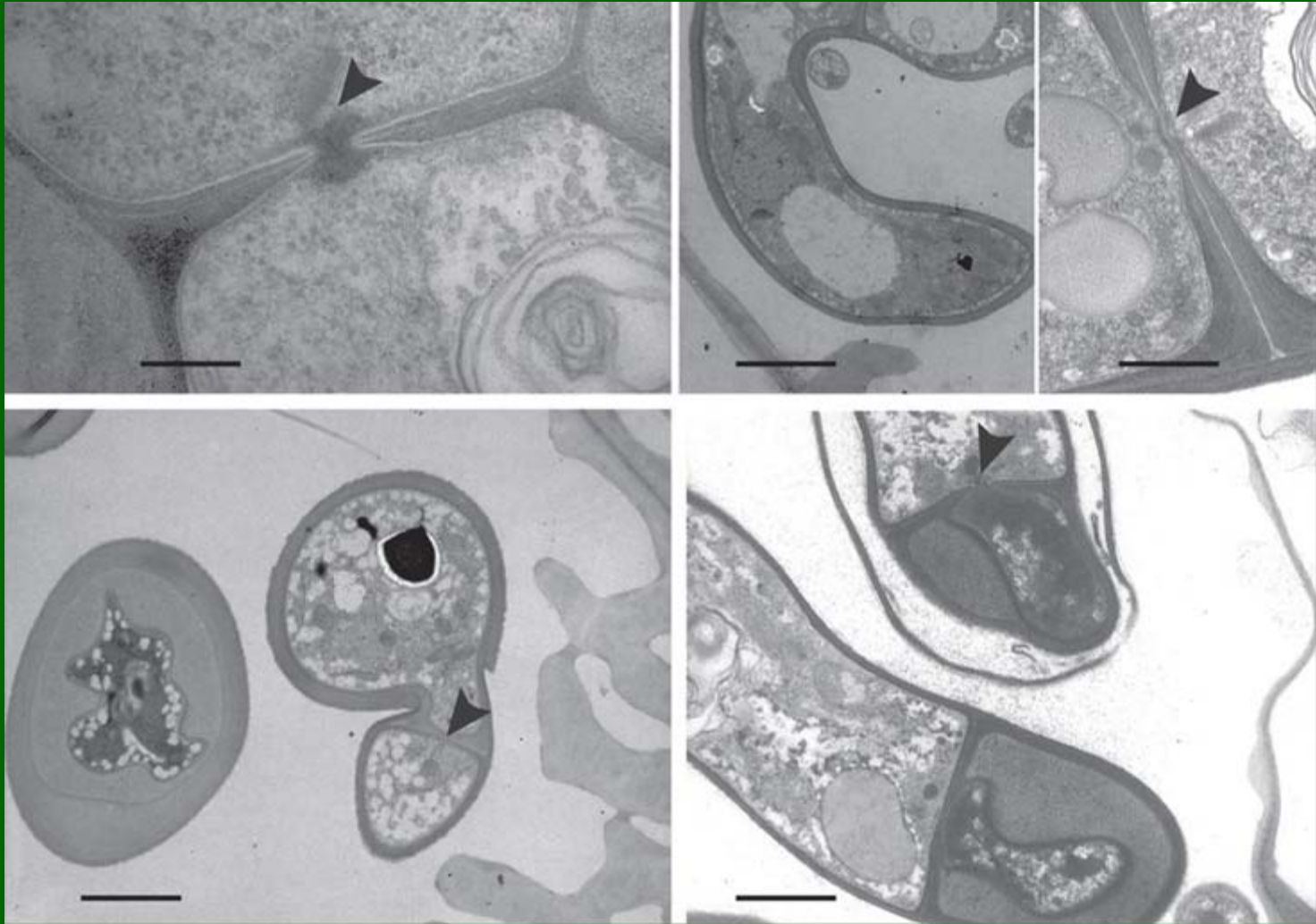


\* двудерные клетки гиф



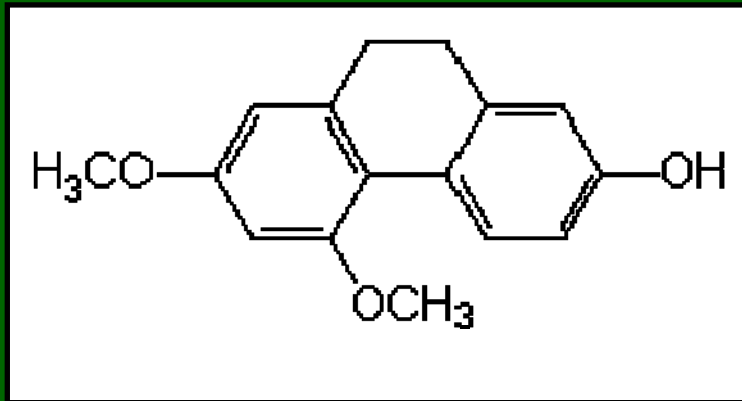


Микобионт *Goodyera repens*, выделенный из пелотона, предпологаемо относящийся к порядку Atractiellales (класс Atractiellomycetes, подотдел Russiniomycotina)



Atractiellomycetes belonging to the 'rust' lineage (Pucciniomycotina) form mycorrhizae with terrestrial and epiphytic neotropical orchids (Kottke et al., 2010)

- 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.

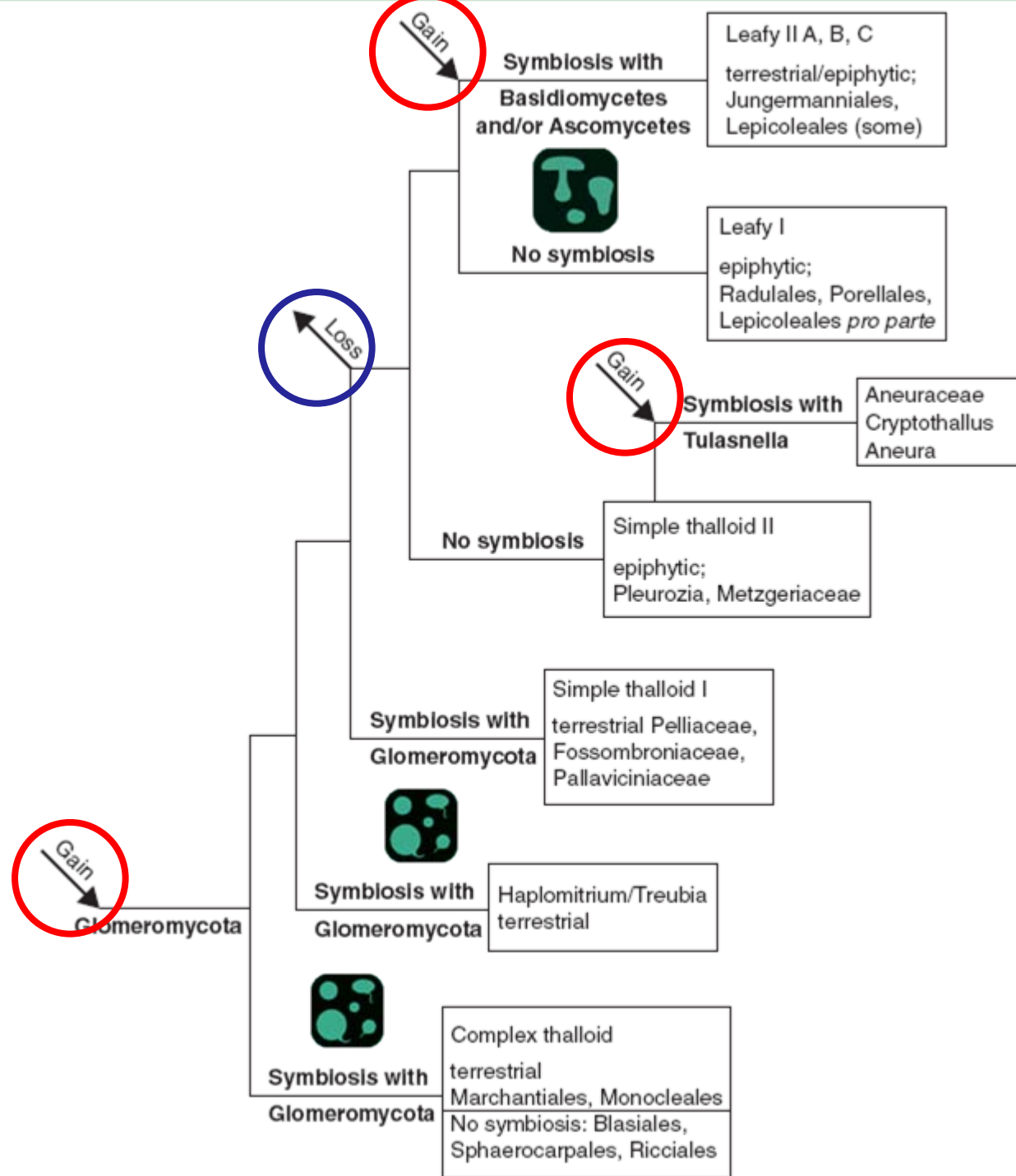


• **Орхинол** – фитоалексин, умеренная защитная реакция, ингибирующая рост микобионта. Под действием орхинола происходит разрушение пелотонов.



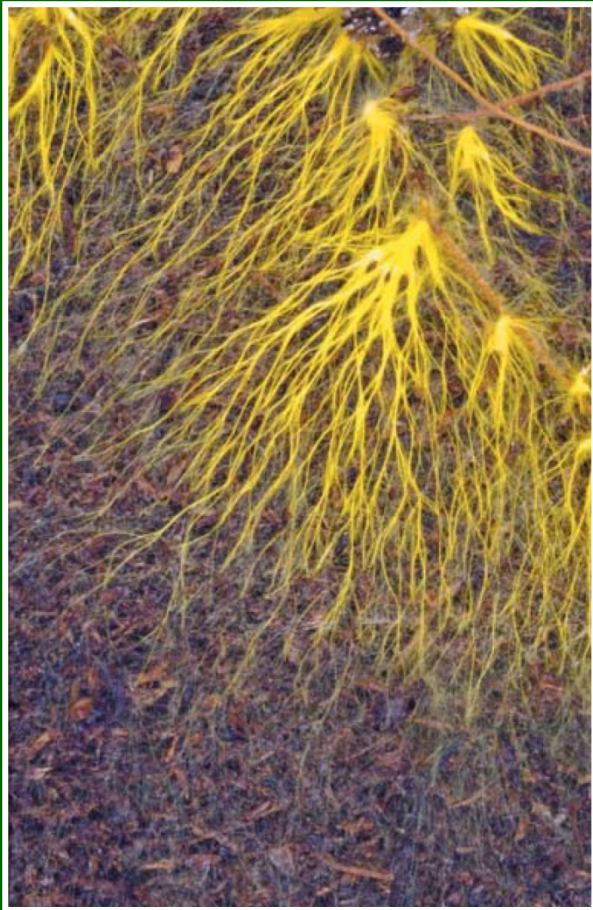
*Orchis militaris*

Микоризы  
печеночных  
МХОВ:  
ИСХОДНЫЕ  
группы имеют  
микоризный  
статус



# Взгляды на природу микоризного симбиоза

«Нет микоризных грибов,  
есть микоризные  
состояния» (*Келли, 1952*)



«По мере накопления знания, мы периодически выявляем факты, не лежащие ни на какую «полочку». Это может значить, что, возможно, изначальное расположение наших «полочек» неправильно, и должно приводить нас к внимательному анализу накопленных данных» (*Gleason, 1926*)

«Грибы – оппортунисты: сапротрофы становятся симбионтами, симбионты переключаются с мутуализма на паразитизм» (*Gargas et al., 1995*).

Спасибо за внимание!

