Е.Ю. Воронина

# МИКОРИЗЫ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МИКОРИЗНЫХ СИМБИОЗОВ

The role of symbiotic mycorrhizal fungi in shaping terrestrial ecosystems is fundamental.

R. Finlay

The intimate cooperation between wholly different life forms – plants and fungi – is not only an amazing biological phenomenon but also a vitally important factor in the diversity of plant life on earth.

F. Ryan

Микориза представляет собой важнейший из симбиозов, в который вовлечены растения и грибы. Более 80% наземных растений образует микоризы различных типов (Brundrett, 2002). Микоризы встречаются практически во всех растительных ассоциациях и оказывают значительное влияние как на растения-фитобионты, так и на весь биогеоценоз в целом. Встречаются немикоризные (далее НМ) растения, но практически не существует безмикоризных растительных сообществ. Эктомикоризы (далее ЭМ) в лесных сообществах способны осуществлять связь между растениями не только разных видов, но и принадлежащих к разным ярусам, объединяя их в единую систему с общим оборотом питательных веществ, принимая участие в циклах биогенных элементов (Booth, 2004; Read et al., 2004). В бореальной зоне ЭМ играет решающую роль, так как ее образуют древесные породы-доминанты и эдификаторы растительных сообществ. Микоризные грибы образуют в лесных почвах обильный мицелий и участвуют в широком спектре взаимоотношений с почвенными организмами разных таксономических и трофических групп (Linderman, 1988).

Термин «микориза» традиционно используется в двух значениях: с одной стороны, для обозначения структуры – модифицированной части корня растения-хозяина, заселенной грибом, т.е. микоризного окончания, и с другой – для определения типа трофических взаимоотношений между корневой системой растения и микобионтом, т.е. в случае, когда более корректным представляется употребление термина «микотрофия». Среди множества определений микоризы, данных различными исследователями, приведем определение И.В. Каратыгина (1993): "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". Важная особенность микоризной ассоциации, подчеркнутая в данном определении – то, что микориза является эволюционным образованием – продуктом длительной коэволюции грибов и растений. Что касается типа симбиоза, к которому следует относить микоризы, то мутуалистический характер, как показывает большое количество работ последних лет – отнюдь не обязательная характеристика микоризных ассоциаций (Comandini, Rinaldi, 2001; Jones, Smith, 2004;Neuhauser, Fargione, 2004). Еще одной важной особенностью микоризы, отличающей этот тип грибо-растительных ассоциаций от прочих, является наличие специализированной зоны контакта между симбионтами, служащей для обмена веществами. (Smith, Read, 1997; Peterson, Massicotte, 2004 и др.). Патогенные ассоциации также формируют зону контакта, но отличие состоит в отсутствии тока веществ от гриба к растению и быстрому появлению симптомов заболевания у хозяина. Микоризы формируются в специализированных органах растений, где близкое взаимодействие симбионтов возможно благодаря их синхронному развитию (Brundrett, 2004). Микоризы развиваются преимущественно в корневой системе, но встречаются также в подземных побегах и талломах мхов (Smith, Read, 1997; Read et al., 2000).

## История изучения микотрофности растений и современное состояние вопроса

Сожительство грибов с высшими растениями было известно давно. Еще Теофраст указывал на приуроченность отдельных грибов к корням дуба и некоторых других деревьев. История научного исследования микотрофности растений насчитывает 125 лет. Это явление было открыто в 1881 г. русским ученым Францем Михайловичем Каменским (1851–1913) (Kamieński, 1881). Он описал грибные образования на корнях подъельника (*Monotropa hypopitys*), показал наличие сложного тройного симбиоза (ель-подъельник-гриб-микоризообразователь) и высказал важные соображения о роли гриба как симбионта растений: «Если мы теперь спросим себя, каким образом в корни подъельника могут попадать питательные вещества из гумусной почвы, то нам станет ясным, что это может происходить только через вышеупомянутый слой грибного мицелия, так как у всех до сих пор исследованных растений не наблюдается ни одной здоровой клеточки корня, которая соприкасалась бы с почвой и могла бы питаться непосредственно. Таким образом, гриб играет здесь роль посредника в поглощении питательных веществ» (Каменский, 1886).) За рубежом приоритет открытия микориз приписывают Альберту Бернарду Франку (1839–1900). В 1885 г. вышла работа Франка «О питании деревьев путем симбиоза корней с подземными грибами», где он описал грибные чехлы на корнях деревьев (Frank, 1885). Им же был введен термин «микориза» («грибокорень»), получивший широкое распространение, и составлена первая классификация микориз. В своих исследованиях он пришел к выводу, что гриб и растение находятся в мутуалистическом симбиозе, и сделал множество предположений о физиологии микоризы, вначале оспариваемых научным сообществом, но впоследствии безоговорочно подтвержденных многочисленными экспериментами (Trappe, 2005).

Анатомические характеристики арбускулярной микоризы (далее АМ) были впервые даны А. Шлихтом в 1889 г, но хотя в конце 1880-х – начале 1890-х гг. существовало много независимых описаний микоризных структур, грибы-микобионты АМ долгое время не были известны (Koide, Mosse, 2004).

На первом этапе изучения микориз (до 1920-х гг.) внимание исследователей привлекали в основном анатомия и морфология микориз

различных типов, а также физиология симбионтов. В этом направлении исследований весьма важной была работа Э. Шталя (Stahl, 1900). Им было изучено более 3000 видов растений и высказана гипотеза о природе микотрофного способа питания растений. Она состояла в том, что у микотрофных растений нет корневых волосков, а транспирационный ток слаб. В это же время были осуществлены первые попытки культивирования грибов-микоризообразователей, активно велись дискуссии о пользе и вреде микориз для растения.В период с 1920-х гг. до конца 1950-х активно работали над выделением микоризообразователей в чистую культуру, предпринимали попытки синтеза микориз *in vitro*, разрабатывали методики применения микориз в лесоводстве и сельском хозяйстве (в СССР – методики искусственной микоризации сеянцев для лесоразведения в степи). В то же время проводились активные исследования арбускулярной микоризы (Koide, Mosse, 2004; ссылки на исследования, проводимые в СССР см. в Селиванов, 1981).

В течение следующего этапа исследования микориз, продлившегося до начала 1990-х гг., были разработаны детальные классификации типов микориз (Катенин, 1968; Селиванов, 1973), продолжалось активное изучение анатомии и морфологии микориз и составление атласов и определителей микориз на основе полученных данных (Доминик,1963; Agerer, 1987–1996 и др.). В 1970-е гг. ученые переходят от изучения микориз отдельных видов к исследованию микотрофности растений в растительных ассоциациях (эколого-ценотическим исследованиям микосимбиотрофизма) и изучению физиологии микориз с применением изотопных методов (Sanders, Tinker, 1971 и мн. др.).

Начало 1990-х гг. ознаменовалось применением молекулярных методик к исследованию микориз, что позволило вывести изучение структуры сообществ микоризных грибов на новый уровень: изучать не только надземную, но и подземную составляющую сообщества, а также идентифицировать микобионт непосредственно из микоризного окончания (Bruns, Bidartondo, 2002; Bruns et al., 1998; Dahlberg et al., 1997; Horton, 2002; Horton, Bruns, 2001 и др.).

В настоящее время исследования в области микоризных ассоциаций представлены целым рядом направлений, исследующих проблему на уровнях от молекулярного и клеточного до биогеоценотического. При этом объектом исследований являются и каждый из симбионтов и их взаимодействие, а также роль этого взаимодействия в эволюции, экологии (в том числе и при антропогенном влиянии на места обитания) грибов и растений, рассматриваются физиологические, генетические и молекулярные аспекты симбиоза. Наиболее активно разрабатываемые области исследования микориз в настоящее время следующие:

· Определение положения микориз различных типов в симбиотическом континууме и установление факторов, влияющих на сдвиг равновесия в симбиозе (Brundrett, 2002; 2004; Hibbett et al., 2000; Jones, Smith, 2004;Neuhauser, Fargione, 2004);

· Анализ биотических связей грибов-микоризообразователей с другими группами организмов, взаимовлияние микроорганизмов в микоризосфере (Великанов, Сидорова, 1997; 1998; De Boer et al., 2005; Frey-Klett, Garbaye, 2005; Timonen, Marschner, 2005);

· Оценка влияния микоризы на структуру фитоценозов и ее роль в восстановлении растительных сообществ после нарушений (Kytõviita et al., 2003; Ozinga et al., 1997; van der Heijden et al., 1998);

· Исследование структуры и функций экстраматрикального мицелия микоризообразующих грибов в связи с возможным транспортом веществ между различными растениями в сообществе по «микоризным сетям» (Landerweert et al., 2003; Leake et al., 2004a; Simard, Durall, 2004; Wallander et al., 2001);

· Анализ отношений симбионтов микориз на молекулярно-генетическом уровне и выявление природы сигналов, определяющих возникновение симбиоза и развитие симбиотических структур (Bècard et al., 2004; Martin et al., 2001; Gianinazzi-Pearson et al., 2004; Kosuta et al., 2004)

· Генетические и молекулярные механизмы, лежащие в основе транспорта веществ между симбионтами в зоне контакта микориз (Bücking, 2004; Buscot et al., 2000; Govindarajulu et al., 2005; Rausch, Bucher, 2002)

· Изучение филогении микоризообразующих грибов и эволюции микориз (Bidartondo, 2005; Hibbett et al., 2000; Bruns, Schefferson, 2004).

Данные, полученные в современных исследований в указанных направлениях, будут обсуждены далее в соответствующих разделах.

## Взгляды на природу микоризного симбиоза. Положение микориз различных типов в симбиотическом континууме

С момента открытия микоризного симбиоза существовали различные, часто противоположные друг другу, мнения о «пользе» и «вреде» этой ассоциации для каждого из партнеров. Характер отношений гриба с растением постоянно служил предметом дискуссий. В конце XIX в. господствовало мнение, что микоризы вредны для растений при любых условиях, хотя Франк отмечал благотворность симбиоза (Frank, 1885; Jones, Smith, 2004). Отчасти это объясняется отсутствием в то время физиологических исследований микориз в природе – сведения получали в лабораторных условиях, при обеспеченности растения элементами минерального питания значительно отличной от имеющейся в природных сообществах, и отсутствии естественного набора почвенных микроорганизмов, оказывающих влияние на образование и функционирование микоризы. Относительно АМ точка зрения на микобионт как на паразитический организм была распространена до середины XX в. (Koide, Mosse, 2004). После появления данных экспериментальных работ с АМ, начавшихся с исследования Асаи в 1943 г., стала преобладать точка зрения на АМ как на симбиоз, в большинстве случаев благоприятный для растения (Koide, Mosse, 2004).

*Таблица 1*. **Механизмы, стабилизирующие мутуалистические симбиозы и предотвращающие вторжение «эксплуататоров» (по Bidartondo et al., 2000; Egger, Hibbett, 2004).**

| Механизм | Действие | Примечания |
|---|---|---|
| Генетическое единообразие симбионтов | Обеспечение низкого уровня изменчивости при бесполом размножении, препятствующего возникновению новых комбинаций симбионтов. | Микобионты ЭМ размножаются преимущественно половым способом. У бесполых микобионтов АМ выявлено высокое генетическое разнообразие. |
| Вертикальный перенос симбионтов | При переходе симбионтов к потомству от родителей успешное развитие (в том числе, и размножение) одного симбионта связано с другим. | АМ грибы, которые могут передаваться при вегетативном росте растения, чаще всего колонизируют новые растения не через семена, а заново – спорами и мицелием, т.е. осуществляется горизонтальный перенос. |
| Самоограничение численности «эксплуататоров» | Когда «эксплуататоров» становится слишком много, против них начинается отбор у хозяина. | Механизм не действенен для ЭМ растений с крупными семенами – потомство прорастает рядом с родительскими особями и колонизируется их микобионтом. |
| Отбор симбионтов, выбраковывающий «эксплуататоров» | Отличив «эксплуататора» от полезного симбионта, возможно блокировать его доступ к питательными веществам. | Растение контролирует независимое старение отдельных участков корневой системы (при невыгодном симбиозе). |
| Контроль транспортных процессов в контактной зоне | Прогрессирующее усложнение контактной зоны приводит к тесной сопряженности потоков веществ в обе стороны | |
| Побочное действие эксплуативного симбиоза | Отсутствие двустороннего транспорта компенсируется преимуществами, предоставляемыми симбионтом. | Стимуляция роста и усиление микоризообразования микогетеротрофным растением из рода *Sarcodes*. |
| Способность к образованию симбиоза с многими партнерами | «Эксплуатируемый» в одном симбиозе партнер может одновременно быть «эксплуататором» в другом. | |

Условные обозначения см. в тексте.

В течение XX в. преобладала точка зрения на микоризный симбиоз как на благоприятный для обоих симбионтов, хотя существовало мнение о том, что ЭМ и эндофитные грибы – потенциальные паразиты, а микоризы – «двойной безвредный паразитизм» (Burges, 1936; Melin, 1953). К началу 1990-х общепринятой становится точка зрения на микоризы как на мутуализм, и большинство исследователей полагали мутуализм принципиальной характеристикой микоризного симбиоза (Каратыгин, 1993 и мн. др.). Микоризы фигурировали в учебниках как пример мутуализма и трактовались как «преимущественно мутуализм с изредка встречающимися отклонениями от нормы, такими как комменсализм и паразитизм» (Johnson et al., 1997).

В настоящее время большинством исследователей признается, что мутуалистический характер – отнюдь не обязательное свойство микоризного симбиоза. Встречаются такие названия работ, посвященных микоризам, как «Вместе, но не навсегда» (Comandini, Rinaldi, 2001), «Всегда ли микориза – мутуализм?» (Jones, Smith, 2004) и т.д. Во многих посвященных микоризам исследованиях продемонстрировано, что всегда и на всех этапах развития симбиоза происходит «конфликт интересов» партнеров, зависящий от действия целого комплекса факторов окружающей среды, а также генетических и онтогенетических факторов (Gardes, 2002; Egger, Hibbett, 2004). Кроме того, все мутуалистические симбиозы доступны для мошенничества и эпипаразитизма. Предполагается существование ряда компенсаторных механизмов, стабилизирующих симбиоз и снижающих количество остаточных «выгод», которые могут быть использованы эксплуататорами (табл. 1). Тем не менее, полностью от эксплуатации не защищен ни один мутуалистический симбиоз (Egger, Hibbett, 2004). Многие современные исследователи вернулись к мнению, бытовавшему в первой половине XX в., о том, что микоризы представляют собой взаимный паразитизм, т.е. каждый из партнеров стремится минимизировать свой вклад в ассоциацию и максимизировать собственную выгоду. В этом случае конфликт интересов партнеров неизбежен – выгода одного из симбионтов в большей или меньшей степени оказывается затратой другого.

Среди микоризных ассоциаций некоторые в норме являются мутуалистическими (сбалансированными), а иногда имеет место паразитизм одного партнера на другом – эксплуативные микоризы. Термины «сбалансированная» и «эксплуативная» микориза предложены М. Брандреттом для обозначения, соответственно, мутуалистических и немутуалистических типов микориз (Brundrett, 2002). Использование таких специальных терминов помогает избежать разночтений при различном понимании часто применяющихся терминов «симбиоз» и «мутуализм». Основные характеристики этих типов микориз приведены в табл. 2 и 3. К сбалансированным относят микоризные ассоциации, в которых оба партнера получают значительную выгоду в ходе взаимного обмена. Эксплуативные микоризы – это ассоциации, где только растение получает заметную выгоду от обмена веществами. Например, микоризы бесхлорофилльных растений (сем. *Monotropa*ceae, сем. Orchidaceae и др.), представляют собой трехкомпонентный симбиоз, в котором взаимодействуют зеленое фотосинтезирующее растение, гриб, образующий с ним микоризу, и бесхлорофилльное растение, фактически, паразитирующее на этой микоризе: напрямую на микобионте и опосредованно – на растении. Таким образом, микоризы незеленых растений можно считать уникальным для растительного мира примером эпипаразитизма. Это первый случай мошенничества, использующего мутуалистический симбиоз гриба и растения: прочие примеры известны из животного мира (например, поедающие пыльцу и неопыляющие насекомые) (Bidartondo, Bruns, 2001; Taylor, 2004). Растения с подобным типом питания выделяют в отдельную трофическую группу микогетеротрофов (Leake, 1994).

Кроме того, даже исходно мутуалистические микоризные типы представляют собой неустойчивое равновесие, и в случае изменения условий окружающей среды или на определенном этапе своего развития могут переходить от мутуализма к антагонизму между симбионтами.

Пытаясь определить микоризный симбиоз, следует принимать во внимание весь спектр возможных микоризных ассоциаций. Микоризы пересекают несколько континуумов, демонстрируя разные варианты взаимозависимости и морфологической специализации симбионтов (рис. 1). Мутуалистические микоризные симбиозы занимают область «++», т.е. взаимной выгоды и процветания обоих партнеров на диаграмме грибо-растительных ассоциаций, контрастируя с зонами подавления одного из симбионтов («+-» и «-+»). Мутуализм отражает ситуацию, при которой оба вида вместе способны выживать более успешно, чем по отдельности. Область диаграммы, где отмечен мутуализм,

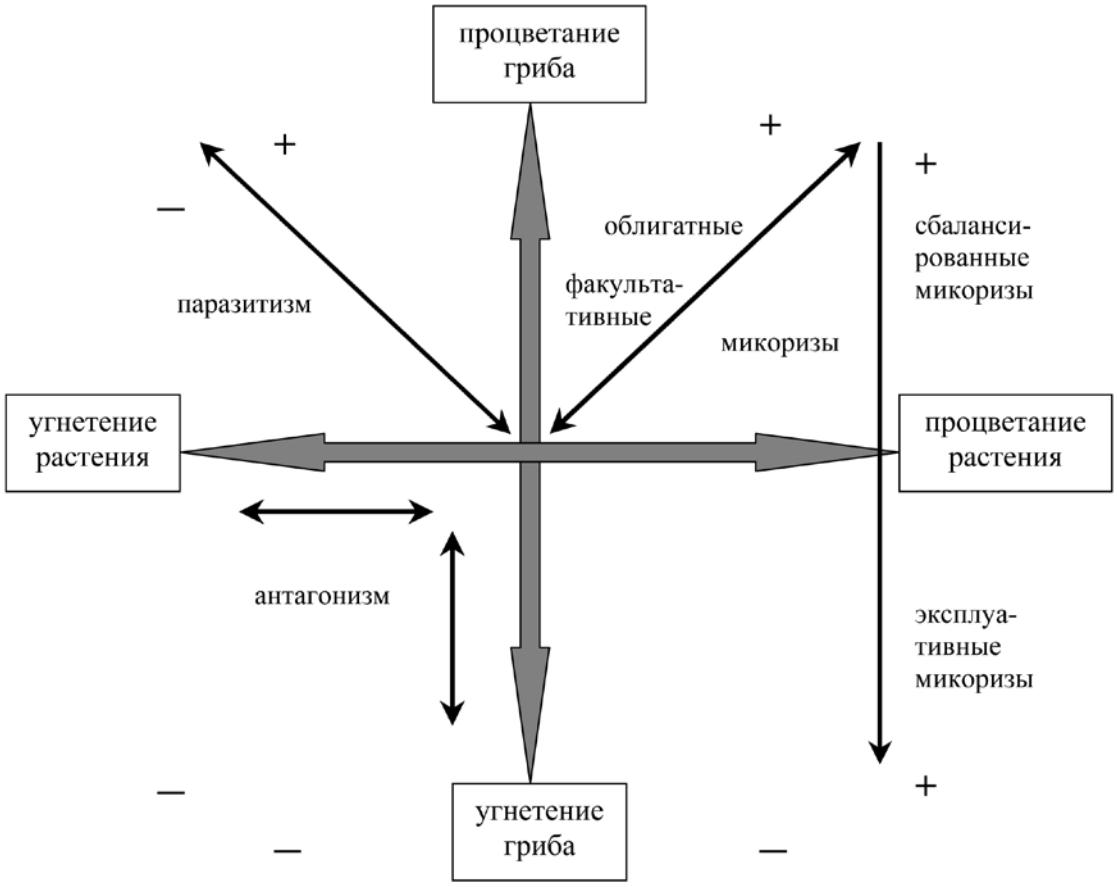



*Рис.1.* **Определение положения различных типов микориз в континууме «паразитизм-мутуализм» (по Brundrett, 2004).**

представляет континуум возрастающей зависимости растения от микобионта – от факультативно микоризных и НМ растений до облигатно микотрофных. Зона облигатной микотрофности является переходом ко второму континууму, отражающему уменьшение пользы симбиоза для микобионта при сохранении «выгод» растения, с кульминацией в точке микориз нефотосинтезирующих микогетеротрофов. Паразитические и антагонистические ассоциации расположены на соседних квадратах диаграммы. Диаграмма отражает наиболее общие представления, в то время как соотношение между угнетением растения и «выгодой» гриба может значительно меняться у разных типов эндофитных и патогенных грибов. Кроме того, следует отметить, что учет «выгод» и «затрат» симбионтов трудно осуществим, особенно в природных условиях. Благополучие измеряется не состоянием отдельно взятой особи, а является производной взаимоотношений на уровне популяций, сообществ и экосистем (Jones, Smith, 2004).

Таким образом, сейчас стало очевидным, что, если рассматривать все типы в целом, то к микоризам возможно применить только определение симбиоза в самом широком понимании этого термина: «совместное проживание двух и более организмов», и взаимоотношения партнеров в микоризной ассоциации трактуются как мутуалистически-паразитический континуум (Bronstein, 1994; Johnson et al., 1997; Smith, Read, 1997; Neuhauser, Fargione, 2001). Микоризные ассоциации – пример динамического равновесия в симбиозе, где возможен переход партнеров к паразитизму, и, для микобионта, к свободному сапротрофному существованию. Как писал А. Келли, «Нет микоризных грибов, есть микоризные состояния» (Келли, 1952). В подходящих условиях некоторые виды типичных гумусовых сапротрофов или ксилотрофов приобретают способность образовывать микоризу. По крайней мере, для базидиомицетов ЭМ показано, что симбиотрофия возникала неоднократно: симбионты произошли от свободноживу-

*Таблица 2.* **Сбалансированные и эксплуативные микоризные ассоциации (по Brundrett, 2004)**

| **Фактор** | **Сбалансированная микориза** | **Эксплуативная микориза** |
|---|---|---|
| Жизненная форма растения | Все типы | В норме мелкие травы без одревеснения |
| Местообитание растения | Доминанты большинства наземных местообитаний, способность выживать при сильном затенении ограничена | Ограничены особыми местообитаниями, часто при значительном затенении |
| Надземная часть растения | Активно фотосинтезирующая | Нефотосинтезирующая или фотосинтез слабый |
| Подземная часть растения | Типичная корневая система | Корни редуцированы или отсутствуют |
| Зависимость растения отмикобионта | Облигатная или факультативная | Облигатная |
| Образ жизни микобионта | Приспособлен к росту как в почве, так и в растении | Сапротрофы, паразиты или микобионты сбалансированной микоризы |
| Зависимость микобионта отрастения | Большинство – облигатные симбионты, неспособные к самостоятельному существованию | Выгода микобионта в симбиозе неочевидна |
| Обменные процессы | Взаимный транспорт веществ, необходимых грибу и растению | Транспорт веществ, нужных растению, за счет микобионта |
| Зона контакта | Специализированные гифы в специализированных органах растения | Неспециализированные или специализированные гифы в высокоспециализированных органах растения |
| Развитие | Колонизация микобионтом синхронизирована с ростом органов растения; внедрение происходит в молодой орган растения | Гриб может повторно колонизировать одни и те же клетки; может продолжать функционировать во взрослом растении |

щих сапротрофных предков и могут вернуться к сапротрофии. Почти половина современных сапротрофных гомобазидиомицетов произошла от микоризных форм, что свидетельствует о наличии некоего континуума также и между сапротрофией и симбиотрофией. (Hibbett et al., 2000). В заключение описания эволюции взглядов на природу микоризного симбиоза можно привести высказывание Гаргаса (Gargas et al., 1995): «Грибы – оппортунисты: сапротрофы становятся симбионтами, симбионты переключаются с мутуализма на паразитизм».

Как было сказано выше, при определенных условиях или на определенной стадии в ходе развития ассоциации «амплуа» микоризного гриба может меняться. Один и тот же микобионт может быть эндофитом, мутуалистическим симбионтом, сапротрофом или некротрофным паразитом (Brundrett, 2004) (табл. 4).

*Эндофитная активность микоризообразующих грибов*

Наиболее распространенное определение эндофитизма – бессимптомные ассоциации растений с другими организмами, проживающими внутри тканей живого растения. Наиболее изученной группой эндофитов являются грибы, хотя ту же экологическую нишу могут занимать бактерии, водоросли и даже другие растения. Эндофитный рост микоризных грибов в растениях встречается достаточно часто, но отличается от микоризы отсутствием специализированной контактной зоны, синхронности развития гриба и растения и недостаточностью транспорта веществ в направлении растения. Неясно, что при этом получает микобионт, так как микоризные грибы неспособны к длительному эндофитному существованию. Свободные гифы АМ грибов не могут всасывать сахара, а ЭМ грибы встречаются

*Таблица 3.* **Свидетельства сбалансированности большинства микоризных симбиозов* (по Brundrett, 2004)**

| | |
|---|---|
| Корреляция продуктивности обоих симбионтов | Связь между состоянием растения-хозяина и его микоризностью |
| | Необходимость наличия хозяина для споруляции микоризного гриба |
| | Снижение продуктивности одного из симбионтов при действии факторов, отрицательно влияющих только на второй симбионт |
| Совместная встречаемость обоих симбионтов | Культивирование АМ грибов возможно только в бинарной культуре с хозяином |
| | ЭМ грибы в природе встречаются только совместно с растением-хозяином |
| | Изменение биомассы и разнообразия при значительных нарушениях сообществ происходит параллельно у обоих симбионтов |
| Постоянный взаимный обмен веществами между симбионтами | Наличие синхронных двунаправленных потоков питательных веществ |
| | Развитие экстраматрикальных гиф гриба в ответ на рост растения и у величение его потребности в минеральных веществах |
| | Накопление минеральных веществ в растении может быть обусловлено фенологией микоризы |
| Физиологическая взаимозависимость симбионтов | Зависимость многих растений от микоризы показана в опытах при концентрациях минеральных веществ, близких к имеющимся в почвах |
| | Корневые системы многих растений более приспособлены к формированию симбиозов, чем к прямому поглощению веществ из почвы |
| | Большинство грибов - микоризообразователей – облигатные симбиотрофы |
| Синхронное развитие симбионтов | Для ростовых процессов в корне необходимо формирование микоризы |
| | Поглощение минеральных веществ синхронно с образованием микоризы и активностью гиф микобионта в почве |

* - ссылки на оригинальные исследования, в которых получены данные см. в Brundrett, 2004

Условные обозначения: см. в тексте

только вместе с растением-хозяином (табл. 3). Микобионты АМ часто растут в корнях ЭМ растений. Эта ассоциация отличается от смешанной АМ/ЭМ микоризы отсутствием арбускул. Также часто встречается АМ колонизация НМ растений, но считается, что ее функциональная значимость ограничена, т.к. она не способствует росту растений и встречается в старых корнях. Некоторые ЭМ грибы способны образовывать ассоциации с чехлом, но без сети Гартига на корнях растений не-хозяев, что также считают вариантом эндофитного развития – гриб утилизирует корневые экссудаты, не проникая между клетками (Brundrett, 2004). Есть данные о том, что некоторые штаммы *Rhizoctonia*, образующие микоризу у Орхидных (далее ОМ), могут быть эндофитами или паразитами в корневых системах растений других семейств. Причины эндофитной активности микоризобразующих грибов пока неясны. Возможно, грибы получают при этом некоторую выгоду, или она просто является следствием высокого содержания их пропагул в почве.

*Сбалансированные микоризы*

Наиболее распространенные типы микориз, тем не менее, в большинстве случаев являются сбалансированными, т.е. мутуалистическими, о чем свидетельствует ряд особенностей физиологии и экологии симбионтов (табл. 3). Сбалансированные ассоциации оставались доминирующим типом микориз на протяжении всей эволюционной истории наземных растений (Brundrett, 2002). Обменные процессы между симбионтами находятся в динамическом равновесии: время от времени выгода одного из партнеров может оказаться меньше его «затрат», но через некоторое время должен произойти сдвиг в обратную сторону. Основные характеристики сбалансированных микориз и важная роль вза-

*Таблица 4.* **Различные стадии в развитии микоризных грибов и соответствующие аспекты микофитных ассоциаций (по Brundrett, 2004)**

| **Стадия развития** | **Микобионты микориз разных типов** |
|---|---|
| Свободноживущие | Грибы АМ и ЭМ – не способны долго выживать без растения в целом, но существует долгоживущий свободный экстраматрикальный мицелий<br>Прочие – сапротрофная фаза может быть расширена |
| Эндофиты | Гифы в корнях не хозяев (АМ, ЭМ, ОМ)<br>Долговременно в старых корнях хозяев<br>Заселение талломов мхов грибами ЭрМ |
| Мутуалистические микоризы | Формирование нормальных ассоциаций с специализированными зонами контакта для обмена веществами<br>Гифы имеют гистотропную приуроченность (ЭМ, АМ)<br>Рост и формирование корневой системы растений-хозяев приспособлены к формированию микоризы |
| Эксплуативные (немутуалистические) микоризы | Микогетеротрофные ассоциации с бесхлорофилльными растениями (Monotropoideae, Orchidaceae, Gentianaceae) |
| Антагонисты | В высокоплодородных почвах снижаются темпы роста растения-хозяина (АМ)<br>Защитные реакции в тканях хозяина (накопление таннинов (ЭМ), выработка фитоалексинов – например, орхинола (ОМ))<br>Заселение несовместимых растений<br>Микобионты орхидных – патогены для других растений |
| Некротрофы | Односторонний транспорт от отмерших корней к грибу<br>Инвазия гиф в клетки стареющих корней (ЭМ)<br>Несовместимые микобионты, убивающие проростки (Orchidaceae) |
| Условные обозначения: см. в тексте | |

имного обмена веществами между симбионтами были известны исследователям уже в самом начале изучения этих ассоциаций (Rayner, 1928). То, что большинство растений-хозяев постоянно получает выгоду от микоризных ассоциаций – устоявшаяся научная парадигма (Smith, Read, 1997). Интересно, что симбионты всех прочих типов мутуалистических симбиозов гораздо менее скоординированы в отношении метаболизма и морфологии, чем в сбалансированных микоризах. Практически оценить баланс «выгод» и «затрат» симбионтов в микоризе крайне сложно, особенно в природных условиях – информация такого рода обычно получается в ходе лабораторных экспериментов по синтезу микоризы (Brundrett et al., 1996). Тем не менее, в настоящее время накоплено достаточно свидетельств о корреляции в продуктивности, совместной встречаемости, взаимном обмене, синхронном развитии и взаимозависимости симбионтов (см. табл. 3). Физиологическая взаимозависимость продемонстрирована, в частности, на примере связи между утилизацией углеводов и развитием микоризы, синхронность развития подтверждается детальными морфологическими исследованиями, которые также показали непродолжительность срока жизни активной зоны контакта (сеть Гартига, арбускулы, гифальные клубки). Связь между развитием микоризы и улучшением состояния растения была продемонстрирована экспериментально, но в данном случае необходимо учитывать действие множества факторов в почве (рис. 2).

Факультативные микоризы – сбалансированные ассоциации, в которых «выгода» растения зависит от плодородности почвы. Факультативно АМ растения образуют микоризы только при низкой доступности фосфора, а их корневые системы, в отличие от облигатно микоризных видов, в типе состоят из сравнительно длинных, тонких и сильно разветвленных корней. Факультативно микоризные растения обладают способностью ограничивать «затраты» на симбиоз в случае, если он приносит мало пользы. Некоторые данные свидетельствуют об ухудшении состояния растения по мере роста микоризной колонизации корня (Gange, 1999 и др.). Принимая во внимание

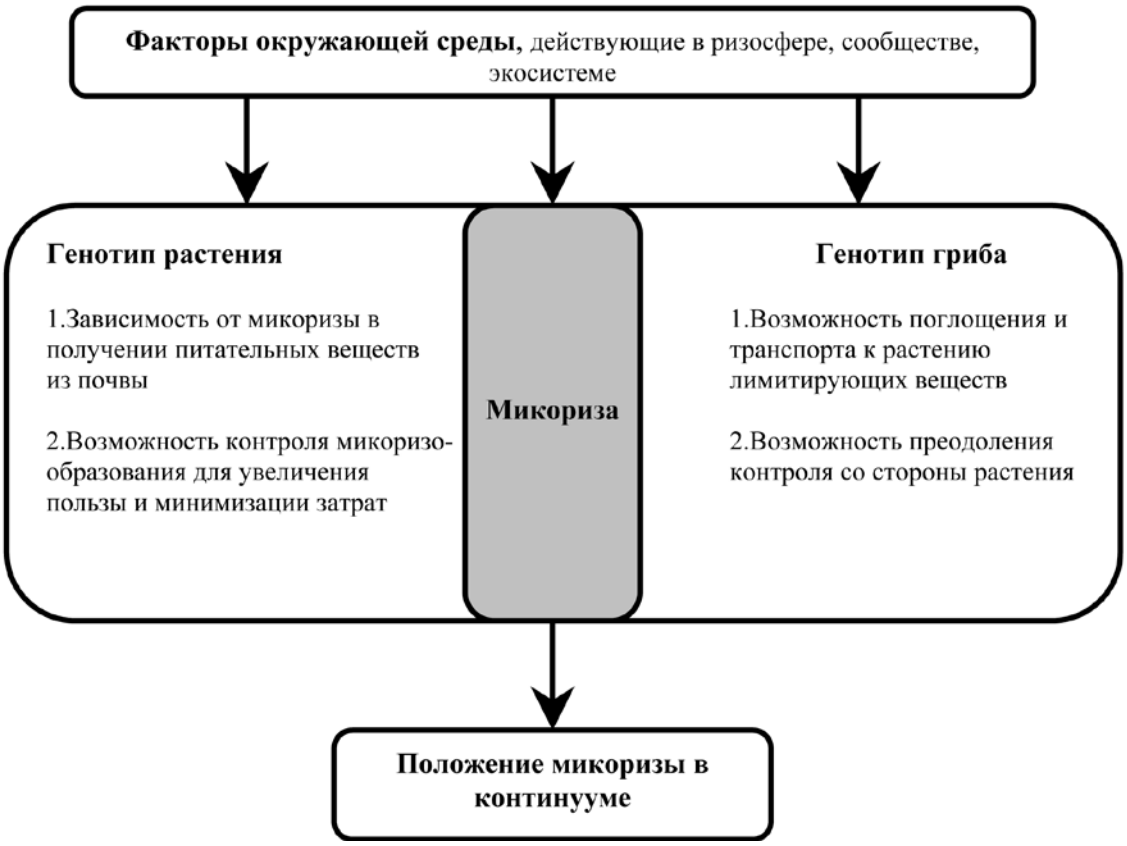



*Рис. 2.* **Факторы, влияющие на положение микориз в мутуалистически-паразитическом континууме (по Johnson et al., 1997).**

широчайшее распространение АМ, сообщения подобного рода очень редки. В данном случае, речь идет, вероятно, о факультативно микоризных растениях, растущих на сравнительно плодородных почвах. Микориза улучшает состояние растения в том случае, если интенсификация минерального питания или прочие факторы перевешивают затраты на микоризную ассоциацию. В агроценозах наблюдались «паразитические» микоризы, т.е. переход микобионта к паразитизму на растении (Johnson et al., 1997). Также следует помнить, что польза от микоризы рассчитывается в неестественных условиях путем сравнения с безмикоризным контролем, т.е. растениями в норме не встречающимися в природе в таком статусе. Кроме того, микобионты значительно различаются между собой по способности к поглощению углерода и минеральных элементов, поэтому, например, растения-интродуценты, вынужденные формировать симбиозы с непривычными видами грибов, могут чувствовать себя хуже, чем в ассоциации с исходными микобионтами (Brundrett et al., 1996). На практике отнесение растения к факультативно микоризным часто основывается не на полученных данных по физиологии, а на непостоянном обнаружении микоризы у данного вида в полевых условиях или отмечаемом низком уровне микоризации, что может быть связано и с методическими погрешностями исследований (Brundrett, 2002).

*Эксплуативные микоризы*

Эти ассоциации характеризуются однонаправленным током веществ (от гриба к растению). Термин «эксплуативная микориза» точно отражает картину взаимоотношений между симбионтами: эксплуатирующим растением и эксплуатируемым грибом. Эксплуататор мутуализма – это особь, получающая выгоды, предоставляемые мутуалисту, но не оплачивающая их ничем (Bronstein, 2001). Ни одного эксплуатирующего вида грибов к настоящему моменту неизвестно (Egger, Hibbett, 2004). Эти отношения обратны тем, которые наблюдаются у фитопатогенных грибов и растений-хозяев (рис. 1). Растения эксплуативных микориз, как правило, лишены хлорофилла, побеги и корневая систе-

ма у них редуцированы (таб. 2). Растения-паразиты часто имеют сходную морфологию, но не образуют микориз и посредством гаусторий физически контактируют с хозяином. Отдельные линии растений эксплуативных микориз произошли от фитобионтов АМ, ЭМ или ОМ (Brundrett, 2002). Микогетеротрофные растения не способны к выработке метаболитов для обмена с микобионтом, поэтому они косвенно паразитируют на других видах своего фитоценоза для обеспечения своего микобионта энергией. Возможно, воду и минеральные вещества они получают также через мицелий. Микогетерофам свойственна исключительно высокая специфичность в отношении микобионта, поэтому они более чувствительны к колебаниям численности популяций микоризных грибов, чем другие, менее специфичные, растения. В отличие от сбалансированных ассоциаций, микобионты некоторых эксплуативных микориз не эволюционировали совместно с растениями (Brundrett, 2002). Зоны контакта симбионтов в эксплуативных микоризах характеризуются высокой сложностью, и механизмы их действия изучены недостаточно (Leake, 1994; Rasmussen, 2002). Разрушение старых гиф предоставляет возможность повторно колонизировать те же клетки, позволяя экономно использовать ограниченное пространство в редуцированных корнях микогетеротрофов (Brundrett, 2002). Частично микогетеротрофные растения также могут формировать эксплуативные микоризы. Растения, образующие арбутоидную микоризу (далее АрМ), в основном содержат хлорофилл, но через мицелий микобионта соединяются с находящимися поблизости деревьями и могут получать от них питательные вещества. По мицелиальным сетям ЭМ грибов органические вещества могут передаваться от одного растения-хозяина к другому (Simard et al., 1997; подробнее см. далее).

*Антагонизм*

Оппортунистические ассоциации грибов-микоризообразователей с растениями – не-хозяевами или растений с неподходящими микобионтами, в которых возможно угнетение одного из симбионтов, могут трактоваться как антагонизм (рис. 1). И ЭМ и АМ грибы могут наносить ущерб корневой системе несовместимого растения при попытке проникновения. Например, колонизация Cyperus rotundus АМ грибами приводит к замедлению роста, особенно в присутствии микоризного растения-компаньона (Muthukumar et al., 1997). Если в сообществе доминируют растения с одним типом микоризы, может наблюдаться антагонизм в отношении видов, формирующих микоризные симбиозы другого типа. Деревья с ЭМ часто не могут развиваться на участках, занятых кустарниками с ЭрМ – *Calluna*, Gaultheria, Rhododendron (Walker et al., 1999), но другими исследованиями показано, что это аллелопатическое влияние Вересковых, наблюдаемое в лабораторных условиях, в природе не имеет большого значения (Nilsen et al., 1999). Изменение свойств почвы под воздействием ЭМ грибов в биогеоценозах, где доминируют микоризы этого типа, заключающееся в замедлении круговорота элементов и преобладании органических веществ, делает почву менее пригодной для развития АМ грибов, чем для ЭМ (Allen et al., 1995). Вещества, содержащиеся в листовом опаде ЭМ растений могут аллелопатически воздействовать на АМ грибы, а мицелиальные маты ЭМ грибов, изменяя физические и химические характеристики почвы, вероятно, создают условия, неподходящие для появления других растений (ссылки на оригинальные исследования см. Brundrett, 2004).

Существует гипотеза, что эпифитные Орхидные находятся в антагонистических отношениях с растением, на котором поселяются. Микобионт ОМ может проникать в ветви и листья дерева, соединяя с ним эпифит, а состояние растения-хозяина ухудшается по мере развития эпифита – возникает эпифитоз. Предполагается, что наиболее активно эпифиты заселяют ослабленные растения (Ruinen, 1953). Эта гипотеза достаточно противоречива и нуждается в проверке посредством современных методов исследования.

*Некротрофия у микоризных грибов*

АМ грибы способны долго, до 10 лет, находиться в старых отмерших корнях растений-хозяев после исчезновения арбускул, являясь источником инокулюма микобионта для следующего поколения растений. Грибы ЭМ тоже могут в некоторых случаях некротрофно заселять стареющие корни (Brundrett, 2004).

Таким образом, микоризообразующие грибы могут иметь различные фазы активности в разное время и в разных ситуациях, и структурное и функциональное разнообразие микоризных ассоциаций в естественных растительных сообществах значительно выше, чем обычно предполагается.

## Распространенность микотрофии среди групп растений

В образовании микориз различных типов принимает участие около 82% наземных растений, а в настоящее время микоризы открыты и у некоторых водных растений (Brundrett, 2002). Различные формы микориз присутствуют у представителей более 1000 родов высших растений из почти 400 семейств (Molina, et al., 1992).

Покрытосеменные возникли предположительно в начале мелового периода, и исходным типом микоризы для этой группы растений была АМ, что подтверждается повсеместным распространением этого типа микоризных ассоциаций и его доминированием среди прочих типов микориз Покрытосеменных (табл. 5). Среди Покрытосеменных микотрофны 75% однодольных и 80–90% двудольных. В сводке 1987 г. Дж. Трэпп привел данные о микотрофности 6507 видов Покрытосеменных, и 67% из них (учитывая факультативное микоризообразование и смешанные АМ/ЭМ ассоциации, например, виды рода *Eucalyptus*) образовывали АМ (Trappe, 1987) (рис. 3). На прочие типы микориз у Покрытосеменных приходится 15%, а 18% видов не образуют микоризы. Несмотря на сравнительно небольшое видовое разнообразие ЭМ растений, они доминируют в бореальных лесных экосистемах, и этот тип микориз имеет большое значение в их функционировании.

Нельзя делать вывод о микотрофности растения на основании только лишь его таксономической принадлежности, т.к. имеется много исключений, обоснованных экологическими факторами. Если в пределах одной таксономической группы тип микоризы сохраняется более или менее постоянным, то интенсивность микоризообразования может значительно меняться. Виды одного рода обычно формируют микоризу одного и того же типа или остаются безмикоризными, но из этого правила много исключений (Newman, Reddell, 1987 и др.). Трудность количественной оценки распределения микоризы по таксономическим и экологическим группам растений во многом объясняется тем, что отношения между симбионтами не являются неизменными, и подвижность симбиотрофных связей требует во всех случаях специального экологического анализа.

Гаметофиты Плауновидных, вероятно, формируют эксплуативные микоризные ассоциации, а спорофиты – нормальную АМ, теми же особенностями характеризуются Псилотовые. Утрата корней и листьев у Псилотовых могла произойти в связи с микогетеротрофией растений на некоторых этапах жизненного цикла (Leake, 1994; Read et al., 2000). Полностью микотрофны такие группы растений как Голосеменные, Псилотовые*, Плауновидные (облигатно АМ на стадии гаметофита) (Newman, Reddell, 1987). Хвощевидные ранее считались НМ, но в последнее время у 90% исследованных видов рода *Equisetum* была обнаружена АМ, хотя, во многих условиях хвощи способны вполне эффективно развиваться без микобионта. У фотосинтезирующих гаметофитов микоризы неизвестны, но у спорофитов часто формируется АМ с арбускулами (Read et al., 2000; Brundrett, 2002). Также микоризны спорофиты многих Папоротниковидных (кроме водных – Марсилиевых и Сальвиниевых). Факультативные микоризы считаются особенностью эволюционно продвинутых Папоротникообразных (пор. Filicales), в то время как более примитивные представители этой группы (*Ophioglossum*) имеют более толстые корни, содержащие микобионт(Read et al., 2000). Мико-гетеротрофные АМ встречаются у подземных гаметофитов *Ophioglossum* и *Botrychium*. Менее вероятно микоризообразование у эпифитных и эпилитных папоротников (табл. 6)

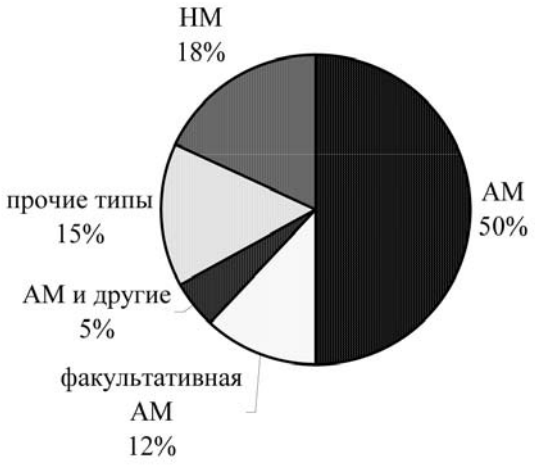



*Рис. 3.* **Распространенность типов микориз у Покрытосеменных (по Trappe, 1987).**

Сравнительно недавно начато изучение микотрофии у Мохообразных (Read et al., 2000;

* Ранее считалось, что Псилотовые колонизируются паразитическим хитридиомицетом из рода Cladochytrium, но в настоящее время от этой точки зрения отказались (Read et al., 2000).

*Таблица 5.* **Микоризный статус основных групп Покрытосеменных растений (по Brundrett, 2002)**

| **Микоризный статус** | **Группы Покрытосеменных** |
|---|---|
| только **АМ**<br>(если известна микориза) | Исходная группа Покрытосеменных<br>Эумагнолиды<br>пор.<br>Acorales<br>Liliales<br>Pandanales<br>Arecales<br>Zingiberales<br>Saxifragales<br>Geraniales<br>Oxalidales<br>Cucurbitales<br>Cornales<br>Garryales<br>Solanales<br>Aquifoliales<br>Apiales<br>Asterales<br>Dipsacales<br>Dioscoreales*<br>Gentianales* |
| **ЭМ**<br>(некоторые представители) | пор.<br>Malphigiales<br>Rosales<br>Myrtales<br>Malvales<br>Sapindales<br>Fabales* |
| **ЭМ**<br>(множество представителей) | пор. Fagales |
| **НМ**<br>(некоторые представители) | пор. RanunculalesLamiales |
| **НМ**<br>(множество представителей) | пор. BrassicalesCeratophyllalesAlismatalesPoalesCommelinalesProtealesCaryophyllalesSantalales |
| **АМ/ ЭрМ/ ЭМ** | пор. *Erica*les* |
| **АМ /ОМ** | пор. Asparagales* |

Условные обозначения см. в тексте.
* - имеются эксплуативные микоризы

Bidartondo et al., 2003 и др.). Из трех отделов Мохообразных безмикоризны только представители отд. Bryophyta. Для отд. Hepatophyta и Anthocerophyta показаны симбиотические структуры, образованные грибами разных таксономических групп и подземными частями талломов Мохообразных, получившие название «микоталлии». Группа представляет большой теоретический интерес, так как первые вышедшие на сушу в ордовикском периоде и вступившие в симбиоз с грибами растения, как предполагается, были сходны с современными Печеночными мхами (Taylor et al., 1995). В зависимости от типа микобионта и морфологии образующихся структур выделяют три типа грибных ассоциаций Мохообразных (табл. 6). АМ-подобная образована грибами из отд. Glomeromycota, причем мхи часто делят микобионт АМ с Покрытосеменными. В талломе мхов – представителей пор. Marchantiales

*Таблица 6.* **Типы грибных ассоциаций у споровых растений (по Read et al., 2000)**

| **Таксоны симбионтов** | **Тип ассоциации** | | |
|---|---|---|---|
| | подобная АМ | подобная ЭрМ | подобная ЭМ или ОМ |
| Таксоны грибов | Glomeromycota | Ascomycota | Basidiomycota |
| Таксоны растений | Marchantiales<br>Metzgeriales<br>Anthoceros<br>Lycopodium<br>Botrychium<br>Psilotum<br>Gleicheniaceae | Jungermanniales | Jungermanniales<br>Metzgeriales<br>Aneuraceae |

Условные обозначения см. в тексте

и Metzgeriales (*Pellia fabbroniana*), образуются типичные структуры АМ, такие как арбускулы (Read et al., 2000). Аналогичные структуры отмечены у *Anthoceros punctatus* (Schüssler, 2000). Аскомицетные ассоциации, характерные для сем. *Cephalozia*ceae и близких к нему представителей пор. Jungermanniales, сходны с эрикоидной микоризой (далее ЭрМ) Вересковых и образованы теми же микобионтами, заселяющими вздутые кончики ризоидов мхов (*Telaranea nematodes*) и образующие гифальные клубки в клетках. Гифы микобионтов имеют характерное для аскомицетов строение септы и окрашиваются специфичными для этой группы грибов красителями. В чистой культуре симбионты мхов *Cephalozia* и *Curzia* образуют типичную ЭрМ с сеянцами видов *Calluna*, *Erica* и *Vaccinium*. И, напротив, микобионт ЭрМ с широким кругом хозяев *Hymenoscyphus Ericae* образует в культуре ассоциации с несколькими видами Печеночных мхов. К третьему типу относят ассоциации, образованные печеночными мхами из сем. Lophoziaceae, Arneliaceae и Scapaniaceae и базидиомицетами и аналогичные ЭМ или ОМ. Микобионт с долипоровыми септами образует подобные ОМ клубки гиф в талломе мха (Read et al., 2000). Среди мохообразных имеются и микогетеротрофные представители. Так, печеночный мох с подземными бесхлорофилльными талломами *Cryptothallus mirabilis* специфично паразитирует на ЭМ березы или сосны с базидиомицетами из рода *Tulasnella*, известными как микобионты ОМ. Показан перенос органических веществ – продуктов фотосинтеза дерева к таллому мха через мицелий микобионта (Bidartondo et al., 2003). К настоящему времени исследование грибных ассоциаций Мохообразных находится на описательной стадии, и возможно только констатировать их наличие и определенное структурное сходство с микоризами семенных растений. Такие вопросы как функциональная значимость микоталлий и их физиологической аналогии с микоризой требуют дальнейшего изучения.

В отд. Голосеменные не известны НМ или микогетеротрофные растения и наблюдается разнообразие типов микориз. Так у Цикадовых (и ископаемых, и современных) обнаружена АМ, как и у доминировавших в лесных ценозах в юрском и меловом периодах представителей родов *Podocarpus, Araucaria, Agathis, Ginkgo*. Эти АМ Голосеменные остались доминантами в некоторых типах лесов в Южном полушарии. Для сем. Pinaceae и рода *Gnetum* характерна ЭМ, а другие представители пор. Gnetales могут образовывать АМ (*Welwitschia*) (Brundrett, 2002).

## Немикоризные растения (НМ)

Микотрофия свойственна подавляющему большинству видов растений, но существует ряд групп, не образующих ассоциации с грибами. Существует по меньшей мере 10 эволюционных линий Покрытосеменных НМ растений, но большинство из них содержит и АМ виды. Наиболее древними истинно безмикоризными растениями, являются представители сем. Proteaceae и Restionaceae, возникшие более 100 млн лет назад. НМ растения преобладают в переувлажненных и нарушенных вследствие природных катастроф (вулканические извержения, таяние ледников или сильный лесной пожар) или деятельности человека (изменение свойств почвы и состава почвенной биоты пахотой, внесением удобрений, пестицидов и т.п.) местообитаниях, где затруднена встреча с микобионтом вследствие разрушения мицелия в почве. Пионерные растения в сукцессии после нарушения

обычно безмикоризны, а микотрофные появляются позже, когда восстанавливается поврежденный мицелий (Brundrett, 1991). Растения в агроценозах обычно колонизированы микобионтами в меньшей степени, чем в природных местообитаниях. Обычно безмикоризное состояние коррелирует с травянистой жизненной формой и укороченным жизненным циклом, при котором микориза не успевает сформироваться или невыгодна растению, т.к. в начале симбиоза микобионт более потребляет, чем дает растению (Каратыгин, 1993). Среди древесных и кустарниковых форм полностью НМ только представители сем. Proteaceae (около 1 тыс. видов), распространенные в Южном полушарии. Для растений этого семейства, а также Бобовых, характерным компенсаторным механизмом, заменяющим микоризу, являются так называемые «кластерные» или щетковидные корни – плотные скопления латеральных корней до 2 см в длину (Brundrett, 1996). Часто НМ статус сопровождается также гипертрофированным развитием корневых волосков. У злаков и многих других Однодольных формируются плотные волокнистые массы корней, близкие по функциям к корням Протейных.

Среди травянистых растений не образуют микориз паразитические (представители пор. Santalales и сем. Orobanchaceae) и насекомоядные, а также первичноводные растения (Частуховые, Шейхцериевые, Рдестовые, Ситниковые) (Newman, Reddell, 1987) У некоторых вторичноводных представителей наземных семейств Покрытосеменных (*Littorella uniflora* (сем. Plantaginaceae), *Lobelia dortmanna* (сем. Lobeliaceae) *Ranunculus flammula* (сем. Ranunculaceae), *Polygonum amphibium* (сем. Polygonaceae), *Epilobium hirsutum* (сем. Lythraceae), *Veronica anagallis-aquatica* (сем. Scrophulariaceae), *Myosotis palustris* (сем. Boraginaceae) и др.) исследованиями последних лет обнаружены микоризы (Beck- Nielsen, Madsen, 2001; Nielsen et al., 2004). Безмикоризны многие эпифиты, но некоторые образуют АМ, ОМ или ЭрМ (Brundrett, 2002). Достаточно редко наблюдается микоризообразование у галофитов, но для ряда видов, обитающих на засоленных почвах (*Plantago maritima*, *Artemisia maritima*, *Aster tripolium*), показано формирование типичной АМ (Brundrett, 1991; Landwehr et al., 2002).

Среди крупных семейств Покрытосеменных НМ состояние преобладает у представителей Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Commelinaceae, Paraveraceae, Polygonaceae. Ранее считалось, что преимущественно НМ виды Cyperaceae (74%), но при более детальном исследовании выявлено наличие АМ у многих видов рода *Carex* и ЭМ у представителей рода *Kobresia*. (Massicotte et al., 1998; Muthukumar et al., 2004). Микоризный статус Осоковых в значительной мере зависит от условий окружающей среды – в том числе, неравномерности увлажнения в течение сезона вегетации. Неизвестно, первичен НМ статус Осоковых или приобретен в процессе расселения в местообитания, где микоризы не были благоприятны для растения.

Единой причины безмикоризности растений не существует, действует комплекс факторов окружающей среды, а также эколого-физиологические и биохимические особенности растений (табл. 7). Например, вторичные метаболиты Крестоцветных подавляют микоризообразование (причем и у растений других семейств, растущих рядом с Крестоцветными, также), и все сведения о микоризообразовании у диких представителей этого семейства касаются заселения мертвых кортикальных клеток растения без образования арбускул (Vierheilig et al., 2000). Эти ингибиторные вещества – изотиоцианаты – образуются при ферментативном гидролизе серосодержащих вторичных метаболитов Крестоцветных глюкоинозилатов, которые часто бывают летучими. Кроме фунгицидной, у них предполагается антибиотическая, аллелопатическая и инсектицидная активность (Koide, Schreiner, 1992). У вида Urtica dioica, представителя преимущественно НМ сем. Urticaceae было показано наличие хитин-связывающего лектина, агглютинина UDA, потенциально ингибирующего рост гриба, хотя другие растительные лектины обладают меньшим фунгистатичным действием и присутствуют у микотрофных растений. Часто затруднительно разграничить прямое ингибирование растением роста гриба или просто неспособность растения к выделению веществ, являющихся сигналом к началу микоризообразования. Возможно также одновременное присутствие обоих механизмов (Koide, Schreiner, 1992).

Существовали попытки объяснения отсутствия микориз у отдельных групп, таких как сем. Caryophyllaceae, историей происхождения. Гвоздичные происходят из высокогорных аридных местообитаний, где микоризообразование затруднено большой сухостью субстрата (Селиванов, 1981), но почти все современные аридные растения микотрофны. НМ растения обладают

*Таблица 7.* **Возможные причины безмикоризного состояния растений***

| **Фактор, обусловливающий немикоризность** | **Механизм действия** | **Примеры безмикоризных растений** |
|---|---|---|
| Короткий жизненный цикл растения | Микориза не успевает сформироваться | Однолетние травянистые Покрытосеменные |
| | Микориза становится «выгодной» для растения не сразу после формирования | |
| Состояние и качество почвы: нарушение структуры почвы наличие доступных растению минеральных соединений | Гифы микоризообразователей механически повреждаются, встреча их с растением затруднена | Безмикоризные растения в агроценозах |
| | Микоризообразование подавляется наличием доступных растению соединений фосфора | |
| Водные и переувлажненные местообитания | Отсутствует контакт корневой системы растения с почвой | Виды пор. Salviniales, Stratiotes |
| | Недостаток кислорода препятствует развитию микоризообразователей или ингибирует прорастание спор и инфекцию новых особей | Alismataceae, Potamogetonaceae, Scheuchzeriaceae, сфагновые мхи |
| Сильно засоленные местообитания | pH почвы находится в неблагоприятной для развития микобионтов области | Галофиты |
| Экстремальные или нарушенные местообитания | Снижается конкуренция с другими видами растений – микориза «невыгодна» | Рудеральная флора или растения агроценозов |
| | Затруднена встреча с потенциальным хозяином | |
| Биохимические факторы | Вторичные метаболиты растений обладают фунгицидным или фунгистатическим действием | Brassicaceae (Alliaria petiolata), Urticaceae |
| Неясные причины | | Листостебельные мхи немикотрофны в отличие от печеночных |

* - использованы данные из следующих работ: Каратыгин, 1993; Brundrett, 1991;1996; 2002; Bruns, Shefferson, 2004; Koide, Schreiner, 1992; Read et al, 2000; Roberts, Anderson 2001; Smith, Read, 1997.

различными компенсаторными механизмами для интенсификации поглощения элементов минерального питания, включающими разнообразные изменения корневой системы и использование растениями дополнительных источников минерального питания (табл. 8).

Причины безмикоризности некоторых групп растений неизвестны. Например, не образуют микоризы Зеленые мхи, хотя среди Печеночных микоризообразование широко распространено. Предполагают, что полифенольные соединения в составе клеточной стенки мхов ингибируют микоризообразование, но, вероятно, преимущества, предоставляемые наличием этих соединений, перевешивают утрату симбиоза.

## Классификация микориз

Классификация микориз представляет собой сложный и запутанный вопрос. Этому посвящен ряд работ (Доминик, 1963; Горбунова, 1955; Селиванов, 1973; 1981; Катенин, 1968; Brundrett, 2004 и др.), где приводятся системы типов микориз и обсуждается правомерность употребления в различных случаях тех или иных терминов. Первая попытка разделить микоризы на типы была сделана Франком (Frank, 1887). Он писал, что «относит все формы к эктотрофным, если гриб, питающий растение, находится вне его, и к эндотрофным, если гриб проникает внутрь некоторых клеток корня». Однако Мелин (Melin,

*Таблица 8* . **Компенсаторные механизмы безмикоризных растений***

| **Механизм, компенсирующий отсутствие микоризы** | | **Примеры растений** |
|---|---|---|
| Приспособления корневой системы к безмикоризному образу жизни:·<br>· гипертрофированное развитие корневых волосков | Увеличение зоны поглощения корней | Травянистые НМ Покрытосеменные, сем. Proteaceae |
| · щетковидные «кластерные» корни (скопление латеральных корней) с изобилием корневых волосков | Увеличение зоны поглощения корней<br><br>Секреция корневой системой о рганических кислот для разложения сложных органических соединений<br><br>Наличие в корневой системе бактерий, способных переводить фосфорсодержащие вещества в растворимое состояние | Сем. Proteaceae, некоторые представители сем. Fabaceae |
| · утолщенные корни<br>· связывающие песок корни | Функции запасания, добывание воды и минеральных веществ с большой глубины в засушливых условиях | Сем. Cyperaceae, Haemodoraceae, Restionaceae |
| Альтернативные источники питания растения | Насекомые | Насекомоядные растения (Drosera и др.) |
| | Минеральные элементы, растворенные в воде, собирающейся в листьях, всасываемые через волоски листьев | Эпифиты из сем. Bromeliacaeae |
| | Другие растения | Паразитические растения из сем. Loranthaceae, Orobanchaceae, Scrophulariaceae и др. |
| Накопление биомассы в корневой системе, а не в надземной | Увеличение эффективности поглощения | Сем. Cyperaceae |
| Наличие запасающих органов | | Травянистые НМ Покрытосеменные |

Условные обозначения: см. в тексте.
* - использованы данные из следующих работ: Каратыгин, 1993; Brundrett, 1996, 2002; Muthukumar et al., 2004.

1953) наблюдал внутриклеточную инфекцию у ряда древесных пород (*Larix*, *Betula*, *Populus*) в эктотрофных микоризах и назвал эти микоризы экто-эндотрофными. По мнению И.А. Селиванова, этот тип представляет собой просто стадию развития эктотрофной микоризы, встречающуюся либо у старых и ослабленных растений, либо у молодых, но растущих в неблагоприятных условиях (Селиванов, 1981). Также вносят путаницу сами термины «экто-, эндотрофная микориза», обозначающие как структурные изменения корней, вызываемые грибами, так и физиологические особенности корневого питания растения. Позднее они были заменены более четкими терминами «эктомикориза» и «эндомикориза» применительно к корневым структурам (Peyronel et al., 1969). В настоящее время термин «эндомикориза» практически вышел из употребления, т.к. выяснилось, что объединяемые под этим названием типы ассоциаций (АМ, ЭрМ, ОМ) значительно различаются по происхождению, анатомическому строению и функциям (Brundrett, 2004).

В большинстве исследований последних лет выделяют семь основных типов микориз: арбускулярная (АМ), эктомикориза (ЭМ), эктэндомикориза (ЭЭМ), эрикоидная (ЭрМ), арбутоидная (АрМ), монотропоидная (ММ) и орхидная (ОМ). Два последних типа относят к эксплуативным, прочие в большинстве случаев представляют собой сбалансированные ассоциации (Smith, Read, 1997 и мн. др.). Основные характеристики перечисленных типов приведены в табл. 9. Классификация на практике основана

*Таблица 9.* **Эволюционные и функциональные категории растительно-грибных ассоциаций (по Brundrett, 2002)**

| | **АМ** | **ЭМ** | **ЭрМ** | **ОМ** | **Эксплуативная микориза** | **Патогены** | **Эндофиты** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Ассоциация:** | | | | | | | |
| растение – основное местообитание гриба | + | + | ? | ? | -? | + | + |
| способность гриба эффективно поглощать минеральные вещества из почвы | + | + | + | + | - или + | | |
| высокая специализация гиф в зоне контакта | + | + | | | + или - | + | - |
| коэволюция гриба и растения | + | + | ? | -? | | | |
| приблизительный возраст ассоциации, млн. лет | >4 | >1 | <1 | ~1 | настоящее время | >10 | >4 |
| специфичность гриба и растения-хозяина | низкая | средняя | средняя | высокая, средняя | очень высокая | разная | высокая? |
| Роль: | | | | | | | |
| поток минеральных веществ к растению | + | + | +? | + | + | | |
| поток органического вещества к грибу | + | + | +? | - или +? | - | + | +- |
| поток органического вещества к растению | -(+) | -(+) | - | + или - | + | | |
| Растение: | | | | | | | |
| переход к новым эволюционным линиям грибов | - | + | + | + | + | | |
| продолжение вовлечения новых линий растений в симбиоз | ? | + | | | + | + | + |
| фотосинтез | +(-) | +(-) | + | +(-) | - | + | + |
| облигатность ассоциации | + или ± | + | +? | + или - | + | | |
| Гриб: | | | | | | | |
| множественность линий грибов | - | + | + | + | + | + | + |
| продолжение вовлечения новых линий грибов в симбиоз | - | + | +? | + | + | + | + |
| облигатность (хозяин необходим для роста) | + | + | ? | | | + | +или - ? |
| способность к самостоятельному росту (в аксеничной культуре) | - | + или - | + | + | + или - | + или - | + |
| категория микоризных грибов | 1 | 2 | 2 или 3 | 1, 2, 3 или 4 | НМ | | |

Условные обозначения: ? – необходимы дальнейшие исследования; () – иногда встречающийся необычный статус;
категории микоризных грибов: 1 – синхронного происхождения с наземными растениями;
2 - синхронного происхождения с покрытосеменными растениями
3 – недавно вступившие в образование ассоциаций
4 – не коэволюционировавшие с растениями;
прочие обозначения см. в тексте.

на морфологических и анатомических особенностях, т.к. связи между колонизацией микобионтом и изменением физиологических параметров растения во многих случаях остаются неисследованными. Структурные особенности, определяющие тип микоризы могут регулироваться одним из симбионтов или взаимоотношениями между ними. Предпочтение отдается особенностям, определяемым растением-хозяином, т.к. черты строения, контролируемые микобионтом очень вариабельны: например, на корневой системе одной особи ЭМ растения можно обнаружить множество морфотипов микоризных окончаний, образованных разными видами грибов (Brundrett, 2004).

## Сбалансированные микоризы

**Арбускулярная микориза (АМ).**

Наиболее широко распространенный тип микориз в растительном мире. Ее образуют более 300 тыс. видов растений, преимущественно травянистых, и около 150 видов грибов*, малоспецифичных к хозяину, облигатных симбионтов, относимых в настоящее время к 3 семействам (Glomeraceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae) пор. Glomerales отдела Glomeromycota (Schüssler et al., 2001). Они монофилетичны по происхождению (что подтверждается и морфологическим единообразием) и эволюционировали, по-видимому, независимо от других групп грибов, утратив совершенную стадию. Некоторыми авторами приводятся сведения о наличии полового процесса у как минимум одного вида из этой группы, но не указано, у какого именно и в каких работах опубликованы исходные данные (Kendrick, 2001). Гломусовые грибы представляют собой несколько древних эволюционных линий, которые могли дивергировать до или после того, как они начали образовывать микоризы (Redecker et al., 2000b; Schüssler et al., 2001). Они распространены повсеместно и обитают как в стабильных, так и в нарушенных сообществах. Популяции АМ грибов занимают в течение долгого времени одни и те же местообитания, если в экосистеме не происходят серьезные нарушения или она не переведена в агроценоз с монокультурой. Микобионт образует несептированный многоядерный гетерокариотический мицелий, который присутствует в межклетниках растения-хозяина, образуя внутриклеточные структуры – арбускулы и везикулы, по названиям которых этот тип микориз ранее называли «везикулярно-арбускулярным». Известно, что споры АМ грибов многоядерны, но генетика АМ грибов пока остается малоизученной. Неясно, отображает ли последовательность 1 молекулы ДНК геном одного изолята, что затрудняет интерпретацию данных полевых исследований (Finlay, 2005). Геном АМ грибов достаточно большой (от 0,3 до 1,12 пг ДНК на ядро в зависимости от вида), что также затрудняет генетические исследования (Bonfante, 2003).

Вопрос первой важности для понимания облигатной биотрофии микобионтов АМ – способны ли АМ грибы к синтезу липидов без растения-хозяина, т.к. липиды – их основные запасные вещества. В присутствии корней НМ растений у *Glomus* не идет синтез липидов в прорастающих спорах, хотя происходят все прочие метаболические процессы. В любом случае регуляцией растением метаболической активности микобионта можно объяснить облигатную биотрофность АМ грибов (Bècard et al., 2004).

Арбускулы представляют собой контактную зону симбионтов, через которую осуществляется транспорт. Это гифальные древоподобные структуры (название дано в 1905 г. Галло (Gallaud, 1905)), образующиеся внутри клеток коры и заключенные в плазмалемму растительной клетки. Обилие арбускул обычно коррелирует со степенью колонизации молодых корней микобионтом (Toth et al., 1990). Клетка, содержащая арбускулу, сохраняет жизнеспособность. Арбускулы начинают формироваться через 2 дня после внедрения гриба и через 4–15 дней отмирают, и клетка возвращается в исходное состояние. Несколькими независимыми исследованиями было показано, что у разных видов АМ растений гены переносчиков фосфата экспрессируются только в микоризованных корнях, в клетках, содержащих арбускулы (Harrison et al., 2002 и др.). После переваривания арбускулы растение может получить дополнительный источник питательных веществ, но основной обмен между симбионтами происходит через живую контактную зону. Везикулы – запасающие структуры – тонкостенные, вздутые, часто наполненные липидами. Могут развиваться в больших количествах, особенно в старых корнях, так что кора выглядит как сплошная масса везикул. Арбускулы свойственны всем представителям отд. Glomeromycota (за исключением случаев эксплуативных микориз), а везикулы

* - эта цифра показывает количество видов, идентифицированных на основании морфологии, но данные последних исследований с применением молекулярных методов позволяют предположить, что видов АМ грибов значительно больше (Fitter et al., 2005)

(запасающие структуры) не образуют виды сем. Gigasporaceae, ввиду чего наиболее распространенным в настоящее время названием этого типа симбиоза является «арбускулярная микориза» (Brundrett, 2004)*. В зависимости от того, какие из структур (арбускулы или везикулы) преобладают в корне, можно сделать вывод о том, является ли микориза сбалансированной (преобладание арбускул) или равновесие сместилось в сторону паразитизма гриба на фитобионте (преобладание везикул). Помимо внутри- и межклеточных структур у АМ грибов имеются экстраматрикальные гифы, отходящие от растения-хозяина в почву (на расстояние до 8 см, что значительно превышает длину корневых волосков), на которых могут формироваться бесполые хламидоспоры с толстой многослойной клеточной стенкой, способные к долгому периоду покоя. Благодаря этим гифам растение может использовать намного больший объем почвы, чем при отсутствии микоризы. Гифы делятся на более толстые – поисковые (20–30 мкм в диаметре) и тонкие (2–7 мкм) – всасывающие, которые могут формировать разветвленные всасывающие структуры в местах скопления питательных веществ. Количество свободного мицелия может достигать 55 м на 1 г почвы (Read, 1984). Хламидоспоры могут формироваться поодиночке или в агрегатах до 2 см в диаметре (Brundrett et al., 1996). Это приспособления для долговременного выживания в почве, когда растение-хозяин недоступно или находится в состоянии покоя. Хламидоспоры выполняют функции запасания (у видов, не образующих везикулы), переживания неблагоприятных условий и размножения. Спора прорастает, внедряется в корень растения-хозяина через корневой волосок (они сохраняются, в отличие от ЭМ симбиоза, где их замещают микоризные окончания), формируют аппрессории и проникают в зону элонгации корня. Гифы проникают в клетки или между клеток коры, но не входят в меристему или эндодерму. Корень продолжает нормально функционировать, если не заселена стела. АМ может составлять 4–17% сухого веса корня и содержать до 1,4 м гиф на 1 см корня (Harley, 1989).

Филогенетические исследования показали, что наиболее примитивные гломусовые грибы имели диморфные споры (Morton, Redecker, 2001 и др.). Один из типов спор, скорее всего, функционировал преимущественно как короткоживущая запасающая структура. Филогенетическое происхождение спор АМ грибов неизвестно, и они могли с большей вероятностью эволюционировать от запасающей структуры, чем от половой споры. Появлению хламидоспор и везикул должно было предшествовать много сходных биохимических и генетических процессов, т.к. обе структуры возникли из утолщений неспециализированных гиф и накапливают запасные вещества. Грибы, не имеющие везикул в настоящее время, скорее всего, произошли от предков с везикулами.

Наблюдая микоризные ассоциации у разных растений, Галло (Gallaud, 1905) выделил два хорошо различающихся морфологических типа АМ, которые он назвал Arum и *Paris*-тип по названию растения-хозяина. В корнях с *Arum*-типом АМ гифы распространяются в коре, продвигаясь вдоль между клетками растения-хозяина. Это возможно благодаря росту гиф по продольным воздухоносным каналам (Brundrett et al., 1996). В *Paris*-типе гифы АМ гриба образуют завитки между клетками, т.к. у растения нет воздухоносных каналов. Между типами АМ микориз возможны физиологические различия, т.к. предполагается, что контактной зоной между симбионтами в *Paris*-типе являются не только арбускулы, но и гифальные завитки. Арбускулярная зона контакта одинакова в обоих типах (Peterson, Massicotte, 2004). Арбускула отделена от цитоплазмы растительной клетки периарбускулярной мембраной и материалом матрикса контактной зоны. И матрикс, и периарбускулярная мембрана образуются из растительных тканей. Матрикс, находящийся между грибной клеточной стенкой и периарбускулярной мембраной, является апопластным компартментом, составленным компонентами растительной клеточной стенки (целлюлоза, пектин, β-1,3-глюканы и гликопротеины, обогащенные пролином). Существует точка зрения, что развитие апопластной зоны между грибной структурой и растительной клеткой – важнейшее событие, сопровождающее успешное микоризообразование (Bonfante, Perotto,1995). АТФ-азная активность, обнаруженная у плазмалеммы грибной клетки в зоне контакта, показывает, что в обменных процессах присутствует активный транспорт веществ, и гены мембранных АТФ-аз у растений экспрессируются более активно в микоризованных корнях (Peterson, Massicotte, 2004). Транспортеры углерода и фосфора в АМ пока недостаточно изучены. Еще одно изменение в кортикальных

* Ранее этот тип микоризы часто называли «фикомицетной эндомикоризой», чтобы отличить от эндомикоризных симбиозов, образуемых Орхидными или некоторыми представителями Вересковых с базидиомицетами и аскомицетами, но в настоящее время этот термин вышел из употребления ввиду утраты таксономического значения названием «Фикомицеты»

клетках, содержащих арбускулы, заключается в изменениях экспрессии генов, кодирующих белки, участвующие в метаболизме углеводов, что приводит к возникновению направленного транспорта сахарозы из флоэмы к арбускулам. Откладывание матрикса контактной зоны и формирование периарбускулярной мембраны подразумевает значительные изменения в функционировании клетки растения, и предполагается, что изменения в цитоскелете растительной клетки могут играть в этих процессах важную роль, но этот вопрос требует дальнейшего изучения (Peterson, Massicotte, 2004). Гифы микобионта, находящиеся в межклетниках, хотя и не окружены мембранами растительного происхождения, могут принимать участие в транспорте, возможно, этим путем происходит перенос углерода к микобионту. В этом случае в транспорте задействована мембрана только микобионта.

Разница между типами АМ находится под генетическим контролем растения-хозяина, но не является специфичной для рода растения, поэтому желательно введение для этих типов наименований, не связанных с родовыми названиями. М. Брандретт предлагает называть *Arum*- и *Paris*-типы «линейным» («linear») и «спиральным» («coiling») соответственно (Brundrett, 2004). Экспериментально установлено, что один микобионт с разными растениями может формировать и тот, и другой тип АМ.

АМ относят к сбалансированным, несмотря на то, что в первые недели после колонизации микобионтом часто наблюдается ухудшение состояния растения. Но кратковременные потери впоследствии компенсируются долгосрочной выгодой (ссылки на оригинальные исследования см. в Johnson et al., 1997). АМ распространены повсеместно, преобладают в ценозах с преимущественно травянистой формой растений (луга, степи, саванны, полупустыни), в умеренных лесах встречаются у растений, обитающих под пологом. В тропических лесах, для которых характерно отсутствие сезонности и низкое содержание органических веществ в почвах, АМ образуют также деревья и кустарники. Функциональное разнообразие АМ грибов пока неизвестно, хотя принимая во внимание наличие некоторых высокоспецифичных АМ симбиозов (см. «Эксплуативные микоризы»), следует отметить, что не все АМ грибы экологически одинаковы (Bidartondo et al., 2002). Существуют данные о том, что микобионты различаются по способности свободного мицелия поглощать соединения фосфора из почвы (ссылки на оригинальные исследования см. в Koide, Mosse, 2004). Исследования луговых трав умеренной зоны также показали, что определенные виды растений чаще колонизируются определенными видами АМ грибов (Vandenkoornhuyse et al., 2002).

**Эктомикориза (ЭМ)**

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, Myrtaceae, Tiliaceae) (Molina et al., 1992). Среди травянистых растений ЭМ указана для *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) и *Polygonum viviparum* (Polygonacaeae), а также видов рода *Carex* с *Cortinarius cinnamomeus* (Massicotte et al., 1998; Harrington, Mitchell, 2002). Только тщательное микроскопическое исследование анатомии корневой системы растения может служить доказательством наличия у него ЭМ. В старой литературе ошибочно указаны как эктомикоризные роды *Fraxinus*, *Ulmus* и др., формирующие нетипичную АМ, но по морфологии корневой системы сходные с ЭМ растениями (см. Brundrett, 2002; 2004). Микобионты ЭМ – около 6 тыс. видов грибов, преимущественно агарикоидные и гастероидные базидиомицеты (сем. Amanitaceae, Hygrophoraceae, *Tricholoma*taceae, Cortinariaceae, Boletaceae, *Russula*ceae, Pisolithaceae, Sclerodermataceae), реже аскомицеты (сем. Geoglossaceae, Helvellaceae, Pezizaceae, Elaphomycetaceae, Tuberaceae) (Kendrick, 2001). Среди представителей этих преимущественно симбиотрофных семейств также встречаются исключения, например, *Boletinellus merulioides* и *Xerocomus parasiticus*, близкородственные микоризным видам, но не являющиеся микобионтами ЭМ. Примерно 40% всех макромицетов образуют микоризы. Большинство гастероидных базидиомицетов, для которых показана связь с агарикоидными родами микоризны, также как и родственные им агарикоидные. Большинство из них – космополиты, многие приурочены к высокогорным хвойным лесам. Эти виды гастеромицетов часто имеют гипогейные плодовые тела в связи с низкими температурами и значительными суточными температурными колебаниями (Miller, 1983). Для представителей рода Mesophellia с ги-

* – по данным, приведенным в обзоре Р. Финлея, в настоящее время предполагаемое число видов ЭМ растений около 8000, а микобионтов ЭМ – от 7 до 10 тыс. видов, и отмечено, что оно растет по мере увеличения количества проводимых молекулярными методами исследований (Finlay, 2005).

погейными плодовыми телами показан уникальный тип ЭМ, при котором микоризные корни входят в плодовые тела микобионта (Dell et al., 1990). Среди гастероидных НМ представители пор. Nidulariales и Tulostomatales. Также предполагается наличие зигомицетных ЭМ, образованных видами рода Endogone (Kendrick, 2001).

ЭМ грибы могут быть ассоциированы с узким или широким кругом хозяев, наиболее частый случай – множество растений-хозяев (Horton et al., 2005; Horton, Bruns, 1998; Horton, Bruns,2001; Kennedy et al., 2003; Molina et al., 1992). У некоторых микобионтов (*Suillus*, *Rhizopogon*) наблюдается высокая специфичность к хозяину, у других, напротив, круг хозяев очень широк (Bruns et al., 2002). Гифомицет с темноокрашенным мицелием *Cenococcum geophilum* Fr. формирует так называемую «черную микоризу» более чем со 130 видами деревьев и кустарников в лесных сообществах северного полушария (Fogel, Hunt, 1983). Одновременно одна особь растения может содержать несколько различных видов ЭМ симбионтов (Smith, Read, 1997). У *Pseudotsuga menziesii* высотой около 30 м имеется порядка 100 млн. микоризных окончаний, которые могут содержать 10–12, а то и более видов ЭМ грибов. Для вида *Pseudotsuga menziesii* показано микоризообразование с 2000 видами микобионтов из десятков семейств, из которых 72% способны к микоризообразованию с множеством видов растений-хозяев (Molina et al., 1992). В процессе развития растения происходит сукцессия микобионтов, и с возрастом растение может приобретать новых партнеров по ЭМ. Например, у *Pinus monticola* в возрасте 15 лет отмечено 5 видов микобионтов, 30–40 лет – 34–37 видов, 175–215 лет – 78 видов грибов (Miller, 1983). В начале сукцессии пионерные виды древесных растений, как правило, образуют микоризы со специализированными микобионтами, а на более поздних стадиях – с менее специфичными видами (Molina et al., 1992). Вероятно, это связано с тем, что пионерные виды микоризуются преимущественно спорами микобионта и со способностью спор специализированных микобионтов к продолжительному покою и последующей инокуляцией растения пропагулами из «банка спор» - необходимой стратегией для подбора нужного вида растения-хозяина (Bruns et al., 2002). Среди растений большинство имеет очень широкий круг симбионтов, включающий виды из филогенетически удаленных линий. Даже в небольших однопородных лесах может встречаться свыше 50 видов ЭМ грибов (Horton, Bruns, 2001). Генерализм растений может объясняться, как минимум, двумя причинами: он повышает шансы выживания сеянцев, оказавшихся в новых для них местообитаниях, и таким образом увеличивает число доступных растениям местообитаний и может увеличивать доступ растений к питательным веществам, если микобионты варьируют по способности усваивать минеральные вещества почвы (Bruns et al., 2002). Высокая специфичность характерна для Pisonia grandis –вида, образующего микоризу только с одним микобионтом из Телефоровых (Chambers et al., 1998). Тот факт, что многие роды микобионтов ЭМ формируют симбиоз с определенными семействами растений – еще одно свидетельство коэволюции грибов и растений (Molina et al., 1992).

Неясно, какие преимущества дает микобионту специализация. В случае если специализация приводит к большей физиологической совместимости симбионтов, возможно, что она приводит к повышению конкурентоспособности растения-хозяина и лучшему доступу микобионта к ресурсам хозяина. Недостатком ассоциации со специализированным микобионтом является снижение шансов установления симбиоза по сравнению с ассоциациями с грибами-генералистами. Эта проблема решается посредством способности спор узкоспециализированных микобионтов к продолжительному периоду покоя в ожидании появления необходимого растения-хозяина, как в случае ЭМ ольхи и *Alpova diplophloeus* (Bruns et al., 2002). В качестве возможного преимущества специализации предполагается снижение подобным путем возможность эпипаразитизма. Специфичные симбиозы снижают шансы непрямой помощи конкурирующим видам растений, растения со специфичными микобионтами лучше защищены, чем виды с широким кругом микоризообразователей (Bidartondo et al., 2001; Molina et al., 1992) (более подробно см. «Эксплуативные микоризы»)..

Монофилетичная группа родов, включающая *Suillus*, *Rhizopogon*, *Truncocolumella*, *Gomphidius*, *Chroogomphus*, демонстрирует высокий уровень специфичности к хозяину. Представители этих родов приурочены почти исключительно к видам сем. Pinaceae, и это наиболее крупная столь специфичная группа ЭМ микобионтов (Bruns et al., 2002). Кроме того, большинство сюиллоидных видов приурочены к родам, подродам или группам видов в пределах сем. Pinaceae. Исследованиями М. Гардес и Т. Брунса было показано, что, несмотря на доминирование плодовых тел *Suillus pungens* в изучаемом ЭМ сообществе, в микоризных окончаниях он являлся минорным ком-

понентом. Было выдвинуто предположение, что этот микобионт более эффективно, чем прочие поглощает органические соединения из тканей хозяина при равных способностях к обеспечению его водой и минеральными веществами, и таким образом, слишком «дорого обходится» растению, ввиду чего растение-хозяин минимизирует число микоризных окончаний, заселенных этим видом (Gardes, Bruns, 1996). Это предположение может дать хотя бы частичный ответ на вопрос о преимуществах специализации для микобионтов ЭМ. Интересно также то, что *Suillus grevillei*, специфичный к видам рода *Larix*, может образовывать микоризы с другими растениями, напрмер, *Pinus* или *Pseudotsuga*, но при этом в микоризном окончании накапливаются фенольные соединения – растение реагирует на микобионт как на патоген, что может быть еще одним объяснением узкой специализации (Duddridge, 1986 – цит. по Bruns et al., 2002). Возможно, что многие виды, считающиеся малоспецифичными, на самом деле состоят из ряда специализированных к растению-хозяину популяций (Buscot et al., 2000). Недавно было показано, что существующие между видами и штаммами ЭМ грибов различия по степени специфичности к растению-хозяину связаны с количественными изменениями в генной экспрессии и изменениями в нуклеотидных последовательностях связанных с симбиозом генов (Le Quéré et al., 2004).

Впервые характеристика ЭМ была дана А. Франком в 1887 г. По его мнению, основными признаками ЭМ являются: изменение морфологии корневой системы растения-хозяина (отсутствие типичных корневых волосков и редукция корневого чехлика и наличие грибного чехла на поверхности молодых корневых окончаний); наличие сети гиф, проникающих между клетками коры, связанных с наружными гифами; отсутствие внутриклеточного мицелия в клетках коры; наличие микоризы на корнях в течение всей жизни растения; распространение микоризы по всей поглощающей зоне корневой системы (Frank, 1887). Для ЭМ характерно значительное морфологическое изменение корневой системы растения-хозяина, за счет аномального ветвления латеральных корней и наличия на их поверхности мицелиальных чехлов. Структура чехла может значительно меняться при колонизации растения разными видами микобионтов (Agerer, 1995). Из-за близкого контакта гиф с растительными клетками, активного ветвления гиф и наличия в них многочисленных митохондрий и других органелл, было сделано заключение, что зоной контакта симбионтов и двустороннего транспорта веществ служит сеть Гартига. Это мицелиальная структура, располагающаяся в межклетниках эпидермиса или коры, наличие транспортных процессов в которой (перенос фосфора и углерода) в настоящее время подтверждено исследованиями с применением микрорадиоавтографического метода (ссылки на оригинальные данные см. у Peterson, Massicotte, 2004). Внутренняя часть чехла, примыкающая к слою клеток эпидермиса, может являться второй контактной зоной, а в случае, когда сеть Гартига не развивается (например, у Pisonia grandis), – единственной (Ashford, Allaway, 1982; Peterson, Massicotte, 2004). При нормальном развитии симбиоза внутриклеточные грибные структуры не формируются (Harley, Smith, 1983). В некоторых типах ЭМ формируются транспортные клетки – модифицированные клетки растения-хозяина. Апопластный компартмент, аналогичный контактному матриксу в АМ, создается веществом, откладывающимся между клеточными стенками гриба и растения в месте контакта симбионтов. Цитоплазматические мембраны и гриба и растения вовлечены в процессы переноса веществ. Клеточные стенки обоих симбионтов играют важную роль на всех этапах формирования и функционирования ЭМ, в местах контакта симбионтов они модифицируются (Tagu et al., 2002). Пока не выяснено, приводят ли модификации клеточных стенок растения во внутренней части чехла и сети Гартига к увеличению проницаемости клетки для неорганических ионов и органических молекул сравнительно с клетками, не контактирующими с гифами микобионта. Характерной особенностью клеточных стенок растения-хозяина в зоне сети Гартига является наличие кислых инвертаз, расщепляющих сахарозу до глюкозы и фруктозы в апопластном компартменте. Эти сахара могут быть усвоены грибными гифами (Nehls et al., 2001). Для этого типа микориз характерно наличие обильного наружного мицелия, частично представленного чехлом на корневом окончании, частично – веероподобными мицелиальными структурами, распространяющимися в почве на расстояние до 20 см от корня (Duddridge et al., 1980). ЭМ мицелий чувствителен к концентрации кислорода в почве, и его развитие подавляется избыточным количеством влаги, а рост обычно направлен в сторону более сухих верхних горизонтов почвы (Read, 1984). Часто гифы свободного мицелия агрегированы в тяжи, иногда называемые ризоморфами, но отличающиеся от настоящих ри-

зоморф отсутствием отчетливого апикального роста. В середине зрелого тяжа проходят гифы большого диаметра, обычно без цитоплазмы, окруженные более тонкими гифами с цитоплазмой (Duddridge et al., 1980). Считается, что именно по этим толстым гифам-сосудам идет основной транспорт воды и растворенных в ней соединений. Вегетативный мицелий микобионтов растений из сем. Pinaceae, таких как виды родов *Suillus*, *Thelephora*, *Pisolithus*, *Lactarius* в верхних горизонтах почвы в хвойных лесах составляет большую часть биомассы микроорганизмов (Read, 1984). В микоризах древесных растений структуры микобионта оставляют до 40% объема (Шубин, 1990).

Микоризные окончания не являются многолетними структурами, они существуют 6 –16 месяцев. Образование микоризы состоит из следующих этапов: проникновение гиф между клетками коры корня с последующим формированием сети Гартига, образование чехла на поверхности корня, выход экстраматрикальных гиф в окружающую почву. По морфологии выделяют два типа ЭМ: типичный для Покрытосеменных, где сеть Гартига расположена в эпидермисе и присущий Голосеменным (Pinaceae) с сетью Гартига, пронизывающей многочисленные слои клеток коры (Brundrett et al., 1996). Существует несколько исключений – ЭМ Покрытосеменные с коровой сетью Гартига (*Dryas*), но в целом эти типы хорошо разграничены между группами растений (Brundrett, 2004). Как и в случае *Arum*- и *Paris*-типов АМ, эти особенности строения зависят от растения, и один микобионт способен образовывать оба типа ЭМ с разными растениями. Конвергенция в эволюции ЭМ растений выражается в формировании диморфной корневой системы с наличием коротких боковых корней, обладающих ограниченным апикальным ростом и высокой плотностью ветвления (Brundrett, 2002).

Структура и функции ЭМ, образованной разными микобионтами у одного вида растения, могут существенно различаться (Agerer, 1995). Микобионты ЭМ демонстрируют поразительное функциональное разнообразие по целому ряду признаков: способности усваивать те или иные источники азота, ответу на водный стресс, способности формировать «ризоморфы» и мн. др. ЭМ грибы различаются по способности к микоризообразованию при разных температурах, уровнях влажности и кислотности почвы (ссылки на оригинальные исследования см. в Bowen, 1994). Не только разные виды, но даже различные генотипы микобионтов ЭМ могут по-разному влиять на обмен веществ растения-хозяина (Guidot et al., 2003).

Не всегда возможно проследить связи между обилием и биомассой плодовых тел, количеством мицелия в почве и частотой встречаемости вида в микоризных окончаниях. Работы последних лет показывают, что над- и подземная структура ЭМ сообществ различна. Особенно существенна эта разница, когда речь идет о видах с подземными ПТ или в местах, где доминируют микоризы *Cenococcum geophilum* (Horton, Bruns, 2001; Yamada, Katsuya, 2001). По данным А. Дальберга, полученным при исследовании в старовозрастных еловых лесах южной Швеции, на виды ЭМ грибов, составляющие 70% годовой биомассы плодовых тел, приходится менее 30% микоризных окончаний (Dahlberg et al., 1997). Это несоответствие может объясняться различными жизненными стратегиями разных видов – «вложением» получаемых от растения органических соединений в вегетативные либо генеративные структуры, т.е., предпочтением вегетативного либо полового размножения (Horton, Bruns, 2001). Часто бывает так, что подземная часть сообщества по видовому составу более разнообразна, чем надземная (Horton, 2002). В природе сравнительно малое количество доминантных видов микобионтов формируют большинство микоризных окончаний (Gardes, Bruns, 1996). С появлением молекулярных методов исследования стало возможным прямое изучение микоризных окончаний и экстраматрикального мицелия и исследование структуры подземной части ЭМ сообщества (Bruns, Bidartondo, 2002; Gardes, Bruns, 1996; Landerweert et al., 2003 и мн. др.). Таким образом стало возможным изучать отдельные генотипы микобионтов, что может служить ключом к разгадке их специфичности (Bruns, Bidartondo, 2002; Guidot et al., 2003).

Структура ЭМ сообщества значительно меняется во времени в зависимости от изменений концентраций углеводов, поступающих от растений, температуры и влажности почвы и ряда других факторов (Koide et al., 2005). Так как корневая система одного растения связана одновременно с несколькими видами микобионтов, видовой состав сообщества ЭМ грибов и относительные обилия видов могут оказывать существенное влияние на функционирование лесных ценозов, включая круговороты биогенных элементов, испарение и разложение подстилки

(Baxter et al., 1999; Horton, 2002; Horton et al., 2005; Koide et al., 2005; Landerweert et al., 2003; Sakakibara et al., 2002).

Некоторыми исследователями ЭМ грибы подразделяются на факультативные и облигатные. Считается, что факультативные микоризообразователи мало зависят от высших растений и могут образовывать плодовые тела в их отсутствии, менее специализированы, мало содействуют росту растения и легко вытесняются облигатными симбиотрофами (Шубин, 1990). Из широко распространенных видов к факультативным относят *Laccaria laccata*, *Inocybe fastigiata*, *Paxillus involutus*, но основной признак факультативности – способность к плодоношению в отсутствии растения-хозяина по отношению к ним не установлен. Также важным вопросом представляется изучение экологических ниш ЭМ грибов. В микоризе микобионт является одновременно сапротрофом и биотрофом. Группа ЭМ микобионтов таксономически неоднородна и разнообразна по свойствам сапротрофии и биотрофии. В отличие от сапротрофных видов, свободный мицелий симбиотрофных грибов способен проникать в минеральные горизонты (Шубин, 1998; Read et al., 2004; Rosling et al., 2003). По данным исследований, проведенных в хвойных лесах на юге Швеции, половина выявленных видов микобионтов ЭМ была ассоциирована с минеральными горизонтами, преимущественно, горизонтом E1, располагающимся сразу под органическим (Landeweert et al., 2003). Интересно, что микобионты, занимающие эти два местообитания различны, несмотря на то, что их первичный источник энергии – корни растения-хозяина – один и тот же (Read et al., 2004).

ЭМ – доминирующий тип микориз в лесах бореальной и умеренной зоны с выраженной сезонностью и высоким содержанием органических соединений в почвах. В лесных экосистемах ЭМ грибы могут составлять до одной трети микробной биомассы, и они ассоциированы с почти всеми всасывающими корнями древесных растений в северных, умеренных и некоторых субтропических лесах (Wallander et al., 2001). Важный источник видового разнообразия ЭМ грибов – тропические леса, микобиота которых изучена недостаточно. Предполагается, что в этих ценозах присутствует множество неописанных представителей ЭМ родов *Lactarius* и *Russula*, по видовому разнообразию сопоставимых с доминирующим в бореальных лесах ЭМ родом Cortinarius, насчитывающим около 2000 видов (Finlay, 2005). Ранее считалось, что в тропических лесах ЭМ не имеет большого значения, т.к. в отсутствие сезонности большинство тропических древесных пород образует АМ, но ЭМ представители сем. Dipterocarpaceae и Fabaceae из Африки и Юго-Восточной Азии являются важными компонентами саванн и тропических дождевых лесов.

Вероятно, что ЭМ возникла в меловом периоде одновременно с происхождением пор. Fagales и сем. Pinaceae. Линия Fagales включает сем. *Betula*ceae, Casuarinaceae, Juglandaceae, Myricaceae, Nothofagaceae и Fagaceae, большинство представителей которого образует ЭМ (Brundrett, 2002).

**Эктэндомикориза (ЭЭМ)**

Многие исследователи не выделяют этот тип микориз, считая его возрастной стадией (молодой или, наоборот, стареющей) ЭМ или видоизменением ЭМ при неблагоприятных для растения условиях, когда микобионт переходит к паразитизму (Селиванов, 1973; Brundrett, 2004 и др.). В настоящее время этот тип достоверно известен только у видов *Larix* и *Pinus* в лесных питомниках или нарушенных местообитаниях, у прочих растений сходные структуры образует стареющая ЭМ. Условия, в которых наблюдалась ЭЭМ, нехарактерны для природных сообществ, растения не получали преимуществ от формирования микоризы, а конкуренция между видами грибов была ограничена. Микобионт, ранее идентифицированный на основании морфологических данных как несовершенный «штамм Е», образующий также и ЭМ, при обнаружении телеоморфы отнесли к аскомицетам (род *Wilcoxina*). В настоящее время круг микобионтов ограничивается 3 видами аскомицетов из пор. Pezizales (*Wilcoxina mikolae, W. rehmii, Sphaerosporella brunnea*) и 2 видами несколько реже образующих ЭЭМ несовершенных грибов *Phialophora* finlandia и Chloridium paucisporum, для которых показана связь с аскомицетами (Yu et al., 2001).

Микоризы этого типа характеризуются одновременным наличием структур ЭМ (чехла (более тонкого, чем у ЭМ) и сети Гартига) и внутриклеточных гиф микобионта в эпидермисе и коре растения-хозяина. Клетки корня, содержащие гифы микобионта, остаются живыми – в них присутствуют ядра и другие органеллы. Не было проведено работ, демонстрирующих, что в предполагаемых контактных зонах между симбионтами идет обмен, и ничего не известно о молекулярных аспектах колонизации корня микобионтом и раз-

витии контактной зоны. Различия между ЭМ и ЭЭМ неясны, т.к. эти ассоциации не включают четко разделенные филогенетические линии симбионтов, а грибы ЭЭМ плохо изучены. Возможны также случаи, когда сеть Гартига формирует один микобионт, а в клетки растения-хозяина проникают гифы другого, или проникновение в клетки растения происходит только в стареющих микоризных окончаниях (Peterson, Massicotte, 2004).

**Эрикоидная микориза (ЭрМ).**

Этот тип микориз приурочен к растениям сем. *Erica*ceae (Вересковые) из пор. *Erica*les, распространенных в Северном и Южном полушариях*. Наиболее экологически значимыми и распространенными являются роды *Calluna*, *Erica*, *Gaultheria, Rhododendron*, *Vaccinium* (Read et al., 2004). Вересковые доминируют в болотных ценозах, на торфянистых почвах с очень низким содержанием азота и высокой кислотностью, под пологом бореального леса и в субнивальном высокогорном поясе в Северном полушарии, а также встречаются в тропических дождевых лесах и даже на сухих песчаных равнинах Австралии. В тундре они смешаны с кустарничковыми представителями сем. Salicaceae и Betulaceae. В болотных биогеоценозах Вересковые выступают в роли «инженеров сообщества», так как древесные растения очень редко способны выживать в этих очень бедных минеральным питанием почвах (Read et al., 2004). Несмотря на географические и климатические различия этих мест обитания, все они характеризуются олиготрофными почвами с низкими значениями pH и наличием ряда факторов, вызывающих стресс растений (большое количество металлов в почве, сильно пониженная или повышенная влажность, повышенные или пониженные температуры и др.). Процессы разложения и минерализации при низких температурах и высокой влажности идут очень медленно (общий выход неорганического азота может быть менее 25‰ за 3 мес.), в том числе и потому, что органические вещества, образуемые Вересковыми, в изобилии содержат фенольные соединения, многие из которых токсичны для грибов и растений (фенольные кислоты) и ингибируют разложение подстилки (хиноны, в соединении с фульвиновыми и гуминовыми кислотами связывающие и ингибирующие ферменты) (Cairney, Meharg, 2003; Leake, Read, 1989; Read, 1984; Straker, 1996). ЭрМ образуют аскомицеты из пор. Leotiales (*Hymenoscyphus Ericae* и его анаморфа *Scytalidium vaccinii*), Onygenales (*Myxotrichum setosum*, *Gymnascella dancaliensis* и их анаморфы из рода *Oidiodendron* (*O. griseum*, *O. majus*), *Pseudogymnoascus roseus* с анаморфой Geomyces) и *Hypocrea*les (только анаморфа – Acremonium strictum) (Monreal et al., 1999). Всего известно около 130 микобионтов, хотя раньше считалось, что круг их весьма узок (Straker, 1996). Чаще всего ЭрМ образует *Hymenoscyphus Ericae* и его анаморфа. Он формирует микоризу с 25 родами (*Calluna*, *Erica*, *Vaccinum*) и 2 тыс. видов деревьев и кустарников сем. *Erica*ceae в северном полушарии (Harley, 1989; Read, 1984). Про микобионты Вересковых Южного полушария (бывшее сем. Epacridaceae) известно мало, но показан род *Oidiodendron* и связь микоризообразователей с пор. Leotiales (Cairney, Ashford, 2002; Hutton et al., 1994). Для некоторых микобионтов бывшего сем. Epacridaceae показана совместимость с Вересковыми Северного полушария, и наоборот (ссылки на оригинальные исследования см. в Cairney, Ashford, 2002). Физиологические особенности этих микобионтов мало изучены, но показано, что их способности к утилизации азот- и фосфорсодержащих органических соединений аналогичны таковым у более исследованных микобионтов ЭрМ Северного полушария (более подробно см. *Снабжение растения элементами минерального питания*). Грибы ЭрМ могут встречаться в почве в свободном виде и поддаются культивированию. Кроме того, с микоризой ассоциирован светло- и темноокрашенный стерильный мицелий. Были получены данные о базидиомицетных микобионтах ЭрМ (обнаружен мицелий с долипоровыми септами), но попытки синтезировать базидиомицетную микоризу с Вересковыми оказались безуспешными (Straker, 1996; Cairney, Ashford, 2002).

*Hymenoscyphus ericae* и другие микобионты ЭрМ могут одновременно быть ассоциированы с ЭМ окончаниями. Недавно эти ассоциации были показаны для ряда хвойных и лиственных пород деревьев (*Picea*, *Pinus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Quercus*), и выяснилось, что это достаточно широко распространенное явление(Cairney, Meharg, 2003; Villareal-Ruiz et al., 2004 и др.). Тем не менее, его экологическая значимость до сих пор неизвестна. В 2004г. впервые из ЭМ *Pinus sylvestris* был выделен микобионт, близкий к виду *Cadophora* (=*Phialophora*) *finlandia*, принадлежащему к комплексу *Hymenoscyphus Ericae*,

* До недавнего времени Вересковые Южного полушария выделялись в отдельное семейство в пределах пор. Ericales – сем. Epacridaceae, но в настоящее время показано их близкое родство с видами сем. Ericaceae, и представители бывшего сем. Epacridaceae (34 рода, включающие свыше 450 видов) составляют 7 триб сем. Ericaceae (Cairney, Ashford, 2002).

который *in vitro* образовывал ЭМ с сеянцами сосны и ЭрМ с сеянцами черники. ЭрМ стимулировала рост сеянцев и влияла на архитектуру их корневой системы (Villareal-Ruiz et al., 2004). Кроме того, *Hymenoscyphus ericae* и подобные ему штаммы также являются эндофитами некоторых видов Печеночных мхов из Европы, Австралии и Антарктиды (Chambers et al., 1999; Duckett, Read, 1995). Эндофиты с простой септой и тельцами Воронина были обнаружены в ризоидах 16,2% печеночных мхов Великобритании, и эти ассоциации были чрезвычайно сходны по структуре с ЭрМ (Duckett et al., 1991). Физиология этого симбиоза и его значение пока неясны, но для бореальных и умеренных лесов, где печеночные мхи часто встречаются вместе с ЭрМ растениями, было сделано предположение, что мхи выступают в качестве депо инокулюма микобионта для прорастающих сеянцев Вересковых, но доказательства этого отсутствуют (Duckett, Read, 1995). Напротив, флора островной и континентальной Антарктики ограничивается преимущественно лишайниками и мхами, и принципиальная возможность контакта мха и Вересковых отсутствует. Тем не менее, выделенный из антарктического печеночника *Cephaloziella varians* (=*C. exiliflora*) микобионт принадлежал к виду *Hymenoscyphus ericae* и обладал ферментативной активностью, сходной с таковой у изолятов из Вересковых умеренной зоны. Возможно, микобионт поглощает и транспортирует в растение органические формы фосфора и азота из стареющих талломов мхов (Chambers et al., 1999).

Для некоторых видов Вересковых показано наличие двойных симбиозов (гавайские эндемичные виды рода *Vaccinium* образуют ЭрМ на «волосковидных корнях» и АМ в прочих частях корневой системы) (ссылки на оригинальные исследования см. в Straker, 1996).

ЭрМ представлена клубками недифференцированных гиф в клетках растения-хозяина и формируется только в очень тонких волосковидных корнях. Микоризованные корни покрыты рыхлой сетью гиф, настоящий чехол не образуется. В зрелом состоянии волосковидные корни содержат эпидермис, 2 слоя коровых клеток и стелу. Ранее считалось, что кора в них отсутствует, но это объясняется их плохой видимостью при электронномикроскопических исследованиях: клетки малопроницаемы для реактивов из-за наличия большого количества фенольных соединений(Cairney, Ashford, 2002). До 80% объема волосковидного корня бывает колонизировано микобионтом. Иногда до 70 % объема клетки заполнено гифами (Read, 1984). Неизвестно, насколько растение-хозяин контролирует распространение микобионта в своих тканях. Существует предположение, что некоторые углеводные молекулы, входящие в состав слизи, содержащей растворимые сахара и окружающей поверхностные гифы, функционируют как сигнальные соединения (Cairney, Ashford, 2002). Выработка слизи подавляется, когда микобионт оказывается в корне. Колонизация происходит только в дифференцированных клетках эпидермиса, клеточные стенки которых содержат малое количество пектина и целлюлозу в виде спиралевидных структур, повторно микобионт колонизирует растение из почвы ежегодно, но в некоторых эпидермальных структурах может сохраняться в покоящихся стадиях (Straker, 1996).

Внутриклеточные завитки гиф отделены от цитоплазмы растительной клетки мембраной и материалом матрикса контактной зоны, отличным по составу от матрикса в зоне контакта симбионтов АМ (Peterson, Massicotte, 2004). Как и в микоризах других типов, двусторонний транспорт происходит в апопластном компартменте зоны контакта. Это малоизученный вопрос, но показана АТФ-азная активность у мембраны, окружающей гифы микобионта. Внутриклеточные грибные структуры активно живут до 4–5 недель, затем цитоплазма растительной клетки погибает. В противоположность тому, что наблюдается в других типах микориз с внутриклеточным внедрением симбионта, где растительная клетка надолго переживает развивающиеся в ней грибные структуры и может быть вновь заселена микобионтом, цитоплазма колонизированной клетки при ЭрМ разрушается быстрее, чем гифы гриба. Это предполагает, что растительная клетка может быть утилизирована микобионтом ЭрМ (Cairney, Ashford, 2002).

Экстраматрикальный мицелий слабо развит, и распространение его за пределами корня весьма ограниченно (0,5–1 см). Большинство наружных гиф проходит параллельно корню и некоторые из них обладют значительно большим диаметром. Это поисковые гифы, боковые ответвления которых проникают во вновь дифференцированные клетки коры растения-хозяина. (Read, 1984). Преимущественное развитие интраматрикального мицелия имеет важное функциональное значение: в ЭрМ функция поглощения веществ из почвы в большей степени выполняется диффузной, далеко распространяющейся системой волосковидных корней. Коллоидные органические соединения, в которых находятся

корни, обладают очень высокой влагоемкостью, и корни Вересковых погружены в раствор органических кислот, содержащий свободные и адсорбированные питательные вещества. В таких условиях затраты на обширную сеть наружных гиф не выгодны растению-хозяину. Кроме того, оптимум pH для мицелия микобионтов ЭрМ, как выяснилось в экспериментах с чистыми культурами, лежит в более щелочной области (6–7 по сравнению с 3–4 – pH почв верещатников), что является одной из причин его скудного развития вне тканей хозяина (Read, 1984).

Несмотря на филогенетические свидетельства происхождения ЭрМ от ЭМ, этот тип микоризных ассоциаций четко отграничен от прочих и должен рассматриваться отдельно.

**Арбутоидная микориза (АрМ)**

АрМ часто считают переходным типом между ЭрМ и ЭМ, морфофункционально близким к ЭМ, но, тем не менее, традиционно рассматриваемым отдельно. Филогенетические исследования продемонстрировали, что Вересковые с ЭрМ произошли от предков с АрМ, так что более вероятно происхождение АрМ от ЭМ, а не от ЭрМ (Cullings, 1996). Микобионты – базидиомицеты, типичные для ЭМ хвойных пород (*Suillus*, *Tricholoma*, *Lactarius*, *Astraeus* и др.), реже аскомицеты, следовательно, особенности этой ассоциации, отличающие ее от ЭМ должны регулироваться растением. Среди растений АрМ образуют представители п/сем. Arbutoideae (*Arbutus*, *Arctostaphylos*) и сем. Pyrolaceae из Вересковых. Среди микобионтов 2 вида рода *Suillus*, *Tricholoma flavovirens*, *Lactarius paradoxus* – агарикоидные, *Astraeus hygrometricus* – гастероидный и *Coltricia perennis* – афиллофороидный базидиомицеты образуют ЭМ с *Pinus banksiana* и арбутоидную микоризу с *Arctostaphyllos uva-ursi*. Микобионты *Arctostaphylos* являются карбофилами и развиваются после пожаров, их включение одновременно в образование и ЭМ и АрМ с разными видами растений, произрастающих совместно, влияет на сукцессионные процессы: показано, что сеянцы дугласовой ели значительно лучше растут вблизи *Arctostaphylos*, чем рядом с АМ кустарниками. Таким образом АрМ способствуют восстановлению хвойных пород после пожаров и других нарушений (Amaranthus, Perry, 1994; Smith, Read 1997).

Структурно АрМ представлена чехлом или рыхлым сплетением гиф на поверхности корня (у видов сем. Pyrolaceae) и развитой сетью Гартига, но клетки коры, как правило, пронизаны гифами, образующими клубки. Тип ветвления корневых окончаний и толщина чехла определяются микобионтом. АрМ сходна с ЭМ наличием чехла, сети Гартига и межклеточных гифальных комплексов и отличается присутствием внутриклеточных гиф микобионта в эпидермисе растения-хозяина. У *Arbutus menziesii* в наружном слое клеток коры в клеточной стенке развиваются волокна суберина, функцией которых может быть ограничение распространения сети Гартига эпидермисом. Как и в ЭЭМ, возможно наличие 3 типов зоны контакта симбионтов: внутренний слой чехла – эпидермис, гифы сети Гартига – эпидермис и внутриклеточные гифальные комплексы – цитоплазма эпидермальных клеток. Экспериментально транспортные процессы в этом типе симбиоза не исследованы (Peterson, Massicotte, 2004).

**Смешанные типы микориз**

В некоторых случаях растение-хозяин может принимать участие в образовании микориз разного типа. Древесные породы такие как *Alnus*, *Salix*, *Quercus*, *Populus* и *Eucalyptus* могут одновременно формировать АМ и ЭМ на одном и том же растении (ЭМ формируется в подстилке, а АМ – в минеральном горизонте, что является свидетельством продолжающейся в настоящее время эволюции типов микориз. Представитель сем. Myrtaceae Leptospermum образует ЭМ или АМ в зависимости от типа почвы (Brundrett, 1996). Черный тополь в молодом возрасте формирует АМ, в возрасте 10–25 лет к этому типу симбиоза добавляется ЭМ, а затем, по мере старения, процент АМ снижается (Smith, Read, 1997).

**Эксплуативные микоризы**

Эксплуативные микоризы представляют собой один из полюсов мутуалистически-паразитического континуума: паразитизм растения на микобионте (рис. 1). Более точно эти взаимоотношения можно определить как эпипаразитизм – паразитизм на мутуалистическом симбиозе. Характерными чертами являются гетеротрофность и узкая специфичность, свойственная паразитам. Эксплуативная микориза предполагает обязательное наличие грибо-растительного мутуалистического симбиоза, ни один из которых не защищен о вторжения «эксплуататорв», несмотря на наличие ряда защитных механизмов (табл.1) (Bronstein, 2001). У микоризных грибов имеется способность к образованию множества зон контакта с разными

растениями, растущими рядом, благодаря чему возможно существование микогетеротрофов. Так как эпипаразит не контактирует напрямую с зеленым растением, невозможно вести против него отбор, не нанося одновременно ущерба микобионту. Специализация делает проблематичным формирование симбиоза, но может позволить лучше адаптироваться к физиологии определенного хозяина (которым в данном случае является ЭМ гриб), увеличив до максимума возможность получения от него питания, либо паразит может быть принужден к специализации развитием устойчивости у потенциальных хозяев. Данные, позволяющие подтвердить или опровергнуть эти предположения, пока не получены (Bruns et al., 2002).

**Монотропоидная микориза (ММ)**

Ранее этот тип микориз относили к АрМ, но в нем не происходит проникновения гиф в клетки (кроме специализированных гаусторий) и формирование клубков. Симбиоз включает зеленое древесное растение, ЭМ микобионт и бесхлорофилльное растение из сем. Подъельниковые (*Monotropa*ceae). Семейство включает 10 родов, все представители бесхлорофилльные (следовые количества хлорофилла *a*, хлорофилл *b* полностью отсутствует) и, следовательно, неспособные к фотосинтезу. В данном случае растения через микоризу получают не только минеральные вещества (в том числе, соединения азота), но и углеводы – продукты фотосинтеза находящихся поблизости ЭМ древесных пород (ель, сосна, пихта, реже ива, бук, кедр и дуб). Это показано в экспериментах с мечеными атомами углерода (продукты фотосинтеза дерева попадали в гифы его ЭМ симбионта *Tricholoma*, а затем в корневую систему *Monotropa*) (Leake et al., 2004 и др.). Меченые атомы фосфора, введенные в микоризу *Monotropa* оказывались в корневой системе дерева, то есть связь все-таки не является односторонней, что подтверждает давние предположения ученых (Vreeland et al., 1981).

Симбиоз очень специфичный, причем специфичность обусловлена не распространением и не локальной доступностью партнеров, но напрямую зависит от взаимоотношений симбионтов. Впервые подобное было показано на примере *Pterospora* andromedea (Cullings et al., 1996). В настоящее время многочисленными молекулярными исследованиями продемонстрировано, что близкородственные виды или группы видов грибов образуют симбиоз с близкородственными видами *Monotropa*ceae, и пересечений нет (Bidartondo, Bruns, 2001; 2002). Дополнительные свидетельства специфичности предоставляют исследования с применением изотопных меток: для ряда видов микогетеротрофов показана, корреляция содержания $^{15}N$ у микобионта и бесхлорофильного растения, что также отражает специфичность симбиоза (Trudell et al., 2003). Долгое время специфичность ММ была неизвестна ввиду слабой изученности биологии Подъельниковых и отсутствия методик их культивирования, а также идентификации преимущественно некультивируемых микобионтов (табл. 10). Один вид растения чаще всего взаимодействует с 1 родом или группой близких видов в пределах рода ЭМ грибов (например, *Allotropa virgata* – *Tricholoma magnivelare, Monotropa hypopithys* – *Tricholoma spp., Pleuricospora fimbriolata* – *Gautieria monticola, Pterospora andromedea* – *Rhizopogon salebrosus, Sarcodes sanguinea* – *Rhizopogon ellenae*) (Bidartondo, Bruns, 2002; Bidartondo, 2005). У крупнейшего в семействе рода *Monotropa* круг микобионтов более широк, включает виды родов *Tricholoma*, *Russula* и *Lactarius*. (*Monotropa uniflora* – *Russula paludosa, R. integra; M. hypopitys* – *Tricholoma portentosum, T. saponaceum, T. terreum, T. cingulatum*). Для вида *Monotropa hypopitys* показана ассоциация с тем или иным видом *Tricholoma* в зависимости от того, какая древесная порода входит в симбиоз. При росте рядом с *Salix*, микобионтом является специфичный ЭМ симбионт *Salix T. cingulatum*, а рядом с *Pinus* – *T. terreum*, вид, специфичный для Pinaceae (Leake et al., 2004). Все виды *Monotropa*ceae специфичны, но в целом семейство взаимодействует с различными эволюционными линиями грибов (5 филогенетически отдаленных семейств ЭМ базидиомицетов, объединенных только ЭМ статусом). Наблюдается корреляция филогении Подъельниковых и их микобионтов: сестринские линии растений могут образовывать симбиоз с микобионтами из одной секции рода (*Pterospora* и *Sarcodes* с *Rhizopogon* sect. *Amylopogon*) (Bidartondo, Bruns, 2001; 2002). Подобная специфичность значительно ограничивает распространение растений, они редко встречаются массово, многие виды – редкие и охраняемые (Leake et al., 2004). Растения из сем. *Monotropa*ceae часто единственные представители травянистого яруса в хвойных лесах, где из-за сильного затенения не могут выжить фотосинтезирующие зеленые растения.

Семена представителей очень мелкие и образуются в огромном количестве: на соцветии *Pterospora* образуется $2x10^5$ семян диаметром

*Таблица 10.* **Микобионты монотропоидной микоризы (по Bidartondo, 2005)**

| **Растение** | **Микобионты, предполагавшиеся ранее** | **Микобионты, указанные на настоящий момент** |
|---|---|---|
| *Allotropa virgata* | *Cenococcum geophilum*<br>*Rhizopogon vinicolor* | *Tricholoma magnivelare* |
| *Cheilotheca sp.* | – | Russulaceae |
| *Hemitomes congestum* | *Cenococcum geophilum*<br>*Rhizopogon vinicolor* | *Hydnellum* |
| *Monotropa hypopithys* | *Boletus*<br>*Elaphomyces granulatus*<br>*Elaphomyces muricatus*<br>клада *Suillus*<br>*Tricholoma*<br>*Tuburcinia monotropa**<br>*Xerocomus chrysenteron*<br>*Xerocomus subtomentosus*<br>разные сапротрофы | *Tricholoma* |
| *Monotropa uniflora* | *Armillaria mellea*<br>*Hymenoscyphus monotropae*<br>Russulaceae<br>разные сапротрофы | Russulaceae |
| *Monotropastrum humile* | *Elaphomyces granulatus* | Russulaceae |
| *Monotropsis odorata* | – | *Hydnellum* |
| *Pityopus californicus* | – | *Tricholoma* |
| *Pleuricospora fimbriolata* | *Cenococcum geophilum*<br>*Rhizopogon vinicolor*<br>*Truncocolumella citrina* | *Gautieria monticola* |
| *Pterospora andromedea* | *Cenococcum*<br>*Rhizopogon* | *Rhizopogon salebrosus* |
| *Sarcodes sanguinea* | клада *Cantharellus*<br>клада *Suillus* | *Rhizopogon ellenae* |

* представитель Головневых грибов, в некоторых работах фигурирует как первое упоминание о микобионте *Monotropa*. Обнаружен в корневой системе и надземной части *Monotropa* Фризом (1832)

менее 0,5 мм. Места обитания Подъельниковых характеризуются высоким видовым разнообразием ЭМ грибов, что предоставляет большие возможности для симбиоза с широким кругом микобионтов, но, тем не менее, ассоциации крайне специфичны. 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. Экспериментами *in vitro* показана химическая стимуляция грибами прорастания семян *Monotropa*ceae с помощью как растворимых, так и летучих веществ, но данные, получаемые *in vitro* не всегда коррелируют с наблюдаемыми в природе. Обычно *in vitro* круг стимулов прорастания семян шире, что часто приводит к недооценке специфичности растения. Проросток может образовать с грибом стабильный симбиоз или отторгаться грибом как паразит. Прорастание симбиотическое, т.к. прорастая без микобионта, растения достигают определенной стадии и далее не развиваются (Leake et al., 2004). Круг микобионтов значительно сужается по мере развития растения (рис. 4). Это сужение связано или с заменой несовместимого микобионта на подходящий, или с гибелью растения при ассоциации с неподходящим видом гриба. Последний механизм особенно интересен так, как предполагает отбор наиболее подходящего микобионта на наиболее ранней стадии развития (Taylor et al., 2002). В норме семена развиваются в недифференцированные на органы протокормы.

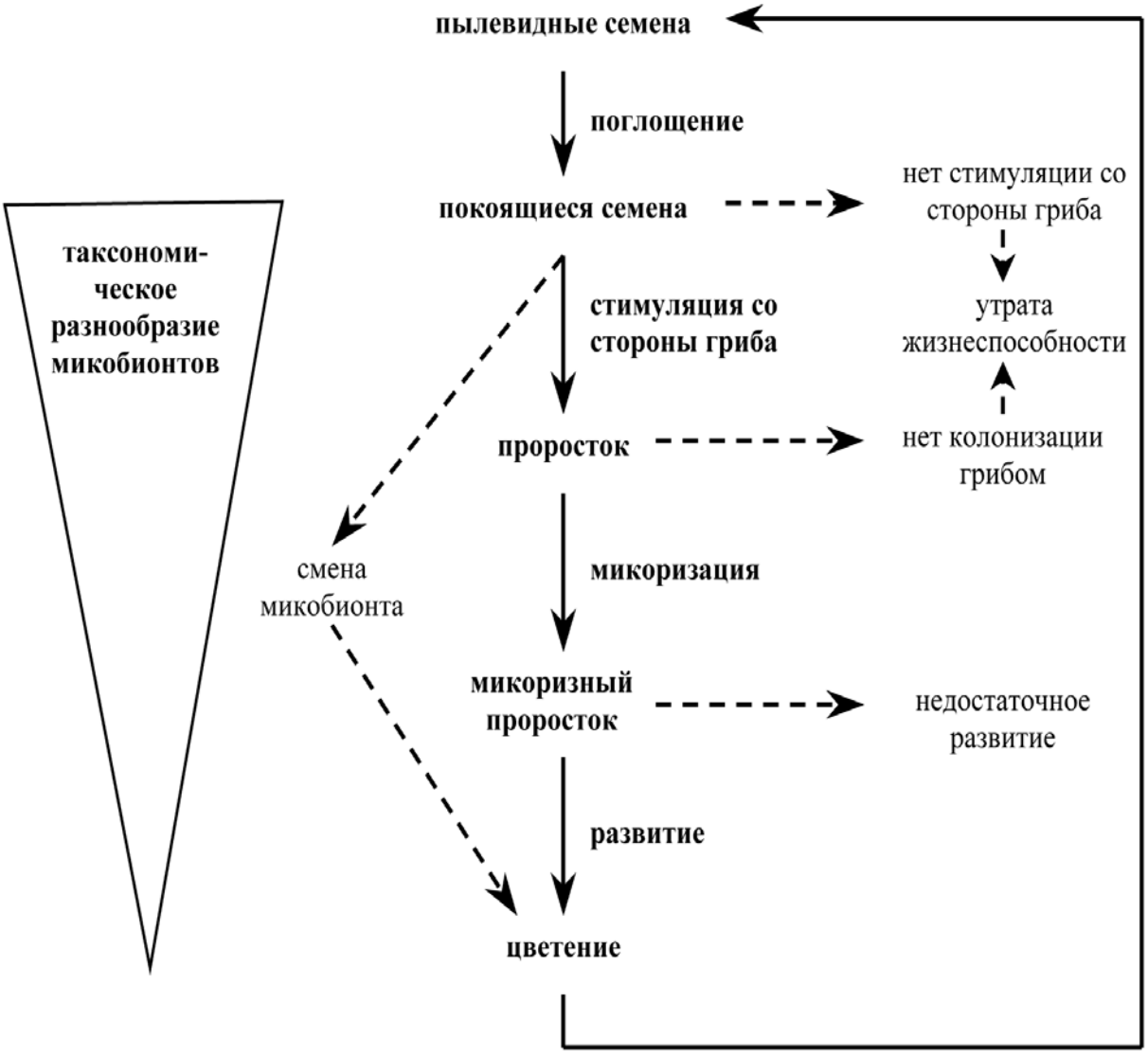



*Рис. 4.* **Модель развития микогетеротрофного растения из семени (по Bidartondo, 2005).**

Большая часть цикла развития Подъельниковых проходит под землей, надземная фаза – только цветение и созревание семян. Корневая система Подъельниковых редуцирована и не способна к прямому поглощению минеральных веществ из почвы, но приспособлена к микотрофному питанию, растения могут достигать крупных размеров: *Sarcodes* может весить до нескольких килограммов, а *Pterospora* и Allotropa – достигать в высоту 2 м (Taylor et al., 2002).

Подъельниковые имеют ряд приспособлений к своему образу жизни: способны стимулировать развитие зеленого растения и микобионта и обладают специальными внутриклеточными структурами для обмена веществ (ток органических веществ противоположен тому, который характерен для микориз зеленых растений). В отличие от паразитов, корни Подъельниковых не заселяют свои симбионты, а, напротив, сами активно колонизируются микобионтом. На примере рода *Sarcodes* показано, что микогетеротрофы стимулируют рост и микоризообразование гриба-симбионта – концентрация микоризных окончаний корней пихты и обилие микобионта (*Rhizopogon*) на корнях значительно выше вблизи растений ММ и резко снижается на расстоянии (основной обмен между эпипаразитом и микоризой идет на малых расстояниях – менее 10 см). Микориза образуется в ответ на присутствие *Sarcodes*, но неизвестно, стимулирует он напрямую микобионт ЭМ и косвенно рост корней, или наоборот. Неясно также, не причиняет

*Таблица 11.* **Примеры микоризных ассоциаций недавнего происхождения, приуроченных к небольшим группам Покрытосеменных растений (по Brundrett, 2002).**

| **Растение-хозяин** | **Структура** | **Микобионт** |
|---|---|---|
| Бесхлорофиллльные орхидные (*Corallorhiza*) | Гифальные клубки в клетках корневища | ЭМ микобионты древесных пород (Russulaceae, *Thelephora*ceae) |
| Бесхлорофиллльные орхидные (*Galeola, Gastrodia* и др.) | Гифальные клубки в клетках корневища | Высокоспецифичные ассоциации с ксилотрофными сапротрофами и паразитами (*Armillaria*) |
| Орхидные (*Corybas*) | Гифы и везикулы в корнях | АМ грибы |
| Бесхлорофиллльные растения из сем. Monotropaceae | ЭМ, но с внедрением гиф в клетки растения и очень сложной поверхностью контакта | Высокоспецифичные ЭМ грибы, симбионты деревьев (*Rhizopogon*) |
| Микогетеротрофные бесхлоро-филльные растения из сем. Gentianaceae (*Voyria*) и др. | АМ, но часто без арбускул и с необычным характером роста гиф | АМ грибы |
| Растения с частичным паразитизмом на АМ микобионте (из сем. Gentianaceae) | Имеется растение-компаньон, формирующее микоризу | АМ грибы |
| *Thysanotus* (Anthericaceae) | Гифы в субэпидермальной полости | Неизвестный микобионт |
| ЭМ растения в типично безмикоризных семействах: *Kobresia* – Cyperaceae, *Polygonum* – Polygonaceae, *Pisonia* – Nyctaginaceae | ЭМ с чехлом и сетью Гартига | ЭМ грибы |
| Отдельные виды ЭМ растений в типично АМ семействах (*Dryas* – Rosaceae) | ЭМ с чехлом и сетью Гартига | ЭМ грибы |
| Дополнительные ЭМ ассоциации у травянистых растений из АМ семейств в Австралии (Asteraceae, Goodeniaceae) | ЭМ-подобные, но без чехла и с тонкой сетью Гартига, функции неясны | Аскомицеты, не образующиеЭМ с другими растениями |
| Гавайские виды Ericales | ЭрМ и АМ с арбускулами | Микобионты ЭрМ и АМ грибы |
| Осоковые и Ситниковые | АМ изредка присутствует у одних видов, отсутствует у других, функции неясны | АМ грибы |

Условные обозначения см. в тексте.

ли стимуляция ЭМ гриба какой-либо вред (снижение спорообразования и др.). Данное явление сходно с часто вызываемой паразитами гипертрофией, но для микобионта, скорее всего, благоприятно. Корни зеленого растения напрямую не соединены с корневой системой *Sarcodes*, в отличие от случая вызываемой паразитом гипертрофии. (Bidartondo et al., 2000). Имеются данные о резком снижении биомассы плодовых тел *Tricholoma terreum* и *Tricholoma magnivelare* в присутствии их симбионтов *Monotropa hypopithys* и *Allotropa virgata* соответственно – микобионт размножается преимущественно вегетативно, что значительно замедляет выработку ответа грибной популяции с целью избежания эпипаразитизма. (Bidartondo, 2005). Отбирая «свой» микобионт и стимулируя его развитие, микогетеротрофные растения способны значительно изменять структуру сообщества ЭМ грибов, хотя и на небольших расстояниях (Taylor et al., 2002).

Структурно ММ образована плотным грибным чехлом (у рода *Sarcodes* он отсутствует), мицелиальной сетью и проникающими в клетки шиповидными «гаусториями», по которым ток

веществ осуществляется в сторону микогетеротрофа. Мицелиальная структура, аналогичная сети Гартига у ЭМ, распространяется в эпидермисе, в коровые клетки не заходит (за исключением отдельных гиф, проникающих в наружные клетки коры). Особенностью анатомии микориз этого типа является образуемая микобионтом гаустория в виде шипа (по одной на эпидермальную клетку), которая не проникает через плазмалемму растительной клетки (происходит ее инвагинация), и шип остается окруженным мембраной. Происхождение шипа в микоризах разных родов Подъельниковых может быть различным: у видов рода *Monotropa* он формируется из гиф внутренней части чехла, проникающих в наружный слой эпидермальных клеток, у родов *Sarcodes* и *Pterospora* – из гиф сети Гартига (Duddridge, Read, 1982; Peterson, Massicotte, 2004). По мере роста площадь поверхности контакта увеличивается, из мембраны, окружающей шип, развиваются мешковидные и лентовидные выросты. По обилию митохондрий, ЭПР, микротрубочек и выростов клеточной стенки, свидетельствующих об активном метаболизме, эти структуры аналогичны растительным транспортным клеткам, распространенным в тканях, участвующих в обмене веществами (Smith, Read, 1997). Зона контакта состоит из плазмалеммы и клеточной стенки микобионта и растения. Когда шип полностью развивается, его кончик открывается, и вещества выбрасываются в мембранный вырост. Содержимое шипа наполняет мембранный мешочек, но никогда напрямую не попадает в клеточную цитоплазму. Кольцо из высокоосмофильных веществ формируется рядом с местом вскрывания шипа и, предполагается, что это препятствует оттоку вещества обратно в шип. Ранее предполагалось, что вскрывание шипа нужно для усиления транспорта веществ от гриба к растению, но у исследованных родов Подъельниковых вещества мешочка оказались мало сходны по составу с цитоплазмой микобионта. После вскрытия шип не остается пустым, он содержит цитоплазму и органеллы. До сих пор полученных данных недостаточно, чтобы оценить, насколько значителен вклад вскрывания шипа в активный транспорт веществ между симбионтами в ММ (Trudell et al., 2003). Неизвестно также, насколько вовлечены в обмен веществами такие предполагаемые зоны контакта симбионтов, как сеть Гартига и внутренний слой чехла ММ (Peterson, Massicotte, 2004).

Количество образуемых гаусторий зависит от времени года, пик образования приходится на июнь и совпадает со временем роста цветоноса, а их вскрытие происходит в июле-августе, когда созревают семена. Предполагают, что это связано с тем, что во время роста цветоноса растение более нуждается в питательных веществах, особенно в углеводах. Формирование транспортных клеток, стимулируемое развитием гаусторий, показывает, что происходит быстрое передвижение элементов. Вскрытие также обеспечивает освобождение питательных веществ для продукции семян до старения цветоноса (Duddridge, Read, 1982).

Скорее всего, изначально образовалась ЭМ с проникновением ЭМ гриба в клетки эпидермиса (как в АрМ), а затем равновесие сдвинулось в сторону эксплуатации гриба растением, и предковые формы *Monotropa*ceae утратили хлорофилл. Так как в условиях жизни под пологом, многие растения развивают способность к микогетеротрофии, по-видимому Подъельниковые произошли от фотосинтезирующих вересковых (п/ сем. Arbutoideae, сем. Pyrolaceae), обитающих под пологом леса (Bidartondo, 2005).

**Орхидная микориза (ОМ)**

ОМ характерна для сем. Орхидные (Orchidaceae), одного из крупнейших семейств Покрытосеменных (около 35 тыс. видов, распространенных по всему земному шару от арктических тундр до тропических лесов). Это одно из наиболее эволюционно продвинутых семейств Покрытосеменных со сложными адаптациями к опылению специфичными видами насекомых и очень различными жизненными стратегиями: от эпифитных до наземных, от вечнозеленых до полностью бесхлорофилльных. Однолетние виды в семействе отсутствуют. ОМ развивалась гетерохронно, о чем свидетельствует различная степень приспособленности к микотрофии у разных представителей семейства Орхидных, эволюция ОМ активно продолжается и в настоящее время (Taylor, Bruns, 1997) (табл. 11). Все Орхидные на определенном этапе жизненного цикла лишены хлорофилла, и, следовательно, микогетеротрофны. Как и Подъельниковые, они, образуют большое количество мелких пылевидных семян, что предполагает, что на ранних стадиях развития смертность растений очень высока. Их семена от прорастания до формирования фотосинтетических микобионтом (в течение месяцев или даже лет) зависят от органических веществ, поставляемых грибом. Около 200 видов остаются бесхлорофилльными всю жизнь, например, *Corallorhiza*, *Gastrodia*, *Galeola*, и полностью зависят от внешних источников органических веществ. Кроме

того, многие зеленые орхидеи обитают в условиях недостаточной освещенности, где фотосинтез затруднен (эпифиты в кронах, наземные под пологом хвойных лесов) или долго (до нескольких лет) пребывают в стадии покоя, в течение которой они ведут подземный образ жизни. Даже для активно фотосинтезирующих видов не показан транспорт органических веществ к микобионту (Taylor, 2004; Gardes, 2002; Rasmussen, 2002). По степени обеспеченности углеводами среди представителей Орхидных можно выделить 3 категории: фотосинтезирующие зеленые растения открытых местообитаний, предположительно фотосинтезирующие виды затемненных местообитаний, где эффективность фотосинтеза очень низка, и абсолютно бесхлорофилльные. В двух последних случаях микобионт, скорее всего, вступает еще и в ЭМ, обеспечивая поток продуктов фотосинтеза от зеленого растения-хозяина к орхидее, но этот вопрос нуждается в дальнейшем исследовании. Зеленые Орхидные затемненных местообитаний, ранее считавшиеся облигатно автотрофными в связи с наличием у них хлорофилла, сейчас трактуются как частичные микогетеротрофы (Bidartondo et al., 2004). У эпифитных видов воздушные корни не содержат микобионт, колонизированы только корни, соприкасающиеся с субстратом (Rasmussen, 2002).

Микобионты ОМ – преимущественно базидиомицеты: телеоморфы комплексного таксона *Rhizoctonia* (сем. Ceratobasidiaceae, *Tulasnella*ceae), виды родов *Armillaria*, *Hymenochaete*, *Thelephora*, *Tylospora*, *Piloderma*, *Sebacina*, *Tremellodon*, *Tulasnella* и др., являющиеся сапротрофами, ЭМ грибами или паразитами растений, иногда аскомицеты (Currah et. al., 1997; Smith, Read, 1997; Terashita, Chuman, 1987 – цит. по Bidartondo, 2005; Selosse et al., 2002 a, b и мн. др.). Трофическая принадлежность большинства симбиотических видов рода *Rhizoctonia* неизвестна (Taylor, 2004). Симбионты Орхидных могут быть патогенами для растений других семейств (*Rhizoctonia solani* и др. виды – некротрофные паразиты) или для прочих Орхидных (*Ceratobasidium cereale* – формирует микоризу с европейскими видами орхидных и может быть патогенен для североамериканских видов) (Smreciu, Currah, 1989). Микобионты Орхидных способны существовать в свободном состоянии как сапротрофы в почве или древесине и имеют широкое распространение. Исторически сложившиеся представления о микобионтах Орхидных как сапротрофах и паразитах других растений недавно были расширены появлением данных об использовании в симбиозе микобионтов ЭМ древесных пород (табл.12). Свидетельства этого были получены независимо методом молекулярно-экологического анализа нефотосинтезирующих видов Орхидных, образовывавших микоризу с симбионтами, одновременно формировавшими ЭМ на корнях растущих рядом деревьев (Taylor, Bruns, 1997; Selosse et al., 2002b) и методом масс-спектрометрического анализа полностью бесхлорофилльных и предположительно фотосинтезирующих Орхидных, показавшего пути получения растениями азота и углерода исходя из расположения радиоактивных меток этих элементов (Trudell et al., 2003 и др.). Микобионты способны к продолжительному существованию вне растения-хозяина, у многих орхидных микоризные структуры однолетние, и повторная колонизация происходит ежегодно из почвы, что свидетельствует о том, что Орхидные чем-то привлекают грибы (Rasmussen, 1995).

Специфичность ОМ долгое недооценивалась ввиду недостаточной изученности анаморфного комплексногополифилетичного таксона *Rhizoctonia*, телеоморфы которого, как было недавно показано, относятся к нескольким семействам базидиомицетов и различным трофическим группам. Выделяемые из Орхидных анаморфные стадии имеют скудную морфологию (общая черта – наличие цепочек вздутых монилиоидных конидий), что привело к объединению в одну группу ряда таксонов, родственных весьма отдаленно. Кроме того, как показали исследования последнего десятилетия, понимание изолированных из Орхидных видов *Rhizoctonia* как гомогенной группы несостоятельно с эволюционной точки зрения (Taylor et al., 2002). Предполагалось, что комплекс *Rhizoctonia* не образует симбиозов с бесхлорофилльными видами Орхидных, т.к. микогетеротрофы нуждаются в большем количестве органических веществ, чем то, которое могут предоставить микобионты из этой группы, но исследованиями последних лет установлено, что некоторые полностью микогетеротрофные виды, такие как Neottia nidus-avis, специфично ассоциированы в природе с телеоморфами ризоктоний (*Sebacina*), образующими ЭМ с древесными породами (McKendrick et al., 2000a; Taylor, Bruns, 1999; Selosse et al., 2002 a, b).

Считается, что бесхлорофилльные орхидные приурочены к линиям микобионтов ЭМ, а фотосинтезирующие используют свободноживущие сапротрофы или фитопатогенные грибы, но, тем не менее, зеленые орхидные, обитающие в условиях значительного затенения (под пологом леса) способны образовывать микоризы с

*Таблица 12.* **Микобионты микориз Орхидных***

| **Виды Орхидных и наличие у них способности к фотосинтезу**** | **Таксоны микобионтов ОМ** | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | **Сапротрофные свободноживущие и фитопатогенные***** | | | **Эктомикоризообразующие*** | |
| | Базидиомицеты | | Аскомицеты | Базидиомицеты | Аскомицеты |
| | *Rhizoctonia* - комплекс | прочие | | | |
| *Cephalanthera damasonium* З(-) | | | | Cortinarius, Hymenogaster, Inocybe, Thelephora, Tomentella | |
| *C. austinae* БХ | | | | Tomentella | |
| *C. rubra* З(-) | | | *Leptodontidium* | Tomentella, *Phialophora* | |
| *Epipactis atrorubens* СЗ | | | *Leptodontidium* | Inocybe, *Phialophora*, клада *Sebacina*, *Tulasnella* | *Tuber*, *Wilcoxina* |
| *E. distans* З(-) | | | | | *Wilcoxina* |
| *E. helleborine* З(-) | *Ceratobasidium* | | | клада *Sebacina* | *Tuber* |
| *E. palustris* СЗ | *Ceratobasidium* | | *Leptodontidium* | *Tulasnella*, клада *Sebacina* | |
| *Platanthera chlorantha* СЗ | *Ceratobasidium* | | *Leptodontidium* | *Phialophora*, *Tulasnella* | |
| *Dactylorhiza majalis* СЗ | *Ceratobasidium* | | | *Tulasnella* | |
| *Goodyera pubescens* ВЗ(-) | | | | *Tulasnella* | |
| *LiParis lilifolia* СЗ | | | | *Tulasnella* | |
| *Tipularia discolor* СЗ | | *Auriculariales* (в протокормах) | | Tomentella, *Tulasnella* | |
| *Cymbidium sp.* СЗ | | Mycena | | | |
| *Gastrodia elata* БХ | | *Mycena osmundicola, Armillaria mellea* | | | |
| *Erythrorchis ochobiensis* БХ | | *Erythromyces crocicreas* | | | |
| *Galeola* sp.БХ | | *Armillaria* | | | |
| *Corallorhiza maculata* БХ | | | | **Russulaceae** | |
| *Corallorhiza trifida* СЗ | | | | *Thelephora* – ***Tomentella*** комплекс | |
| *Neottia nidus-avis* БХ | | | | *Sebacina* | |

* – данные о симбионтах взяты из работ Bidartondo et al., 2004; McCormick et al., 2004; Rasmussen, 2002; Taylor, Bruns, 1997;
** – категории Орхидных по способности к фотосинтезу: БХ – бесхлорофилльный вид (микогетеротрофный); ВЗ – вечнозеленый вид (предполагаемо автотрофный); СЗ – сезонно-зеленый вид (предполагаемо автотрофный); ...З(-) – хлорофилл-содержащий, но обитающий в условиях сильно затенения вид (частично микогетеротрофный)
*** – жирным шрифтом выделены роды облигатных ЭМ микобионтов, не вызывающие сомнений, для прочих родов показано наличие некоторых ЭМ видов

ЭМ микобионтами древесных пород (Bidartondo et al., 2004). Таким образом, вопреки существующей теории, «переключение» на ЭМ микобионты произошло до, а не после утраты хлорофилла, аналогично тому, что происходило в сем. Вересковые (Bidartondo, Bruns, 2001). Как и у Вересковых, скорее всего, именно это «переключение» предоставляет орхидным возможность не просто выживать, а процветать в условиях сильного затемнения, часто являясь единственными зелеными растениями под пологом. Еще одним экологическим следствием существования симбиоза орхидных с ЭМ грибами является то, что эти микобионты, в отличие от космополитных почвообитающих сапротрофных видов *Rhizoctonia*, привязаны в своем распространении к древесным породам, с которыми они образуют микоризы, что в свою очередь, ограничивает распространение орхидных участками с уже сформированной ЭМ (Bidartondo et al., 2004; McCormick et al., 2004).

В большинстве случаев облигатно микоризной является только стадия сеянца, т.к. семена орхидных очень мелкие и имеют крайне ограниченный запас питательных веществ (содержат белки и липиды, но очень малое количество сахаров). Роль грибных ассоциаций у взрослых растений изучена мало, особенно у фотосинтезирующих видов, и немного известно о том, каково влияние разнообразия микориз на распространение Орхидных, размеры их популяций и генетическое разнообразие. Прорастание семян зависит от колонизации грибом-микоризообразователем, в природе большинство орхидных не прорастает в отсутствии микобионта. Микобионт обеспечивает растение полностью, включая поступление сахаров, аминокислот, витаминов. Некоторые штаммы микоризных грибов способны обеспечить прорастание семян орхидных, даже если были изолированы далеко от места произрастания этих орхидей. *In vitro* индукция прорастания может осуществляться не только потенциальным микобионтом, но и видами грибов, не способными принимать участие в образовании ОМ и даже патогенами (напр., *Penicillium*) или штаммами потенциального микобионта, не образующими микоризу *in situ* (физиологического, а не экологического микобионта). Так, например, семена *Erythrorchis ochobiensis*, вида, ассоциированного во взрослом состоянии с микобионтом Erythromyces crocicreas, *in vitro* способны прорастать и развивать микоризные сеянцы в присутствии *Ganoderma australe, Loweporus tephroporus, Microporus affinis, Phellinus sp., Auricularia polytricha Lentinula edodes*, не являющимися в норме микобионтами этого вида. Но даже физиологическая совместимость *in vitro* имеет определенные пределы – в присутствии некоторых видов грибов (*Lyophyllum shimeji, Tricholoma fulvocastaneum*) семена *Erythrorchis ochobiensis* не прорастали, либо сеянец не содержал нормально развитой микоризы (Masuhara, Katsuya, 1994; Rasmussen, 2002 и др.). Стимуляторный эффект на семена *in vitro* оказывают выделяемые некоторыми микобионтами этилен и ауксины (Rasmussen, 1995). Для прорастания семян в природе важным фактором является также конкуренция между микобионтом ОМ и прочими грибами. Также в ОМ возможен синергизм между микроорганизмами: ряд бактерий (*Pseudomonas putida, Xanthomonas maltophila, Bacillus cereus*), ассоциированных с орхидными (*Pterostylis vittata*) стимулирует симбиотическое прорастание семян, возможно, путем образования индолил-3-уксусной кислоты или стимуляцией растения к синтезу ауксинов (Wilkinson et al., 1994).

На стадии сеянца устойчивость растения к неоптимальному симбионту наиболее низкая и смертность наиболее высокая (рис. 5). На баланс между симбионтами влияет, среди прочего, и доступность органических и некоторых минеральных веществ. Инфекция микобионтом не всегда ведет к образованию симбиоза, развитие взаимоотношений может происходить тремя путями: образование симбиоза (при недостатке азота и доступности углеводов); переход микобионта к паразитизму, ведущий к угнетению и гибели протокорма (при недостатке углеводов); отторжение симбионта растительной клеткой (утолщение клеточной стенки, накопление фенольных соединений при доступности азота и углеводов) (Beyrle et al., 1995). Это показывает динамичность и нестабильность отношений в симбиозе данного типа, который не является мутуалистическим. ОМ – это тонкое равновесие между агрессией микобионта и защитной системой растения, и только немногие пары гриб-растение могут успешно совместно функционировать. Зависимость растения от микобионта меняется на протяжении жизни орхидеи; у большинства она снижается после стадии сеянца. Несмотря на способность к фотосинтезу растение может оставаться микоризованным. Сеянцы могут быть ассоциированы с более широким кругом микобионтов, чем взрослые растения, что может показывать смену видов гриба в течение жизни растения. Для некоторых симбиозов характерна смена микобионта на определенной стадии развития или наличие

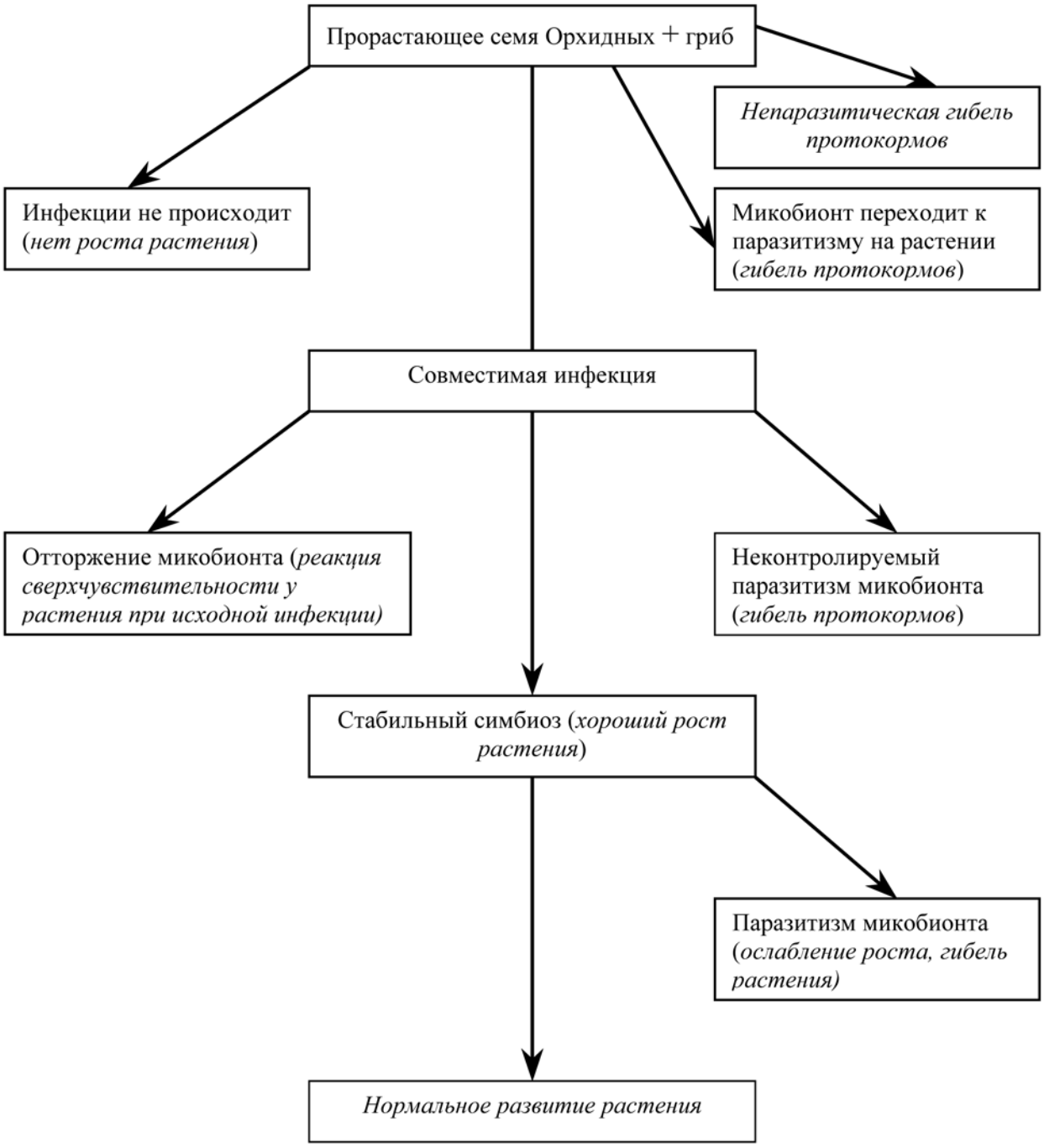



*Рис. 5.* **Схема симбиотического развития орхидных** (по Hadley, 1970).

нескольких симбионтов, утилизирующих разные субстраты. Например, вид Tipularia discolor во взрослом состоянии не проявляет специфичности, образуя симбиоз в основном с представителями рода *Tulasnella*. Протокормы связаны с узким кругом микобионтов, не выделяющихся в культуру, близких к Аурикуляриевым и являющихся ксилотрофами. Прорастание семян Tipularia происходит почти исключительно в разлагающейся древесине (McCormick et al., 2004). У бесхлорофилльной орхидеи *Gastrodia* elata регулярно на определенном этапе происходит переход от подстилочного сапротрофа Mycena osmundicola к ксилотрофному паразиту *Armillaria* mellea (Lan et al., 1994; Rasmussen, 1995). Смена микобионта может предоставлять следующие преимущества:

на начальном этапе (или для короткоживущих видов) удобен симбионт со слабой конкурентоспособностью и низкой специализацией к субстрату, а во взрослом состоянии – более агрессивный, с обильным мицелием и универсальными способностями к разложению субстрата (Dijk et al., 1997).

Ряд видов Орхидных обладает способностью к микоризообразованию с широким кругом микобионтов, другие виды, напротив, узкоспецифичны, что ведет к редкости этих видов, также как у животных – узкие пищевые предпочтения. В ряде случаев специфичность связана с генотипом растения. На примере микогетеротрофа *Corallorhiza maculata* продемонстрировано, что различные генотипы растения ассоциированы с микобионтами из отдельных клад сем. *Russula*ceae (Taylor, et al., 2004). Было сделано предположение, что генотип особи *Corallorhiza* – более значимый фактор распространения микобионта в растениях, чем местообитание, т.к. разные генотипы никогда, даже при совместном произрастании не делят между собой один вид *Russula*. Напротив, каждый растительный генотип ассоциирован с отдельной линией микобионта, вне зависимости от присутствия или отсутствия растений с другими генотипами или других видов микобионта в том же местообитании. Наличие корреляции с местообитанием объясняется предпочтением растений с различными генотипами несколько разных типов местообитания (Taylor, Bruns, 1999). Такие суперспециализированные генотипы («расы») микогетеротрофных растений напоминают расы фитопатогенных грибов (Taylor et al., 2002). Бесхлорофилльные виды демонстрируют узкую специфичность уже на самых ранних стадиях своего развития. Изучение этого вопроса стало возможным при разработке методик проращивания семян в пакетах с перфорациями, достаточными для проникновения грибных гиф, что позволило сравнить грибные ассоциации в протокормах в условиях, близких к природным, с симбиозами взрослых особей в природе (Rasmussen, Whigham, 1993). Было установлено, что и проростки, и взрослые растения специфичны и ассоциированы с одними и теми же микобионтами, например *Corallorhiza trifida* с представителями сем. *Thelephora*ceae, *Neottia nidus-avis* – с *Sebacina*-подобными видами (McKendrick et al., 2000b; 2002). Тем не менее, в тех же исследованиях показано, что сеянцы иногда ассоциированы с микобионтами, не обнаруженными во взрослых растениях, но это нуждается в проверке (McKendrick et al., 2000b).

Существует очень мало данных, о том, как меняется специфичность у Орхидных, бесхлорофилльных на ранних стадиях развития, а затем становящихся зелеными. При изучении в полевых условиях *Spiranthes sinensis* было установлено, что фотосинтезирующая орхидея ассоциирована с теми же самыми видами микобионта, что и бесхлорофилльный протокорм (Masuhara, Katsuya, 1994). Но существуют данные и обратного характера: для *Cypripedium calceolus, C. passerinum, Platanthera hyperborea u Spiranthes romanzoffiana* показаны различные микобионты у сеянцев и взрослых растений, т.е. сукцессия микобионтов в течение онтогенеза Орхидных (Zelmer et al., 1996). Предполагалось, что у зеленых орхидных разнообразие микориз выше, чем у бесхлорофилльных, но микоризное разнообразие может не быть обусловлено способностью к фотосинтезу растения во взрослом состоянии (McCormick et al., 2004).Таким же образом, у вечнозеленых Орхидных микоризное разнообразие не всегда выше, чем у сезонно-зеленых. По этому вопросу имеется множество противоречивых данных, и в ряде случаев постулируемая низкая специфичность к микобионту (более зависящая от географических причин, чем от вида растения) у зеленых Орхидных связана с методическими ошибками в исследованиях, и есть данные о высокой специфичности у взрослых фотосинтезирующих растений. Например, вид *Epipactis helleborine*, в отличие от прочих Орхидных, часто образующий бесхлорофилльные формы, смешанные с зелеными растениями, на значительном участке ареала в Восточной Европе постоянно ассоциирован с морфологически отличимым по темноокрашенным толстостенным бородавчатым гифам без пряжек, не принадлежащим к *Rhizoctonia* микобионтом (Salmia, 1988; 1989). Вероятно, Орхидные, подобно большинству растений, могут быть одновременно связаны с широким кругом микобионтов, а, кроме того, можно предполагать, что одновременно с микоризообразователем, корневую систему Орхидных могут колонизировать как эндофиты и паразиты виды грибов, таксономически близкие к микобионту. К примеру, агрессивные виды *Rhizoctonia* из клады *Ceratobasidium/Thanatephorus*, заселяющие корни *Lepanthes*, *Hexalectris* и *Corallorhiza* наряду с микобионтами – *Rhizoctonia* из клады *Sebacina* и др. (Taylor et al., 2002). Возможна также множественная инфекция одного растения различными микоризными и немикоризными грибами (Zelmer et al., 1996). В этом случае прояснить ситуацию возможно путем применения тонких

молекулярных методик, но пока они применялись в основном к бесхлорофилльным видам. Тем не менее, в недавнем исследовании зеленой орхидеи *Dactylorhiza majalis* были получены имеющие диагностическое значение грибные гены напрямую из единичного пелотона, что позволило установить наличие в одном пелотоне (в пределах одной клетки коры) двух различных микобионтов(Kristiansen et al., 2001).

Колонизация микобионтом во всех случаях происходит в паренхиме протокорма, гифы формируют скопления – пелотоны. Пелотоны (гифальные клубки) – структуры ОМ, расположенные внутри клеток коры, несколько напоминающие структуры АМ *Paris*-типа или ЭрМ (Taylor et al., 2002). Пелотоны значительно увеличивают площадь поверхности обмена веществами, они окружены растительной мембраной, лишенной аденилат-циклазной активности, а в остальном сходной с плазмалеммой, и матриксом контактной зоны. Эта мембрана – продолжение цитоплазматической, и изменение ее свойств происходит при контакте с гифой. Аденилатциклаза катализирует реакцию образования цАМФ – вторичного мессенджера, его возможная роль в предотвращении или стимуляции внедрения гиф микобионта пока неясна. Ориентация микротрубочек и микрофибрилл клеточной стенки, как и в случае АМ, меняется в процессе симбиоза и играет роль в изменениях в цитоплазме и синтезе мембран, окружающих пелотоны (Peterson et al., 1997). На мембране пелотона отмечена АТФ-азная активность и наличие нейтральных и кислых фосфатаз (ссылки на оригинальные даные см. в Peterson, Massicotte, 2004). Срок жизни этих структур невелик – несколько дней, после чего они перевариваются клетками растения. Этот процесс носит название толипофагии, он присущ подавляющему большинству Орхидных. Неизвестно, ферментами растения или микобионта осуществляется этот процесс. Состав матрикса зависит от возраста пелотона. В начале процесса колонизации в матриксе отсутствуют пектин, целлюлоза, β-1,3-глюканы, эти компоненты клеточной стенки появляются при старении пелотона или разрушении гиф (Peterson, Massicotte, 2004). Второй тип ОМ – птиофагия, свойственный только ряду высокомикотрофных тропических видов (Rasmussen, 1995). При птиофагии идет образование птиозом – телец, возникающих за счет излияния грибной плазмы в полость клетки растения. Вокруг этой плазмы, смешанной с цитоплазмой растения, образуется оболочка за счет веществ, выделяемых обоими симбионтами. Птиозомы считаются структурами, осуществляющими эндоцитоз, они содержат продукты растворения гифы. Раньше птиофагия трактовалась как лизис кончиков гиф и последующее высвобождение клеточного содержимого, в то время как толипофагия подразумевает полный коллапс гифального клубка и разрушение гиф, но это определение, в свете данных, полученных при применении электронной микроскопии, нуждается в пересмотре. Несомненно, птиофагия заметно отличается от толипофагии как на гистологическом уровне (формирование транспортных каналов), так и на уровне физиологии процесса переваривания микобионта (образование эндоцитозных трубочек, пиноцитоз фрагментов гифальных клеточных стенок). Характерные для толипофагии скопления разрушенных и скученных гифальных стенок отсутствуют. При птиофагии происходит разрушение гиф в областях корня, содержащих «переваривающие клетки», что приводит к высвобождению питательных веществ, которые были предварительно в интактных пелотонах в соседних клетках. Есть данные, что при птиофагии возможен ограниченный поток углеводов от микогетеротрофа к грибу: в опытах с меченой глюкозой показано, что вводимый углевод транспортировался от орхидеи *Gastrodia* elata к ее микобионту *Armillaria mellea*, и следы метки обнаруживались в ризоморфах (Lan et al., 1994). Тем не менее, этот эксперимент может иллюстрировать и феномен старения: нет сомнений, что основной поток углеводов направлен в сторону полностью бесхлорофилльной орхидеи. Гифы внутри растения живут также недолго, они вакуолизируются, образуют толстые стенки, цитоплазма отмирает; и гифы перевариваются растением. Во время этих процессов клетка остается жизнеспособной и вновь может быть колонизирована микобионтом. В клетках, заселенных микобионтом по мере развития ассоциации возрастает активность пероксидазы, полифенолоксидазы и каталазы, частично это может быть связано с перевариванием пелотонов (Rasmussen, 2002).

Хотя толипофагия хорошо изучена, остаются нерешенными вопросы о том, какие механизмы действуют в клетках, где не идет переваривание гиф и где гифы отторгаются, как идет транспорт веществ от микобионта в цитоплазму растительной клетки и из переваривающих клеток в стелу и т.д. (Rasmussen, 1995). Показано, что витамины, аминокислоты и сахара транспортируются от микобионта к растению, но неизвестно, проходят ли эти вещества через жизнеспособную зону контакта или высвобождаются после переваривания грибных структур (Hadley, 1982).

Кортикальная система микротрубочек (МТ) исчезает во время инфекции, но между гифами в колонизированных клетках отмечены короткие МТ, формирующие сеть сквозь пелотон и соединяющиеся с ядром. Во время лизиса МТ обнаружены между гифами внутри и вокруг разрушающегося пелотона (Uetake, Peterson, 1998). Актиновые филаменты (АФ) также перестраиваются при внедрении микобионта, образуя сеть, расходящуюся от мембраны гиф по направлению к клеточной стенке. Эта сеть сохраняется во время лизиса пелотонов, но кортикальная система АФ постепенно исчезает (Uetake, Peterson, 1997). И МТ, и АФ в переваривающих клетках стабилизируют пелотон и, возможно, направляют везикулы и органеллы в зону контакта и в противоположном направлении.

Взаимодействие симбионтов тонко регулируется растением, начиная от стадии инфекции и при дальнейшем развитии микобионта в тканях корня. Распространение микобионта строго локализовано и контролируется растением, в отличие от грибной инфекции теми же видами растений других семейств. Орхидные выделяют орхинол, фитоалексин, под действием которого происходит разрушение пелотонов, недавно впервые обнаруженный в протокормах Orchis, а до того известный из клубней и корневищ орхидных (Beyrle et al., 1995; Gaümann, 1960; Hadley, 1982). Выработка орхинола представляет собой умеренную защитную реакцию со стороны растения, предполагается, что он ингибирует рост микобионта. В течение сезона степень микоризации меняется, что показывает контроль растения над поглощением питательных веществ и предотвращение им паразитизма со стороны микобионта (Rasmussen, 2002). Динамика микоризности растения в течение года зависит только от фенологии микоризованных органов и не связана с активностью фотосинтетических структур Орхидных (Masuhara, Katsuya, 1992). Развитие способности контролировать колонизацию эндофитными и некротрофными грибами и введение их в микоризные симбиозы уникально для Орхидных.

Противоречие этого типа симбиоза заключается в том, что, с одной стороны, присутствуют очень специализированные механизмы межклеточного взаимодействия симбионтов (образование и переваривание пелотонов), а с другой – в отличие, например, от АМ, микобионт, как правило, ведет независимое сапротрофное существование.

Роль микоризы в прорастании семян орхидей была открыта Ноэлем Бернаром в конце XIX в., а в начале XX были опубликованы данные исследования ранних стадий развития Орхидных (Bernard, 1904). Им же была сформулирована первая гипотеза симбиогенного происхождения наземных сосудистых растений (Bernard, 1909). Она заключалась в том, что инфицирование симбиотическими грибами протокорма имело эволюционное значение. Происхождение Орхидных Бернар объяснял долгой коэволюцией мико- и фитобионта., а впоследствии предположил, что возникновение многолетности у растений и развитие всей наземной растительности связано с образованием симбиозов грибов и первых сосудистых растений. Так же объяснялось возникновение специализированных запасающих органов – клубней и корневищ.

**Прочие типы эксплуативных микориз**

Микогетеротрофия независимо возникала в ходе эволюции растений неоднократно. Как минимум, один раз у Печеночных мхов, один раз у Папоротникообразных, один раз у Голосеменных, возможно, десятки раз у Однодольных и минимум 4 раза у Двудольных. Только в пределах сем. Orchidaceae, на долю которого приходится 35% видов микогетеротрофов, она независимо появлялась 20 раз (Bidartondo et al., 2004; Leake, 1994). Всего имеется около 500 видов микогетеротрофов из 10 семейств (Bidartondo, 2005). Точное число раз возникновения микогетеротрофии установить сложно, так как возникают сложности с систематикой бесхлорофилльных растений. Большую часть жизни микогетеротрофы проводят под землей, многие филогенетические линии их неизвестны. Чаще объектом эпипаразитизма является ЭМ, но существуют и микогетеротрофы на АМ: бесхлорофилльные представители сем. Gentianaceae (*Voyria,Voyriella*) и Corsiaceae (*Arachnitis, Corsia*), получающие питание от находящихся рядом АМ растений. (Imhof, 1999; Bidartondo et al., 2002). Несмотря на наличие древесных растений, образующих ЭМ, эти виды используют только АМ симбиоз. Предполагается, что бесхлорофилльные виды ведут свое происхождение от зеленых АМ, сумевших в ходе эволюции «повернуть» ток органических соединений в микоризе в свою сторону, утративших хлорофилл и специализировавшихся к узкому кругу АМ грибов. Микобионтами *Arachnitis* являются представители узкой группы в пределах рода *Glomus,* для рода *Voyriella* и большинства видов *Voyria* симбионты относятся к той же группе, но не перекрываются между видами растений, как и в случае микогетеротрофов на ЭМ. Около

*Таблица 13*. **Филогенетические линии растений, в которых развивалась микогетеротрофия** (по Bidartondo, 2005)

| **Полностью микогетеротрофные (около 500 видов)** | **Микогетеротрофные только в начале развития(около 20000 видов)** |
|---|---|
| Печеночные мхи (*Cryptothallus*) | Плауны (*Lycopodium, Huperzia, Phylloglossum*) |
| Burmanniaceae | *Psilotum, Tmesipteris* |
| Triuridaceae | *Botrychium, Ophioglossum* |
| *Arachnitis, Corsia* (Corsiaceae) | *Actinostachys, Schizaea, Stromatopteris* |
| Orchidaceae | Orchidaceae |
| Gentianaceae | |
| Monotropaceae | |

48% видов растений-микогетеротрофов принадлежит к предположительно АМ Однодольным (сем. Burmanniaceae, Triuridaceae, Petrosaviaceae, Lacandoniaceae, Corsiaceae) (Leake, 1994).

Корневая система *Voyria aphylla* развивает корневые волоски только в местах контакта с корнями соседних растений или органическими веществами подстилки. Корневые волоски *Voyria* растут в направлении корней фотосинтезирующих растений, как гаустории у паразитов, перед образованием гифальных соединений (Imhof, 1999). Внедрение микобионта происходит также практически только в местах контакта корней. Образуемая микориза относится к АМ *Paris*-типа, но лишена арбускул. Многие споровые растения (Мохообразные, Папоротникообразные) демонстрируют сходную форму микотрофии на стадии гаметофита.

Микогетеротрофия возможна на определенной стадии жизненного цикла (все орхидные, многие папоротникообразные и плауны) или в течение всей жизни (некоторые Орхидные, Горечавковые, все представители семейств *Monotropa*ceae и Triuridaceae) (табл.13).

До сих пор неизвестно, являются ли микогетеротрофы паразитами или мутуалистами, не исключено, что они предоставляют некоторые преимущества своим симбионтам, но оценить получаемую ими «выгоду» очень трудно. Эволюцию микогетеротрофии возможно будет понять только тогда, когда появится возможность точно оценить «затраты» и «выгоду» каждого из партнеров по симбиозу (Taylor, 2004). Несмотря на то, что микогетеротрофные растения не являются доминантами фитоценозов, изучение их и поиск ответов на многочисленные связанные с ними вопросы крайне важны. Микогетеротрофия представляет собой уникальную модель для исследования экологии, физиологии и эволюции грибо-растительных ассоциаций. Во-первых, это пример для изучения транспорта органических соединений между зелеными растениями по мицелиальной сети, а во-вторых, для исследования эволюции паразитизма, который резко отличается от привычных в данном случае клише – фитопатогенных грибов и насекомых-фитофагов. Это удивительный случай паразитизма растения на грибе, исследование которого может приблизить к пониманию фундаментальных основ появления и развития симбиотических – мутуалистических и паразитических – отношений в разных группах организмов.

## Молекулярно-генетические аспекты взаимодействий симбионтов в микоризах. Роль сигнальных систем в установлении симбиоза

У обоих партнеров в микоризах имеются специфичные элементы генетической программы для симбиоза. Совместимость, подавление или преодоление защиты растения и обмен веществами, позволяющие двум очень различным организмам делить общий источник углерода, эволюционировали и в дальнейшем были использованы для других типов симбиоза (Bècard et al., 2004; Gianinazzi-Pearson et al., 2004). Получение мутантов АМ растений с нарушенной способностью к микоризообразованию позволило продемонстрировать, что колонизация растения микобионтом – многоступенчатый, генетически регулируемый процесс, находящийся под контролем специфичных локусов (Bonfante, 2003; Hahn, Mendgen, 2001) (табл. 14). При анализе взаимодействия симбионтов на клеточном уровне выяснилось, что в клеточных стенках, мембранах и цитоскелете обоих партнеров происходят существенные изменения. Что касается молекулярных основ взаимодействий в микоризах, то их изучение находится пока на начальной

*Таблица 14*. **Стадии жизненного цикла АМ гриба** (по Salzer et al., 2004).

| Стадии развития АМ симбиоза | Мутанты растений с блокировкой микоризообразования на различных стадиях | Нарушение микоризообразования у мутантных растений |
|---|---|---|
| Прорастание споры микобионта, стимулируемое корневыми экссудатами растения-хозяина | PrePen- M161и M20 (*Lycopersicon esculentum*) | Прорастание спор не стимулируется (ингибируется?) корневыми экссудатами растения |
| Направленный рост гифы из прорастающей споры в сторону корня растения-хозяина (хемотропизм по градиенту $CO_2$ и в сторону корневых экссудатов растения) | | |
| Ветвление гиф микобионта под влиянием фактора ветвления, выделяемого корнем растения-хозяина | | |
| Формирование аппрессорий на поверхности корня под действием топологического сигнала растения-хозяина | Myc$^{-1}$ (*Pisum sativum*) | Проникновение гифы предотвращается защитными реакциями растения (формирование каллусной папиллы, отложение фенольных соединений под аппрессорией) |
| Проникновение гиф микобионта в корень между клетками эпидермиса или сквозь них | SYMRK$^{-}$ (*Lotus japonicus*) | Проникновение гиф ограничивается эпидермисом под действием рецепторной киназы растения |
| Проникновение гиф микобионта сквозь клеточные стенки клеток коры корня растения-хозяина | Myc$^{-2}$ (*Pisum sativum*) | Остановлено развитие арбускул на интраматрикальных гифах |
| Развитие арбускул:<br>1. проникновение гифы в клетки коры и формирование арбускул<br>2. ветвление арбускул и транспорт между симбионтами<br>3. появление септ и деградация арбускул | | |
| Формирование экстраматрикальных гиф и новых спор | | |

стадии, в отличие от клубенькового симбиоза Бобовых, для которого показана тонкая регуляция сигнальными молекулами, которые принимаются рецепторами, активирующими каскад сигнальной трансдукции, постепенно ведущий к активации генов и формированию клубенька (Bonfante, 2003). Исследования диалога симбионтов на уровне генов и молекул касаются в основном двух наиболее широко распространенных и хорошо изученных типов микоризных ассоциаций – АМ и ЭМ. Для прочих типов микориз ответы на вопросы, связанные с формированием симбиоза и процессами транспорта веществ в уже сформированных ассоциациях еще ждут ответов.

**Этапы формирования АМ и сигналы симбионтов**

Ввиду чрезвычайного широкого распространения АМ среди групп растений, предполагается, что ключевые моменты молекулярных и генетических составляющих симбиотических клеточных программ у разных растений могут быть общими (Koide, Schreiner, 1992). Чаще всего для исследования молекулярного диалога между растением и АМ микобионтом в качестве модельных объектов выбирают растения из сем. Бобовые, т.к. для них были получены мутанты, дефектные по нескольким стадиям формирования АМ. Кроме того, было сделано предположение, что ряд генетических и молекулярных

механизмов, задействованных в симбиотической программе, был заимствован в ходе эволюции клубенькового симбиоза из уже установившейся к тому времени АМ ассоциации, что также определяет выбор Бобовых как модельных растений для изучения ссоответствующих аспектов симбиозов (Hahn, Mendgen, 2001). Исследования молекулярного диалога между партнерами по АМ симбиозу затруднены облигатно биотрофным статусом микобионтов, их многоядерностью и неожиданно высоким уровнем их генетической изменчивости, а также присутствием в симбиозе третьего компонента - эндосимбиотических бактерий, обитающие в цитоплазме грибных клеток (Bonfante, 2003; Finlay, 2005; Koide, Mosse, 2004).

Споры АМ грибов способны прорастать без хозяина, но рост мицелия в этом случае очень ограничен, чтобы предотвратить растрату питательных веществ (Barker et al., 1998; Mosse 1959). Корневые экссудаты растения-хозяина играют важную роль в привлечении микобионта. Усиление роста гиф из прорастающей споры и их ветвление происходит в ответ на корневые экссудаты или летучие вещества растения-хозяина (Koide, Schreiner, 1992 и др.). Несовместимые растения в ряде случаев ингибируют прорастание спор АМ грибов, но иногда не оказывают отрицательного влияния. Корневые выделения НМ растений (*Brassica, Lupinus*) не стимулируют прорастание спор АМ грибов и активное ветвление гиф (Giovannetti et al., 1993; Harrison, 1999). По данным о стимуляции прорастания спор АМ грибов различными растениями, приведенным в работе Джованнетти и Сбраны, можно заключить, что на этом этапе АМ грибы не могут отличить совместимое растение от несовместимого: максимальная стимуляция прорастания (98% спор проросло) наблюдалась в присутствии ЭрМ растения *Vaccinium myrtillus*, не образующего АМ, а присутствие некоторых НМ растений стимулирует прорастание спор в равной или даже большей степени, чем присутствие АМ растения-хозяина (94% или 96% сравнительно с 94,3%) (Giovannetti, Sbrana 1998). Ветвление гиф необходимо для поиска корня или уже в момент приближения к нему, что резко увеличивает возможность контакта с хозяином (Giovannetti et al., 1993; Bècard et al., 2004). Гифы не всегда демонстрируют направленный рост в сторону корня до тех пор, пока не окажутся совсем близко от хозяина. В месте контакта с корнем гифы начинают активно веерообразно ветвиться (Koide, Schreiner, 1992). Существует предположение, что летучее вещество, обладающее свойствами сигнального – углекислый газ, т.к. показано, что *in vitro* это вещество может стимулировать рост гиф некоторых видов АМ грибов (Bècard, Piché, 1989; Gadkar et al., 2001). Флавонол кверцетин, фенольное соединение, образуемое семенами и корнями растений также стимулирует рост АМ гиф перед синтезом микоризы (Bècard et al. 1989; 1992). Несовместимые растения не оказывают отрицательного влияния на распространение гиф, но не усиливают их ветвление. Это первый этап формирования АМ, на котором происходит разделение растений на хозяин и несовместимое (Giovannetti, Sbrana 1998). В настоящее время активно ведется работа по идентификации корневых сигналов, что осложнено тем, что корневые экссудаты представляют собой смесь, где трудно выделить именно сигнальные молекулы. Ранее считалось, что основными сигнальными молекулами являются флавоноиды, т.к. они часто присутствуют в корневых экссудатах, участвуют как сигнальные вещества в других растительно-микробных взаимодействиях, обнаруживаются в корнях в более высоких концентрациях в почвах, где мало фосфора, в микромолярных концентрациях могут значительно стимулировать рост АМ грибов *in vitro*, стимулируют микоризообразование, и в микоризованных корнях происходит их модификация (Barker et al., 1998; Harrison, 1999; Koide, Schreiner, 1992 и др.). Эта точка зрения была опровергнута тем, что мутанты без флавоноидов способны к нормальному микоризообразованию (Bècard et al., 1995). И напротив, часто используемый модельный объект для изучения АМ, геномодифицированная морковь, не образует флавоноиды. Сигнальные вещества могут быть аналогичны олигосахаридным сигнальным молекулам, которые присутствуют во взаимодействиях паразит-хозяин и *Rhizobium* – Бобовые. У микоризообразующих грибов показана слабая целлюлазная и полигалактуроназная активность, а эти ферменты способны высвобождать олигосахариды из растительной клеточной стенки. Этот процесс может запускать каскад реакций, контролируемых растением (Gadkar et al., 2001).

Недавними исследованиями из корня *Lotus japonicus* был впервые выделен фактор ветвления гиф и определен как стриголактон 5-деоксистригол. Стриголактоны – группа сесквитерпенов лактонов, ранее выделяемых как стимуляторы прорастания семян у паразитических растений *Striga* и *Orobanche* (Koide, Schreiner, 1992). Стриголактоны способны вызывать ветвление

гиф у прорастающих спор АМ грибов при очень низких концентрациях (Akiyama et al., 2005).

До физической встречи партнеров для АМ гриба важны сигналы растения. Неизвестно, играют ли роль сигналы гриба для установления симбиоза, например, для подавления защитных реакций растения. В последнее десятилетие было обнаружено, что некоторые растительные гены, участвующие в трансдукции Nod факторов, образуемых бактерией *Rhizobium*, необходимы также и для успешного формирования АМ симбиоза. Мутанты Бобовых, неспособные к образованию клубеньков (Nod-) также являются НМ (Myc-). У этих двух типов симбиозов есть общие элементы сигнальной трансдукции у растения-хозяина, что предполагает наличие у микобионтов АМ "Myc' факторов, подобных Nod факторам (Kosuta et al., 2004). Это сигналы, узнаваемые корнями растения-хозяина и играющие главную роль в установлении успешного симбиоза. Хитиновая основа молекулы Nod – фактора более типична для грибов, чем для бактерий: сигнальный механизм *Rhizobium* мог эволюционировать из более древнего АМ симбиоза (Hahn, Mendgen, 2001). Прорастающие споры АМ грибов выделяют диффундирующий фактор, который усваивается корнем без прямого контакта и индуцирует симбиоз-специфичную генную экспрессию у растения. АМ грибной фактор индуцирует экспрессию гена MtENOD11 (индуцируемого также в клубеньковом симбиозе у *Medicago truncatula*). НМ грибы его не образуют, что приводит к специфичности симбиоза. Индукция гена MtENOD11 ассоциирована с появлением пресимбиотического гифального ветвления (Kosuta et al., 2004).

Существуют некоторые свидетельства наличия молекулярного диалога между симбионтами АМ в пресимбиотической фазе (перед непосредственным контактом). У АМ гриба *Gigaspora* показана индукция генов, связанных с митохондриальной активностью, интенсификация дыхания и увеличение числа митохондрий в ответ на фактор в корневых экссудатах растения-хозяина (Tamasloukht et al., 2003). Дыхание приводит к увеличению пула АТФ в цитоплазме, поглощенный фосфат симпортируется с протоном АТФазой. АТФазная активность цитоплазматической мембраны ведет к повышению основности цитоплазмы, что влияет на многие внутриклеточные процессы (дифференциацию, метаболизм, клеточный цикл), активизируя их (Bècard et al., 2004). pH цитозоля *Gigaspora* при росте рядом с живым корнем от 6,5 до 6,9, а без растения цитозоль имеет кислую реакцию. Показано, что гены протон-зависимой АТФ-азы индуцируются симбиозом (Hahn, Mendgen, 2001). Далее прямо (ген на ген) или косвенно происходит индукция «Myc»-факторов гриба, которые действуют как триггер на генную экспрессию в корне растения и запускают симбиотическую программу хозяина.

Две главные ступени формирования АМ симбиоза – появление аппресссорий на поверхности корня, необходимое для проникновения микобионта внутрь хозяина, и дифференциация внутрикорневого мицелия с образованием арбускул – основной обменной зоны между симбионтами (Giovannetti, Sbrana, 1998; Gianinazzi-Pearson et al., 2004). Симбиотическая стадия формирования АМ также находится под контролем растения-хозяина. Начало формирования аппрессорий (утолщений гиф) может управляться биохимическими сигналами на поверхности корня, также как и экспрессией новых генов. На несовместимых растениях аппрессории не образуются (могут формироваться только уродливые утолщения гиф) (Giovannetti, Sbrana, 1998). Формирование аппрессорий показано также на изолированных, очищенных клеточных стенках корня, но только клеток из эпидермиса, а не клеток коры или сосудов, и только совместимого растения (Douds, 1997 – цит. по Bècard et al., 2004). Очищенные клеточные стенки не стимулируют активного ветвления гиф микобионта, что наблюдается в интактных корнях. Гифы растут от аппрессорий и затем пронизывают корень. Проникновение микобионта внутрь корня – функция нескольких растительных генов, что показано в исследованиях мутантов с блокировкой микоризообразования на разных стадиях (Harrison, 1999). Процесс внедрения активно контролируется растением-хозяином и зависит от подавления его защитных реакций. Мутанты могут образовывать аппрессории, но не могут проникать в растение и образовывать арбускулы, т.к. им препятствует защита растения, заключающаяся в реакции сверхчувствительности по отношению к АМ грибам (табл.14). Исследование мутантов Myc$^{-1}$ гороха показало, что, например, формирование каллусных папилл и накопление фенольных соединений под местом прикрепления аппрессории останавливает продвижение гифы микобионта АМ (Salzer et al., 2004). У мутанта *Lotus japonicus*, дефектного по образованию ассоциированной с симбиозом рецепторной киназы (SYMRK) было показано, что проникновение микобионта блокируется в эпидермисе. Это показывает, что SYMRK в эпидермисе является звеном в каскаде сигналов. (Salzer

et al., 2004). Сигналы могут снизить защитную реакцию растения. Молекулы углеводов действуют как сигнальные в множестве других грибо-растительных взаимодействий, и, вероятно, они индуцируют формирование аппрессорий в АМ симбиозе. Проникновение в корень, скорее всего, происходит тем же путем, что и у корневых патогенов: путем синтеза ферментов, разрушающих растительные клеточные стенки вкупе с механическим воздействием проникающей гифы. АМ грибы выделяют экзо- и эндоглюконазы, целлюлазы, ксилоглюканазы и пектолитические ферменты, включая полигалактуроназу, каждый из которых может участвовать в проникновении в корень растения-хозяина (Harrison, 1999).

Известно, что на стадии формирования аппрессорий происходит модификация белков (до 14 новых или повышающих экспрессию белков при формировании АМ у *Medicago truncatula*), но их происхождение и кодирующие последовательности не определены. Из 5 грибных генов, экспрессирующихся в аппрессории, 2 кодирующих гипотетические белки не обнаружены в экстраматрикальных гифах или спорах, что позволяет предполагать их участие в симбиотических взаимодействиях. При изучении ответов корня на контакт, предшествующий проникновению гиф микобионта, на стадии аппрессорий, выявлено, что одна треть сверх-экспрессируемых растительных генов кодируют белки, ассоциированные с сигнальной трансдукцией (например, МАП-киназы) или белковым синтезом (факторы инициации и элонгации трансляции). Это первое свидетельство активации сигнальной трансдукции на этой стадии развития микоризы (Gianinazzi-Pearson et al., 2004).

Финальная стадия микоризного синтеза включает образование арбускул, везикул и гифальных клубков. После формирования аппрессорий гифы строго локально продуцируют гидролитические ферменты, разрушая растительную клеточную стенку в зоне контакта и входят в эпидермис и кору, где внутриклеточно развиваются арбускулы (Smith, Read 1997). У совместимых растений везикулы образуются после формирования арбускул, у несовместимых – в отсутствие арбускул. Образование везикул может происходить в растениях с недостатком аппрессорий и арбускул (Giovannetti, Sbrana 1998). Это позволяет предположить, что гриб может действовать более как паразит, чем как мутуалист и успех симбиоза зависит от множества условий. Исследование мутантов Myc$^{-2}$ гороха показало, что, стадия формирования арбускул находится под контролем растения. Развитие матрикса в зоне контакта требует синтеза ряда белков *de novo*. К примеру, семейство ксилоглюкан-эндо-трансгликозилаз индуцируется во время развития микоризной ассоциации. Эти ферменты отвечают за разрушение и перестройку ксилоглюкановых связей в клеточных стенках, и предполагается, что они вовлечены в размягчение клеточных стенок растения для проницания гифой микобионта и в поддержание структуры матрикса зоны контакта. Ряд генов, напротив, снижает свою экспрессию при микоризообразовании. На примере *Medicago truncatula* это показано для генов фосфатных транспортеров и гомолога кислой фосфатазы. Повышающаяся концентрация фосфатов во внешнем пространстве снижает экспрессию этих генов (Harrison, 1999).

После формирования АМ меняется состав корневых экссудатов, и это отрицательно влияет на дальнейшую микоризацию. Экссудаты более не стимулируют развитие АМ гриба (показано на примере *Glomus intraradices, Gigaspora rosea*). Предполагается, что более высокая доступность фосфора у микоризных растений приводит к снижению продукции стимулирующих экссудатов. Микоризные корни могут регулировать выделение АМ грибами ингибиторных соединений. Контроль над избыточной микоризной инфекцией, возможно осуществляется так же, как и при системной устойчивости к патогенам. Как показано, важным негативным регулятором микоризации и образования клубеньков у растения является гормон этилен (Bècard et al., 2004).

В последнее время открыто множество индуцируемых микоризообразованием растительных генов. Гены, связанные с защитой растения, индуцируются на ранних этапах симбиоза и в основном подавляются на поздних стадиях. Два гена хитиназ III класса, специфично экспрессирующиеся у *Medicago truncatula* во время микоризации, вовлекаются в подавление защитной реакции растения на поздних этапах симбиоза. Хитиназы растения-хозяина могут инактивировать хитиновые элиситоры микобионта и таким образом подавлять защитную реакцию растения (Harrison, 1999; Salzer et al., 2004). Генная индукция носит тканеспецифичный характер: индукция нескольких растительных генов совпадает с формированием аппрессорий и ранними стадиями инфекции (OsLtp у риса и MtENOD11 у люцерны) или с формированием арбускул (StPT3 у картофеля) (ссылки на оригинальные исследования см. в Bècard et al., 2004). Экспрессия хити-

назы корнем *Medicago truncatula* оказывала стимуляторный эффект на жизненный цикл микобионта АМ *Glomus intraradices*: ускорялось прорастание спор, гифы более активно пролиферировали в тканях растения-хозяина и возрастало число образуемых спор. Пока неизвестно, с чем связана стимуляция прорастания спор: с прямым воздействием хитиназ растения на хитин в клеточных стенках споры, или с модификацией сигнальных молекул (Hahn, Mendgen, 2001; Salzer et al., 2004). Старение арбускул сопровождается накоплением в клетке $H_2O_2$. Неизвестно, связано ли это с экспрессией гена хитиназы, но отмечено, что пока экспрессируется ген, не происходит накопления $H_2O_2$ (Harrison, 1999).

Индукция защитных реакций в корневой системе при формировании нормальных микоризных ассоциаций была описана и для АМ, и для ЭМ. Защитные реакции растения при формировании АМ симбиоза слабы и непродолжительны – действуют только на начальных стадиях колонизации микобионтом коры корня как не скоординированная индукция соответствующих генов или белков, в отличие от реакции на патоген (Gianinazzi-Pearson et al., 2004; Koide, Schreiner, 1992). Защитные реакции совместимых растений никогда не достигают уровня, нужного для предотвращения внедрения гриба. АМ грибы либо не вызывают стандартной защитной реакции растения, либо эта реакция подавляется параллельными механизмами, индуцированными микобионтом (Gadkar et al., 2001). Эта дискретная и локальная активация защитного ответа до уровня, совместимого с симбиотическими функциями, может быть ключевым моментом в контроле внутриклеточного развития микобионта без индукции гибели клеток растения-хозяина (Gianinazzi-Pearson et al., 2004). Было показано, что хитиназы и пероксидазы играют ключевую роль в защитной системе растения, и их синтез индуцируется внедрением микобионта. Максимальная индукция была вызвана наиболее совместимыми штаммами (Albrecht et al., 1994). АМ грибы также вызывают у растения синтез фитоалексинов, но полностью защитные реакции не происходят (Harrison, 1999; Koide, Schreiner, 1992). Наличие умеренной защитной реакции объясняется тем, что микобионт не может совершенно избежать ответа растения на вторжение или тем, что на ранних этапах симбиоза отношения не являются сбалансированными. Индукция защитных систем требует от растения некоторых затрат, но повышает устойчивость к возможному проникновению патогенов (Bècard et al., 2004).

Что касается молекулярно-генетических аспектов функционирования АМ после ее формирования, то внимание исследователей в основном привлекают гены, кодирующие определенные функциональные белки, но идентифицированы гены и белки преимущественно растительного происхождения (Harrison, 1999; и др.). Растительные функции, выявленные в симбиотических тканях, преимущественно сводятся к защитным реакциям (40%), образованию клубеньков (15%) или процессам мембранного транспорта (около 14%), и по большей части локализованы в клетках, содержащих арбускулы (Harrison, 1999; Harrison et al., 2002; Gianinazzi-Pearson et al., 2004 и др.). Гены переносчиков фосфатов (например, Le PT1 (Lycopersicum esculentum Phosphate Transporter 1) – ген, кодирующий фосфатный транспортер в томате) активны в микоризованных корнях, и их экспрессия согласуется с их ролью в транспорте фосфатов в растение после высвобождения их из гиф микобионта (Hahn, Mendgen, 2001; Rausch, Bucher, 2002). Более того, специфичные гены из семейства растительных $H^+$ АТФ-аз индуцируются, когда арбускулы развиваются в клетках хозяина, что может являться необходимой движущей силой для транспорта фосфатов через мембраны в контактной зоне симбионтов (Gianinazzi-Pearson et al., 2000). Для АМ также показаны изменения в цитоскелете клеток растения-хозяина под действием микоризного гриба (Blancaflor et al., 2001). Также микобионт усиливал экспрессию растительных генов белков, ответственных за изменение архитектуры клеточной стенки (ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы и др.). Кроме этого, среди мембранных белков отмечено повышение генной экспрессии протон-зависимых АТФаз гриба и растения в ответ на формирование микоризы. Эти белки участвуют в переносе фосфатов и др. питательных веществ. (Gianinazzi-Pearson et al., 2000).

## Этапы формирования ЭМ и сигналы симбионтов

Как и в случае АМ, развитие ЭМ симбиоза требует включения множества генов в сложной взаимозависимой последовательности (Martin et al., 2001). Гифы микобионта внедряются в корневой чехлик и растут сквозь него, трансформируя своим внедрением ткани растения-хозяина. Прикрепившись к эпидермису, гифы образуют серию слоев, и дальнейшая дифференциация приводит к образованию ЭМ чехла. Гифы погружены во

внеклеточный полисахаридно-протеиновый матрикс. Микобионт оказывает сложное влияние на корень, включающее общую ростовую стимуляцию; тропизмы, направленный рост гиф внутрь тканей растения, морфогенетические эффекты. Гифы стимулируют образование боковых корней, дихотомию апикальной меристемы у сосны и дифференциацию клеток корня (Martin et al., 2001).

Для ЭМ сигнальные молекулы и их узнавание неизвестны или описаны ошибочно. Молекулы, регулирующие взаимодействия между симбионтами, можно классифицировать следующим образом: ризосферные сигналы, вызывающие тропизмы гиф по отношению к растительным тканям; белки, отвечающие за прикрепление гиф и их внедрение в ткани хозяина (адгезины, гидролазы); гормоны и вторичные сигналы, осуществляющие индукцию органогенетической программы и в грибной и в растительной клетках; молекулы, нейтрализующие действие защитных систем растения; молекулы, координирующие стратегии для обмена веществами между симбионтами и сбалансированного роста свободного мицелия в почве для получения минеральных веществ (Martin et al., 2001). Растение-хозяин выделяет в ризосферу сигнальные вещества, включающие флавоноиды, дитерпены, гормоны и питательные вещества. Э. Мелин (Melin, 1953) впервые сделал предположение о том, что прорастание спор ЭМ грибов стимулируется выделениями корней растений-хозяев. Абиетовая кислота, выделенная из корня сосны, индуцировала прорастание спор микобионта из рода *Suillus* в очень низких концентрациях ($10^{-7}$ моль) (Fries et al., 1987). Прорастание спор близкого рода *Rhizopogon* также стимулируется экссудатами корней сосны, но природа сигнала неизвестна (Bruns et al., 2002). Метаболиты хозяина способны значительно менять морфологию гиф (флавонол рутин стимулирует рост, а цитокинин зеатин меняет угол ветвления гиф). Также корневые экссудаты запускают накопление связанных с формированием симбиоза молекул микобионта, таких как гипафорин. Этот грибной алкалоид индольной природы был выделен из ЭМ гриба *Pisolithus*, он образуется во время формирования ЭМ и снижает, наряду с механическим действием ЭМ чехла, рост корневых волосков. Триптофан-бетаин-гипафорин – первая идентифицированная молекула микобионта, индуцирующая дифференциацию клеток растения-хозяина в связи с симбиозом. Это антагонист ауксина, по-видимому, участвующий в супресссии удлинения корневых волосков во время развития ЭМ. Но пока это вещество известно только для *Pisolithus tinctorius*, и неясно, играют ли подобные молекулы сравнимую роль в ЭМ взаимодействии (Hahn, Mendgen, 2001). Добавление индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) – антагониста гипафорина восстанавливает рост кончиков. ИУК микобионта контролирует некоторые ступени морфогенеза ЭМ. Мутанты *Hebeloma* с избыточной продукцией ИУК образуют микоризу с многорядной сетью Гартига с гифами, проникающими внутрь растительных клеток (Gay et al., 2004; Hahn, Mendgen, 2001; Martin et al., 2001). Это не наблюдается при нормальном развитии ЭМ ассоциации, но микобионт при этом не проявляет черты патогена, т.е., сверхпродукция ИУК не влияет на симбиотический статус гриба (Gay et al., 2004). Хотя способность ЭМ грибов к синтезу ИУК давно известна, роль этого метаболита в симбиозе долгое время оставалась неясной. В настоящее время известно, что выделяемая микобионтом ИУК может влиять на генную экспрессию растения-хозяина: при формировании ЭМ *Hebeloma cylindrosporum* было обнаружено 4 гена с повышающей регуляцией ауксином. Ген *Pp-iaa88* – гомологичен генам, кодирующим факторы транскрипции, экспрессия повышалась непосредственно после контакта симбионтов; ген *PpGH3.16* кодирует белок, предполагаемо ингибирующий рост латеральных корней, он снижает экспрессию при микоризообразовании; *Pp-C61* – кодирует неизвестный белок, вероятно, участвующий в защите растения от вторжения гриба; *Pp-Prx75* – кодирует пероксидазу, его экспрессия повышается при формировании микоризного симбиоза, но нельзя утверждать, что это связано с действием ауксина (Gay et al., 2004).

При взаимодействии микобионта с корнем растения-хозяина происходят изменения в экспрессии генов некоторых белков, ассоциированных с клеточной стенкой (Hahn, Mendgen, 2001; Martin et al., 1999). В ЭМ *Pisolithus tinctorius* и *Eucalyptus* при взаимодействии симбионтов наблюдается высокая концентрация белков клеточной стенки гриба. Гидрофобины, отвечающие за гидрофобность клеточной стенки, также участвуют в адгезии микобионта и растения-хозяина и в формировании контактной зоны между симбионтами. Наиболее интересной является группа белков SRAP – symbiosis-regulated acidic proteins (симбиоз-регулируемые кислые белки) (Tagu, Martin, 1996). Эти белки появляются после адгезии при образовании чехла и формировании сети Гартига, и некоторые из них имеют последова-

тельности, типичные для животных белков адгезинов (Barker et al., 1998). В SRAP - белках присутствует фрагмент Arg-Gly-Asp, который, как показано взаимодействует с фибронектин- и интегрин-подобными белками. Поскольку фибронектин и интегрин ассоциированы с цитоскелетом, возможно, что SRAP - белки могут изменять форму клеток (Barker et al., 1998). Показана повышающая регуляция гена *EgTubA1*, кодирующего α-тубулин у эвкалипта, при формировании ЭМ, а у кукурузы промотор гена α-тубулина Tub3a активировался специфично в клетках, содержащих арбускулы (ссылки на оригинальные исследования см. в Barker et al., 1998).

Многие грибные метаболиты вызывают защитный ответ растения. Также ответные реакции индуцируют продукты разложения растительной клеточной стенки. Пути сигнальной трансдукции включают изменения в фосфорилировании белков, модификации ионных потоков, увеличение концентрации ионов $Ca^{2+}$ в цитозоле, деполяризацию плазмалеммы и изменения в экспрессии генов. Посттрансляционная модификация белков путем фосфорилирования – универсальный механизм в восприятии/трансдукции сигналов патогенов и симбионтов (Martin et al., 2001). Индуцируемые элиситорами реакции, наблюдаемые при формировании ЭМ, сходны с показанными на начальных стадиях реакции на внедрение патогена. Элиситоры из *Amanita muscaria* и *Hebeloma* при микоризообразовании индуцировали хитиназы и пероксидазы у *Picea abies*. У сеянцев эвкалипта эти ферменты образовывались даже в ответ на экстракт ЭМ гриба *Pisolithus* без клеток. Возможно, что подобные реакции ограничивают распространение сети Гартига в корне, но, как и в случае АМ, колонизация микобионтом не приводит к реакции сверхчувствительности и гибели клеток. Способы подавления защитных реакций хозяина при формировании ЭМ в целом еще не изучены, но выявлены некоторые возможные механизмы. На примере ЭМ ели и *Hebeloma* показано, что быстрые изменения в фосфорилировании белков инактивируются внеклеточными хитиназами и глюканазами растения и разрушение хитиновых элиситоров *Hebeloma* предотвращает индукцию выброса ионов калия и хлора, защелачивание внеклеточного пространства и синтез перекиси водорода клетками ели. Хитиназы – часть механизма, позволяющего микобионту проникать в растение, не будучи распознанным как патоген (Hahn, Mendgen, 2001; Harrison, 1999). На примере модельной ЭМ ассоциации - суспензии культуры клеток *Picea abies* и *Hebeloma* crustuliniforme показано, что гриб постоянно выделяет хитиноподобные элиситоры. Они индуцируют быстрый каскад защитных реакций в клетках ели, включая вывод ионов $K^+$ и $Cl^-$, ввод $Ca^{2+}$ и $H^+$, фосфорилирование 63 kDa белка (pp63) и синтез $H_2O_2$, начинающиеся через 5 мин после добавления элиситора. Но хитиназы растения, выделяемые в апопластное пространство не наносят ущерба микобионту, а эффективно инактивируют хитиновые элиситоры, выделяемые клеточными стенками клеток гриба, путем перевода их в мелкие неактивные единицы (мономеры N-ацетилглюкозамина), не являющиеся элиситорами и не связывающиеся с рецепторами. В этом случае предотвращается распознавание проникновения, не происходят защитные реакции и возможно установление симбиоза (Harrison, 1999; Martin et al., 2001).

Ответные реакции, индуцируемые элиситорами, могут ослабляться ауксинами, что предполагает взаимодействия между сигнальными каскадами элиситоров и ауксинов (Martin et al., 2001). В общем виде преодоление защитных реакций растения при формировании микоризного симбиоза можно представить следующим образом: маскировка или распад элиситоров (деградация хитиновых элиситоров микобионта растительными хитиназами); создание путем транспорта веществ к микобионту дефицита питательных веществ в инфицированной клетке (в отсутствие достаточной ассимиляции гены количественной устойчивости не экспрессируются); собственно подавление защитных реакций хозяина (физиологическое подавление грибами неизвестно; у паразитов отмечено выделение гликопептидов – супрессинов) (Hahn, Mendgen, 2001).

Образование симбиоза требует контролируемых во времени и пространстве генной активности и наличия белков, участвующих в процессах морфогенеза. Пролиферация корней и грибных гиф, необходимость адаптироваться к быстро меняющимся условиям окружающей среды (изменения pH, потоков питательных веществ и т.д.) требует большого разнообразия генных продуктов. Некоторые грибные гены (*PF6.2* и *ras* из *Laccaria bicolor* и *ras* из *Pisolithus*) индуцируются до физического контакта симбионтов, подтверждая предположение о том, что растворимые элиситоры принимают участие в формировании ЭМ симбиоза на ранних стадиях. Коммуникационные гены (ген гетеротримерной ГТФазы, *ras*, гены кальмодулин-зависимой фосфопротеин-фосфатазы, серин-треонин киназы), экспрессирующи-

еся в 4х-дневной микоризе *Pisolithus/Eucalyptus*, составляют 13% от всех симбиотических генов (Voiblet et al., 2001).

Последовательность гена *Pisolithus*, кодирующая α-субъединицу гетеротримерной ГТФазы, Pt-Gpα, очень сходна с последовательностью гена, кодирующего грибную Gpα, участвующую в патогенезе (Kahmann et al., 1999). Это позволяет предполагать, что она играет аналогичную роль в ранних сигналах в симбиотическом взаимодействии. Концентрация транскриптов Gpα повышается в 4х-дневной микоризе *Pisolithus/Eucalyptus* (Voiblet et al., 2001). Эта повышающая регуляция может объясняться изменениями концентраций углерода и азота (известно, что экспрессия этого гена повышается в мицелии, выращенном на богатой углеродом и бедной азотом среде). Пути сигнальной трансдукции, связывающие морфогенетические изменения симбионтов при контакте с внутриклеточными процессами еще остаются неизученными. Возможно участие и транскрипционной и пост-трансляционной регуляций в регуляции процессов, существенных для развития симбиоза.

Взаимодействие между микобионтом ЭМ и корневой системой сопровождается рядом молекулярных изменений у обоих симбионтов. Эти события выражаются в изменении экспрессии генов, кодирующих множество белков. Все гены одинаковы и для несимбиотической, и для симбиотической стадий – нет специфичных для ЭМ генов, но наблюдаются заметные изменения генной экспрессии у обоих партнеров, что предполагает участие генов вегетативного развития в формировании симбиоза (Voiblet et al., 2001). Всего к настоящему времени известно около 100 генов, связанных с разными этапами формирования ЭМ ассоциаций. Их продукты могут участвовать в процессах узнавания, прикрепления микобионта к поверхности корня, формирования контактной зоны симбионтов, новом симбиотическом метаболизме. Основные регуляторные гены, контролирующие морфогенез в симбиозе, еще не выявлены и биохимическая активность, связанная с некоторыми симбиоз-регулируемыми генами пока неизвестна.

### Сигналы симбионтов в микоризах других типов

За исключением АМ и ЭМ, некоторые предположения о сигналах, предваряющих установления симбиоза, имеются относительно ЭрМ. Показано, что в контроле формирования ЭрМ ассоциации принимают участие клеточная стенка, и слизистый чехол вокруг гиф. У наиболее агрессивных штаммов микобионтов слизи вокруг гиф находится более толстый слой слизи. Гифы, контактирующие с поверхностью корня также имеют более толстый слизистый слой, что позволяет предположить, что слизь участвует в адгезии и/или процессах узнавания, но точных доказательств этого нет (Cairney, Ashford, 2002). Существует предположение, что сигнальными молекулами в ЭрМ симбиозе являются углеводы, т.к. остатки маннозы в изобилии встречаются в фибриллярном чехле гиф агрессивных штаммов микобионтов ЭрМ, но редки у штаммов с пониженной способностью к микоризообразованию (Straker. 1996).

## Экологические функции микориз

Ранние исследования микориз фокусировались в основном на особенностях микотрофного питания отдельных видов микоризных растений, не принимая во внимание того, что помимо растения-хозяина, мицелий микоризообразующего гриба контактирует, прямо или опосредованно, с почвообитающими организмами различных эколого-трофических групп, а также с множеством органических и неорганических субстратов (Finlay, 2005). В настоящее время известно, что экологические функции микоризных ассоциаций намного шире, чем предполагалось ранее, и их влиянию подвержено не только растение, но и биогеоценоз в целом (Finlay, 2004 и мн. др.).

### Микоризы и жизнеспособность растения-хозяина

Роль микоризы в жизни растения полифункциональна: показана регуляция микоризой фотосинтеза растения (увеличение интенсивности фотосинтеза до 50% под действием АМ по данным St. John, Coleman, 1983), улучшение водного режима растений и повышение устойчивости к засолению благодаря более высокому осмотическому давлению в гифах, чем в корнях, а также снижение поступления металлов в побеги растений (Read, 1984; Smith, Read, 1997).

Многочисленными экспериментами показана прямая зависимость состояния растения от степени его микоризации (Bowen, 1994 и мн. др.), но есть и противоположные данные (Jones, Smith, 2004). Измерить «пользу» или «вред» от симбиоза для каждого из партнеров крайне сложно, осо-

бенно при исследовании природных сообществ, так как единого критерия не существует (Harley, 1989). Их следует учитывать в разных масштабах (от уровня клетки до сообщества) и на разных стадиях онтогенеза или развития сообщества. Так, то, что считается критерием благополучия растения в агроценозах не обязательно способствует успешному существованию растения в природе. Для растений выгода от симбиоза может заключаться не в приросте биомассы, а, например, в устойчивости к неблагоприятным условиям в какие-то моменты жизни и т.д. Например, более мелкие АМ, чем НМ растения засоленных почв в природных условиях более жизнеспособны, так как медленнее накапливают хлориды, вызывающие солевой шок. (Jones, Smith, 2004). Будет ли микориза способствовать росту и увеличению биомассы растения зависит от действия ряда факторов: абиотических, биотических и генетических. Так, доступность минеральных веществ может приводить к сдвигу баланса в микоризе в сторону паразитизма микобионта на растении, когда положительное влияние микоризы на рост и увеличение биомассы растения может не наблюдаться (Johnson et al., 1997; Jones, Smith, 2004; Koide, Schreiner, 1992). На примере АМ показано, что в почвах, бедных доступными для растения соединениями фосфора, зависимость растения от колонизации микобионтом выше, чем в почвах, богатых фосфором (ссылки на оригинальные данные см. в Kothamasi et al., 2001). При пониженной освещенности углерод, а не минеральные элементы почвы может стать лимитирующим фактором, что при наличии у микобионта потребности в органических соединениях ведет к переходу АМ симбиоза от сбалансированного к эксплуативному. Имеются данные о снижении микоризообразования в условиях недостаточной освещенности, но некоторыми исследователями показано повышение фотосинтетической активности при колонизации определенными видами ЭМ грибов у растений при сильном затенении (Simard et al., 1997; Treseder, 2004). Жу и Шарик определили симбиоз как «паразитизм гриба» на растении при низком уровне освещенности и «паразитизм растения» на микобионте при высоком (Zhou, Sharik, 1997). Кроме освещенности и доступности минеральных веществ на микоризный симбиоз влияет влажность почвы и др. абиотические факторы.

Положительным или отрицательным будет ответ растения на колонизацию микобионтом, зависит также от ряда биотических факторов – влияния микроорганизмов, растений и животных различных систематических групп. Так, обильное развитие листогрызущих насекомых может снижать активность фотосинтеза у растения, что приводит у факультативно микоризных видов растений к переходу симбиоза в эксплуативный, у облигатно микотрофных растений этот эффект не отмечен. Беспозвоночные-микофаги, выедая мицелий, могут значительно снижать эффективность микобионта в снабжении растения минеральными веществами из почвы. При наличии рядом большого количества корней микоризных и НМ растений, между корневыми системами наблюдается конкуренция, снижающая «выгоду» от микориз для каждой особи по сравнению с растениями, растущими на больших расстояниях друг от друга. Это возможная причина того, почему на полях АМ иногда мало способствует росту растений (Johnson et al., 1997).

Исследованиями последних лет было показано, что эффективность микобионтов по способности поглощать минеральные вещества из почвы и органические из растения-хозяина может быть различной. Существуют более и менее «эксплуативные» генотипы симбионтов, что является одной из возможных причин специфичности (Egger, Hibbett, 2004). В частности, ответ растения на колонизацию АМ грибами может различаться в зависимости от штамма микобионта, также как и под действием абиотических факторов среды, конкуренции и т.д. (van der Heijden et al., 1998).

## Снабжение растения элементами минерального питания: физиология микоризы и обмен веществами между симбионтами

Ранние выводы Франка (Frank, 1885) и Шталя (Stahl, 1900), о том, что растения обеспечивают микоризные грибы углеводами, а гифы грибов, распространяясь в почве или разлагающихся остатках растений, поглощают ионы фосфора, калия, кальция и др. макро- и микроэлементов и снабжают ими растения, были подтверждены современными исследованиями. К микобионту поступает от 4 до 20% от общего количества углерода растения (Johnson et al., 2002). В пределах растения углеводы транспортируются преимущественно в виде сахарозы, но микобионты микориз не могут поглощать углеводы в этой форме. Сахароза подвергается гидролизу до фруктозы и глюкозы инвертазами растения на цитоплазматической мембране клеток корня (Nehls et al., 2001; Harrison, 1999; Salzer, Hager,

1991). АМ грибы менее требовательны к количеству углеводов, это одна из причин, почему этот тип микориз доминирует среди групп растений. Углеводный обмен в АМ менее активен, чем в ЭМ или ЭрМ. Микобионтам ЭМ требуется больше органических соединений для «постройки» обильного мицелия и плодовых тел, поэтому их рост могут поддерживать крупные древесные растения (Harley, 1989).

Экстраматрикальные гифы АМ способны поставлять растению до 80% фосфора и до 25% азота от общей потребности растения (Marschner, Dell, 1994). В ЭМ ассоциациях улучшение минерального питания растения еще значительнее: ЭМ корневые окончания сосны поглощают в 3,2 раза больше фосфора и в 1,8 раза больше азота, чем безмикоризная корневая система (Bowen, 1973 – цит. по Johnson et al., 1973). В мицелиальных матах *Hysterangium setchellii* при разложении подстилки высвобождается примерно вдвое больше азота и фосфора, чем в участках подстилки, незанятых ЭМ мицелием (Entry et al., 1991). Усиление поглощения минеральных веществ достигается за счет увеличения зоны контакта между корнями и почвой (мицелием эксплуатируется гораздо больший объем почвы) и выведения корневой системы за пределы зоны истощения благодаря более быстрому росту гиф сравнительно с корнями, а также перевода в доступное для растения состояние недоступных для поглощения безмикоризными растениями соединений, в том числе нерастворимых или сложных органических (Amaranthus, Perry, 1994; Harley, 1989; Read et al., 2004). Грибные гифы, более тонкие, чем корневые окончания, способны проникать в микрозоны почвы, недоступные растениям. Например, на 1м микоризного окончания *Salix* viminalis приходится 313 м экстраматрикальных гиф микобионта Laccaria proxima (Jones et al., 1990 – цит. по Bowen, 1994). Кроме того, обеспечение роста экстраматрикальных гиф микобионта, помогающих корневой системе миновать зону истощения, требует от растения-хозяина гораздо меньших затрат энергии, чем рост корней (Harley, 1989).

За последние два десятилетия у грибов ЭМ и ЭрМ был обнаружен ферментативный аппарат, обусловливающий высокую сапротрофную активность, которая ранее считалась несвойственной симбиотрофам. Этим был положен конец неверным представлениям о сапротрофах и симбиотрофах как отдельных, четко разделенных по функциям в ценозах группировках (Hutchison, 1991; Read et al., 2004; St. John, Coleman, 1983 и др.). Впервые о том, что ЭМ микобионты способны извлекать из органических соединений почвы и подстилки вещества, небходимые растению-хозяину, было упомянуто в работах А.Б. Франка еще в конце XIX в. (Trappe, 2005). Микобионты ЭрМ, способные к свободному существованию, изучались в культуре, что позволило широко изучить их функции в питании растений. Эти функции могут быть разделены на две группы: позволяющие способствовать разложению сложных органических полимеров, ускоряя разложение подстилки, и те, которые приводят к непосредственному доступу к питательным веществам (табл. 15). В первую категорию входят ферменты, способные разрушать структурные компоненты растительных остатков – кутикулу, клеточные стенки, фенольные производные, в то время как во второй –разрушающие белки, органические фосфаты и азотсодержащие структурные компоненты грибной клеточной стенки (хитин) (Abuzinadah, Read, 1986; Cairney, Meharg, 2003; Read et al., 2004). Хитин содержит около 40% азота и является важным источником этого элемента в болотных экосистемах (Leake, Read, 1990). Фосфор находится в кислых почвах преимущественно в виде пента- и гексафосфатных солей железа и алюминия, а кроме того в виде фосфодиэфиров (нуклеиновые кислоты и фосфолипиды. Для некоторых микобионтов ЭрМ показана способность усваивать фосфор из органических источников, таких как ДНК (Leake, Miles, 1996 – цит. по Straker, 1996). Многие ферменты имеют оптимум pH в кислой зоне (3.0 – 5.5) и устойчивы к ингибированию ионами металлов, такими как $Al^{3+}$ и $Fe^{2+}$, что могло сыграть важную роль в освоении Вересковыми кислых почв (Leake, Read, 1989; Read, 1984; Straker, 1996).

В отличие от микобионтов ЭрМ, ЭМ грибы гораздо более разнообразны, и подавляющее большинство их видов не поддается культивированию, что препятствует выяснению их трофического статуса. Ввиду этого их ферментативный аппарат менее исследован, и возможно делать предположения, а не заключения на основе получаемых данных. Многие ферменты и ферментные комплексы ЭМ аналогичны тем, что обнаружены у микобионтов ЭрМ, и, по-видимому, выполняют те же функции в природных условиях, что неудивительно, так как доминирующие виды-доминанты бореальных лесов и Вересковые часто встречаются совместно в одних и тех же почвенных горизонтах (Hobbie et al., 2001; Read et al., 2004). Способность ЭМ

*Таблица 15*. **Внеклеточные ферменты грибов эрикоидной (ЭрМ) и эктомикоризы (ЭМ)*** (по Read et al., 2004).

| Процесс | Субстрат | Ферменты и ферментные комплексы | Тип микоризы |
|---|---|---|---|
| Разложение кутикулы | Кутин, липиды, воск | Эстераза жирных кислот | ЭМ |
| Разложение растительной клеточной стенки | Пектин | Полигалактуроназа | ЭМ, ЭрМ |
| | Целлюлоза | Целлюлаза | ЭМ, ЭрМ |
| | Целлобиоза | Целлобиогидролаза | ЭМ, ЭрМ |
| | Гемицеллюлоза | Ксиланаза и др. | ЭМ, ЭрМ |
| Окисление фенолов и таннинов | Монофенолы | Тирозиназа | ЭМ |
| | Полифенолы | Лакказа | ЭМ, ЭрМ |
| | | Катехолоксидаза | ЭрМ |
| | | Пероксидаза | ЭМ |
| Гидролиз лигнина | Лигнин | Лигназа | ЭрМ |
| | | Mn-зависимая пероксидаза | ЭМ |
| Разложение белков | Белок | Кислая пероксидаза | ЭМ |
| | | Кислая протеиназа | ЭМ, ЭрМ |
| Отщепление органического фосфата | | Кислая фосфатаза | ЭМ, ЭрМ |
| | | Фосфодиэстераза | ЭрМ |

* В ряде случаев результаты были получены косвенными методами – обнаружением гена, ответственного за синтез данного фермента или путем наблюдения усиления роста тестовой культуры при внесении данного субстрата. Ссылки на оригинальные исследования см. в указанной работе (Read et al., 2004).

грибов к деполимеризации сложных органических соединений ниже, чем у других групп грибов. Невозможность большинства микобионтов ЭМ проникать через клеточные стенки клеток растений-хозяев, возможно, частично объясняется катаболитной репрессией образования целлюлазы, происходящей из-за большого притока глюкозы от растения, но, в любом случае, целлюлазная активность ЭМ грибов всегда очень низка.

Предполагается, что у микобионтов АМ сапротрофная активность мала, но этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении, причем необходимы данные о АМ в природных сообществах, а не в агроценозах. Тем не менее, в некоторых условиях АМ грибы могут быть вовлечены в процессы разложения подстилки и поглощение аминокислот и катионов аммония. Обеспечение доступа к аммонию может иметь важное экологическое значение для растений в сообществах на кислых, богатых органическими соединениями почвах, как, например, в некоторых тропических фитоценозах (Read, Perez-Moreno, 2003). Для АМ грибов также была показана способость к утилизации органического азота, хотя влияние микоризообразователя на эффективность поглощения растением азота из органических субстратов в данном типе микориз преимущественно косвенное (Hodge, 2003).

## Фосфорный обмен

Наиболее велика роль микориз в обеспечении растения-хозяина соединениями фосфора в связи с низкой лабильностью ортофосфатных ионов в почве (Azcón et al., 2001). Фосфор в почве находится в неподвижном состоянии и недоступен растениям даже при наличии градиента (например, в лесной подстилке). В фитоценозах микоризы различных типов служат одним из главных каналов экстрагирования фосфора и вовлечения его в пищевой цикл растений. АМ не повышают плодородность почвы, они только увеличивают доступность питательных веществ для растений-хозяев (Kothamasi et al., 2001). У микоризных растений по сравнению с НМ значительно увеличивается поглощение фосфора (Brundrett et al., 1996; Harley, Smith, 1983 и др.). Экспериментально показано, что ЭМ тяжи способны поглощать фосфор и воду из почвы и транспортировать их на

значительные расстояния (Duddridge et al., 1980). Для эвкалипта, образующего смешанные ЭМ/АМ симбиозы, показано, что в микоризованном растении концентрация фосфора в надземной части на 40% превышает концентрацию в НМ (Brundrett et al., 1996).

Усиление поглощения микоризным растением фосфора возможно благодаря следующим механизмам: увеличения эксплуатируемого объема почвы за счет экстраматрикальных гиф микобионта; меньшего диаметра гифы сравнительно с корнем (грибные гифы примерно в 10 раз тоньше, чем корни), что ведет к увеличению площади поглощения и к большей скорости тока внутрь на единицу площади; образования полифосфатов микоризными грибами и снижения таким образом концентрации фосфора внутри гифы; образования органических кислот и фосфатаз, катализирующих высвобождение фосфора из органических комплексов (Marschner, Dell, 1994). Помимо того, фосфатазная активность микроорганизмов ризосферы микоризных растений выше, чем у НМ (Dodd et al., 1987). Мицелий АМ грибов способен усиливать поглощение растением-хозяином труднорастворимых неорганических соединений фосфора за счет синергистических взаимодействий с другими микроорганизмами (см. Микоризосфера: биотические связи микоризных грибов).

В ЭМ 80–90% фосфора накапливается в микобионте в виде полифосфатных гранул в вакуолях, а остающиеся 10–20% переходят в растение в неорганической форме – в виде ортофосфат-ионов (Harley, 1989; Read, 1984). Накапливаемый в ЭМ чехле фосфор может быть использован, если нет поступления извне. После всасывания фосфора и накопления полифосфатов происходит быстрое включение его в нуклеотиды и сахарофосфаты. Полифосфаты транспортируются, они могут образовывать механизм для взаимного обмена углеводов и фосфатов между симбионтами: углеводы (продукты фотосинтеза) фосфорилируются фосфором из полифосфатов, превращаясь в сахарофосфаты, и выделяются ортофосфат ионы. Таким образом достигается локальное снижение внутренней концентрации моносахаридов и повышение внутренней концентрации фосфата у микобионта. в этих условиях внутрь пойдет сахар, а наружу фосфат (Harley, 1989). Позднее было показано, что поглощение фосфора и его транспорт к растению-хозяину зависит от доступности органических соединений растения-хозяина, транспортируемых к микобионту (Bücking, Heyser, 2003).

Для АМ симбиоза показан транспортный путь фосфора из поглощающих экстраматрикальных гиф. Поступление полифосфата во внутренний мицелий сопровождается увеличением активности полифосфат-киназы, полифосфатные гранулы исчезают из вакуолей в тонких веточках арбускул, и освобождающиеся полифосфаты путем активного транспорта передаются от микобонта к растению через матрикс зоны контакта и далее в клетки коры корня (Harrison, 1999; Rausch, Bucher, 2002; Read, 1984). Предполагается, что транспорт фосфора из грибных гиф в апопласт контактной зоны идет путем пассивного тока через анионные каналы грибной цитоплазматической мембраны. Тем не менее, в чистых культурах ЭМ грибов отток фосфора из гиф весьма слаб, и, вероятно, что в зоне контакта создаются особые условия, способствующие выходу фосфора в апопласт. Стимуляция оттока фосфора может происходить за счет увеличения общего потока фосфора в сторону апопласта или за счет снижения реабсорбции фосфора микоризообразователем из апопласта зоны контакта. Градиент с высокой концентрацией фосфора в гифах сети Гартига и низкой в клетках коры растения-хозяина может повысить транспорт фосфора в апопласт и снизить реабсорбцию гифами. Концентрации ионов – H, K и Ca также могут влиять на переход фосфора в апопласт. Усиливать его могут одновалентные катионы (K, Na), возможно, за счет открытия ионных каналов, а также углеводы (глюкоза усиливала транспорт фосфора из интраматрикальных гиф АМ гриба *Gigaspora margarita*) (ссылки на оригинальные исследования см. в Bücking, 2004). Было показано, что двухвалентные ионы (Ca, Mg) снижают влияние одновалентных путем закрытия ионных каналов, но более поздними исследованиями влияние Ca на транспорт фосфора не было подтверждено, а влияние Mg было связано с тем, что этот элемент участвует в метаболизме полифосфатов у ЭМ грибов (Harrison, 1999; Bücking, 2004). О структуре и функциональных связях белков-переносчиков фосфора и возможной пост-трансляционной регуляции активности переносчиков известно мало (Rausch, Bucher, 2002).

## Азотный обмен

Поглощение и накопление азота в микоризах тесно связано с метаболизмом фосфора. Азотфиксация у Бобовых усиливается колонизацией микоризообразующими грибами, что впервые было отмечено уже в 1944 г. (Asai, 1944 – цит.

по Harley, 1989). В настоящее время предполагают, что это связано с доступностью фосфора, т.к. фосфаты играют важную роль в процессе бактериальной фиксации азота. В отличие от фосфора, азот подвижен и хорошо растворим, поэтому роль микориз в его поглощении не столь заметна. Относительно АМ получены противоречивые данные, не показано значительное увеличение поглощения азота по сравнению с НМ растениями. АМ грибы способны восстанавливать нитраты. Из-за высокой подвижности нитрат-ионов считалось, что на их поглощение микобионты АМ не влияют. Тем не менее, недавно появился целый ряд исследований с применением радиоактивных меток (15N), демонстрирующих, что нитраты могут поглощаться из почвы и транспортироваться в клетки растения экстраматрикальными гифами АМ грибов (ссылки на оригинальные данные см. в Azcón et al., 2001).

Для ЭМ недавно отмечено небольшое увеличение поглощения азота. Азот в почве находится в трех формах: катионы аммония, органические азотсодержащие вещества и нитрат-ионы. В эвтрофных почвах, где имеется нитрат, микоризные растения поглощают азот не более активно, чем НМ (Harley, 1989). Особенно это касается АМ, которая доминирует в таких местообитаниях. В местах обитания Вересковых или широколиственных или хвойных лесах умеренной зоны нитрат обычно присутствует в малом количестве, имеется аммоний и органические азотсодержащие соединения (Read et al., 2004). В гумусированных лесных почвах мало нитрат-ионов, много катионов аммония и азота в органической форме. Катион аммония в 10 раз более подвижен, чем ортофосфат-ион, но необходим растению в количествах примерно в 10 раз больших. В кислых почвах, где низка бактериальная активность и высокое содержание фенолов, нитрат-ион заменяется на катион аммония (Harley, 1989).

Изотопным методом показано, что неорганический азот, поглощаемый микобионтом из почвы, преобразуется в аминокислоты, транспортируется из свободного мицелия в интраматрикальный в виде аргинина, но передается растению без углерода – в форме аммония. В соответствии с этим, гены первичной ассимиляции азота экспрессируются преимущественно в свободном мицелии, в то время как экспрессия генов, связанных с разложением аргинина, наиболее высока в интрарадикальном мицелии. Экспрессия генов сильно меняется в ответ на разную доступность и форму азота.

Недавними исследованиями был обнаружен грибной переносчик аминокислот (AmAAP1) из микоризы тополя с *Amanita muscaria*. Экспрессия гена, кодирующего этот белок, 10-кратно увеличивалась в отсутствие источника азота, который может быть усвоен микобионтом. Было показано высокое сродство этого переносчика к широкому кругу субстратов, а динамика экспрессии его гена свидетельствует о том, что эта транспортная система более приспособлена к поглощению аминокислот, чем к экспорту их в растение (Buscot et al., 2000). Возможная связь между фосфорным и азотным обменом – присоединение аргинина к полифосфатам – форме фосфора, в которой он транспортируется от микобионта к растению (Govindarajulu et al., 2005).

Избыток азота в почве может изменить характер взаимоотношений между симбионтами. В ходе экспериментов с внесением удобрений, проводимых и в природных хвойных лесах и в горшечных культурах, выяснилось, что при повышенных концентрациях азота развитие микориз снижается. Наиболее вероятно, что это следствие снижения накопления продуктов фотосинтеза в корне, если ограничен синтез углеводов. У растений избыток азота может вызывать прекращение формирования из продуктов фотосинтеза запасных веществ, таких как крахмал или сахароза, а происходит их перевод в форму аминокислот для синтеза белков (Champigny, 1995 – цит. по. Buscot et al., 2000). При ограниченной фотосинтетической фиксации углерода увеличение количества азота приводит к переходу от глюконеогенеза к гликолизу. Снижение скорости образования сахарозы влияет на транспорт углерода к микоризным окончаниям, что не может не оказывать влияния на весь симбиоз (Buscot et al., 2000). Увеличение содержания азота в почве способствует снижению образования плодовых тел ЭМ грибами и снижению видового разнообразия ЭМ сообществ (Termorshuizen, Schaffers, 1987).

АМ грибы также способны снабжать растение ионами Zn и Cu (Harley, 1989; Koide, Mosse, 2004; Marschner, Dell, 1994). Относительно поглощения таких элементов как K, Ca, Mg данные немногочисленны и противоречивы. Предполагается, что ЭМ чехол частично задерживает их проникновение в кору корня (Bücking et al., 2002).

Максимально активный транспорт веществ между симбионтами в одну и другую стороны может иметь значительный временной разрыв. Например, максимальный транспорт фосфора в ЭМ происходит в короткий период сразу

после колонизации, а количество переносимого углерода повышается до максимума на несколько недель позже, т.е., баланс между выгодами и затратами каждого из симбионтов в природных условиях меняется в течение года (ссылки на оригинальные данные см. в Jones, Smith, 2004). Так, осенью потребность микобионтов ЭМ в углероде возрастает в связи с формированием крупных плодовых тел и экстраматрикального мицелия (Wallander et al., 2001 и др.). Еще одним примером может служить повышенная потребность растения-хозяина в минеральных элементах в период раскрывания почек, когда возможность предоставлять микобионту органические соединения у растения ограничена (Jones, Smith, 2004).

## Защита корневых систем от патогенных почвенных микроорганизмов

Защитной функции микоризы посвящено множество исследований (Marx, 1969; Кивиниеми, 1980; Graham, 1988 и мн. др.). Большинство авторов полагают, что микоризы предотвращают проникновение в корень патогенов, хотя имеются и противоположные данные. Формирование микоризы снижает поражаемость растения корневыми патогенами грибной природы, но может стимулировать инфекцию другими паразитами. Например, АМ растения повилика заражает в большей степени, чем НМ, хотя биомасса пораженных АМ растений все равно была выше, чем у НМ, несмотря на наличие паразита. Некоторыми исследованиями показано, что фитопатогенные грибы, поражающие надземную часть растений также лучше развиваются на микоризованных растениях. Есть данные о большей поражаемости микоризных растений вирусами сравнительно с безмикоризными (Dehne 1982). Тем не менее, в отличие от эндопаразитов АМ грибы не способствуют переносу вирусной инфекции от одного растения к другому (Jabbaji-Hare, Stobbs, 1984 – цит. по Kothamasi et al., 2001). Однако, следует принимать во внимание то, что подобные исследования возможны только на растениях, выращенных в культуре и обладающих факультативными микоризами, не имеющими для растения столь большого значения, как облигатные микоризные симбиозы в природных условиях (Jones, Smith, 2004).

Защита растения-хозяина от корневых патогенов может быть обусловлена как общим улучшением состояния растения и повышением его жизнеспособности, так и осуществляться посредством ряда механизмов. До того как поглощение фосфора станет достаточным (до того, как сформирован микоризный симбиоз), корню угрожает инвазия патогенов, т.к. клеточная проницаемость возрастает за счет истощения фосфолипидов в мембранах и максимального выделения экссудатов. При поглощении фосфора гифами микобионта АМ увеличивается содержание фосфора в корне, снижается проницаемость мембран, и сокращается количество корневых экссудатов за счет утилизации их микобонтом (Graham, 1988). Выделяют следующие механизмы, лежащие в основе защитной функции микоризы: утилизация микобионтом корневых экссудатов, привлекающих патогены в корневую систему; создание механического барьера для патогена в виде ЭМ чехла (среди корневых патогенов мало видов, способных одновременно паразитировать на грибах и обладающих специфичными ферментами); выделение микобионтами биологически активных веществ, подавляющих развитие патогена (ингибиторное влияние летучих веществ, выделяемых *Suillus*, *Rhizopogon*, *Lactarius* на Phytophthora и *Pythium* ); индукция защитных реакций – стимуляция выработки защитных веществ (умеренная защитная реакция на внедрение микобионта – выработка хитиназ у всех типов микориз, хитозаназ и β-1,3-глюконаз у АМ, фенолов, этилена); привлечение в ризосферу растения-хозяина популяций микроорганизмов, выполняющих защитные функции* (Frey-Klett et al., 2005; Graham, 1988; Kothamasi et al., 2001; Linderman, 1988; Marx, 1969; Morandi, 1996; Newsham et al., 1995; Pozo et al., 2002;Zak, 1964).

У АМ растений ткани лигнифицированы в большей степени, чем у НМ, для предотвращения проникновения микобионта в слои ткани глубже корового. Этот же механизм может сдерживать и внедрение патогена (Dehne 1982). Также у АМ растений в сравнении с НМ повышено содержание аминокислот, в особенности аргинина, который в смеси с корневыми экстрактами АМ растений снижает продукцию хламидоспор у фитопатогенного микромицета Thielaviopsis basicola (Kothamasi et al., 2001).

* Более подробно о взаимоотношениях микобионтов с микроорганизмами в ризосфере растения-хозяина см. Микоризосфера: биотические связи микоризных грибов.

## Прочие функции микоризы в жизни растения-хозяина

Роль микоризы в жизни растения полифункциональна (Daniell et al., 1999). Помимо отмеченных выше функций показана регуляция микоризой фотосинтеза растения (повышение проницаемости мезофилла для углекислого газа, увеличение концентрации хлорофилла в листьях) (Smith, Read, 1997), улучшение водного режима растений, препятствующее высыханию (Augé, 2001; Kothamasi et al., 2001) и повышение устойчивости к засолению (за счет более высокого осмотического давления в гифах грибов сравнительно с клетками корней), а также снижение поступления металлов в побеги растений (Harley, Smith, 1983; Leyval et al., 1997; Read, 1984; Straker, 1996). Микобионты ЭрМ играют важную роль в защите растений-хозяев от токсичных металлов, таких как медь и цинк, растворимость которых при низкой кислотности значительно повышается, и для растений создается угроза интоксикации. Устойчивость основана на способности микобионта встраивать металлы в свою клеточную стенку. Функциональные группы, ответственные за связывание металлов – карбоксильные остатки пектиноподобных веществ, которые создают чехлы на поверхности гиф. Интересно, что эти вещества присутствуют также и внутри клеток растения в контактной зоне, что создает большую площадь поверхности, на которой происходит встраивание металлов в комплексы (Read, 1984). Содержание токсичных металлов в почвах в высоких концентрациях может препятствовать микоризообразованию. Особым механизмом обусловлена устойчивость ЭрМ растений к загрязнению мышьяком. Арсенат, являясь аналогом фосфата, транспортируется через мембрану по фосфатному пути у многих грибов и растений. Микобионты ЭрМ способны накапливать арсенаты, но при этом восстанавливать их до арсенитов и выводить из гиф. Таким образом, гриб способен накапливать фосфаты и транспортировать их к растению, одновременно исключая токсичные вещества (Sharples et al., 2000). АМ грибы способны защищать растение от поступления токсичных металлов, абсорбируя металлы из тканей растения в свои клетки. У *Pteridium aquilinum* гифы микобионта в коре содержали металлы в больших концентрациях, чем цитоплазма растения. Такие металлы как Al, Cd, Fe, Ti были обнаружены в полифосфатных гранулах (Turnau et al., 1993).

Растения, обитающие на засоленных почвах, подвергаются физиологическому стрессу. Ионы $Na^+$ и $Cl^-$ в высоких концентрациях токсичны для растения: они нарушают структуру ферментов, повреждают клеточные органеллы, ингибируют синтез белков и создают дефицит ионов. АМ грибы способны повышать устойчивость к засолению не-галофитных растений. Возможные механизмы включают усиление синтеза растением полиолов, стимуляцию роста корней и общее улучшение питания растения (Juniper, Abbott, 1993).

Микобионты ЭрМ защищают растения также путем защиты от токсичных фенольных соединений, посредством перевода их в нерастворимые формы с помощью различных оксидаз (Cairney, Meharg, 2003).

## Микоризы в биогеоценозах

**Предоставление растению-хозяину преимущества в конкурентной борьбе.**

Доминанты фитоценозов, как правило, высокомикотрофные виды. Микориза способствует их процветанию помимо повышения жизнеспособности, посредством снижения внутривидовой конкуренции за счет перераспределения веществ через мицелиальную сеть, а также путем прямого антагонизма микоризообразующих грибов и видов не-хозяев при высоком содержании грибных пропагул в почве (Allen et al., 1989; Booth, 2004; Harley, 1989; Kothamasi et al., 2001). Создавая преимущества для растений-хозяев за счет несовместимых видов, гриб-микоризообразователь гарантирует себе постоянный приток органических соединений.

Изменение в соотношении концентраций питательных веществ в виде органических или неорганических соединений может создавать преимущества в конкуренции растениям с определенным типом микориз. Например, увеличение доступности неорганического азота ослабляет конкурентные преимущества ЭМ и ЭрМ растений и создает условия для развития АМ видов растений. Этим хотя бы частично может объясняться резкое увеличение численности видов рода *Acer* во многих эвтрофицированных лесах Нидерландов. Сравнительно высокое содержание азота в листьях клена возможно способствует их быстрому разложению в подстилке, создавая условия для развития АМ растений (Ozinga et al., 1997).

При высокой плотности растений, конкуренция между микобионтами их корневых систем

приводит к значительному снижению эффективности микориз в поглощении минеральных веществ из почвы, что вносит вклад в самопрореживание растений в природных популяциях (Jones, Smith, 2004; St. John, Coleman, 1983).

**Роль микоризных грибов в формировании и сукцессиях растительных сообществ**

Микоризные грибы принимают участие в сукцессионных изменениях сообщества, определяя их направление и влияя на видовое разнообразие растений (Gange et al., 1990). Закономерности растительной сукцессии определяются микоризной зависимостью растений и зависят от доступности микоризного инокулюма (Коваленко, 1994). Вначале нарушенные местообитания заселяются НМ растениями (например, видами семейств Brassicaceae и Polygonaceae), а затем они замещаются сначала факультативными, а затем и облигатными микотрофами. Сначала появляются, как правило, АМ растения. Сукцессия в значительной степени определяется количеством и качеством пропагул микобионтов, содержащихся в почве и созданием мицелиальных сетей, в которые вовлекается каждое вновь прорастающее растение (Kothamasi et al., 2001). Сукцессии местообитаний, потерявших растительность, но сохранивших пропагулы микоризообразователей в почве, будут зависеть от вероятности встреч симбионтов. ЭМ быстро восстанавливается после серьезных нарушений растительных сообществ, в отличие от АМ, которая за 25-30 лет не достигает исходной интенсивности (Ozinga et al., 1997). На сукцессии на вырубках, гарях и пр. сильно влияет наличие микориз в предшествующем сообществе. Сохраняющийся в почве мицелий микобионтов способствует восстановлению лесных сообществ после серьезных нарушений, а также может помогать быстрому восстановлению леса в «окнах» (Amaranthus, Perry, 1994). Типы микориз, доминирующие в сообществе на финальных стадиях сукцессии, будут различными для разных типов климата. В тропических регионах микоризные растения могут выступать в качестве пионерных видов в сообществе (Kothamasi et al., 2001).

В период формирования лесных фитоценозов происходит сукцессия микоризных грибов. Сукцессионные группировки ЭМ грибов соответствуют определенным стадиям сукцессионных рядов в конкретных местообитаниях и следуют за возрастом деревьев. Выделяют ЭМ грибы ранней и поздней стадии сукцессии, обитающие в молодых и старых лесах (Шубин, 1990). Грибы ранней стадии сукцессии образуют микоризы у сеянцев в нестерильной почве как из имеющегося в почве мицелия, так и из внесенного инокулюма (*Hebeloma*, Paxillus, *Suillus*, *Thelephora*, Laccaria, *Pisolithus*, *Rhizopogon*, Scleroderma, Inocybe) (Bowen, 1994). Грибы поздней стадии (Leccinum, Cortinarius, *Russula*, *Lactarius*, Amanita) в этих условиях не формируют микоризу или обеспечивают слабое микоризообразование. В естественных условиях грибы поздней стадии могут образовывать микоризы у сеянцев только вблизи старых деревьев, образующими микоризы с этими видами, посредством мицелиальных тяжей (Шубин, 1990; Bowen, 1994).

Относительно того, в каких лесах – старовозрастных или молодых – видовое разнообразие и количество образуемых плодовых тел ЭМ грибов выше существуют различные мнения (Frankland, 1998). Некоторые исследователи считают, что максимальное разнообразие свойственно лесам возраста 20–40 лет, когда максимален запас лесной подстилки и деревья достигают пика дефицита питательных веществ (Kost, 1992; Smith et al., 2002). С возрастом продуктивность сообщества снижается и уменьшается видовое разнообразие и активность плодоношения микобионтов. Существует и противоположное мнение, что накопление органических соединений в почве может вызвать снижение видового разнообразия ЭМ грибов (Baar, Kuyper, 1993 – цит. по Frankland, 1998). Вполне возможно, что это противоречие будет снято, если учесть сукцессионные стадии биоценозов, где были проведены различные исследования, посвященные этому вопросу. Причины сукцессии ЭМ грибов до сих пор неясны, хотя среди них могут быть накопление слоя органики и изменения в доступности азотсодержащих соединений (Goodman, Trofymow, 1998).

Микоризы определенного типа доминируют в определенных фитоценозах и различаются в разных широтах (Read, 1984; Read, Perez-Moreno, 2003). С возрастающей сезонностью климата и некоторым поверхностным высыханием почвы, хвойные деревья становятся доминантами растительных сообществ, замещая кустарники из Вересковых, хотя некоторые теневыносливые кустарнички, например, виды рода *Vaccinium*, продолжают доминировать в травяно-кустарничковом ярусе. Далее хвойные леса сменяются широколиственными с доминированием *Quercus* и *Fagus*, в то время как хвойные исключаются. Из-за сравнительно быстрого разложения подстилки из листьев этих древесных пород и их

высокой основности, органический компонент в почвах сокращается и снижается кислотность. Появляются бурые лесные почвы. Среди типов микориз еще доминирует ЭМ и образуется много вегетативного мицелия микобионтов ЭМ, но его количество по градиенту сокращается. В некоторых буковых лесах мицелиальные соединения микоризных чехлов с почвой почти отсутствуют (Harley, Smith, 1983). Это связано с тем, что при быстром разложении лиственной подстилки нет проблемы поиска питательных веществ посредством обширной наружной мицелиальной сети. Климатические условия, наиболее благоприятные для доминирования АМ растений – быстрый оборот в почве органических соединений и высокая скорость испарения (Read, 1984).

Тип микоризы влияет на разнообразие растительного сообщества. Хвойные леса северных широт могут содержать более тысячи видов ЭМ грибов и несколько доминантных видов ЭМ растений. В тропическом листопадном лесу в Мексике с более 1000 видов растений ассоциировано менее 25 видов АМ грибов. АМ грибы более обильны в почвах с низким содержанием органических соединений по сравнению с ЭМ. В то время как микобионты ЭМ обладают высоким таксономическим разнообразием, микобионты АМ характеризуются разнообразием физиологическим. Разные виды АМ грибов могут быть активны на одном растении-хозяине в разные периоды вегетационного сезона (Read, Perez-Moreno, 2003).

Растения с ЭрМ обладают минимальным содержанием веществ в побегах, самой низкой сравнительной скоростью роста, их подстилка разлагается наиболее медленно. ЭМ растения обладают средней скоростью роста и содержанием веществ, подстилка также медленно разлагается. АМ растения обладают наиболее высокими показателями (Read et al., 2004).

**Участие в круговоротах биогенных элементов и их интенсификация**

Микориза – один из способов извлечения растениями из окружающей среды материальных условий для своего существования, ее посредством осуществляется ускорение миграций биогенных элементов, нужных растению. Дефицитность биогенных элементов в экосистеме компенсируется их включением в круговорот микоризой. ЭМ грибы создают эффективную силу поглощения органических соединений, предотвращая избыточное накопление продуктов фотосинтеза растениями и снова возвращая их в круговорот веществ (Setala et al., 1999). Например, биомасса микориз *Pseudotsuga menziesii* может достигать в верхних 15 см почвы количества 11333 кг/га. Оборот веществ в мицелии происходит в 5 раз быстрее, чем в лесной подстилке, и таким образом микоризы производят большую часть оборота органического вещества в лесных растительных сообществах (Fogel, Hunt, 1979). Возврат микоризами азота, фосфора и калия в подстилку в 4–5 раз больше, чем таковой от корней (Fogel, Hunt, 1983). В хвойных лесах Северной Америки почти 100% тонких корней первого порядка микоризованы, срок жизни этих корневых окончаний порядка 108 дней, и даже без учета обильных сетей экстраматрикального мицелия они составляют 56% от общей продукции ценоза (Read et al., 2004).

В почвах, где недостаточно азота и фосфора (бореальные леса, вересковые пустоши), грибы – основной двигатель процессов поглощения минеральных веществ. Посредством влияния на состав органических соединений почвы ЭМ грибы влияют на баланс поглощения и накопления углерода в почве. Так как вместе тайга и верещатники составляют около 70% поверхности суши Северного полушария, и в их почвах содержится величайший запас углерода, то климат планеты и даже ее будущее зависит от взаимоотношений растений-доминантов этих экосистем с микроорганизмами (Read et al., 2004).

В болотных почвах опад растений из сем. Вересковых – доминантов фитоценозов, содержит азота и фосфора на 75% меньше, чем опад лиственных лесов умеренных широт, для которых характерны высокие значения отношения C:N, что также снижает скорость разложения подстилки. Накопление большого количества органических соединений ведет к освобождению карбоксильных анионов и закислению почвы, ингибирующему реакции нитрификации. Таким образом, $NH_4^+$ становится основным источником неорганического азота (Read, 1984). При низких уровнях минерализации в почвах верещатников основная часть азота находится в составе органических молекул. Концентрация ортофосфатов в почвах такого типа крайне низка, однако, уровень органического фосфора может достигать 90% в альпийском гумусе (Straker, 1996). Ферменты микоризных грибов способны к минерализации подстилки, изменению количества и состава органических веществ. Некоторые виды ЭМ грибов осуществляют процессы выветривания (Landerweert et al., 2001). Работами А. Рослинг показано, что по меньшей мере, 50% видов

ЭМ грибов, обнаруженных в подзолистых почвах на юге Швеции, приурочены исключительно к минеральным почвенным горизонтам (Rosling et al., 2003).

Обилие мицелия ЭМ грибов и микоризных окончаний в лесных почвах (до 1,2 млн. на 1 м$^2$) и подстилке создает значительный запас органического вещества, сопоставимый с вкладом растений. Экстраматрикальные гифы ЭМ грибов могут составлять до 30–40% общей микробной биомассы в бореальных хвойных лесах (Högberg, Högberg, 2002; Wallander et al., 2001). Вклад ЭМ грибов в круговорот углерода в лесных экосистемах очень велик. От ЭМ в почву поступает свыше 50% органического вещества (Fogel, Hunt, 1979; Dahlberg et al., 1997). В круговороте азота через корни проходит почти в 6 раз более азота, чем через подстилку (Ruess et al., 2003 – цит. по Read et al., 2004). Принимая участие в извлечении N и P из органических полимеров, ЭМ грибы увеличивают отношение C : N и C : P в подстилке и таким образом способствуют удержанию углерода в почвах (Read, Perez-Moreno, 2003).По сравнению с умеренными лесами, в бореальных подавляющее количество $CO_2$ почвы и ежегодного оборота питательных веществ появляется в результате процессов, происходящих в микоризных окончаний (Read et al., 2004).

Для понимания роли микоризообразующих грибов в круговоротах веществ в экосистемах, важно учитывать их взаимоотношения с грибами-сапротрофами. Соединения, получаемые сапротрофными грибами и бактериями после смерти этих организмов становятся доступными микобионтам микориз. Прямой антагонизм микоризных грибов или их контакт с мицелием сапротрофов и последующий транспорт веществ в мицелий микоризообразователей может оказывать значительное влияние на функционирование сапротрофных сообществ (Lindahl et al., 1999). По крайней мере, *in vitro*, показано подавление симбиотрофами сапротрофных видов при совместном произрастании (Baar, Stanton, 2000).

В 1970-х гг. бытовало мнение о том, что ЭМ корни замедляют в зоне своего действия разложение подстилки путем вытеснения и подавления микобионтами ЭМ сапротрофных грибов (Gadgil, Gadgil, 1971; 1975). В настоящее время большинство исследователей не поддерживает эту точку зрения, в том числе и потому, что многими примерами подтверждена высокая сапротрофная активность самих ЭМ микобионтов. Встречаются сообщения о том, что ЭМ деревья способствуют обеднению и закислению почвы, т.к. симбионты микоризы, замыкая обмен веществами друг на друге, выводят углерод и другие элементы из круговорота в экосистеме. Очевидно, что подобный эффект наблюдался только в почвах с исходно низким содержанием питательных веществ (Harley, 1989). В круговороте углерода также активно принимает участие почвенная фауна. Плодовыми телами ЭМ грибов питаются многие позвоночные и беспозвоночные животные.

Мицелий АМ грибов в тропических и субтропических регионах часто бывает доминирующим компонентом микробного сообщества почвы, и запас органического вещества в нем может составлять от 50 до 900 кг/га (Camargo-Ricalde, 2002; Zhu, Miller, 2003). В равнинном тропическом лесу гломалин-подобные белки содержат до 3,2% общего углерода почвы и 5% азота на глубине до 10 см (Rillig et al., 2003).

Благодаря своей роли в круговороте веществ, сохраняя питательные веществ в пределах биогеоценоза, микоризы повышают продуктивность сообщества (Newman, 1988).

**Интеграция сообщества в единое целое, перераспределение биогенных веществ**

ЭМ – «диффузный симбиоз», т.к. у обоих партнеров остается большая часть организма, которая не связана напрямую с симбионтом и может свободно соединяться с другими, неродственными предыдущим симбионтами. Экстраматрикальный мицелий в микоризе играет важную роль в биогеохимических циклах, влияет на состав растительных сообществ и функционирование агроценозов. Микоризные мицелиальные «сети» (ММС) – наиболее динамичные и функционально разнообразные элементы симбиоза. В них, по последним исследованиям, поступает 10% или более продуктов фотосинтеза растений-хозяев. Они также составляют 20–30% биомассы микроорганизмов почвы, недоучитываемой стандартными методами. Микоризный мицелий представляет собой широкий путь сквозь почву для потоков углерода и минеральных веществ, часто насчитывающий десятки метров на 1 г почвы (Leake et al., 2004a).

Десятки видов ЭМ грибов могут находиться в корневой системе одного дерева, и, наоборот, один микобионт способен взаимодействовать со многими особями растений как одного вида, так и разных видов, так что в большинстве микоризных ассоциаций обмен происходит не между двумя симбионтами, а между значительно боль-

шим количеством особей. (Amaranthus, Perry, 1994; Barker et al., 1998; Bruns et al., 2002). Таким образом создается простейшая микоризная сеть (Рис. 6а,б). Сложность ММС возрастает с увеличением числа видов микобионтов, частоты соединений и числа видов растений (Simard, Durall, 2004). Также сложность мицелиальных сетей повышается с учетом взаимодействий с другими группами почвенной биоты – бактериями, микромицетами, нематодами и пр. Так как мицелий анастомозирует и соединяет большое количество растений, транспорт воды и минеральных веществ по нему может идти во множестве направлений – к разным растениям, объединенным единой ММС (Read, 1984). Не все обмены веществами равномерны: «затраты» на некоторые симбионты выше, чем «прибыль» от них, что является возможной причиной специфичности ряда микоризных симбиозов (Рис. 6а,б). Наиболее яркий пример – микогетеротрофы, в сторону которых направлены оба потока: и органических, и минеральных веществ от микобионта (Рис. 6в). Возможны ситуации, когда микобионт, наиболее подходящий для роста и развития растения, в свою очередь получает наибольшую выгоду от симбиоза с совсем другим растением, и наоборот. Через ММС, объединяющие растения не только разных видов, но и разных ярусов в лесных ценозах, осуществляется транспорт углерода от растений к другим организмам (обмен с грибами-сапротрофами) или перераспределение продуктов фотосинтеза между растениями(Newman, 1988). Часто такие «микоризные сети» образуются между деревьями, образующими первый ярус в лесах, или между взрослыми деревьями первого яруса и подроста под пологом (Amaranthus, Perry, 1994; Booth, 2004; Horton, Bruns, 1998; Horton et al., 2005; Kennedy et al., 2003; Read, 1984 и др.). ММС могут охватывать площади до нескольких квадратных метров и способны перераспределять дефицитные ресурсы между особями, соединенными мицелием (Newman, 1988; Simard et al., 1997). Показано, что азотные соединения движутся по сети в сторону растений с высокой потребностью в азоте (Booth, 2004). Органические соединения движутся в основном по градиенту – в сторону растения, находящегося в затенении, и транспорт зависит от уровня частоты физического контакта корня и мицелия или частоты мицелиальных связей, степени микотрофности растений, объединенных в сеть, фенологии микориз и потребности видов микобионтов в органических соединениях (Simard et al., 1997). У одного и того же растения некоторые микоризные окончания могут быть заселены микобионтами-генералистами, другие – специфичными микобионтами, а ряд корневых окончаний может быть лишен микориз, что создает ряд путей для обмена веществами в мицелиальных сетях (Simard et al., 1997).

Эксплуативные микоризы – несомненные примеры передачи органических веществ между корневыми системами растений посредством грибного мицелия, хотя физиологический механизм завершающего этапа транспорта – от гриба к растению остается пока неизвестным, и пока не продемонстрирован перенос углерода от АМ грибов к микогетеротрофам (Bidartondo et al., 2003; McKendrick et al., 2000). Ток органических веществ через мицелий может идти от одних видов растений к другим, от взрослых деревьев к сеянцам и от отмерших растений к живым, возвращая в круговорот биомассу, минуя многие этапы цикла и предотвращая утрату веществ из ценоза (Simard, Durall, 2004). Существование таких комплексов, объединенных мицелием микоризных грибов, заставляет по-новому взглянуть на такие проблемы, как конкуренция корневых систем за питательные вещества или влияние затенения (Harley, 1989). Некоторыми исследователями оспаривается экологическая значимость переноса органических соединений, хотя для микогетеротрофных растений она несомненна (Robinson, Fitter, 1999). В случае сообщества автотрофных растений свидетельства переноса веществ через мицелий менее очевидны (Taylor, 2006). Функционирование ММС и их влияние на растения, входящие в комплекс, объединенный мицелием, является предметом дискуссии. Рядом исследователей установлено, что сеянцы ЭМ растений лучше развиваются вблизи взрослых ЭМ растений того же или других видов (Booth, 2004; Horton, 1999 и мн. др.). Однако, есть мнение, что в случае переноса органических соединений между сеянцами и взрослыми растениями, сеянцы не только не получают никаких преимуществ, но состояние их значительно ухудшается, если они связаны мицелием с взрослыми особями по сравнению с микоризными сеянцами, растущими только вместе с микобионтом (Kytõviita et al., 2003). Это может объясняться наличием группы «дорогостоящих» микобионтов ЭМ, чьи потребности в органических соединениях выше, чем у других грибов, и не могут быть удовлетворены слабо фотосинтезирующими сеянцами. В свою очередь, микобионт в большей степени поддерживает рост того фитобионта, который поставляет больше органических соединений –

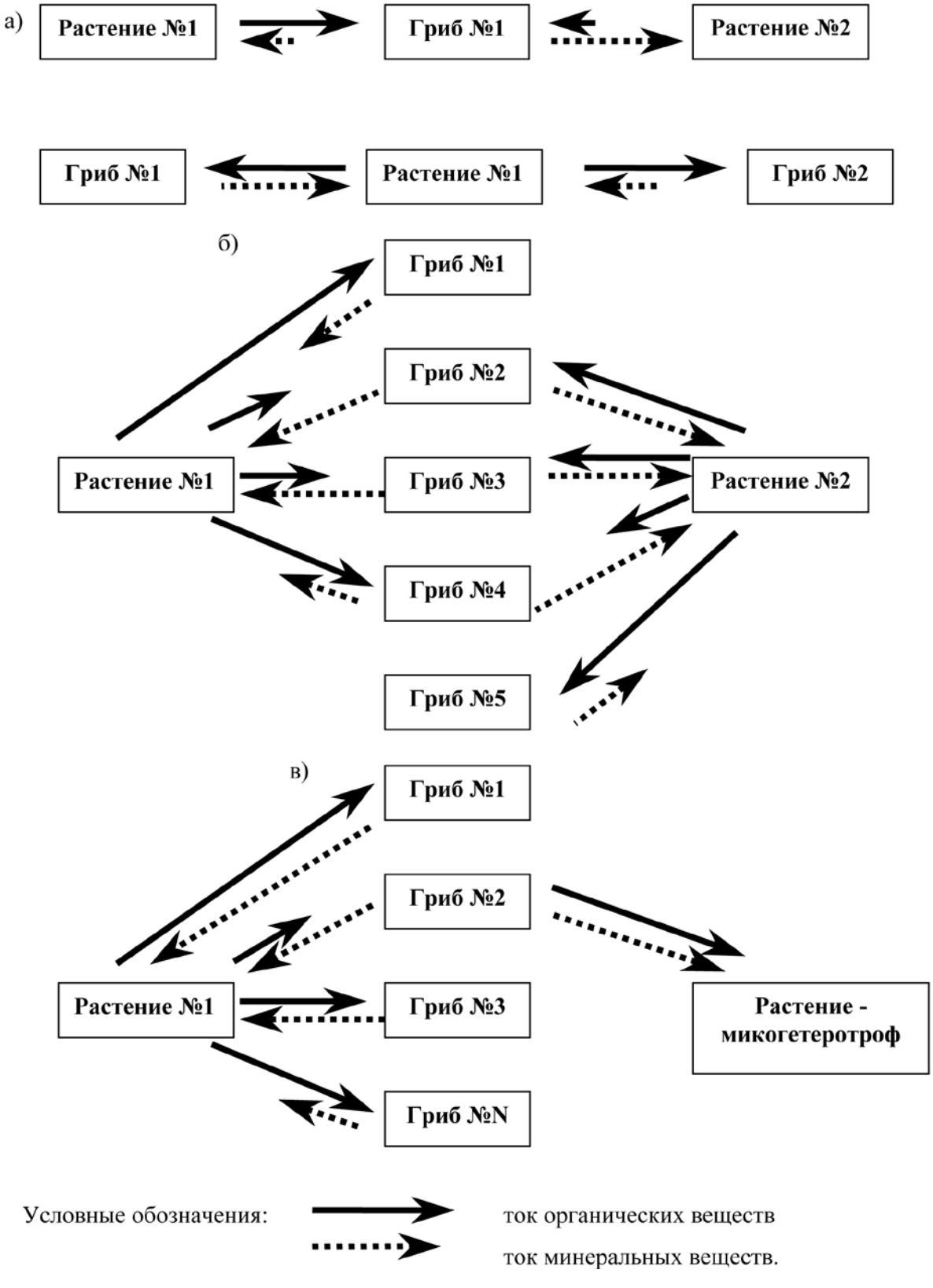



*Рис.6.* **Модели обмена веществами в микоризных сетях** (по Bruns et al., 2002)

т.е., более крупного, взрослого растения (Taylor, 2006). Также имеются данные, свидетельствующие о том, что у сеянцев микориза формируется *de novo*: микобионты образуются из спор. В любом случае, результат взаимодействия микобионта и растения будет зависеть от условий, особенно концентрации питательных веществ в субстрате, и видов симбионтов, и может быть весьма различным, а также меняться на протяжении развития симбиоза. По мнению С. Симард и Д. Дюраля, несмотря на множество исследований о развитии сеянцев, их состояние вблизи взрослых растений улучшается только благодаря общему повышению уровня микоризации, для которого образование ММС необязательно (Simard, Durall, 2004). Тем не менее, очевидно, что в условиях сильно нарушенных местообитаний развитие сеянцев вне мицелиальной сети происходит крайне редко (ссылки на оригинальные данные см. в Taylor, 2006).

Межвидовые различия в реакциях ювенильных растений на «микоризные сети» могут влиять на развитие растительного сообщества, обеспечивая успешное сосуществование одних древесных пород и ограничивая развитие других. Например, для смешанного леса умеренной зоны было показано подавление ЭМ мицелием развитие АМ вида *Acer* rubrum и стимуляция развития ЭМ видов древесных пород (Booth, 2004).

Совсем недавно в поле зрения исследователей попала подземная часть сообщества ЭМ грибов. Важным вопросом является протяженность мицелиальных сетей и их непрерывность. Предполагается, что механическое разрушение мицелия микофагами – один из главных факторов, определяющих протяженность мицелиальных сетей (Taylor, 2006).

Относительно АМ был продемонстрирован транспорт значительного количества фосфора и углерода от отмирающих корней к живым растениям по объединяющему их мицелию микобионтов АМ (Kothamasi et al., 2001; Ritz, Newman, 1985). Также возможен перенос по мицелиальным сетям азота – от растений-симбионтов азотфиксаторов (Бобовых) к прочим (Haystead et al., 1988). Транспорт в АМ сетях отличается от того, что наблюдается в ЭМ, и причины этого пока неясны. Также отмечен ряд различий между данными, полученными в полевых и лабораторных исследованиях.

ММС оказывают значительное разностороннее влияние на динамику растительного сообщества. Это влияние на приживаемость сеянцев вблизи взрослых деревьев путем более быстрой микоризации сеянцев, интеграции их в мицелиальную сеть, поддерживаемую другими растениями или могут доступ к пулу питательных веществ через ММС, восстановление видов в сообществе после нарушений, особенно при природном восстановлении бореальных и умеренных лесов, снижение конкуренции и повышение биоразнообразия путем перераспределения органических или минеральных соединений между растениями, влияние на микобионты микориз путем изменения требований гриба к питательным веществам, изменения градиента, накопления веществ и т.д., снижение потерь веществ из экосистемы путем сохранения их в виде живой биомассы, повышение продуктивности, стабильности и устойчивости экосистемы (Simard, Durall, 2004).

Конкуренция между растениями за минеральные вещества почвы осуществляется не между отдельными особями или видами растений, а между растениями, находящимися в единой ММС. Успех в конкуренции определяется скорее эффективностью микосимбиотрофии, чем взаимоотношениями растений (Brundrett, 1991). Микоризы снижают конкуренцию и привносят стабильность в сообщество, влияют на его разнообразие и видовой состав (Camargo-Ricalde, 2002; Rillig, 2004 и мн. др.). Предполагают, что направленность и сила этого воздействия зависит от того, насколько высокомикотрофны доминанты сообщества и прочие виды растений (Urcelay, Díaz, 2003). Возрастающее разнообразие микобионтов приводит к повышению видового разнообразия растений в сообществе и увеличению его продуктивности (Allen et al., 1995; Amaranthus, Perry, 1994; Ozinga et al., 1997; van der Heijden et al., 1998).

**Микоризосфера: биотические связи микоризных грибов**

Экссудаты корней содержат значительные количества низкомолекулярных органических соединений (аминокислоты, сахара, органические кислоты), привлекающие в корневую зону различные микроорганизмы и создающие в прикорневой зоне специфические условия обитания. Лоренц Хилтнер впервые обратил внимание на резкое увеличение численности микроорганизмов вблизи корней растений и в 1904 г. ввел термин «ризосфера» (Hiltner, 1904). Ризосферу можно определить как непосредственную зону влияния корневой системы. Позже было установлено повсеместное распространение этого явления, и увеличение количества микроорганизмов около корней растений получило название “ризосфер-

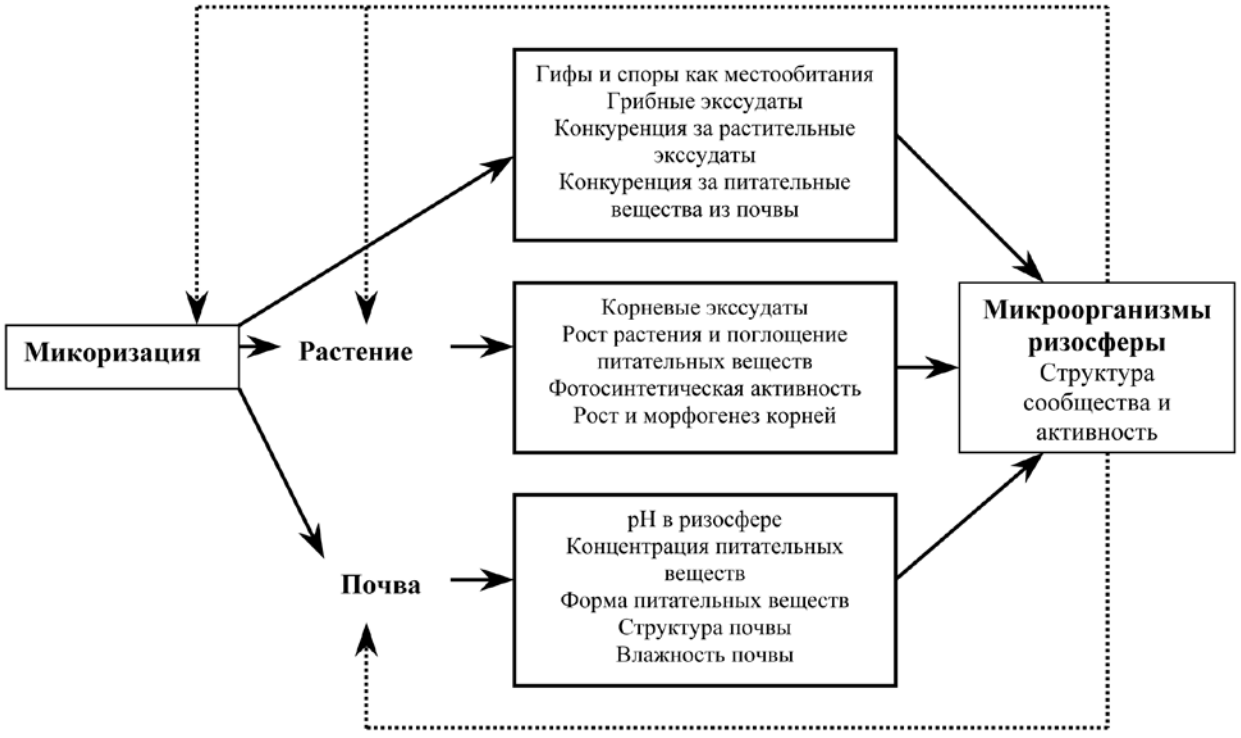



*Рис.7.* **Прямые и косвенные эффекты микоризообразования на структуру сообществ и активность микроорганизмов ризосферы** (по Timonen, Marschner, 2005).

ный эффект". Хилтнер установил, что численность бактерий и грибов увеличивается в ризосфере в 5–20 раз, а актиномицетов – в 2–12 раз (Hiltner, 1904). Корни обеспечивают микробиоту водой, питательными веществами (углеводами, аминокислотами, витаминами и др.), дают укрытие, обеспечивают аэрацию окружающей почвы, способствуют продвижению грибов и бактерий в толще почвы (Curl, Truelove, 1986). Корневая система и мицелий представляют собой континуум в почве, поэтому невозможно исследовать ризосферу, не принимая во внимание грибы-микоризообразователи. Таким образом, концепция ризосферы должна быть преобразована в случае большинства наземных растений в концепцию микоризосферы (Timonen, Marschner, 2005).

Понятие о микоризосфере было сформулировано в 1970-х гг. (Rambelli, 1973) по аналогии с ризосферой (Hiltner, 1904) и гифосферой – зоной влияния грибного мицелия (Staněk, 1984; Thornton, 1956). Существуют различные концепции микоризосферы. В 1958 г. появился термин «микоризасфера», которым обозначался «весь объем органических почвенных горизонтов, претерпевающий влияние микоризной ассоциации, включая прилегающую почву, на которую воздействуют экстраматрикальные гифы микобионта» (Rawlings, 1958). Другая концепция – микоризосфера как зона непосредственного влияния ЭМ чехла была предложена в 1967г. (Foster, Marks, 1967). По мнению Р. Саммербелла микоризосфера sensu Foster, Marks (1967) стала устоявшимся термином, тогда как термин, предложенный Роулингсом использовался мало (Summerbell, 2005). Тем не менее, в современных работах встречается употребление термина «микоризосфера» в смысле Rawlings (1958) (Filion et al., 1999) для обозначения общего объема почвы, претерпевающей влияние АМ ассоциации. Саммербелл предлагает пользоваться термином «микоризосфера» sensu Foster, Marks (1967) и термином «симбиоризосфера» для обозначения всего объема почвы (в широком понимании, включая растительные остатки), на который влияет присутствие микоризованной корневой системы (Summerbell, 2005).

Микоризосфера состоит из корня, гиф непосредственно связанного с ним микобионта, ассоциированных с ними микроорганизмов и почвы с их влияниями. Корни растений – доминирующий компонент этого сообщества, но многие ризосферные функции на самом деле выполняются либо усиливаются ассоциированными микроорганизмами (рис. 7). Микробное сообщество




*Рис. 8.* **Микоризные ассоциации как мультитрофный симбиотический комплекс** (по Brundrett et al., 1996).

осуществляет большинство процессов перевода питательных веществ в доступное состояние и их поглощения. Ризосферные микроорганизмы играют главную роль в защите от корневых патогенов, участвуют в поддержании структуры почвы и удержании воды и питательных веществ. Большинство организмов, выполняющих эти важнейшие функции до сих пор неизвестно. Микоризосферу можно определить как «зону влияния» микоризованного корня: корневой системы растения и свободного мицелия микобионта, т.е. влияние микоризосферы сочетает ризосферный и гифосферный эффекты (рис. 8). Гифосфера в данном случае состоит из свободного мицелия микоризных грибов, ассоциированных с ним микроорганизмов и окружающей почвы.

Колонизация микобионтом изменяет метаболизм корней растения-хозяина и, следовательно, количество и состав корневых экссудатов, выделяемых в почву. Грибы-микоризообразователи уменьшают приток корневых экссудатов в ризосферу путем отбора углеводных соединений непосредственно из клеток корней, до того как они достигнут почвы. В случае АМ в ходе проведения экспериментов различными исследователями были получены противоречивые данные: как подтверждающие вышесказанное, так и демонстрирующие отсутствие влияния микоризации на выделение экссудатов (Timonen, Marschner, 2005). ЭМ симбиоз *Laccaria laccata* оказывал различное действие в зависимости от вида растения-хозяина. В ходе обмена веществами симбионтов микориз происходит изменение состава сахаров, аминокислот и других органических кислот в корневых экссудатах (Laheurte et al., 1990; Rambelli, 1973). Вблизи микоризных корней меняются обменные процессы в популяциях микроорганизмов, т.к. в обмен включается еще и гриб-микоризообразователь (Мантейфель и др., 1950). Углеводы растения частично переходят в специфичные для грибов соединения, такие как трегалоза, маннит, арабит (Söderström et al., 1988). Эти и прочие (молочная, щавелевая кислоты) метаболиты грибов в свою очередь оказывают влияние на микоризосферу.

Микоризосфера предоставляет гораздо больше типов местообитаний, в том числе и уникальных, сравнительно с ризосферой *per se*. Например, ЭМ включает местообитания от зон контакта симбионтов до представленных исключительно грибными гифами микоризных чехлов и свободного мицелия. Многие из этих местообитаний неблагоприятны для почвенной биоты ввиду высоких концентраций органических кислот и вторичных метаболитов как грибного, так и растительного происхождения, но наличие большого количества доступных питательных веществ в виде экссудатов и продуктов лизиса, выделяемых симбионтами, предоставляет определенные преимущества. Кроме того, корни и структуры микобионта обладают поверхностями для прикрепления, а также закрытыми компартментами, где микроорганизмы защищены от выедания и засухи. Так как гифальные тяжи микоризных грибов соединяют корневые системы разных особей и видов растений, а также грибные скопления из различных почвенных местообитаний, они способствуют распространению микроорганизмов в почве и между корнями растений (Johansson et al., 2004; Timonen, Marschner, 2005). Физические, биохимические и микробиологические характеристики ризосферы и микоризосферы сильно различаются, что не может не влиять на состав и численность микробных сообществ в прикорневой зоне (Graham, 1988; Harley, 1948). Свободный мицелий микоризных грибов способствует агрегации почвенных частиц и модифицирует почвенную структуру, в отличие от ризосферы. В этих агрегатах обнаружены микромицеты, бактерии, актиномицеты и цианобактерии. Благодаря морфологическим изменениям, которые претерпевает корень в случае ЭМ, например, интенсификации ветвления, объем микоризосферной почвы больше, чем ризосферной.

Экстраматрикальные гифы трофически зависят от растения, но на их биомассу оказывают влияние микроорганизмы почвы и эдафические факторы, такие как pH, структура и плодородность почвы. (Linderman, 1988).

Микоризосфера – ее состав и функции – весьма важны для выживания и поддержания устойчивости практически всех наземных фитоценозов. К сожалению, ввиду недоступности корней и прикрепленных к ним гиф, изучение интактной микоризосферы затруднительно. Микоризные грибы взаимодействуют с широким кругом прочих почвообитающих организмов. Эти взаимоотношения могут иметь стимулирующий или ингибиторный характер, некоторые из них представляют собой конкуренцию, другие могут быть мутуалистическими. Влияние прослеживается на всех стадиях жизненного цикла грибов-микоризообразователей: от динамики численности спор (выедание, распространение, влияние на прорастание), через стадии колонизации корня до роста экстраматрикальных гиф (Fitter, Garbaye, 1994). Микоризосферные сообщества очень сложны, включают представителей почти всех царств, и большинство этих организмов остается пока неизвестным. Взаимодействия с микробными сообществами представляют большой интерес, т.к. некоторые микроорганизмы, ассоциированные с микоризой, могут дополнять ее функции (азотфиксирующие и растворяющие фосфаты бактерии). Актиномицеты вносят значительный вклад в круговорот сложных биополимеров, таких как лигноцеллюлоза, гемицеллюлоза, пектин, кератин, хитин. В настоящее время микоризу воспринимают не как симбиоз двух партнеров – гриба и растения – а как мультитрофный микоризный комплекс, включающий также сопутствующие микроорганизмы (Frey-Klett et al., 2005).

Внутри этих сообществ существуют многоуровневые взаимоотношения между организмами и связи каждого из них с условиями окружающей среды. Изучение видового состава микоризосфер и их физиологических функций все еще находится на начальном этапе, но в настоящее время продвигается значительно быстрее, в том числе, благодаря применению новых методов исследования. Наиболее изученными являются микоризосферы АМ и ЭМ ассоциаций.

**Бактерии и актиномицеты в микоризосфере**

Наряду с грибами – микоризообразователями бактерии являются наиболее хорошо изученной группой биоты микоризосферы. Многими исследователями отмечено резкое повышение численности бактерий и актиномицетов в микоризосфере, как и в ризосфере, и выявлены различия в составе микробных сообществ в этих двух местообитаниях (Bowen, Theodorou, 1979; Heinonsalo et al., 2000; 2001; Katznelson et al., 1962; Neal et al., 1964; Timonen et al., 1998 и др.). Считается, что экссудаты грибных гиф – преимущественный источник питательных веществ для бактерий, населяющих мицелий, микоризные окончания и плодовые тела грибов (Nurmiaho-Lassila et al., 1997; Danell et al., 1993; Rillig, 2004 и др.). Для микоризосферных бактерий показано участие в поглощении растением питательных веществ, стимуляция роста и защита растений от патогенов, а также фиксация азота. Среди бактерий в микоризосфере заметно увеличивается численность аммонификаторов (десятикратно), сахаролитиков и флуоресцентных псевдомонад (Katznelson et al., 1962).

Группа бактерий, стимулирующих формирование микоризы, получила название MHB (mycorrhization helper bacteria – бактерии – помощники микоризации) (Garbaye, 1994; Gerič et al., 2000 и др.). MHB бактерии относятся к различным группам и родам бактерий: Proteobacteria (*Pseudomonas, Burklholderia, Bradyrhizobium*), Firmicutes (*Bacillus, PaeniBacillus*), Actinomycetes (*Rhodococcus, Streptomyces*) (Bending et al., 2002; Poole et al., 2001). Также описана стимуляция микоризообразования представителями рода *Arthrobacter* (Różycki et al., 1994). Специфичность эффекта MHB варьирует в зависимости от штамма (Danell et al., 1993; Frey-Klett, Garbaye, 2005). Существует предположение, что некоторые штаммы бактерий высокоспецифичны к микобионту (Khetmalas et al., 2002; Varese et a., 1996). Недавними исследованиями продемонстрировано, что один и тот же изолят *Pseudomonas montelli* способствовал формированию и ЭМ (*Acacia holosericea* и *Pisolithus* или *Scleroderma*) и АМ симбиоза (*Glomus intraradices*) (Duponnois, Plenchette 2003). Известно также, что эффект бактерий может зависеть от вида микобионта, например, штамм *Streptomyces*, выделенный из микоризосферы ели и *Amanita muscaria*, *in vitro* способствовал росту *Amanita muscaria* и *Suillus bovinus*, и в то же время ингибировал рост *Hebeloma cylindrosporum* не оказывал влияния на рост *Paxillus involutus* (Dahm et al., 1988; Schrey et al., 2005). Интересно, что для *Streptomyces in vitro* показан ингибиторный эффект в отношении фитопатогенных грибов *Heterobasidion annosum* и *Armillaria obscura*. В ряде случаев положительное

влияние бактерий ризосферы на рост и развитие растения никак не связано с микоризацией и грибами (Cairney, Meharg, 2002).

Дж. Гарбайе предположил ряд механизмов, лежащих в основе эффекта МНВ: влияние на восприимчивость корней растения-хозяина к микобионту; влияние на взаимное узнавание симбионтов и их физический контакт; влияние на выживание и рост микобионта; влияние на физико-химические свойства почвы; влияние на прорастание пропагул микобионта (Garbaye, 1994). Прямое воздействие бактерий на восприимчивость корней к микобионту было продемонстрировано неоднократно, однако наиболее значительным эффектом МНВ считается положительное влияние бактерий на пресимбиотический рост и развитие микоризообразующих грибов в почве (Founoune et al., 2002; Schrey et al., 2005). На молекулярном уровне этот механизм, вероятно, зависит от модификации эффективности усвоения мицелием питательных веществ и регуляции клеточного цикла (например, пролиферации гиф) бактериями. К настоящему времени мало известно о сигнальных молекулах, выделяемых МНВ и грибных факторах, узнающих эти сигналы, также как и о грибных генах, ответственных за взаимодействие с бактериями. Есть данные о том, что Nod – факторы бактерий задействованы в МНВ-эффекте Bradyrhizobium japonicum на АМ *Glomus mosseae* и сои. Кроме того, обнаружена последовательность, кодирующая мРНК, которая пятикратно снижала экспрессию при инокуляции *Glomus mosseae* штаммом *Bacillus* subtilis, который стимулирует рост гиф *G. mosseae*. Транскрипт относился к высококонсервативному гену, кодирующему многофункциональный белок пероксисомного β-окисления, который может принимать участие в катаболизме длинноцепочечных жирных кислот во время пресимбиотического гифального роста (ссылки на оригинальные данные см. в Frey-Klett, Garbaye, 2005). Еще меньше известно о взаимоотношениях с бактериями ЭМ грибов. Для них не идентифицированы гены, на экспрессию которых влияют МНВ, хотя факт подобного влияния отмечен, например, в ассоциации *Streptomyces* с ЭМ, образованной *Amanita muscaria* (Becker et al., 1999; Schrey et al., 2005). Хотя только 38% генов, регулируемых симбиозом с бактериями, кодировали белки с известными функциями, среди них обнаружены те, которые отвечают за сигнальную трансдукцию, первичный метаболизм, рост клеток и реакции на стресс, что согласуется с фенотипическим положительным влиянием изолятов *Streptomyces* на рост гиф микобионта *in vitro*. У *Amanita muscaria* был обнаружен ген *AmCyp40*, кодирующий циклофилин – белок, принимающий участие в сигнальной трансдукции, который также может быть вовлечен в регуляцию пролиферации клеток при усилении МНВ гифального роста микобионта *in vitro* (Schrey et al., 2005). Возможно, что этот ген – ключевой во взаимоотношениях ЭМ гриба и бактерий-помощников.

Бактерии эктомикоризосферы впервые были обнаружены в начале 1960-х гг., и с тех пор данные о видовом составе и распределении различных групп бактерий в микоризосфере древесных пород в природных условиях, почвах питомников и микрокосмах накапливаются крайне медленно (Katznelson et al., 1962; Garbaye, 1994; Timonen et al., 1998). В зависимости от условий и вида, ЭМ грибы способны как подавлять, так и стимулировать бактериальную активность. Микоризосферы одних видов ЭМ грибов поддерживают популяции различных видов бактерий с высокой численностью, других – подавляют их развитие (Великанов, Сидорова, 1997; Nurmiaho-Lassila et al., 1997). Для ЭМ *Pinus sylvestris* продемонстрировано, что плотность популяций бактерий повышается во внутренних слоях микоризосферы, возможно, из-за большего количества доступных углеводов. К этим местообитаниям приурочены виды родов *Pseudomonas* и *Burkholderia*, в то время как распределение видов *Bacillus* оказалось более монотонным во всей микоризосфере (Timonen et al., 1998).

В эктомикоризосфере идет отбор штаммов флуоресцентных псевдомонад со свойствами, полезными симбионтам. ЭМ в значительной степени влияет на популяции флуоресцентных псевдомонад (Frey-Klett et al., 2005). Показано, что эффект эктомикоризосферы на численность популяций флуоресцентных псевдомонад зависит не от роста корней, а от присутствия ЭМ гриба, более точно, его экстраматрикального мицелия. При исследовании бактериальных сообществ в ризосфере *Acacia auriculiformis* после инокуляции ЭМ грибом *Pisolithus albus* были выявлены изменения популяций флуоресцентных псевдомонад, которые не происходили в ризосфере без микобионта при внесении удобрений, «симулирующих» влияние ЭМ на питание растения (Assigbetse et al., 2005). Что касается структуры популяции, то на примере ЭМ *Pseudotsuga menziesii* и *Laccaria bicolor* показано, что микобионт значительно модифицирует метаболическое разнообразие почвенных флуоресцентных псев-

домонад. Штаммы, выделенные из микоризы, отличались от обитающих в свободной почве предпочтительным усвоением углеводов, особенно, трегалозы. Так как трегалоза – углевод, накапливающийся в мицелии *Laccaria bicolor* и редко отмечаемый у растений, было сделано предположение, что в микоризосфере идет отбор штаммов, способных к утилизации этого субстрата (Frey et al., 1997). До настоящего времени остается неизвестным, способно ли растение селективно благоприятствовать развитию наиболее полезных для себя сообществ микроорганизмов (Denison et al., 2003).

Интерес представляет вопрос, касающийся отбора штаммов бактерий в микоризосфере и его возможных механизмов. Предполагали, что выделение грибами растворимых углеводов (трегалоза) и полиолов (маннит) – возможный механизм подобного отбора ЭМ грибами (Frey et al., 1997 и др.). Способность разлагать трегалозу характерна для штаммов бактерий, ассоциированных с ЭМ, но редко встречается у свободных почвенных бактерий (Danell et al., 1993). В плодовых телах *Cantharellus cibarius* также доминируют флуоресцентные псевдомонады, способные к разложению трегалозы, но имеются данные и о высокой трегалозной активности штаммов *Pseudomonas*, выделенных из свободной почвы (Rangel-Castro et al., 2002).

Органические кислоты также могут иметь значение в отборе бактерий в микоризосфере. Свободные гифы ЭМ грибов выделяют органические кислоты, в особенности, щавелевую кислоту, соли которой способны усваивать бактерии-оксалотрофы.

До сих пор доступно мало информации о количестве и составе органических соединений в экссудатах гиф (Johansson et al., 2004). Необходимы дополнительные исследования, свидетельствующие о том, что возрастание численности бактерий и отбор их в гифо- и микоризосфере определяются субстратом. Некоторыми из недавних исследований не подтверждается, что ЭМ мицелий стимулирует развитие бактерий посредством выделения органических соединений. Более того, для АМ показано, что эффект выделений на бактериальные популяции скорее качественный (изменение видовой и штаммовой структуры сообщества), чем количественный (Andrade et al., 1997).

Наряду с прямым влиянием микобионта на микоризосферные бактериальные сообщества, могут наблюдаться и косвенные воздействия. Например, посредством стимуляции роста корней растения-хозяина, изменения количеств и состава корневых экссудатов и структуры окружающей почвы (Rillig, 2004; Johansson et al., 2004). АМ грибы стимулируют образование клубеньков и азотфиксацию у Бобовых. Увеличиваемое микобионтами поступление фосфора в растение благоприятствует работе бактериальной нитрогеназы (Johansson et al., 2004).

Помимо экссудатов, компоненты которых способны усваивать бактерии, корни также важны для транспорта бактерий, особенно ассоциированных с растениями. Бактерии могут колонизировать новое растение путем переноса с помощью грибных гиф, например для *Rhizobium leguminosarum* показана способность прикрепляться к гифам АМ гриба *Gigaspora margarita* (Bianciotto et al., 1996). Тем не менее, этот способ транспорта подразумевает активный рост или движение бактерий вдоль гифы, т.к. зрелые участки гиф не движутся к корням, а апикально растут в их сторону.

Широко известно, что ЭМ грибы усиливают поглощение фосфора растением. Это объясняют способностью мицелия проникать в недоступные для корней зоны почвы и его высокой фосфатазной активностью. Но нередкими являются случаи, когда перевод фосфатов в растворимую, доступную для растения форму осуществляется не напрямую микобионтом, а является ассоциативным и осуществляется бактериями, которые обычно обитают в зоне микоризосферы. Многие изоляты флуоресцентных псевдомонад, выделенных из микоризосферы, обладают способностью к растворению неорганического фосфата в противоположность тем изолятам, которые выделялись из почвы без корней. Показано, что некоторые фосфат-растворяющие штаммы бактерий действуют синергистически с микоризными грибами, обеспечивая растение-хозяин фосфором. Также осуществляется транспорт в растение ионов железа – за счет образующих сидерофоры ассоциативных бактерий микоризосферы. Показано, что микоризные растения содержат больше железа, чем НМ (Frey-Klett et al., 2005).

В плодовых телах ЭМ грибов различных видов была отмечена нитрогеназная активность благодаря присутствию азотфиксирующих бактерий (Li, Hung, 1987; Rangel-Castro et al., 2002). Некоторыми авторами показано, что азотфиксация более активно идет в зоне микоризосферы (преимущественно, род *Pseudomonas*), но в природных фитоценозах очень трудно различить вклад свободных почвенных и ассоциативных азотфиксаторов (Linderman, 1988; Rózycki et al.,

1999). Другими исследователями не обнаружены различия в нитрогеназной активности между почвенными и микоризосферными бактериями (флуоресцентные псевдомонады) (Frey-Klett et al., 2005). Показано, что бактерии-азотфиксаторы ассоциированы с ЭМ *Pseudotsuga menziesii* и *Rhizopogon vinicolor* (Li et al., 1992). Дыхание микоризного комплекса (микобионта, корней и сопутствующих микроорганизмов) создает микроаэрофильные условия, в которых возможна азотфиксация. Было сделано предположение о мутуалистической природе этого симбиоза, при котором бактерии снабжают гриб азотом, в свою очередь, утилизируя экссудаты гиф. Азотфиксирующие бактерии были также обнаружены в АрМ (Filipi et al., 1995 – цит. по de Boer et al., 2005). Данных о том, насколько важным источником азота для грибов являются азотфиксирующие бактерии, тем не менее, пока не получены.

Антагонистический эффект микориз по отношению к почвенным корневым патогенам также в ряде случаев определяется микроорганизмами микоризосферы. Многие бактерии микоризосферы проявляют антагонистическое действие на корневые патогены (*Fusarium, Pythium , Phytophthora*) (Bowen, Theodorou, 1979; Johansson et al., 2004). В микоризосфере *Pseudotsuga menziesii* и *Laccaria bicolor* отбирались штаммы *Pseudomonas* fluorescens, имеющие более широкий спектр антибиотической активности, чем почвенные бактерии (Frey et al., 1997). И, напротив, токсичные бактериальные метаболиты, такие как цианиды, в большей степени продуцируются штаммами из свободной почвы, а не микоризосферы (Frey et al., 1997; Frey-Klett et al., 2005). Вероятно, что бактерии с метаболитами, вредными для грибов-микобионтов ЭМ, подавляются в микоризосфере. Флуоресцентные псевдомонады, обитающие в микоризосфере, продуцируют также ряд прочих антимикробных метаболитов: флороглюцинолы, феназины, пиолютеорин и пирролнитрит, которые и лежат в основе их антагонистического действия на фитопатогены (Dowling, O'Gara, 1994). Но выделением этих веществ не ограничивается антагонистическая активность флуоресцентных псевдомонад, т.к. штаммы, выделенные из микоризосферы и не продуцирующие указанные соединения, тем не менее выполняют функцию защиты корневой системы от патогенов (Frey-Klett et al., 2005).

Некоторые авторы предполагают, что АМ растения способны более эффективно противостоять патогенам благодаря улучшению посредством микоризы процессов поглощения питательных веществ, но существуют данные, противоречащие этой теории. Показано, что даже в тех случаях, когда АМ не улучшает фосфорный обмен растения, она все равно выполняет функции защиты от фитопатогенных микромицетов (Newsham et al., 1995 и др.). Даже присутствие АМ растений снижает поражаемость патогенами НМ растений, находящихся поблизости. Часто очень трудно разграничить прямое воздействие микоризосферных микроорганизмов на патогены и косвенное влияние микоризы, повышающей жизнеспособность растения.

Некоторые бактерии, выделяемые из почвы, ЭМ или плодовых тел ЭМ грибов, могут существенно улучшать рост этих грибов *in vitro* (Bowen, Theodorou, 1979; Garbaye, Bowen, 1989; Founoune et al., 2002). О распределении этих бактерий между свободной почвой, микоризосферной почвой и микоризами пока ничего неизвестно. По данным П. Фрей-Клетта, изоляты бактерий, способствующие росту и развитию различных видов ЭМ грибов, в достоверно большем количестве присутствовали в свободной почве, сравнительно с микоризосферой. Это предполагает, что почва служит резервуаром бактерий, благотворно влияющих на пресимбиотический рост микобионтов ЭМ до микоризообразования (Frey et al., 1997; Frey-Klett et al., 2005). Возможно также и отрицательное влияние бактерий – подавление роста ЭМ грибов, объясняемое конкуренцией за субстрат и антагонизмом антибиотического характера со стороны бактерий (Bowen, Theodorou, 1979). Существует и антагонизм со стороны микобионта – в случае АМ гриба *Glomus intraradices* это прямое воздействие, т.к. проявляется не только в ризосферной, но и в гифосферной зоне (Wamberg et al., 2003).

Уже в ранних исследованиях было продемонстрировано, что АМ грибы лучше прорастают в присутствии бактерий (Mosse, 1959). Позже было выяснено, что споры АМ грибов не прорастают в стерильной почве, а при поверхностной стерилизации спор процент прорастания резко снижается. С поверхности спор были выделены бактерии – представители родов *Pseudomonas* и *Corynebacterium*, которые стимулировали прорастание спор (Mayo et al., 1986). И напротив, присутствие некоторых почвенных бактерий может ингибировать прорастание или образование спор АМ грибов (Tommerup, 1985).

Микоризованные корни представляют собой экологическую нишу для различные микроорганизмов (Cairney, Meharg, 2002). Некоторые ризосферные бактерии плотно облепляют грибные гифы, другие напрямую связаны с поверхностью

*Таблица 16.* **Бактерии, ассоциированные с микоризообразующими грибами** (по De Boer et al., 2005)

| Вид микобионта и тип микоризы | Поверхность, заселяемая бактериями | Доминирующие роды и группы бактерий |
|---|---|---|
| *Suillus grevillei* (ЭМ) | Внутренняя часть плодового тела | *Pseudomonas, Bacillus, Streptomyces* |
| *Suillus luteus* (ЭМ с Pinus sylvestris) | Микоризное окончание | *Bacillus, Burkholderia, Pseudomonas* |
| *Lactarius rufus* (ЭМ с Pinus sylvestris) | Микоризное окончание (после поверхностной стерилизации) | *Burkholderia, Pseudomonas, Paenibacillus* |
| *Lactarius spp.*(ЭМ с Fagus sylvatica) | ЭМ чехол | α-, β-, γ-протеобактерии |
| *Cantharellus cibarius* (ЭМ) | Внутренняя часть плодового тела | *Pseudomonas* |
| *Glomus clarum* (АМ) | Споры | *Bacillus* |
| *Glomus dussii* (АМ) | Гифы | *Bacillus, Paenibacillus, Arthrobacter* |

Условные обозначения см. в тексте.

корня (Bianciotto, Bonfante, 2002). В отличие от других групп эукариотических организмов, для грибов наличие эндосимбиотических бактерий – редкий случай. Внутриклеточные структуры, напоминающие бактериальные клетки (BLO – bacteria-like organisms), впервые были отмечены в 1970-х гг. Долгое время изучение этих структур, часто обнаруживаемых в цитоплазме АМ грибов, включая выявление их прокариотной природы, было заторможено тем, что эти бактерии не выделялись в культуру (Bianciotto et al., 1996; 2003; Bianciotto, Bonfante, 2002). Только соединение морфологических исследований с применением электронной микроскопии с молекулярными анализами позволило выяснить, что эти организмы действительно являются палочковидными Грам-отрицательными бактериями и начать изучение их симбиоза с АМ грибами (Bianciotto et al., 1996). Впервые выделенный из мицелия *Gigaspora* margarita бактериальный эндосимбионт был отнесен к роду *Burkholderia* (Bianciotto et al., 1996). Когда были получены данные о других эндосимбиотических бактериях грибов сем. Gigasporaceae, был предложен новый таксон «Candidatus Glomeribacter gigasporarum» (Bianciotto et al., 2003). Было показано, что эндобактерии широко распространены в сем. Gigasporaceae, и сделано предположение, что они являются постоянным элементом цитоплазмы АМ грибов. Спора *Gigaspora* margarita содержит около 130 тыс. живых бактерий (Genre et al., 2004). Предварительные результаты демонстрируют, что бактерии переходят от одного поколения грибов к следующему путем вертикального переноса. Дальнейшими исследованиями показано наличие эндосимбионтов и у представителей других семейств отд. Glomeromycota. Функциональная значимость эндосимбионтов пока неясна, так как попытки их культивирования до сих остаются безуспешными. Среди бактериальных генов наиболее интересными представляются те, которые могут принимать участие в поглощении минеральных веществ (например, предполагаемый оперон фосфатных переносчиков pst), в колонизации гриба бактериальными клетками (*vac*) и в хемотаксисе (Genre et al., 2004).

Точно известно, что эндосимбионты не оказывают негативного действия на способность АМ микобионтов к формированию микоризных ассоциаций. Близкое филогенетическое родство бактерий из географически удаленных штаммов и из разных видов АМ грибов может свидетельствовать о том, что приобретение грибами эндосимбионтов – уникальное событие, произошедшее на уровне предковой формы, и далее симбиоз распространялся путем вертикального переноса (Genre et al., 2004). Внедрение эндосимбионта осуществляется, по-видимому, путем лизиса бактерией кончиков гиф (Levy et al., 2003).

Эндосимбиотические бактерии свойственны не только микобионтам АМ. Наличие эндосимбионтов показано для некоторых ЭМ базидиомицетов и аскомицетов (*Laccaria, Morchella, Tuber*) (Barbieri et al., 2002; Bertaux et al., 2003; Buscot 1994). Интересно, что только эндобактерии ЭМ грибов принадлежат к родам, которые способны гидролизовать полимеры грибной клеточной стенки (например, *Paenibacillus, Cytophaga*) (Bertaux et al., 2003). Среди поддающихся культивированию бактерий, населяющих микоризосферу и гифосферу ЭМ грибов, доминируют виды родов *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Bacillus* (de Boer et al., 2005;Khetmalas et al., 2002) (табл. 16). Что касается ЭМ грибов, то на примере вида

*Suillus* bovinus показано, что бактерии способны внедряться внутрь клеток чехла и сети Гартига, но пока неясно, имеет ли место эндосимбиоз, или оппортунистическая инфекция. При изучении другого симбиотрофа – *Lactarius* rubrocinctus – бактерии обнаруживались внутри клеток только в поврежденных гифах чехла, что свидетельствует в пользу мнения об инфекции. Есть данные о целом ряде Грам-положительных протеобактерий и Грам-отрицательных бактерий, ассоциированных с ЭМ грибными структурами, но подобные ассоциации значительно различаются в зависимости от вида ЭМ гриба и условий почвы (Cairney, Meharg, 2002). Для ЭМ бука и *Lactarius* vellereus или L. subdulcis было показано доминирование на микоризных чехлах представителей α-, β- и γ-протеобактерий, но функции этих микроорганизмов в эктомикоризосфере неизвестны (Mogge et al., 2000).Тип влияния микоризообразователя на микробиоту также может быть различен (Великанов, Сидорова, 1997). В некоторых условиях и для некоторых видов ЭМ грибов присутствие гриба снижает активность почвенных бактерий, в других случаях (например, при внесении в почву минеральных веществ), присутствие ЭМ гриба усиливает бактериальную активность. Негативный эффект может быть вызван конкуренцией за питательные вещества почвы или антибиотическим действием ЭМ гриба, а положительный – использованием бактериями грибных метаболитов. Присутствие некоторых видов ЭМ грибов способно количественно менять состав бактериальных сообществ почвы. Хорошо известным примером такого высокоаллелопатичного вида, значительно влияющего на численность и почвообитающих бактерий и микромицетов, является матсутакэ (*Tricholoma* matsutake (S.Ito et Imai) Singer). Этот вид образует «сиро» – «замок», строго ограниченную зону, которую занимает колония, в которой наблюдается почти полное исчезновение почвенных бактерий и актиномицетов, а численность и видовой состав микромицетов значительно сокращаются (Ohara, Hamada, 1967). Близкие виды (*T. fulvocastaneum*, *T. bakamatsutake*, *T. caligatum*) оказывают сходный, но менее выраженный эффект на микро- и микобиоту окружающей почвы. Аналогичное влияние – снижение в гифосфере и микоризосфере численности бактерий и микромицетов было показано для ЭМ вида *Paxillus involutus* (Великанов, Сидорова, 1998).

Бактерии в микоризосферах АМ и ЭМ изучены достаточно подробно, а относительно бактерий ОМ и ММ имеется небольшое количество данных. Ассоциированные с корнями орхидных бактерии оказывают влияние на прорастание семян растений путем выделения фитогормона ауксина (Wilkinson et al., 1994). На подземных корнях наземной орхидеи Calanthe vestita отмечены бактерии из родов *Arthrobacter*, *Bacillus*, Mycobacterium и *Pseudomonas*, а на воздушных корнях эпифитов – представители родов *Bacillus*, *Curtobacterium, Flavobacterium, Nocardia, Pseudomonas, Rhodococcus* и *Xanthomonas*. У орхидных, занимающих различные природные местообитания (субстратные и воздушные корни) разнообразие бактерий отличается. Для наземного вида Calanthe vestita характерен комплекс микроорганизмов, отличный от микробиоты почвы (Цавкелова и др., 2001). Кроме того, на подземных корнях наземных видов, как и на воздушных корнях эпифитов были обнаружены популяции цианобактерий, преимущественно представителей рода Nostoc (Цавкелова и др., 2003 а, б). Ассоциативные цианобактерии населяют ризоплану и веламен воздушных корней и ризоплану субстратных корней эпифитных орхидных. Преобладают представители рода Nostoc, на поверхности воздушных корней также встречаются виды *Anabaena, Calothrix*, а субстратных – *Oscillatoria, Lyngbia, Phormidium, Plectonema*. При этом качественный и количественный состав ассоциативных цианобактерий зависит от условий произрастания или культивирования орхидных. Воздушные корни эпифитов и субстратные корни наземных видов различаются по составу цианобактерий. Воздушные корни эпифитных орхидей заселяются ассоциативными цианобактериями активнее, чем субстратные (Цавкелова и др., 2003 а). Бактериальные сообщества микоризосферы ОМ, вероятно различаются у разных родов орхидных и в разное время года (Timonen, Marschner, 2005). Относительно ММ известно, что бактерии населяют поверхности микоризных чехлов, но таксономический состав их пока неизвестен.

Вместе со специфичными для микоризосферы и гифосферы бактериями в этих местообитаниях встречаются и обычные для почвы виды. Кроме того, условия почвы также оказывают влияние на состав бактериальных популяций, ассоциированных с грибами. Очевидно, что возможность нахождения определенного вида бактерий в микоризосфере зависит от его обилия в бактериальном сообществе почвы, т.к. одни и те же виды грибов-микоризообразователей в почвах различных типов ассоциированы с разными видами бактерий, хотя несомненно, что селекти-

рующая функция микоризосферы в отношении бактерий очень велика (Bending et al., 2002).

**Грибы в микоризосфере**

Помимо грибов-микоризообразователей в состав микобиоты микоризосферы входят также почвообитающие микромицеты, связи которых с микоризами изучены недостаточно, особенно в природных условиях. В ряде исследований были рассмотрены вопросы взаимоотношения микоризных грибов с патогенными микромицетами. Наиболее часто отмечают антагонистическое взаимодействие с такими корневыми патогенами как виды родов *Phytophthora, Pythium , Fusarium, Cylindrocarpon*, доминирующими на НМ корнях, но резко снижающими численность в микоризосфере, а также привлечение в микоризосферу непатогенных микромицетов-антагонистов патогенов (Кивиниеми, 1980; Katznelson et al., 1962; Marx, 1969; Timonen, Marschner, 2005и др.). Экстракт АМ гриба *Glomus intraradices* подавляет прорастание спор патогена *Fusarium oxysporum*, но стимулирует прорастание непатогенного вида *Trichoderma harzianum* (Filion et al., 1999). Для ЭМ гриба *Laccaria laccata* показан антагонизм в отношении микромицетов *Mucor hiemalis f. hiemalis* и *Trichoderma virens*. При совместном культивировании рост мицелия *L. laccata* ингибировал развитие микромицетов, которые развивались на НМ корнях значительно активнее, чем на микоризованных (Werner et al., 2002; 2003). Такое влияние грибов-микоризообразователей на патогенные микромицеты может быть обусловлено рядом факторов: снижением выделения сахаров, привлекающих патогены, в процессе колонизации микоризообразователями; физическим исключением патогенов с поверхности корня присутствием микоризного гриба; прямым фунгицидным действием метаболитов микоризообразователя; усилением защитных реакций растения, заселяемого микобионтом; улучшением общего состояния растения.

Известно, что мицелий ЭМ базидиомицетов оказывает сильное влияние на видовой состав и обилие микромицетов в лесных почвах и подстилке. По данным Л.Л. Великанова и И.И. Сидоровой, такие виды как *Cantharellus cibarius, Boletus edulis., Amanita phalloides, A. muscaria, Lactarius mitissimus*, вызывали снижение видового разнообразия микромицетов с различной силой воздействия. Кроме снижения численности, эффект гифосферы проявлялся в изменении состава доминантных видов микромицетов (Великанов, Сидорова, 1998).

Специфичность каких-либо видов микромицетов к ЭМ древесных растений – вопрос, остающийся открытым. Ответ на него весьма важен, так как он объяснил бы регуляторное действие микоризного чехла на популяции в ризосфере. По мнению Р. Саммербелла, ни один из видов, выделенных из ЭМ *Pseudotsuga menziesii*, не обладает высокой степенью специфичности к микоризному чехлу, а комплекс видов, присутствующий в микоризосфере, во многом сходен с ризосферным сообществом (Summerbell, 1987; 2005). Он полагает, что микоризосфера как местообитание не имеет большого значения в определении структуры популяций почвообитающих микромицетов. Эдафические факторы и условия сообществ микроорганизмов более важны, но микоризосферный эффект, вызываемый некоторыми симбионтами ЭМ на занимаемом ими пространстве почвы, в некоторых случаях показан и заслуживает дальнейшего изучения. Однако следует заметить, что, как уже было упомянуто, Р. Саммербелл трактует микоризосферу как зону влияния только микоризного чехла, не учитывая свободный мицелий, являющийся продуцентом ряда биологически активных веществ, непосредственно контактирующий с почвообитающими грибами и бактериями, влияние которого до сих пор изучено недостаточно, особенно в природных условиях (Summerbell, 2005).

В то же время существуют и противоположные данные – многие исследователи полагают, что на поверхности ЭМ складываются особые сообщества микромицетов, отличные как от сообществ ризосферы НМ корня, так и от свободной почвы, а также различаются в зависимости от вида микобионта (Katznelson et al., 1962; Neal et al., 1964; Varese, Luppi-Mosca, 1996). Основной тенденцией количественного влияния микоризосферы на почвообитающие микромицеты является снижение их численности (Великанов, Сидорова, 1997; Katznelson et al., 1962; Neal et al., 1964).

Помимо микромицетов, мицелий грибов-микоризообразователей в почвах взаимодействует с мицелием макромицетов других эколого-трофических групп. Мицелии сапротрофов и симбиотрофов сосуществуют в органических горизонтах лесных почв, но до сих пор мало известно об их взаимоотношениях. Имеются сведения об их антагонизме, приводящем к снижению колонизации ЭМ грибами корневой системы. Сапротрофные и ЭМ грибы встречаются в одних и тех же почвенных горизонтах, принадлежат к одним и тем же таксонам и обе группы способны уса-

ивать органические соединения из подстилки, поэтому конкуренция между ними за корни растений вполне возможна (Shaw et al., 1995). Исход конкурентной борьбы будет зависеть от жизнеспособности грибных пропагул, скорости роста гиф и итога взаимодействия встретившихся мицелиальных фронтов (переплетение гиф без заметного влияния друг на друга, вытеснение одного вида другим или взаимное подавление роста обоих мицелиев). Какой из мицелиев будет оказывать подавляющее действие – видоспецифично, имеются противоречивые данные, но большинство из них получено в ходе исследований в микрокосмах (Cairney, Meharg,. 2002). Другим аспектом взаимоотношений этих групп грибов является то, что сапротрофные грибы включаются в общий оборот питательных веществ микотрофных растений, т.к., как уже было упомянуто, ЭМ грибы могут получать элементы питания непосредственно от сапротрофов (Lindahl, 2000).

**Прочие группы организмов в микоризосфере**

Недавно в микоризосфере были обнаружены археи (Bomberg et al., 2003). Предполагают, что их разнообразие определяется видом микобионта, а также расположением в микоризосфере. В какой мере археи взаимодействуют с остальной биотой этого местообитания, пока не выяснено. Возможно, археи способны изменять условия в микоризосфере путем выделения метана и антибиотиков и фиксации азота.

Сообщества простейших, формирующиеся в микоризосфере, качественно и количественно различаются в зависимости от видов растения-хозяина и микобионта. Они связаны в основном с бактериальным компонентом микоризосферы, но ввиду сложности и многочисленности связей между корнями растения, микоризообразующими грибами и бактериальными сообществами, а также влияния абиотических факторов, положение простейших в микоризосфере не вполне ясно (Timonen, Marschner, 2005; Wamberg et al., 2003). Относительно АМ было выявлено, что влияние микоризации на популяции простейших зависит от физиологического статуса растения. У быстро растущих молодых растений колонизация АМ грибом снижает плотность популяции простейших, в то время как в период цветения микоризация влияет противоположным образом или не оказывает влияния. В эктомикоризосфере тип влияния на простейших может определяться видом ЭМ гриба (Ingham, Massicotte, 1994). Например, *Paxillus involutus* в микоризосфере хвойных снижает численность амеб и жгутиконосцев, а *Lactarius rufus* и *Suillus bovinus* действуют противоположно. Сообщества простейших могут оказывать влияние на сукцессии ЭМ грибов в корневых системах различных растений-хозяев путем выедания или переноса определенных видов бактерий в или путем влияния на минерализацию азотных соединений в микоризосфере (Ingham, Massicotte, 1994).

На сообщества микоризосферы также оказывают значительное влияние почвенные животные, такие как нематоды, клещи и дождевые черви (Cromack et al., 1988). Они питаются корнями и гифами, охотятся на ассоциированные с корневой системой микроорганизмы, а также могут наносить серьезные повреждения мицелиальной сети (Timonen, Marschner, 2005). Путем выедания гиф почвенная фауна может регулировать развитие ЭМ симбиоза. Даже существенное сокращение почвенными животными количества ЭМ мицелия не приносит серьезного вреда микоризной ассоциации. Возможно, что перевод соединений азота, осуществляемый почвенной фауной, компенсирует уменьшение количества ЭМ грибов (Fitter, Garbaye, 1994; Setälä, 1995). Млекопитающие могут играть значительную роль в распространении спор ЭМ грибов, особенно, видов с гипогейными плодовыми телами, а спорами АМ грибов питаются многие группы почвообитающих беспозвоночных (дождевые черви, ногохвостки и ряд других членистоногих) (Fitter, Garbaye, 1994; Camargo-Ricalde, 2002; Klironomos, Moutoglis, 1999). Споры сохраняют способность к прорастанию после прохождения через пищевой тракт. Споры также подвергаются паразитизму со стороны хитридиевых грибов и некоторых амеб, и можно предполагать, что эти паразитические организмы играют важную роль в регуляции численности спор микоризных грибов (Fitter, Garbaye, 1994).Почвенные клещи – представители надсем. Cryptostigmata – часто являются специализированными микофагами, и среди них есть виды, приуроченные к свободному микоризному мицелию. Также показано значительное выедание гиф *Glomus fasciculatus* ногохвостками космополитного вида *Folsomia candida* (Warnock et al., 1982 – цит. по St. John, Coleman, 1983).

Потенциальная конкуренция между нематодами и микоризообразующими грибами за органические соединения и другие питательные вещества приводит к подавлению инфекции нематодами и их способности к размножению (Graham, 1988). Личинки нематоды рода *Meloidogyne* проникают в микоризованные корни так же, как и в НМ, но дальнейшее их развитие и размножение ингиби-

руется микобионтом, что предполагает наличие антагонизма нематоды и гриба только внутри корня. Но имеются также данные, свидетельствующие о том, что микоризованные растения поражаются нематодами в большей степени, чем НМ: колонизация микобионтом повышает жизнеспособность растения, но не его устойчивость к патогену. Принимая во внимание наблюдения, что формирование галл в корневой системе сои, вызванное *Meloidogyne* incognita, снижается только в тех участках корня, где находится микобионт, можно заключить, что антагонистическое действие микобионта прямое и локальное, а защитные механизмы растения в данном случае симбиозом не затронуты (Fitter, Garbaye, 1994). Имеются данные о повышении АМ грибами устойчивости растения-хозяина к поражению корневой системы нематодами, но, в свою очередь, нематоды могут подавлять развитие арбускул и спор микобионтов АМ (Pinochet et al., 1996).

АМ влияет на рост, размножение и смертность листогрызущих насекомых. Показано снижение массы, замедление развития и повышение смертности личинок насекомых. питающихся АМ сравнительно с безмикоризными растениями (Rabin, Pacovsky, 1995). Механизмы, лежащие в основе защиты, пока неизвестныи и не выяснено, оказывает ли АМ влияние на листогрызущих позвоночных.

Еще одно взаимодействие ЭМ грибов с животными заключается в образовании так называемого «очищающего симбиоза». Группа ЭМ грибов, «аммиачные грибы» (*Hebeloma spp., Laccaria spp.*) способна усваивать азотсодержащие соединения из субстратов, выделяющих аммиак при разложении, таких как моча, фекалии, трупы мелких млекопитающих. Предполагается, что мелкие млекопитающие, рядом с норами которых формируют ЭМ «аммиачные грибы», получают выгоду от этого симбиоза, так как ЭМ мицелий переносит продукты распада их останков и остатков жизнедеятельности. Эти животные не питаются грибами, не связаны напрямую с растениями, и ЭМ предоставляет им возможность очистки местообитаний (Sagara, 1992).

Микроорганизмы микоризосферы могут конкурировать за питательные вещества, но также и дополнять функции друг друга (рис. 7). Примером синергизма микроорганизмов микоризосферы можно считать получение питательных веществ. У растений имеются эффективные механизмы для экстракции и поглощения питательных веществ, такие как органические кислоты и транспортные молекулы. У грибов-микоризообразователей к этому добавляются более широкая область охвата питательных веществ, способность к проникновению в почвенные поры, экссудаты и ферментативная активность (Read, Perez-Moreno, 2003) (табл.15). Помимо растений и грибов-микоризообразователей, в обмене веществами в микоризосфере участвуют бактерии. Они играют особенно важную роль в экстрагировании фосфора и катионов металлов из недоступных растениям соединений. Так, высвобождающиеся в результате бактериального выветривания слюд и нерастворимых фосфатов катионы и фосфат-анионы были обнаружены в микоризосферах и АМ и ЭМ, что демонстрирует синергистические взаимоотношения между бактериями и микоризными грибами в поглощении питательных веществ (Timonen, Marschner, 2005). Среди микоризосферных бактерий имеются и азотфиксаторы, заселяющие клубеньки на корнях растений или непосредственно микоризы (Li, Hung, 1987). Например, нормальное образование клубеньков у Бобовых может зависеть от присутствия микоризообразующих грибов, что впервые было показано Асаи уже в 1944г., а затем подтверждено данными многих других исследователей (Asai, 1944 – цит. по Koide, Mosse, 2004). Существуют многочисленные данные об усилении ростовых процессов растения и процессов микоризации в тройственных системах «растение-микоризообразующий гриб-азотфиксирующие бактерии» (Chanway, Holl, 1991 и мн.др.).

Состоящие из множества видов микоризосферные сообщества микроорганизмов могут играть очень важную роль в выживании растений (особенно долгоживущих древесных форм) при изменении условий окружающей среды. Физиологические особенности микроорганизмов могут изменяться сравнительно быстро, что снижает потенциально вредное для менее пластичных растений воздействие изменений в биогеоценозе. Различные сообщества микроорганизмов микоризосферы и гифосферы также позволяют растениям более эффективно использовать различные типы микрозон в почве.

**Изменение условий окружающей среды**

Микоризосфера оказывает влияние на структуру почвы и на микро-, и на макроскопическом уровне. Косвенное грибов-микоризообразователей на растительные и микробные сообщества могут заключаться в модификации условий окружающей среды. Некоторые ЭМ грибы образуют экстраматрикальные разветвленные мицелиальные тяжи, которые пронизывают почву и подстилку на

расстоянии до 40 см и более (*Rhizopogon luteolus, Suillus bovinus, Hebeloma crustuliniforme*). Другие формируют плотные мицелиальные маты в подстилке (*Gautieria monticola*, *Hysterangium setchellii*) (Bowen, 1994; Entry et al., 1991). Эти структуры способны значительно изменять условия местообитания и активность микроорганизмов почвы и подстилки благодаря наличию комплекса экзоферментов и разнообразных вторичных метаболитов. Например, скорость разложения хвойного опада и микробная активность в мицелиальных матах *Hysterangium setchellii* в 4,0 и 1,1, соответственно, раза выше, чем в окружающей почве. Мицелий *Hysterangium setchellii* выделяет большое количество щавелевой кислоты, которая образует комплексы с Al и Fe, переводит питательные вещества в растворимое состояние и концентрирует их в гифах (Entry et al., 1991). Микоризосфера влияет на состав и концентрацию органических кислот в почве и, соответственно, на круговороты питательных веществ (Read, Perez-Moreno, 2003). Эти механизмы перевода веществ в подвижное состояние вкупе с передвижением воды в почве – одни из основныхфакторов, определяющих перемещение элементов по почвенному профилю. Корни и грибы-микоризообразователи также участвуют в переносе веществ на значительные расстояния, создавая горизонтальный ток веществ через почву. Кроме того, ЭМ грибы способны осуществлять биогеохимическое выветривание минералов путем выделения органических кислот (Landerweert et al., 2001).

АМ грибы способны изменять структуру почвы, но механизмы их воздействия пока недостаточно изучены (Rillig, 2004). Экстраматрикальные гифы микобионтов АМ участвуют в стабилизации микроагрегатов почвы путем связывания почвенных частиц и накопления органических соединений. Агрегация позволяет поддерживать пористую, но устойчивую структуру почвы и предотвращать эрозию. Одно из важнейших соединений, выделяемых гифами АМ грибов – гликопротеин гломалин (Rillig, Steinberg, 2002; Rillig et al., 2003). Биохимическая природа гломалина пока неизвестна, но показано, что изменение его количества в почве коррелирует с изменениями в агрегации почвы. Гломалин представляет собой весьма устойчивое вещество и остается в почве даже после гибели гриба-продуцента (Steinberg, Rillig, 2003). Помимо этого, симбиотические бактерии, выделяемые из мицелия АМ грибов (*PaeniBacillus spp.*), также могут способствовать агрегации почвы (ссылки на оригинальные исследования см. в Rillig, 2004).

## История возникновения и эволюция типов микориз

Согласно данным палеоботаники, высшие растения были микотрофны с момента их возникновения. Наиболее древние палеонтологические свидетельства существования микориз известны из ризоидов первых сосудистых растений, но весьма вероятно, что эти ассоциации впервые возникли в талломах мохообразных наземных растений. Предполагают, что первые наземные растения были сходны с современными печеночными мхами с горизонтальным талломом и раздельными гаметофитным и спорофитным поколениями. АМ грибы – одни из немногих, сохранившихся в виде фоссилий (Selosse, Le Tacon, 1998). Палеонтологические доказательства их существования датируются ордовикским периодом (около 470 млн. л. назад) (Redecker et al., 2000a) (табл. 17). Древнейший тип микориз – АМ: обнаруженные структуры, напоминающие гифы, арбускулы и везикулы современных АМ грибов датируются девонским и ордовикским периодами (Taylor, 1990; Taylor, Osborn, 1996; Redecker, 2000). Сапротрофные грибы – наиболее вероятные потенциальные микобионты, т.к. их ферментативный аппарат пригоден для проникновения через растительные клеточные стенки (Taylor, 1990). Тем не менее, возможен и иной путь: рассматриваемый иногда как протолишайник *Geosiphon* – почвенный гриб с эндосимбиотическими цианобактериями (Schüssler, Kluge, 2000 – цит. по Brundrett, 2002). Филогенетические исследования, основанные на данных о последовательности 18S рДНК малой субъединицы, показали, что Geosiphon – примитивный представитель гломусовых грибов (Schüssler et al., 2001). Таким образом, многие черты первых микофитных ассоциаций могли развиться в более ранних симбиозах с участием цианобактерий. Третий возможный путь эволюции заключается в происхождении гломусовых грибов от эндофитов водных растений-предшественников наземных, но среди современных морских водорослей подобные симбиозы неизвестны. Происхождение гломусовых грибов от паразитических организмов маловероятно, т.к. они не родственны никаким грибам-паразитам, обнаруженным в фоссилиях ранних наземных растений (Brundrett, 2002).

Сейчас предполагают, что пор. Glomerales и АМ возникли в ордовике (470–460 млн. л. назад) – во время освоения суши первыми наземными растениями, а наличие в ордовике двух далеко разошедшихся друг от друга (на уровне семейств)

линий отд. Glomeromycota отодвигает сроки его формирования до 600 млн. лет назад (Каратыгин, Снегиревская, 2004; Selosse, Le Tacon, 1998). Предполагается, что АМ грибы старше, чем наземные растения (Redecker et al., 2000b). Вопрос о том, какой из типов АМ, *Arum*- или *Paris*-тип возник раньше, пока остается без ответа. *Paris*-тип более характерен для Мохообразных, Папоротникообразных и Голосеменных, и поэтому может считаться исходной формой АМ. С другой стороны, можно предполагать, что *Paris*-тип является эволюционно более продвинутым, т.к. позволяет растению в большей степени контролировать микобионт и встречается в большинстве эксплуативных микориз (Bidartondo, 2005; Imhof, 1999).

ЭМ – более молодой симбиоз, возникший из сапротрофии, по разным датировкам, 200–130 млн. л. назад (юра – мел), в процессе коэволюции базидиомицетов с Голосеменными (Selosse, Le Tacon, 1998). Разные таксономические группы базидиомицетов в процессе эволюции неоднократно приобретали и утрачивали ЭМ свойства. Предполагают происхождение агарикоидных базидиомицетов от ксилотрофных предков, и две крупнейшие группы микобионтов ЭМ – Boletales и Russulales – являются сестринскими по отношению к большинству прочих агарикоидных (Moncalvo et al., 2000). Приобретение способности формировать ЭМ должно было стать решающим этапом в эволюции агарикоидных базидиомицетов. Палеонтологических свидетельств эволюции макромицетов очень мало, предполагается, что быстрая радиация их групп происходила в меловом периоде, когда растения, входящие в ЭМ ассоциации приобрели большое значение. В это время предположительно возникли Cortinariaceae, Boletales, Amanitaceae и Russulaceae. Дальнейшее расхождение этой группы грибов происходит и в наше время под влиянием растущей специфичности в отношении растения-хозяина и местообитания. ЭМ базидиомицеты полифилетичны и перемешаны с сапротрофами, от которых, по всей вероятности ведут свое происхождение (Hibbett et al., 2000). Утраты и приобретения ЭМ статуса происходили независимо на множестве линий (Bruns, Shefferson, 2004; Hibbett et al., 2000; Moncalvo et al., 2000). При этом возможен возврат к сапротрофии, но не к паразитизму, т.к. более вероятен возврат к статусу, к которому уже произошла адаптация (Malloch, 1987). У аскомицетов ЭМ независимо возникала 4–5 раз (LoBuglio et al., 1996). Эти данные согласуются с полученными Луццони, чьи исследования филогении аскомицетов позволяют предполагать, что лишайниковый мутуализм характеризуется множеством приобретений и утрат симбиотического статуса и также обратим (Lutzoni et al., 2001). Полифилетичное происхождение ЭМ грибов предполагает значительное функциональное разнообразие в пределах этой группы (Hibbett et al., 2000; Moncalvo et al., 2000).

Как и линии микобионтов, различные линии Покрытосеменных растений приобретали ЭМ независимо друг от друга, и сходные структуры ЭМ считают результатом конвергенции. Для сем. Pinaceae не показано наличие общего предка с Покрытосеменными растениями, и базальные группы Цветковых, такие как Магнолиды, не содержат ЭМ видов (табл. 5) (Bruns, Shefferson, 2004). Эпидермальная сеть Гартига возникла у большинства ЭМ Покрытосеменных, возможно, из-за наличия экзодермиса, предотвращающего проникновение гиф. У Голосеменных этот слой отсутствует, но на морфологию их микоризы могло повлиять и отсутствие четко выраженного эпидермального слоя (Brundrett, 2002). Предполагается множество утрат ЭМ статуса у Покрытосеменных. В настоящее время считается, что существует минимум 12 независимых групп Покрытосеменных, содержащих ЭМ виды. Некоторые из этих групп полифилетичны, и включают несколько линий, в которых могли происходить независимые приобретения и утраты(Bruns, Shefferson, 2004). Тем не менее, конвергенция ЭМ кажется маловероятной, т.к. это значит, что морфологически сложные структуры зоны Гартига, чехла и т.д. «изобретались» неоднократно заново. Поэтому есть тенденция объяснения наличия независимых линий множественными утратами. Это объяснение не позволяет полностью уйти от конвергентных приобретений ЭМ растениями, но существенно снижает частоту этих событий. Параллельные утраты сложных структур более вероятны, чем их приобретения, но в этом случае и растению и грибу потребовались бы иные каналы поступления минеральных или органических веществ. Предполагается, что у микобионтов ЭМ 9 раз происходила утрата симбиотрофии (Hibbett et al., 2000). Но, во-первых, несомненные примеры конвергенции широко известны у грибов, а доказательства утраты симбиотрофии (наличие НМ таксона, близкородственного ЭМ) не представлены, а, во-вторых, приобретение ЭМ могло стать колоссальным экологическим преимуществом, приведшим к быстрой радиации видов микобионтов во время развития растений-хозяев и

расширения их ареалов, что невозможно в случае сапртрофии – уже хорошо разработанной к тому времени жизненной стратегией, где конкуренция была высока (Bruns, Shefferson, 2004). Такая ситуация могла сложиться в меловом периоде, когда развивались Хвойные и многие линии Покрытосеменных, и на стыке эоцена и олигоцена, когда представители этих групп растений стали доминировать в лесах Северного полушария. Активная радиация многих независимых линий ЭМ грибов началась примерно в это же время (25–60 млн. л. назад) (Bruns et al., 1998). Возврат к сапротрофии не дал бы такого результата, т.к. не предоставлял новую экологическую нишу: к моменту появления симбиотрофии сапротрофия уже существовала (Berbee, Taylor, 1993).

Микоризы других групп растений возникли, предположительно, одновременно с линиями растений-хозяев, к примеру, происхождение ЭрМ, как и Вересковых, по палеонтологическим свидетельствам датируется меловым периодом (80–70 млн. л. назад). По данным об эволюции аскомицетов (палеонтологические свидетельства и молекулярные часы), предполагают, что ЭрМ у предковых для пор. Ericales форм возникла в раннем мелу около 140 млн. л. назад (Cullings, 1996). Неясно, существовали ли микобионты ЭрМ изначально как почвообитающие сапротрофы, или симбионты растений. Так как они менее зависимы от растений, чем микобионты АМ или ЭМ, способность образовывать микоризные ассоциации не была основной движущей силой их эволюции (Brundrett, 2002).

Эволюция микотрофии пор. Ericales достаточно сложна: от АМ предка, к ЭМ, а затем АрМ с кульминацией в ЭрМ и микогетеротрофной ММ. Представители сем. Ericaceae, растущие на Гавайях, вновь приобрели АМ, в основном по причине отсутствия микобионтов ЭрМ (Koske et al., 1990).

Исходным типом микоризы является АМ, из него напрямую или опосредованно выводятся все остальные (рис. 9). Наиболее часто встречаются переходы от АМ к факультативной АМ, а затем к НМ статусу, или к двойным АМ/ ЭМ ассоциациям, а затем к ЭМ. Обратная ситуация, когда ЭМ или НМ растения приобретают АМ, достаточно необычна. Тем не менее, в эволюционных линиях НМ растений может происходить возврат к первоначально микоризному статусу. Некоторые группы растений, начав формировать микоризы одного типа, в дальнейшем дивергировали на несколько отдельных микоризных типов. Например, многие АМ растения близкородственны НМ или ЭМ растениям, а в пределах некоторых семейств присутствуют очень сложные микоризные ассоциации. Одни и те же гены растений принимают участие в регуляции азотфиксации в клубеньках и микоризообразования, возможно, что некоторые из этих механизмов универсальны для различных типов микориз (Bècard et al., 2004). Многие линии микогетеротрофных растений произошли от предков с АМ, АрМ или ОМ.

ОМ возникла как минимум 100 млн лет назад и продолжает эволюционировать и в настоящее время – происходит вовлечение в симбиоз новых филогенетических линий грибов (см. табл. 11). Возможно, что Орхидные ведут свое происхождение от предка с частично эксплуативной АМ.

Важнейшая эволюционная тенденция – усиливающийся контроль микобионта растением (ограничение пространства корня, заселяемого грибом) и усложнение зоны контакта симбионтов, а также возрастание специфичности микобионта. Ярким примером служит ОМ, где способность растения контролировать микобионт очень высока. Другая тенденция – к независимости от микобионта (факультативные микоризы). В эволюционном континууме два полюса представляют эксплуативные и факультативные микоризы, а сбалансированные (мутуалистические) занимают срединное положение.

Эволюция морфологии корневых систем растения во многом определяется необходимостью контроля микобионта и ограничения его распространения в тканях растения. Кульминация этого процесса наблюдается у микогетеротрофов с редуцированной корневой системой и эксплуативными микоризами. Эксплуативные микоризы, скорее всего, являются эволюционным тупиком в силу высокой специфичности микогетеротрофных растений к микобионтам и местобитаниям и безвозвратной утраты хлорофилла (Bidartondo, 2005 и др.). Также характерна тенденция к утрате лигнифицированных тканей, как у представителей пор. Ericales, ставших травянистыми. Необходимость наличия зеленого растения для поддержания симбиоза также объясняет, почему микогетеротрофы не занимают доминирующее положение в природных растительных сообществах.

С эволюционной позиции можно выделить 4 категории микоризообразующих грибов: синхронного происхождения с наземными растениями; синхронного происхождения с Покрытосеменными растениями; недавно вступившие в образование ассоциаций; не коэволюционировавшие с растениями (см. табл. 9). Гломусовые

грибы – уникальная группа, монофилетичная по происхождению, совместно эволюционировавшая с наземными растениями в течение всего периода их существования. Эволюционировала эта группа крайне медленно – структуры современных гломусовых грибов мало отличаются от древнейших ископаемых. Возможно, что эти грибы коэволюционировали с почвами в большей степени, чем с растениями-хозяевами. Их жизненная стратегия рассчитана на очень долгий период, и заключается в гибкости по отношению к условиям окружающей среды, как современным, так и будущим. Другие микоризные грибы полифилетичны по происхождению и конвергировали в процессе эволюции. Существует корреляция между зависимостью микоризного гриба от растения-хозяина и возрастом микоризной ассоциации (Brundrett, 2002). АМ и многие ЭМ не могут существовать без растения, в то время как микобионты других типов микориз способны к самостоятельному существованию.

Микоризные грибы, высокоспецифичные к хозяину, следовали за эволюцией растений, а менее специфичные развивались более независимо. ЭМ грибы эволюционировали быстрее, чем растения-хозяева, что выражается в большом разнообразии таксонов микобионтов и ЭМ структур. Микобионты ЭрМ и ОМ способны существовать без растения-хозяина и включают недавно вовлеченные в симбиоз линии почвообитающих грибов. Если эти микобионты, относимые к категории 3, в первую очередь функционируют как сапротрофы или паразиты, растения могли не влиять на их эволюцию.

В настоящее время эволюция микориз продолжается: новые линии грибов и растений вовлекаются в симбиозы (рис. 9). В некоторых семействах Покрытосеменных (Myrtaceae, Fabaceae) одновременно присутствуют НМ растения и микоризы смешанных типов (АМ и ЭМ, или одновременно присутствуют АМ и кластерные корни, свойственные НМ растениям). АМ у растений с двойными АМ/ ЭМ ассоциациями может быть реликтовой (в силу неспособности растения полностью избавиться от микобионта), функциональной (обеспечивать растению больший доступ к питательным веществам) или механизмом для случаев, когда инокулюм ЭМ микобионта ограничен). Примером последнего варианта может служить то, что доля АМ в смешанных ассоциациях становится значительной, когда растение находится в нарушенных местообитаниях, на переувлажненных почвах или у сеянцев (Chen et al., 2000 и др.).

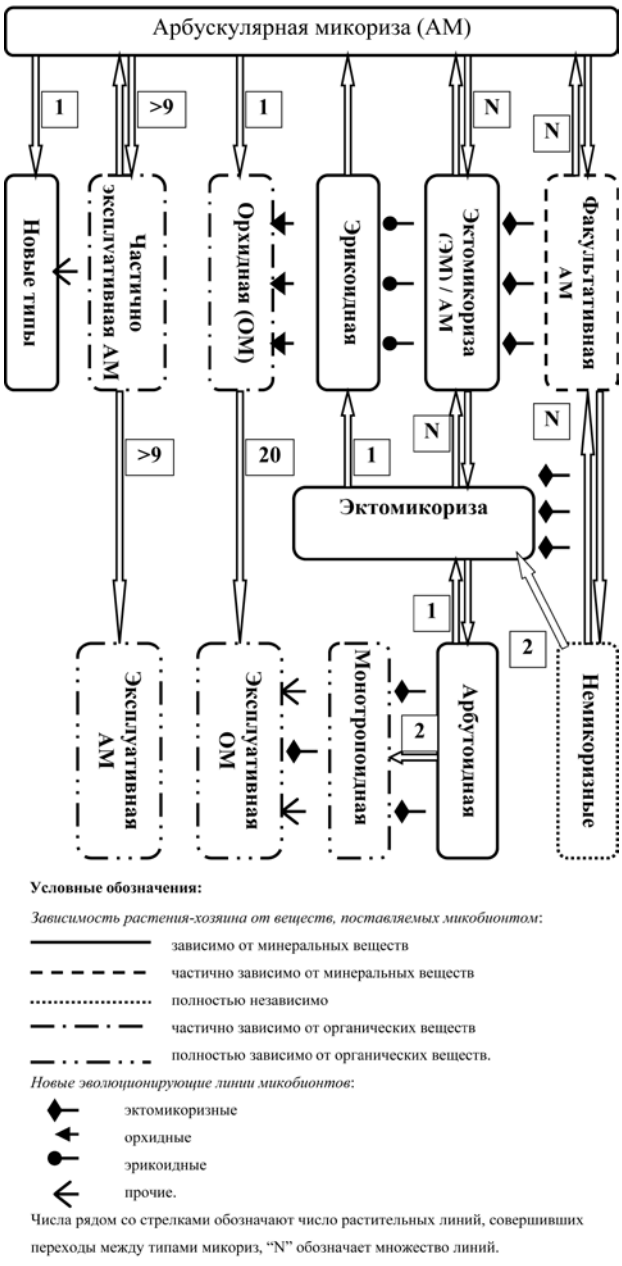



*Рис. 9.* **Эволюция типов микориз** (по Brundrett, 2002).

Таким образом, наиболее вероятно, что эволюция микоризных ассоциаций шла в сторону усиления контроля растения над микобионтом и специфичности симбиозов, т.е. от эндофитных грибов к сбалансированным, а далее к эксплуативным микоризам (Brundrett, 2002). Усложнение зоны контакта между симбионтами, вероятно, преследовало цель предотвратить мошенничество со стороны партнера по симбиозу, и первично контролировалось растением – слу-

чаи паразитизма гриба в микоризах очень редки в природных условиях. Паразитизм растения встречается у микогетеротрофов, но виды-доминанты природных экосистем образуют сбалансированные микоризы, т.к. их процветание зависит от успешного развития микобионтов. У некоторых групп растений переход от авто- к гетеротрофии происходил постепенно, но бесхлорофилльные мутанты Орхидных совершили этот переход за один шаг (Rasmussen, 1995).

Эндофитные ассоциации повсеместно встречаются у растений, и могли быть первоисточником микоризного симбиоза. Вначале они были случайны, и оба партнера не утратили способности существовать по отдельности. Грибы-эндофиты получили ряд преимуществ: доступ к экссудатам растения, наиболее быстрый доступ к органическим веществам после гибели растения-хозяина, а также уход от конкуренции, выедания и паразитизма со стороны других почвенных обитателей. Микофильные грибы, сходные с теми, которые в настоящее время паразитируют на АМ грибах, существовали уже в палеозое (Brundrett, 2002). Первые наземные растения находились на открытых пространствах и в атмосфере, более богатой углекислым газом, чем современная, что подразумевает большие возможности для фотосинтеза и накопления органических соединений, выделяемых в виде экссудатов (Raven, Edwards, 2001). Эти растения имели достаточно слабую структуру, и должны были иметь высокую проницаемость для поглощения воды и минеральных веществ. Они могли быть весьма привлекательны для почвенных грибов, как современные мохообразные. Самые первые эндофиты могли не приносить пользу растению, но в дальнейшем отбор благоприятствовал микофитным ассоциациям, «выгодным» растениям. Палеозойские фоссилии растений содержат предположительно паразитические грибы, и первичной функцией эндофитов могла быть защита растения от более опасных грибов (Taylor, Osborn, 1996).

Первой ступенью эволюции микобионта от эндофита к микоризообразователю должна быть специализация к более эффективному поглощению веществ растения-хозяина, превратившаяся со временем в зависимость от растения как источника энергии. Первые наземные растения обитали на почвах, не более плодородных, чем современные, и доступность минеральных веществ была значительно ниже, чем в водных местообитаниях, где развивались растения. Грибы, освоившие сушу раньше, к тому времени уже успели выработать эффективные механизмы для поглощения минеральных веществ. Возможно, что почвенные грибы накапливали минеральные вещества в количествах, больших, чем нужно для немедленного употребления. Например, Geosiphon – подобные грибы могли обильно запасать азот, получаемый от симбиотических азотфиксаторов (Schüssler, Kluge, 2000 – цит. по Brundrett, 2002). Первые обменные процессы могли происходить в контактной зоне, где некоторые клетки эндофита стали более проницаемыми. Обратной стороной повышения проницаемости стала утечка некоторых веществ из грибной клетки, но так как касалась она в первую очередь тех веществ, которые были в избытке, отбора в направлении предотвращения утраты не происходило. Напротив, более вероятен очень жесткий отбор в направлении усовершенствования механизмов, улучшающих поглощение недостающих питательных элементов – функций мембраны и структуры клеточной стенки – т.е., развития зоны контакта между симбионтами (Smith, Read, 1997). Обычно в микоризных ассоциациях метаболическая активность клеток гриба и растения-хозяина в контактной зоне синхронизирована. Контактная зона быстро появляется, недолго функционирует, а затем исчезает. Непродолжительность срока существования зоны контакта могла возникнуть как защитный механизм для ограничения затрат на симбиоз в случае, если он не приноси пользы. Сбалансированные микоризы возникли на растительных органах, развивавшихся, в частности, как специализированные местообитания для грибов путем увеличения эффективности и/ или ограничения расширения микоризной ассоциации.

Переваривание или разрушение гиф, постоянно наблюдаемое в АМ и ОМ могло возникнуть как защитная реакция на патогенные грибы. В сбалансированных микоризах этот процесс не играет важной роли в обмене веществами между симбионтами, но может быть более важен в эксплуативных микоризных ассоциациях. Возможно, ранние микоризы, до появления двустороннего обмена, предполагали переваривание микобионта.

М. Брандретт предполагает такую последовательность событий, приведших к формированию балансированных микориз из эндофитных ассоциаций:

1. Адаптация гиф к эффективному поглощению веществ из растения привела к оттоку минеральных веществ к хозяину.

2. Растения с микобионтами более эффективно поглощали недостающие минеральные вещества посредством гиф, чем иными способами.

3. Растения выработали механизмы для различения микоризных грибов и патогенных.

4. Специализированные клетки гриба и растения развились в контактную зону, где происходил обмен.

5. Растения начали переваривать стареющие внутриклеточные грибные структуры.

6. Увеличилась способность грибных гиф к поглощению из почвы минеральных веществ, лимитирующих рост растения.

7. Растение становится облигатно микоризным и зависимым от гриба при росте в почвах обычной плодородности.

8. Гриб становится полностью зависимым от растения как источника питательных веществ.

9. Растения эволюционируют в направлении большей эффективности микоризообразования (Brundrett, 2002).

Третья предполагаемая стадия эволюции микоризы заключается в «тонкой настройке» морфологии и физиологии органов растения для усиления контроля над микобионтом. Это направление достигает кульминации у микогетеротрофов, полностью зависящих от гриба как источника и минеральных веществ и энергии и не приносящих, вероятно, микобионту никакой пользы. Таким образом в эволюционном континууме типов микориз в центре находятся сбалансированные типы, а полюса представлены эксплуативными и факультативными микоризами.

Взаимоотношения симбионтов в микоризах были и остаются предметом дискуссии. Они включают в себя весь возможный спектр взаимодействий от обоюдной выгоды до взаимного угнетения. Тем не менее, большинство растений образует микоризу, несмотря на то, что теоретические модели симбиоза предполагают конфликт интересов партнеров, каждый из которых совершенствует механизмы для предотвращения обмана со стороны другого (Herre et al., 1999). На вопросы экологии «Кто они?» и «Где они?» относительно большинства грибов-микоризообразователей ответы уже получены, теперь нужно найти ответ на вопрос «Что они делают, и как они делают это?»

## Список литературы

*Великанов Л.Л., Сидорова И.И.* Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. I. Влияние базидиомицетов на численность грибов и бактерий // Микол. и фитопатол. 1997. Т. 31. № 4. С. 20 - 26.

*Великанов Л.Л., Сидорова И.И.* Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. II . Влияние базидиомицетов на видовое разнообразие почвенных микромицетов // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32. № 1. С. 33 - 36.

*Горбунова Н.П.* Анатомическое строение микориз растений // Труды конференции по микотрофии растений. М., АН СССР, 1955. С. 182 - 193.

*Доминик Т.* Классификация микориз // Микориза растений п/ ред Лобанова Н.В. М., Наука, 1963. С. 245-260.

*Каменский Ф.М.* О симбиотическом соединении мицелия грибов с корнями высших растений // Тр. СПб об-ва естествоиспытателей. 1886. Т. 17. № 34.

*Каратыгин И.В.* Коэволюция грибов и растений. СПб., Наука, 1993. С. 119.

*Каратыгин И.В., Снегиревская Н.С.* Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38. № 5. С. 15-32.

*Катенин А.Е.* Принципы классификации эктотрофных микориз // Ученые записки ПГПИ. 1968. Т. 64. С. 224 - 227.

*Келли А.* Микотрофия у растений. М., Наука, 1952. С. 238.

*Кивиниеми С.Н.* О взаимоотношениях микоризных грибов между собой и с грибами других экологических групп // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Наука, 1980. С. 45 - 64.

Коваленко А.Е. Эктомикоризные грибы: ценологический аспект // Микол. и фитопатол. 1994. Т. 28. № 3. С. 84 – 89.

*Мантейфель А.Я., Жукова А.И., Демьянова Е.К.* Изучение микрофлоры ризосферы дуба // Микробиология. 1950. Т. 19. С. 5 47 - 556.

*Селиванов И.А.* Вопросы терминологии и классификации микориз и микоризоподобных образований // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1973. Т. 112. С. 3-44.

*Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., Наука, 1981. С. 231.

*Цавкелова Е.А., Лобакова Е.С., Коломейцева Г.Л., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И.* Ассоциативные цианобактерии, выделенные с корней эпифитных орхидей // Микробиология. 2003а. Т. 72. С. 105-110.

*Цавкелова Е.А, Лобакова Е.С., Коломейцева Г.Л., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И.* Особенности локализации ассоциативных цианобактерий на корнях эпифитных орхидей // Микробиология. 2003б.Т. 72. С. 99-104.

*Цавкелова Е.А., Чердынцева Т.А., Лобакова Е.С., Коломейцева Г.Л., Нетрусов А.И.* Микробиота поверхности корней орхидных // Микробиология. 2001. Т. 70. С. 567 –573И.

*Шубин В.И.* Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л., Наука, 1990. С. 197.

*Шубин В.*. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. 1.Экологические ниши // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32. № 6. С. 32 - 37.

*Abuzinadah R.A., Read D.J.* The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi // New Phytol. 1986. Vol. 103. P. 481-493.

*Agerer R.* Colour atlas of ectomycorrhizae. Schwäbisch Gmünd: Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger. 1987 - 1996.

*Agerer R.* Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification // Varma A., Hoek B. (eds.) Mycorrhiza. Berlin, Springer Verlag. 1995. P. 685-734.

*Akiyama K., Matsuzaki K., Hayshi H.* Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi // Nature 2005. Vol. 435. № 9. P. 824-827.

*Albrecht C., Burgess T., Dell B., Lapeyrie F.* Chitinase and peroxidase activities are induced in *Eucalyptus* roots according to aggressiveness of Australian ectomycorrhizal strains of *Pisolithus* sP. // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 217-222.

*Allen E.B., Allen M.F., Helm D.J., Trappe J.M., Molina R., Rincon E.* Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity // Plant & Soil. 1995. Vol. 170. P. 47-62.

*Allen M.F., Allen E.B., Friese C.F.* Responses of the non-mycotrophic plant Salsola kali to invasion by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi // New Phytol. 1989. Vol. 111. P. 45-49.

*Amaranthus M.A., Perry D.A.* The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time //Plant & Soil. 1994. Vol. 159. № 1. P. 133 - 140.

*Andrade G., Mihara K.L., Linderman R.G., Bethlenfalvay G.J.* Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi // Plant & Soil. 1997. Vol. 192. P. 71-79.

*Ashford A.E., Allaway W.G.* A sheathing mycorrhiza on Pisonia grandis R.Br. (Nyctaginaceae) with development of transfer cells rather than a Hartig net // New Phytol. 1982. Vol. 90. P. 511-519.

*Assigbetse K., Gueye M., Thioulouse J., Duponnois R.* Soil bacterial diversity responses to root colonization by an ectomycorrhizal fungus are not root-growth-dependent // Microb. Ecol. 2005. Vol. 50. P. 350-359.

*Augé R.M.* Water relations, drought and vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis // Mycorrhiza. 2001. Vol. 11. P. 3-42.

*Azcón R., Ruiz-Lozano J.M., Rodríguez R.* Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (15N) under increasing N supply to the soil // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. P. 1175-1180.

*Baar J., Stanton N.L.* Ectomycorrhizal fungi challenged by saprotrophic basidiomycetes and soil microfungi under different ammonium regimes *in vitro* // Mycol. Res. 2000. Vol. 104. P. 691-697.

*Barbieri E., Riccioni G., Pisano A., Sisti D., Zeppa S., Agostini D., Stocchi V.* Competitive PCR for quantification of a Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides phylum bacterium associated with the Tuber borchii Vittad. mycelium // Appl. Environ. Microbiol. 2002. Vol. 68. P. 6421-6424.

*Barker S.J., Tagu D., Delp G.* Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. P. 1201-1207.

*Baxter J.W., Pickett S.T.A., Carreiro M.M., Dighton J.* Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 771-782.

*Bècard G., Douds D.D., Pfeffer P. E.* Extensive *in vitro* hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of CO2 and flavonols // Appl. Environ. Microbiol. 1992. Vol. 58. P. 821-825.

*Bècard G., Kosuta S., Tamasloukht M., Séjalon-Delmas N., Roux C.* Partner communication in the arbuscular mycorrhizal interaction // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1186-1197.

*Bècard G., Piché Y.* Fungal growth stimulation by $CO_2$ and root exudates in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis // Appl. Environ. Microbiol. 1989. Vol. 55. P. 2320-2325.

*Bècard G., Piché Y., Fortin J.A.* Some aspects on the biotrophy of VAM fungi // Agric. Ecosyst. & Environ. 1989. Vol. 29. P. 29-33.

*Bècard G., Taylor L.P. , Douds D.D., Pfeffer P. E., Doner L.W.* Flavonoids are not necessary plant signals in arbuscular mycorrhizal symbiosis // Mol. Plant-Microbe Interact. 1995. Vol. 8. P. 252-258.

*Beck-Nielsen D., Madsen T.V.* Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in aquatic macrophytes from lakes and streams // Aquatic Botany. 2001. Vol. 71. P. 141-148.

*Becker D.M., Bagley S.T., Podila G.K.* Effects of mycorrhizal-associated streptomycetes on growth of *Laccaria bicolor*, *Cenococcum geophilum* and Armllaria species and on gene expression in *Laccaria bicolor* // Mycologia. 1999. Vol. 91. P. 33-40

*Bending G.D., Poole E.J., Whipps J.M., Read D.J.* Characterisation of bacteria from *Pinus* sylvestris-*Suillus* luteus mycorrhizas and their effects on root-fungus interactions and plant growth // FEMS Microbiol. Ecol. 2002. Vol. 39.P. 219 – 227.

*Berbee M.L., Taylor J.W.* Dating the evolutionary radiations of true fungi // Can. J. Bot. 1993. Vol. 71. P. 1114-1127.

*Bernard N.* Recherches expèrimentales sur les orchidèes. La germination des orchidèes // Revue Gènèrale de Botanique. 1904. T. 16. P. 405-451, 458-475.

*Bernard N.* L`èvolution dans la symbiose des Orchidèes et leur champignons commensaux // Ann. Sci. Nat. Bot. 1909. T. 9. Ser. 9. P. 1-196.

*Bertaux J., Schmid M., Chemidlin Prevost-Boure N., Churin J.L., Hartmann A., Garbaye J., Frey-Klett P. In situ* identification of intracellular bacteria related to Paeni*Bacillus* spP. in the mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N // Appl. Environ. Microbiol. 2003. Vol. 69. P. 4243-4248.

*Beyrle H.F., Smith S.E., Peterson R.L., Franco C.M.M.* Colonization of Orchis morio protocorms by a mycorrhizal fungus: effects of nitrogen nutrition and Glyphosate in modifying the responses // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. P. 1128-1140.

*Bianciotto V., Bandi C., Minerdi D., Sironi H., Tichy V., Bonfante P.* An obligately endosymbiotic fungus itself harbors obligately intracellular bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1996. Vol. 62. P. 3005-3010.

*Bianciotto V., Bonfante P.* Arbuscular mycorrhizal fungi: a specialized niche for rhizospheric and endocellular bacteria // Antonie Leeuwenhoek. 2002. Vol. 81. P. 365-375.

*Bianciotto V., Lumini E., Bonfante P. , Vandamme P.* «Candidatus Glomeribacter gigasporarum», an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. Vol. 53. P. 121-126.

*Bianciotto V., Minerdi D., Perotto S., Bonfante P.* Cellular interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria // Protoplasma. 1996. Vol. 193. P. 123-137.

*Bidartondo M.I.* The evolutionary ecology of mycoheterotrophy // New Phytol. 2005. Vol. 167. P. 335-352.

*Bidartondo M.I., Bruns T.D.* Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (*Erica*ceae): widespread phylogenetic and geographic structure // Mol. Ecol. 2001. Vol. 10. P. 2285-2295.

*Bidartondo M.I., Bruns T.D.* Fine-level mycorrhizal specificity in the Monotropoideae (*Erica*ceae): specificity for fungal species groups // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 557-569.

*Bidartondo M.I., Bruns T.D., Weiss M., Sérgio C., Read D.J.* Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort // Proc. R. Soc. Lond. 2003. Vol. 270. P. 835-842.

*Bidartondo M.I., Burghardt B., Gebauer G., Bruns T.D., Read D.J.* Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees // Proc. Roy. Soc. 2004. Vol. 271. P. 1799–1806.

*Bidartondo M.I., Ek H., Wallander H., Söderström B.* Do nutrient additions alter carbon sink strength of ectomycorrhizal fungi? // New Phytol. 2001. Vol. 151. P. 543-550.

*Bidartondo M.I., Kretzer A.M., Pine E. M., Bruns T.D.* High root concentration and uneven ectomycorrhizal diversity near *Sarcodes* sanguinea (*Erica*ceae): A cheater who stimulates its victims? // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. P. 1783-1788.

*Bidartondo M.I., Redecker D., Hijri I., Wiemken A., Bruns T.D., Dominguez L., Sérsic A., Leake J.R., Read D.J.* Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi // Nature. 2002. Vol. 419. P. 389-392.

*Blancaflor E.B., Zhao L.M., Harrison M.J.* Microtubulae organization in root cells of Medicago trunculata duding development of an arbuscular mycorrhizal symbiosis with *Glomus* versiforme // Protoplasma. 2001. Vol. 217. P. 154-165.

*Bomberg, M., Jurgens G., Saano A., Sen R., Timonen S.* PCR nested detection of Archaea in defined compartments of pine mycorrhizospheres developed in boreal forest humus microcosms // FEMS Microbiol. Ecol. 2003. Vol. 43. P. 163-171.

*Bonfante P.* Plants, mycorrhizal fungi and endobacteria: a dialog among cells and genomes // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 215-220.

*Bonfante P. , Perotto S.* Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants // New Phytol. 1995. Vol. 130. P. 3-21.

*Booth M.G.* Mycorrhizal networks mediate overstorey - understorey competition in a temperate forest // Ecol. Letters. 2004. Vol. 7. P. 538-546.

*Bowen G.D.* The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning // Plant & Soil. 1994. Vol. 159.P. 61 - 67.

*Bowen G.D., Theodorou C.* Interaction between bacteria and ectomycorrhizal fungi // Soil Biol. Biochem. 1979. Vol. 11. № 2. P. 119 - 126.

*Bronstein J.L.* Conditional outcomes in mutualistic interactions // Trends Ecol. Evol. 1994. Vol. 9. P. 214-217.

*Bronstein J.L.* The exploitations of mutualisms // Ecol. Lett. 2001.Vol. 4. P. 277-287.

*Brundrett M.C.* Mycorrhizas in natural ecosystems // Advances in Ecological Research. 1991. Vol. 21. P. 171-313.

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

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

*Brundrett M.C., Bougher N, Dell B, Grave T, Malajczuk N.* Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Canberra. 1996. P. 374.

*Bruns T.D., Bidartondo M.I.* Molecular windows into the below-ground interactions of ectomycorrhizal fungi // Mycologist. 2002. Vol. 16. №2. P. 47-50.

*Bruns T.D., Bidartondo M.I., Taylor D.L.* Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do exceptions tell us? // Integ. and ComP. Biol. 2002. Vol. 42. P. 352-359.

*Bruns T.D., Shefferson R.P.* Evolutionary study of ectomycorrhizal fungi: recent advances and future directions // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1122-1132.

*Bruns T.D., Szaro T.M., Gardes M., Cullings K.W., Pan J.J., Taylor D.L., Horton T.R., Kretzer A., Garbelotto M., Li Y.* A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 257-272.

*Bücking H.* Phosphate absorption and efflux of three ectomycorrhizal fungi as affected by external phosphate, cation and carbohydrate concentrations // Mycol. Res. 2004. Vol. 108(6). P. 599-609.

*Bücking H., Heyser W.* Uptake and transfer of nutrients in ectomycorrhizal associations: interactions between photosynthesis and phosphate nutrition // Mycorrhiza. 2003. Vol. 13. P. 59-69.

*Bücking H., Kuhn A.J., Schröder W.H., Heyser W.* The fungal sheath of ectomycorrhizal pine roots: an apoplastic barrier for the entry of calcium, magnesium and potassium into the root cortex? // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53 P. 1659-1669.

*Burges A.* On the significance of mycorrhiza // New Phytol. 1936. Vol. 35. P. 117-131.

*Buscot F.* Ectomycorrhizal types and endobacteria associated with ectomycorrhizas of Morchella elata (Fr.) Boudier with *Picea* abies (L.) Karst. // Mycorrhiza. 1994. Vol. 4. P. 223 – 232.

*Buscot F., Munch J.C., Charcosset J.Y., Gardes M., Nehls U., Hampp R.* Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems // FEMS Microbiol. Rev. 2000. Vol. 24. P. 601-614.

*Cairney J.W.G., Ashford A.E.* Biology of mycorrhizal associations of epacrids (*Erica*ceae) // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 305-326.

*Cairney J.W.G., Meharg A.A.* Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition and degradation of organic pollutants in the rhizosphere // Can. J. Bot. 2002. Vol. 80. P. 803-809.

*Cairney J.W.G., Meharg A.A.* Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions // Eur. J. Soil Sci. 2003. Vol. 54. P. 735-740.

*Camargo-Ricalde S.L.* Dispersal, distribution and establishment of arbuscular mycorrhizal fungi: a review // Bol. Soc. Bot. Méx. 2002. Vol. 71. P. 33-44.

*Chambers S.M., Sharples J.M., Cairney J.W.G.* Towards a molecular identification of the Pisonia mycobiont //Mycorrhiza. 1998. Vol. 7. P. 319-321.

*Chambers S.M., Williams P. G., Seppelt R.D., Cairney J.W.G.* Molecular identification of a Hymenoscyphus sP. from rhizoids of the leafy liverwort Cephaloziella exiliflora in Australia and Antarctica // Mycol. Res. 1999. Vol. 103. P. 286-288.

*Chanway C.P. , Holl F.B.* Biomass increase and associative nitrogen fixation of mycorrhizal *Pinus* contorta seedlings inoculated with a plant growth promoting *Bacillus* strain // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. P. 507-511.

*Chen Y.L., Dell B., Brundrett M.C.* Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus* globulus and E. urophylla // New Phytol. 2000. Vol. 146. P. 545-556.

*Comandini O., Rinaldi A.C.* Together but not forever: ectomycorrhizal symbiosis is an unstable affair // Mycol. Res. 2001. Vol. 150. P. 130 – 131.

*Cromack J.K., Fichter B.L., Moldenke A.M., Entry J.A., Ingham E.R.* Interactions between soil animals and ectomycorrhizal fungal mats // Agric. Ecosyst. & Environ. 1988. Vol. 24. P. 161-168.

*Cullings K.W.* Single phylogenetic origin of ericoid mycorrhizae within *Erica*ceae // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 1896-1909.

*Cullings K.W., Szaro T.M., Bruns T.D.* Evolution of extreme specialization within a lineage of ectomycorrhizal epiparasites // Nature. 1996. Vol. 379. P. 63-66.

*Curl E.A., Truelove B.* The Rhizosphere. Berlin, Springer-Verlag. 1986. P. 228.

*Currah R.S., Zelmer C.D., Hambleton S., Richardson K.A.* Fungi from orchid mycorrhizas // Arditti J., Pridgeon A.M. (eds.) Orchid biology: reviews and perspectives. Kluwer, Boston, 1997. Vol. VII. P. 117-170.

*Dahlberg A., Stenlid J.* Spatiotemporal patterns in ectomycorrhizal populations // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. Suppl. 1. P. 1222 – 1230.

*Dahlberg A., Jonsson L., Nylund J-E.* Species diversity and distribution of biomass above- and below-ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in South Sweden // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. 1323-1335.

*Dahm H., Strzelczyk E., Ciesielska A.* The effect of ectomycorrhizal fungi and bacteria on pine seedlings // Acta Mycologica. 1988. Vol. 33. № 1. P. 25 – 36.

*Danell E., Alström S., Ternström A. Pseudomonas* fluorescens in association with fruit bodies of the ectomycorrhizal mushroom Cantharellus cibarius // Mycol. Res. 1993. Vol. 97. P. 1148-1152.

*Daniell T.J., Hodge A., Young J.P. W., Fitter A.* How many fungi does it take to change a plant community? // Trends Plant Sci. 1999. Vol. 4. № 3. P. 81-82.

*De Boer W., Folman L.B., Summmerbell R.C., Boddy L.* Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development // FEMS Microbiol. Rev. 2005. Vol. 29. P. 795-811.

*Dehne H.W.* Interaction between vesicular mycorrhizal fungi and plant pathogens // Phytopathology. 1982. Vol. 72. P. 1115-1119.

*Dell B., Malajczuk N., Grove T.S., Thompson G.T.* Ectomycorrhiza formation in *Eucalyptus.* IV. Ectomycorrhizas in the sporocarps of the hypogeous fungi Mesophellia and Castorium in eucalypt forests of Western Australia // New Phytol. 1990. Vol. 114. P. 449-456.

*Denison R.F., Bledsoe C., Kahn M., O'Gara F., Simms E.L., Thomashow L.S.* Cooperation in the rhizosphere and the "free rider" problem // Ecology. 2003. Vol. 84. P. 838-845.

*Dijk E., Willems J.H., van Andel J.* Nutrient responses as a key factor to the ecology of orchid species // Acta Bot. Neerlandica. 1997. Vol. 46. P. 339-363.

*Dodd J.C., Burton C.C., Burns R.G., Jeffries P.* Phosphatase activity associated with the roots and rhizosphere of plants infected with arbuscular mycorrhizal fungi // New Phytol. 1987. Vol. 107. P. 163-172.

*Dominik T.* Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics // Mycopathol. et mycol. appl. 1959. Vol. 11. №4. P. 359-367.

*Dowling D.N., O'Gara F.* Metabolites of *Pseudomonas* involved in the biocontrol of plant disease // Tibtech. 1994. Vol. 12. P. 133-141.

*Duckett J.G., Read D.J.* Ericoid mycorrhizas and rhizoid-ascomycete associations in liverwort share the same mycobiont: isolation of the partners and resynthesis of the associations *in vitro* // New Phytol. 1995. Vol. 129. P. 439-447.

*Duckett J.G., Renzaglia K.S., Pell K.* A light and electron microscope study of rhizoid-ascomycete associations and flagelliform axes in British hepatics with observations on the effects of the fungi on host morphology // New Phytol. 1991. Vol. 118. P. 233-257.

*Duddridge J.A., Malibari A., Read D.J.* Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport // Nature. 1980. Vol. 287. P. 834-836.

*Duddridge J.A., ReadD.J.* An ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Monotropa hypopitys* L. // New Phytol. 1982. Vol. 92. P. 203-214.

*Duponnois R., Plenchette C.* A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal stmbiosis of Australian Acacia species // Mycorrhiza. 2003. Vol. 13. P. 85-91.

*Egger K.N., Hibbett D.S.* The evolutionary implications of exploitation in mycorrhizas // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1110 – 1121.

*Entry J.A., Rose C.L., Cromack K.* Litter decomposition and nutrient release in ectomycorrhizal mat soils of a Douglas-fir ecosystem // Soil Biol. Biochem. 1991. Vol. 23. P. 285-290.

*Filion M., St Arnaud M., Fortin J.A.* Direct interaction between arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms // New Phytol. 1999. Vol. 141. P. 525-533.

*Finlay R.D.* Mycorrhizal fungi and their multifunctional roles // Mycologist. 2004.Vol. 18. № 2. P. 91-96.

*Finlay R.D.* Mycorrhizal symbiosis: myths, misconceptions, new perspectives and future research priorities // Mycologist. 2005. Vol 19. № 3. P. 90-95.

*Fitter A.H., Garbaye J.* Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms // Plant & Soil. 1994. Vol. 159. № 1. P. 123 - 132.

*Fitter A.H., Gilligan C.A., Hollingworth K., Kleczkowski A., Twyman R.M., Pitchford J.W.* Biodiversity and ecosystem function in soil // Functional Ecology. 2005. Vol. 19. P. 369-377.

*Fogel R., Hunt G.* Fungal and arboreal biomass in a Western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover // Can. J. Forest Res. 1979. Vol. 9. P. 245 - 256.

*Fogel R., Hunt G.* Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem // Can. J. For. Res. 1983. Vol. 13. P. 219 - 232.

*Foster R.C., Marks G.C.* Observations on the mycorrhizas of forest trees. II. The rhizosphere of *Pinus* radiata D. Don. // Austral. J. Biol. Sci. 1967. Vol. 20. P. 915-926.

*Founoune H., Duponnois R., Bâ A.M., Sall S., Branget I., Lorquin J., Neyra M., Chotte J.L.* Mycorrhiza helper bacteria stimulate ctomycorrhizal symbiosis of Acacia holosericea with *Pisolithus albus* // New Phytol. 2002. Vol. 153. P. 81-89.

*Frank A.B.* Neue Mittheilungen űber die Mykorrhiza der Bäume u. der *Monotropa hypopitys* // Ber. d. d. bot. 1885. Ges. 3. XXVII.

*Frank A.B.* Über neue Mykorrhizaformen // Ber. d. d. bot. 1887. Ges. 5. S. 395-409.

*Frankland J.C.* Fungal succession – unravelling the unpredictable // Mycol. Res. 1998. Vol. 102. P. 1 – 15.

*Frey P. , Frey-Klett P. , Garbaye J., Berge O., Heulin T.* Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with Douglas fir – *Laccaria bicolor* mycorrhizosphere // Appl. Environ. Microbiol. 1997. Vol. 63. P. 1852-1860.

*Frey-Klett P., Chavatte M., Clausse M.-L., Courrier S., Le Roux C., Raaijmakers J., Martinotti M.-G., Pierrat J.-C., Garbaye J.* Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads // New Phytol. 2005. Vol. 165. P. 317–328.

*Frey-Klett P., Garbaye J.* Mycorrhiza helper bacteria: a promising model for the genomic analysis of fungal-bacterial interactions // New Phytol. 2005. Vol. 168. P. 4-8.

*Fries N., Serck-Hanssen K., Häll Dimberg L., Theander O.* Abietic acid an activator of basidiospore germination in ectomycorrhizal species of the genus *Suillus* (Boletaceae) // Exp. Mycol. 1987. Vol. 11. P. 360-363.

*Gadgil R.L., Gadgil P. D.* Mycorrhiza and litter decomposition // Nature. 1971. Vol. 233. P. 133.

*Gadgil R.L., Gadgil P. D.* Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus* radiata // N.Z. J. For. Sci. 1975. Vol. 5. P. 33-41.

*Gadkar V., David-Schwartz R., Kunik T., Kapulnik Y.* Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors involved in host recognition // Plant Physiology. 2001. Vol. 127. P. 1493-1499.

*Gallaud I.* Études sur les mycorhizes endotrophes //Rev. Gén. Bot. 1905. Vol. 17. P. 7-48, 66-85, 123-136, 223-239, 313-325, 423-433, 479-496.

*Gange A.C.* On the relation between arbuscular mycorrhizal colonization and plant "benefit" // Oikos. 1999. Vol. 87. P. 615-621.

*Gange A.C., Brown V.K., Farmer L.M.* A test of mycorrhizal benefit in early successional plant community // New Phytol. 1990. Vol. 15. P. 85-91.

*Garbaye J.* Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis // New Phytol. 1994. Vol. 128. P. 197-210.

*Gardes M.* An orchid-fungus marriage – physical promiscuity, conflict and cheating // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 4-6.

*Garbaye J., Bowen G.D.* Stimulation of mycorrhizal infection of *Pinus* radiata by some microorganisms associated with the mantle of ectomycorrhizas // New Phytol. 1989. Vol. 112. P. 383-388.

*Gardes M., Bruns T.D.* Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus* muricata forest: above- and below-ground views // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 1572 - 1583.

*Gargas A., Depriest P. T., Grube M., Tehler A.* Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny // Science. 1995. Vol. 268. P. 1492-1495.

*Gaümann E.* New data on the chemical defence reactions of orchids // Acad. Sci. (*Paris*). 1960. Vol. 250. P. 1944-1947.

*Gay G., Reddy M.S., Pandey A.K., Melayah D., Raffier C., Charvet-Candela V., Hitchin S., Debaud J.C., Marmeisse R.* Role of fungal auxin in the ectomycorrhizal symbiosis // Biology of plant-microbe interactions. 2004. Vol. 4. P. 398-401.

*Genre A., Bianciotto V., Jargeat P. , Lumini E., Uetake Y., Becard G., Bonfante P.* Arbuscular mycorrhizal fungi harbor endocellular bacteria // Biology of plant-microbe interactions. 2004. Vol. 4. P. 445-446.

*Gerič B., Rupnik M., Kraigher H.* Isolation and identification of mycorrhization helper bacteria in Norway spruce, *Picea* abies (L.) Karst. // Phyton. 2000. Vol. 40. № 4. P. 65 - 70.

*Gianinazzi-Pearson V., Arnauld C., Oufattole M., Arango M., Gianinazzi S.* Differential activation of H+ - ATPase genes by an arbuscular mycorrhizal fungus in root cells of transgenic tobacco // Planta. 2000. Vol. 211. P. 609-613.

*Gianinazzi-Pearson V., Brechenmacher L., Weidmann S., Sanchez L.* Molecular dialogue in arbuscular mycorrhiza: exploring the symbiotic cell programme // Biology of plant-microbe interactions. 2004. Vol. 4. P. 453-459.

*Giovanetti M., Sbrana C.* Meeting a non-host: behaviour of AM fungi // Mycorrhiza. 1998. Vol. 8. P. 123-130.

*Giovanetti M., Sbrana C., Avio L., Citernesi A.S., Logi C.* Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages // New Phytol. 1993. Vol. 125. P. 587-593.

*Goodman D.M., Trofymow J.A.* Com*Paris*on of communities of ectomycorrhizal fungi in old-growth

and mature stands of Douglas-fir at two sites on southern Vancouver Island // Can. J. For. Res. 1998. Vol. 28. P. 574 - 581.

*Govindarajulu M., Pfeffer P. E., Jin H., Abubaker J., Douds D.D., Allen J.W., Bücking H., Lammers P. J., Shachar-Hill Y.* Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis // Nature. 2005. Vol. 435. P. 819-823.

*Graham J.H.* Interactions of mycorrhizal fungi with soilborne plant pathogens and other organisms // Phytopathology. 1988. Vol. 78. P. 365-366.

*Guidot A., Debaud J.-C., Effosse A., Marmeisse R.* Below-ground distribution and persistence of an ectomycorrhizal fungus // New Phytol. 2003. Vol. 161. P. 539 – 547.

*Hadley G.* 1970. Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza // New Phytol. Vol. 69. P. 1015-1023.

*Hadley G.* Orchid mycorrhiza // In Arditti J. (ed.) Orchid biology: reviews and perspectives II. Cornell University Press. Ithaca, NY. 1982. P. 83-118.

*Harley J.L.* Mycorrhiza and soil ecology // Biol. Rev. 1948. Vol. 23. P. 127-158.

*Harley J.L.* The fourth benefactors' lecture. The significance of mycorrhiza // Myc. Res. 1989. Vol. 92. P. 129-139.

*Harley J.L., Smith S.E.* Mycorrhizal symbiosis. N.Y., Academic Press, 1983. P. 484.

*Harrington T.J., Mitchell D.T.* Colonization of root systems of *Carex* flacca and C. pilulifera by Cortinarius (Dermocybe) cinnamomeus //Mycol. Res. 2002. Vol. 106. P. 452-459.

*Harrison M.J.* Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 50. P. 361-389.

*Harrison M.J., Dewbre G.R., Liu J.Y.* A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the aquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi // Plant Cell. 2002. Vol. 14. P. 2413-2429.

Haystead A., Malajczuk N., Grove T.S. Underground transfer of nitrogen between pasture plants infected with vesicular arbuscular mycorrhizal fungi // New Phytol. 1988. Vol. 108. P. 417-423.

*Heinonsalo J., Jørgensen K.S., Haahtela K., Sen R.* Effects of *Pinus* sylvestris root growth and mycorrhizosphere development on bacterial carbon source utilization and hydrocarbon oxidation in forest and petroleum- contaminated soils // Can. J. Microbiol. 2000. Vol. 46. P. 451 - 464.

*Heinonsalo J., Jørgensen K.S., Sen R.* Microcosm-based analyses of Scots pine seedling growth, ectomycorrhizal fungal community structure and bacterial carbon utilization profiles in boreal forest humus and underlying illuvial mineral horizons // FEMS Microbiol. Ecol. 2001. Vol. 36. P. 73 – 84.

*Herre E.S., Knowlton N., Mueller U.G., Rechner S.A.* The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation // Trends Ecol. Evol. 1999. Vol. 14. P. 49-53.

*Hibbett D.S., Gilbert L-B., Donoghue M.J.* Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes // Nature. 2000. Vol. 407. P. 506-508.

*Hiltner L.* Über neue Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berüksichtigung der Gründüngung und Brache // Arb. Dtsch. Lanwirt 1904. Ges. 98. S. 59-78.

*Hobbie E.A., Weber N.S., Trappe J.M.* Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence // New Phytol. 2001. Vol. 150. P. 601 – 610.

*Hodge A.* Plant nitrogen capture from organic matter as affected by spatial dispersion, interspecific competition and mycorrhizal colonization // New Phytol. 2003.Vol. 157. P. 303-314.

*Högberg M.N., Högberg P.* Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 791-795.

*Horton T.R.* Molecular approaches to ectomycorrhizal diversity studies: variation in ITS at a local scale // Plant & Soil. 2002. Vol. 244. P. 29 – 39.

*Horton, T.R., Bruns T.D.* Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus* muricata) // New Phytol. 1998. Vol. 139. P. 331 – 339.

*Horton, T.R., Bruns T.D.* The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box // Mol. Ecol. 2001. Vol. 10. P. 1855-1871.

*Horton, T.R., Bruns T.D., Parker V.T.* Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 93-102.

Horton, T.R., Molina R., Hood K. Douglas-fir ectomycorrhizae in 40- and 400-year-old stands: mycobiont availability to late successional western hemlock // Mycorrhiza. 2005. Vol. 15. P. 393-403.

*Hutchison L.J.* Description and identification of cultures of ectomycorrhizal fungi found in North Am*Erica* // Mycotaxon. 1991. Vol. XLII. P. 387 – 504.

*Hutton B.J., Dixon K.W., Sivasithamparam K.* Ericoid endophytes of Western Australian heaths (Epacridaceae) // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 557-566.

*Ingham E.R., Massicotte H.B.* Protozoan communities around conifer roots colonized by ectomycorrhizal fungi // Mycorrhiza. 1994. Vol. 5. P. 53 – 61.

*Johansson J.F., Paul L.R., Finlay R.D.* Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture // FEMS Microbiol. Ecol. 2004. Vol. 48. P. 1-13.

*Johnson D., Leake J.R., Ostle N., Ineson P. , Read D.J.* *In situ* ($CO_2$)-C-13 pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil // New Phytol. 2002. Vol. 153. P. 327-334.

*Johnson N.C., Graham J.H., Smith F.A.* Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum // New Phytol. 1997. Vol. 135. P. 575-585.

*Jones M.D., Smith S.E.* Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1089-1109.

*Juniper S., Abbott L.* Vesicular-arbucular mycorrhizas and soil salinity // Mycorrhiza. 1993. Vol. 4. P. 45-57.

*Kahmann R., Basse C., Feldbrügge M.* Fungal-plant signalling in the Ustilago maydis-maize pathosystem //Current Opinion in Microbiology. 1999. Vol. 2. P. 647-650.

*Kamieński F.* Die Vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys* L. // Bot. Zeit. 1881. Ges. 29. S. 457-461.

*Katznelson H., Rouatt J.W., Peterson E.A.* The rhizosphere effect of mycorrhizal and non- mycorrhizal roots of yellow birch seedlings // Can. J. Bot. 1962. Vol. 40. P. 257 - 276.

*Kendrick B.* The Fifth Kingdom. Focus Information Group, Newburyport, MA., 2001. P. 373.

*Kennedy P. G., Izzo A.D., Bruns T.D.* There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between understorey and canopy trees in a mixed evergreen forest // J. Bot. 2003. Vol. 91. P. 1071–1080.

*Khetmalas M.B., Egger K.N., Massicotte H.B., Tackaberry L.E., Clapperton M.J.* Bacterial diversity associated with subalpine fir (Abies lasiocarpa) ectomycorrhizae following wildfire and salvage-logging in central British Columbia // Can. J. Microbiol. 2002. Vol. 48. P. 611 – 625.

*Klironomos J.N, Moutoglis P.* Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan Folsomia candida // Biol. Fertil. Soils. 1999. Vol. 29. P. 277-281.

*Koide R.T., Mosse B.* A history of research on arbuscular mycorrhiza // Mycorrhiza. 2004. Vol. 14. P. 145-163.

*Koide R.T., Schreiner R.P.* Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis // Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 557-581.

*Koide R.T., Shumway D.L., Stevens C.M.* Soluble carbohydrates of red pine (*Pinus* resinosa) mycorrhizas and mycorrhizal fungi // Mycol. Res. 2000. Vol. 104. P. 834-840.

*Koide R.T., Xu B., Sharda J.* Contrasting below-ground views of an ectomycorrizal fungal community // New Phytol. 2005. Vol. 166. P. 251-262.

*Koske R.E., Gemma J.N., Englander L.* Vesicular-arbuscular mycorrhizae in Hawajian *Erica*les // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 64-68.

*Kost G.* Macrofungi on soil in coniferous forests // Fungi in vegetation science. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1992. P. 79 – 112.

*Kosuta S., Chabaud M., Lougnon G., Gough C., Denarie J., Barker D.G., Becard G.* Diffusible factors from arbuscular mycorrhizal fungi elicit early nodulin gene expression in *Medicago truncatula* // Biology of plant-microbe interactions. 2004. Vol. 4. P. 347-350.

*Kothamasi D., Kuhad R.C., Babu C.R.* Arbuscular mycorrhizae in plant survivval strategies // Tropical Ecology. 2001. Vol. 42. № 1. P. 1-13.

*Kristiansen K.A., Taylor D.L., Kjøller R., Rasmussen H.N., Rosendahl S.* Identification of mycorrhizal fungi from *Dactylorhiza majalis* (Orchidaceae) based on PCR, SSCP and sequencing of mitochondrial ribosomal LsDNA from single pelotons // Mol. Ecol. 2001. Vol. 10. P. 2089-2093.

*Kytõviita M.M., Vestberg M., Tuom J.* A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: established vegetation negates benefit in seedlings // Ecology. 2003. Vol. 84. P. 898-906.

*Laheurte F., Leyval C., Berthelin J.* Root exudates of maize, pine and beech seedlings influenced by mycorrhizal and bacterial inoculation // Symbiosis. 1990. Vol. 9. P. 111-116.

*Lan J., Xu J.T., Li J.S.* Study on symbiotic relation between *Gastrodia* elata and Armillariella mellea by autoradiography // Acta Mycol. Sin. 1994. Vol. 13. P. 219-222.

*Landerweert R., Hoffland E., Finlay R.D., Kuyper T.W., van Breemen N.* Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients frommінerals // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. P. 248-254.

*Landeweert R., Leeflang P., Kuyper T.W., Hoffland E., Rosling A., Wernars K., Smit E.* Molecular identification of ectomycorrhizal mycelium in soil horizons // Appl. Environ. Microbiol. 2003. Vol. 69. P. 327 – 333.

*Landwehr M., Hildebrandt U., Wilde P. , Nawrath K., Tóth T., Biró B., Bothe H.* The arbuscular mycorrhizal

fungus *Glomus* geosporum in European saline, sodic and gypsum soils // Mycorrhiza. 2002. Vol. 12. P. 199-211.

*Le Quéré A., Schützendübel A., Rajashekar B., Canbäck B., Hedh J., Erland S., Johansson T., Tunlid. A.* Divergence in gene expression related to variation in host specificity of an ectomycorrhizal fungus // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13. P. 3809–3819.

*Leake J.R.* The biology of myco-heterotrophic ("saprophytic") plants // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 171-216.

*Leake J., Johnson D., Donnelly D., Muckle G., Boddy L., Read D.* Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning // Can. J. Bot. 2004a. Vol. 82. P. 1016 – 1045.

*Leake J.R., McKendrick S.L., Bidartondo M., Read D.J.* Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropa hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. // New Phytol. 2004b. Vol. 163. P. 405-423.

*Leake J.R., Read D.J.* The effect of phenolic compounds on nitrogen mobilization by ericoid mycorrhizal systems // Agric. Ecosyst. & Environ. 1989. Vol. 29. P. 225-236.

*Leake J.R., Read D.J.* Chitin as nitrogen source for mycorrhizl fungi // Mycol. Res. 1990. Vol. 94. P. 993-994.

*Levy A., Chang B.J., Abbott L.K., Kuo J., Harnett G., Inglis T.J.* Invasion of spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora* decipiens by *Burkholderia* spP. // Appl. Environ. Microbiol. 2003. Vol. 69. P. 6250-6256.

*Leyval C., Turnau K., Haselwandter K.* Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects // Mycorrhiza. 1997. № 7. P. 139-153.

*Li C.Y., Hung L.L.* Nitrogen-fixing (acetylene-reducing) bacteria associated with ectomycorrhizae of Douglas-fir // Plant & Soil. 1987. Vol. 98. P. 425-428.

*Li C.Y., Massicotte H.B., More L.V.H.* Nitrogen-fixing *Bacillus* sP. associated with Douglas-fir tuberculate ectomycorrhizae // Plant & Soil. 1992. Vol. 140. P. 35-40.

*Lindahl B.* Ectomycorrhizal fungi raid saprotrophic ones // Mycol. Res. 2000. Vol. 104. P. 386-387.

*Lindahl B., Stenlid J., Olsson S., Finlay R.* Translocation of P-32 between interacting mycela of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems // New Phytol. 1999. Vol. 144. P. 183-193.

*Linderman R.G.* Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora : the mycorrhizosphere effect. // Phytopathology. 1988. Vol. 78. P. 366 - 371.

*LoBuglio K.F., Berbee M.L., Taylor J.W.* Phylogenetic origins of the asexual mycorrhizal symbiont *Cenococcum geophilum* Fr. and other mycorrhizal fungi among Ascomycetes // Mol. Phylog. Evol. 1996. Vol. 6. P. 287-294.

*Lutzoni F., Pagel M., Reeb V.* Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors // Nature. 2001. Vol. 411. P. 937-940.

*Malloch D.* The evolution of mycorrhizae // Can. J. Plant Pathol. 1987. Vol. 9. P. 398-402.

Martin F., Duplessis S., Ditengou F., Lagrange H., Voiblet C., Lapeyrie F. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals ans communication genes // New Phytol. 2001. Vol. 151. P. 145 – 154.

*Marschner H., Dell B.* Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis // Plant & Soil. 1994. Vol. 159. P. 89 – 102.

*Martin F., Duplessis S., Ditengou F., Lagrange H., Voiblet C., Lapeyrie F.* Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals ans communication genes // New Phytol. 2001. Vol. 151. P. 145 – 154.

*Martin F., Laurent P. , de Carvalho D., Voiblet C., Balestrini R., Bonfante P. , Tagu D.* Cell wall proteins of the ectomycorrhizal Basidiomycete *Pisolithus* tinctorius: identification, function and expression in symbiosis // Fungal Genet. Biol. 1999. Vol. 27. P. 161-174.

*Marx D.H.* The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria // Phytopathology. 1969. Vol. 59. P. 153 - 163.

*Massicotte H.B., Melville L.H., Peterson R.L., Luoma D.L.* Anatomical aspects of field ectomycorrhizas on *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) and *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) // Mycorrhiza. 1998. Vol. 7. P. 287-292.

*Masuhara G., Katsuya K.* Mycorrhizal differences between genuine roots and tuberous roots of adult plants of *Spiranthes sinensis* var. amoena (Orchidaceae) *in vitro* // Bot. Magazine Tokyo. 1992. Vol. 105. P. 453-460.

*Masuhara G., Katsuya K. In situ* and *in vitro* specificity between *Rhizoctonia* spP. and *Spiranthes sinensis* (Persoon) Ames. var. amoena (M. Bieberstein) Hara (Orchidaceae) // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 711-718.

*Mayo K., Davis R.E., Motta J.* Stimulaton of germination of spores of *Glomus* versiforme by spore-associated bacteria // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 26-431.

*McCormick M.K., Whigham D.F., O`Neill J.* Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids // New Phytol. 2004. Vol. 163. P. 425-438.

*McKendrick S.L., Leake J.R., Read D.J.* Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix* repens and *Betula* pendula to the orchid *Corallorhiza* trifida through shared hyphal connections // New Phytol. 2000a. Vol. 145. P. 539-548.

*McKendrick S.L., Leake J.R., Taylor D.L., Read D.J.* Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza* trifida Chatel and characterisation of its mycorrhizal fungi // New Phytol. 2000b. Vol. 145. P. 523-537.

*McKendrick S.L., Leake J.R., Taylor D.L., Read D.J.* Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of Neottia nidus-avis (L.) Rich and characterisation of its mycorrhizal fungi // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 233-247.

*Melin E.* Physiology of mycorrhizal relations in plants // Annu. Rev. Plant Physiol. 1953. Vol. 4. P. 325 – 346.

*Miller O.K.* Ectomycorrhizae in the Agaricales and Gasteromycetes // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 909 - 916.

*Mogge B., LofererC., Agerer R., Hutzler P., Hartmann A.* Bacterial community structure and colonization patterns of *Fagus* sylvatica L. ectomycorrhizospheres as determined by fluorescence *in situ* hybridization and confocal laser scanning microscopy // Mycorrhiza. 2000. Vol. 9. P. 271-278.

*Molina R., Massicotte H., Trappe J.M.* Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications // Allen M.F. (Ed.) Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process, N.Y., Chapman and Hall, 1992. P. 357-423.

*MoncalvoJ-M., Lutzoni F.M., Rehner S.A., JohnsonJ., Vilgalys R.* Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences // System. Biol. 2000. Vol. 49. P. 278-305.

*Monreal M., Berch S.M., Berbee M.* Molecular diversity of ericoid mycorrhizal fungi // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 1580-1594.

*Morandi D.* Occurence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions and their potential role in biological control // Plant & Soil. 1996. Vol. 85. P. 241-251.

*Morton J.B., Redecker D.* Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae with two new genera Archaeospora and Para*Glomus*, based on concordant molecular and morphological characters // Mycologia. 2001. Vol. 93. P. 181-195.

*Mosse B.* The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an Endogone sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza // Trans. Br. Mycol. Soc. 1959. Vol. 42. P. 273-286.

*Muthukumar T., Udaiyan K., Shanmughavel P.* Mycorrhiza in sedges – an overview // Mycorrhiza. 2004. Vol. 14. P. 65-77.

*Neal J.L., Bollen W.B., Zak B.* Rhizosphere microflora associated with mycorrhizae of Douglas-fir // Can. J. Microbiol. 1964. Vol. 10. № 2. P. 259 - 266.

*Nehls U., Mikolajewski S., Hampp R.* Sugar and nitrogen-dependent regulation of an *Amanita muscaria* phenylalanine ammonium lyiase gen // J. Bacteriol. 1999. Vol. 181. P. 1931-1933.

*Nehls U., Mikolajewski S., Magel E., Hampp R.* Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas: gene expression , monosaccharide transport and metabolic control // New Phytol. 2001. Vol. 150. P. 533-541.

*Neuhauser C., Fargione J.E.* A mutualism-parasitism continuum model and its application to plant-mycorrhizae interactions // Ecol. Model. 2004. Vol. 177. P. 337 – 352.

*Newman E.I.* Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance // Advances in Ecological Research. 1988. Vol. 18. P. 243-270.

*Newman E.I., Reddell P.* The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants // New Phytol. 1987. Vol. 106. P. 745-751

*Newsham K.K., Fitter A.H., Watkinson A.R.* Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field // J. Ecol. 1995. Vol. 83. P. 991-1000.

*Nielsen K.B., Kjøller R., Olsson P. A., Schweiger P.F., Andersen F. Ø. Rosendahl S.* Colonization and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna* in Southern Sweden // Mycol. Res. 2004. Vol. 108. P. 616-625.

*Nilsen E.T., Walker J.F., Miller O.K., Semones S.W., Lei T.T., Clinton B.D.* Inhibition of seedling survival under Rhododndron maximum (*Erica*ceae): could allelopathy be a cause? // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. P. 1597-1605.

*Nurmiaho-Lassila E-L., Timonen S., Haahtela K., Sen R.* Bacterial colonisation patterns of intact Scots pine mycorrhizospheres in dry pine forest soil // Can J. Microbiol. 1997. Vol. 43. P. 1017-1035.

*Ohara H., Hamada M.* Disappearance of bacteria from the zone of active mycorrhizas in *Tricholoma* matsutake ( S. Ito et Imai) Singer // Nature. 1967. Vol. 213. P. 528 - 529.

*Ozinga W.A., Van Andel J., McDonnell-Alexander M.P.* Nutritional soil heterogeneity and mycorrhiza as determinants of plant species diversity // Acta Bot. Neerl. 1997. Vol. 46. P. 237-254.

*Peterson R.L., Bonfante P., Faccio A., Uetake Y.* The interface between fungal hyphae and orchid protocorm cells //Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 1861-1870.

*Peterson R.L., Massicotte H.B.* Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces // Can J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1074-1088.

*Peyronel B., Fassi B., Fontana A., Trappe J.M.* Terminology of mycorrhizae // Mycologia. 1969. Vol. 61. P. 410-411.

*Pinochet J., Calvet C., Camprub R.A., Fernandez C.* Interactions between migrating endoparasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi in perennialcrops – a review // Plant & Soil. 1996. Vol. 185. P. 183-190.

*Poole E.J., Bending G.D., Whipps J.M., Read D.J.* Bacteria associated with *Pinus* sylvestris – *Lactarius* rufus ectomycorrhizas and their effects on mycorrhiza formation *in vitro* // New Phytol. 2001. Vol. 151. P. 743 – 751.

*Pozo M.J., Cordier C., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S., Barea J.M., Azcón-Aguilar C.* Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to Phytophthora infection in tomato plants // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. P. 525-534.

*Rabin L.B., Pacovsky R.S.* Reduced larval growth of two Lepidoptera (Nocturidae) on excised leaves of soybean infected with a mycorrhizal fungus // Journal of Economic Entomology. 1995. Vol. 78. P. 1358-1363.

*Rainey P. B., Cole A.L.J., Fermor T.R., Wood D.A.* A method system for examining involvment of bacteria in basidiome initiation of Agaricus bisporus // Mycol. Res. 1990. Vol. 94. P. 191-195.

*Rambelli A.* The rhizosphere of mycorrhizae // Marks G.L., Koslowski T.T. (eds) Ectomycorrhizae, N.Y., Academic Press, 1973. P. 299-343.

*Rangel-Castro J.I., Levenfors J.J., Danell E.* Physiological and genetic characterization of fluorescent *Pseudomonas* associated with *Cantharellus cibarius* // Can. J. Microbiol. 2002. Vol. 48. P. 739 – 748.

*Rasmussen H.N.* Terrestrial orchids. From seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

*Rasmussen H.N.* Recent developments in the study of orchid mycorrhiza // Plant & Soil. 2002. Vol. 244. P. 149-163.

*Rasmussen H.N., Whigham D.F.* Seed ecology of dust seeds *in situ*: a new study technique and its application to terrestrial orchids // Am. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 1374-1378.

*Rausch C., Bucher M.* Molecular mechanisms of phosphate transport in plants // Planta. 2002. Vol. 216. P. 23-37.

*Raven J.A., Edwards D.* Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance // Journal of Experimental Botany. 2001. Vol. 52. P. 381-401.

*Rawlings G.B.* Some practical aspects of forest mycotophy // New Zealand Society of Soil Science Proceedings. 1958. Vol. 3. P. 41-44.

*Rayner M.C.* Note on the ecology of mycorrhiza // J. Ecol. 1928. Vol. 16. P. 418-419.

*Read D.J.* The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots // In: Jennings D.H., Rayner A.D.M. (ed.). The ecology and physiology of the fungal mycelium. Cambridge, Cambridge University Press, 1984. P. 215 - 240.

*Read D.J., Duckett J.G., Francis R., Ligrone R., Russell A.* Symbiotic fungal associations in "lower" land plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 2000. Vol. 355. P. 815-831.

*Read D.J., Leake J.R., Perez-Moreno J.* Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1243-1263.

*Read D.J., Perez-Moreno J.* Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // New Phytol. 2003. Vol. 157. P. 475-492.

*Redecker D., Kodner R., Graham L.E.* Glomalean fungi from the Ordovician // Science. 2000a. Vol. 289. P. 1920-1921.

*Redecker D., Morton J.B., Bruns T.D.* Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales) // Mol. Phylog. Evol. 2000b. Vol. 14. P. 276-284.

*Redecker D.* New views on fungal evolution based on DNA markers and the fossil record // Research in Microbiology. 2002. Vol. 153. P. 125-130.

*Redecker D., Kodner R., Graham L.E.* Palaeo*Glomus* grayi from the Ordovician // Mycotaxon. 2002. Vol. 84. P. 33-37.

*Rillig M.C.* Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes // Ecol. Letters. 2004. Vol. 7. P. 740-754.

*Rillig M.C., Steinberg P. D.* Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification? // Soil Biol. Biochem. 2002. Vol. 34. P. 1371–1374.

*Rillig M.C., Ramsey P. W., Morris S., Paul E.A.* Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change // Plant & Soil. 2003.Vol. 253. P. 293–299.

*Ritz K., Newman E.I.* Evidence for rapid cycling of phosphorus from dying roots to living plants //Oikos. 1985. Vol. 45. P. 174-180.

*Roberts K.J., Anderson R.C.* Effect of Garlic Mustard [Alliaria petiolata (Beib. Cavara et Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM)

fungi // Am*Erica*n Midland Naturalist. 2001. Vol. 146 P. 146-152.

*Robinson D., Fitter A.H.* The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network // J. Exp. Bot. 1999. Vol. 50. P. 9-13.

*Rosling A., Landerweert R., Lindahl B.D., Larsson K-H., Kuyper T.W., Taylor A.F.S., Finlay R.D.* Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol profile determined by morphotyping and genetic verification // New Phytol. 2003. Vol. 159. P. 775-783.

*Rózycki H., Dahm H., Strzelczyk E., Li C.Y.* Diazotrophic bacteria in root-free soil and in the root zone of pine (*Pinus* sylvestris L.) and oak (*Quercus* robur L.) // Appl. Soil Ecol. 1999. Vol. 12. P. 239-250.

*Różycki H., Kampert M., Strzelczyk E., Li C.Y., Perry D.A.* Effect of different soil bacteria on mycorrhizae formation in scot's pine (*Pinus* sylvestris L.) – *in vitro* studies // Fol. Forest Polon. 1994. Vol. 36. P. 91-102.

*Ruinen J.* Epiphytosis as second view of epiphytism // Annales Bogorienses. 1953. Vol. 1. P. 53-158.

*Sagara N.* Association of ectomycorrhizal fungi with decomposed animal wastes in forest habitats: a cleaning symbiosis? // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S1423 – S1433.

*Sakakibara S.M., Jones M.D., Gillespie M., Hagerman S.M., Forrest M.E., Simard S.W., Durall D.M.* A com*Paris*on of ectomycorrhiza identification based on morphotyping and PCR-RFLP analysis // Mycol. Res. 2002. Vol. 106. P. 868-878.

*Salmia A.* Endomycorrhizal fungus in chlorophyll-free and green forms of the terrestrial orchid Epipactis helleborine // Karstenia. 1988. Vol. 28. P. 3-18.

*Salmia A.* Features of endomycorrhizal infection of chlorophyll-free and green forms of Epipactis helleborine (Orchidaceae) // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 15-26.

*Salzer P. , Elfstrand M., Wiemken A., Boller T. A* mycorrhiza-inducible plant chitinase accelerates the life cycle of arbuscular mycorrhizal fungi // Biology of plant-microbe interactions. 2004. Vol. 4. P. 464-467.

*Salzer P., Hager A.* Sucrose utilization of the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Hebeloma* crustuliniforme depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea* abies // Dot. Acta. 1991. Vol. 104. P. 439-445.

*Sanders F.E., Tinker P. B.* Mechanism of absorption of phosphate from soil by Endogone mycorrhizas // Nature 1971. Vol. 233. P. 278-279.

*Schrey S.D., Schellhammer M., Ecke M., Hampp R., Tarkka M.T.* Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH505 induces differential gene expresssion in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* // New Phytol. 2005. Vol. 168. P. 205-216.

*Schüssler A. Glomus* claroideum forms an arbuscular mycorrhiza-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus* // Mycorrhiza. 2000. Vol. 10. P. 15-21.

*Schüssler A., Schwarzott D., Walker C.* A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution // Mycol. Res. 2001. Vol. 105. P. 1413-1421.

*Selosse M.-A., Bauer R., Moyersoen B.* Basal hymenomycetes belonging to the *Sebacina*ceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees // New Phytol. 2002a. Vol. 155. P. 183-195.

*Selosse M.-A., Le Tacon F.* The land flora: a phototroph-fungus partnership? // Tree. 1998. Vol. 13. № 1. P. 15-20.

*Selosse M.-A., Weiss M., Jany J.-L., Tillier A.* Communities and populations of sebacinoid basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid Neottia nidus-avis and neighbouring tree ectomycorrhizae // Mol. Ecol. 2002b. Vol. 11. P. 1831-1844.

*Setälä H.* Growth of birch and pine seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 1844-1851.

*Setälä H., Kulmala P. , Mikola J., Markkola A.M.* Influence of ectomycorrhiza on the structure of detrital food webs in pine rhizosphere // Oikos. 1999. Vol. 87. № 1. P. 113 – 122.

*Sharples J.M., Meharg A.A., Chambers S.M., Cairney J.W.G.* Symbiotic solution to arsenic contamination // Nature. 2000. Vol. 404. P. 951-952.

*Shaw T.M., Dighton J., Sanders P. E.* Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus* contorta) // Mycol. Res. 1995. Vol. 99. P. 159 – 165.

*Simard S.W., Durall D.M.* Mycorrhizal networks: a review of their extent, function and importance // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1140-1165.

*Simard S.W., Perry D.A., Jones M.D., Myroid D.D., D u r a l l D.M., Molina R.* Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field // Nature. 1997. Vol. 388. P. 579-582.

*Smith S.E., Read D.J.* Mycorrhizal symbiosis. London, Academic Press, 1997. P. 605.

*Smith J.E., Molina R., Huso M.M.P. , Luoma D.L., McKay D., Castellano M.A., Lebel T., Valachovic Y.* Species richness, abundance and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. // Can. J. Bot. 2002. Vol. 80. P. 186-204.

*Smreciu E.A., Currah R.S.* Symbiotic seed germination of seeds of terrestrial orchids of North Am*Erica* and Europe // Lindleyana. 1989. Vol. 1. P. 6-15.

*Söderström B., Finlay R.D., Read D.J.* The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. IV. Qualitative analysis of carbohydrate contents of mycelium interconnecting host plants // New Phytol. 1988. Vol. 109. P. 163-166.

*St. John T.V., Coleman D.C.* The role of mycorrhizae in plant ecology // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 1005-1014.

*Stahl E.* Der Sinn der Mykorhizebildung // Jahrb. f. Wiss. Bot. 1900. Ges. 34. S. 539.

*Staněk M.* Mikroorganismy v hyfosféře hub. I. Úvod // Česká Mykologie. 1984. R. 38. S. 1-10.

*Steinberg P. D., Rillig M.C.* Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35. P. 191-194.

*Straker C.J.* 1996. Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity // Mycorrhiza. 6. 215-225.

*Summerbell R.C.* Microfungi assocated with the mycorrizal mantle and adjacent microhabitats within the rhizosphere of black spruce // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 1085 - 1095.

*Summerbell R.C.* 2005. Root endophyte and mycorrhizosphere fungi of black spruce, *Picea* mariana, in a boreal forest habitat: influence of site factors on fungal distributions // Studies in Mycology. Vol. 53. P. 121-145.

*Tagu D., Martin F.* Molecular analysis of cell wall proteins expressed during the early steps of ectomycorrhizal development // New Phytol. 1996. Vol. 133. P. 73-85.

*Tagu D., Lapeyrie F., Martin F.* The ectomycorrhizal symbiosis: genetics and development // Plant & Soil. 2002. Vol. 244. P. 97-105.

*Tamasloukht B., Séjalon-Delmas N., Kluver A., Roux C., Bécard G., Franken C.* Root factor induce mitochondrial-related-gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to presymbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora* rosea // Planta Physiol. 2003. Vol. 131. P. 1468-1478.

*Taylor A.F.S.* Common mycelial networks: life-lines and radical addictions // New Phytol. 2006. Vol. 169. P. 6-8.

*Taylor D.L.* Myco-heterotroph fungus marriages – is fidelity over-rated? // New Phytol. 2004. Vol. 163. P. 217-221.

*Taylor D.L., Bruns T.D.* Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two non-photosynthetic orchids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. Vol. 94. P. 4510-4515.

*Taylor D.L., Bruns T.D.* Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the cheating orchids *Corallorhiza* maculata and C. mertensiana // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8. P. 1719-1732.

*Taylor D.L., Bruns T.D., Hodges S.A.* Evidence for mycorrhizal races in a cheating orchid // Proc. R. Soc. Lond. 2004. Vol. 271. P. 35-43.

*Taylor D.L., Bruns T.D., Leake J.R., Read D.J.* Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants // van der Heijden M.G.A., Sanders I. (eds.). Mycorrhizal ecology. Ecological studies. Berlin, Springer-Verlag, 2002. Vol. 157. P. 375-413.

*Taylor T.N.* Fungal associations in the terrestrial paleoecosystems // Tree. 1990. Vol. 5. № 1. P. 21-25.

*Taylor T.N., Osborn J.M.* The importance of fungi in shaping the paleoecosystem // Review of Paleobotany and Palynology. 1996. Vol. 90. P. 249-262.

*Termorshuizen A., Schaffers A.* Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus* sylvestris L. in the Netherlands: possible causes // Nova Hedwigia.1991. Vol. 53. P. 267-289.

*Thornton H.G.* The ecology of microorganisms in soil // Proc. Roy. Soc. 1956. B145. P. 364-374.

*Timonen S., Jorgensen K.S., Haahtela K., Sen R.* Bacterial community structure at defined locations of *Pinus* sylvestris - *Suillus* bovinus and *Pinus* sylvestris - *Paxillus involutus* mycorrhizospheres in dry pine forest humus and nursery peat // Can. J. Microbiol. 1998. Vol. 44. P. 449 -513.

*Timonen S., Marschner P.* Mycorrhizosphere concept // Mukerji K.G., Manoharachary C., Singh J. (eds.). Microbial activity in the rhizosphere. Berlin, Springer Verlag, 2005. P. 349.

*Tommerup I.C.* Inhibition of spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil // Trans. Br. Myc. Soc. 1985. Vol. 85. P. 267-278.

*Toth R., Doane C., Bennett E., Alexander T.* Correlation between host-fungal surface areas and percent colonization in VA mycorrhizae // Mycologia. 1990. Vol. 82. P. 519-522.

*Trappe J.M.* Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint // Safir G.R. (ed) Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 1987. P. 5-25.

*Trappe J.M.* A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory // Mycorrhiza. 2005. Vol. 15. P. 277-281.

*Treseder K.K.* 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO2 in field studies // New Phytol. 2004. Vol. 164. P. 347-355.

*Trudell S.A., Rygiewicz P. T., Edmonds R.L.* Nitrogen and carbon stable isotope abundances support the myco-heterotrophic nature and host-specificity of certain achlorophyllous plants // New Phytol. 2003. Vol. 160. P. 391-401.

*Turnau K.I., Kottke I., Oberwinkler F.* Elemental localization in mycorrhizal roots of Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. collected from experimental plots treated with Cd dust // New Phytol. 1993. Vol. 123. P. 313-324.

*Uetake Y., Peterson R.L.* Changes in actin filament arrays in protocorm cells of the orchid species, *Spiranthes sinensis*, induced by the symbiotic fungus *Ceratobasidium* cornigerum // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1661-1669.

*Uetake Y., Peterson R.L.* Association between microtubules and symbiotic fungal hyphae in protocorm cells of the orchid species, *Spiranthes sinensis* // New Phytol. 1998. Vol. 140. P. 715-722.

**Urcelay C., Díaz S.** The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity // Ecol. Lett. 2003. Vol. 6. P. 388-391.

*van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P. , Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // Nature. 1998. Vol. 396. P. 69-72.

*Vandenkoornhuyse P. , Husband R., Daniell T.J., Watson I.J., Duck J.M., Fitter A.H., Young J.P. W. Arbuscular* mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 1555-1564.

*Varese G.C., Luppi-Mosca A.M.* Surface and inner microfungal communities of *Fagus* sylvatica L. ectomycorrhizae // Szaro T.M., Bruns T.D. (eds.) First International Conference on Mycorrhizae. Springer Verlag. Berkeley, California. 1996. P. 121.

*Vierheilig H., Bennett R., Kiddle G., Kaldorf M., Ludwig-Müller J.* 2000. Differences in glucosinolate patterns and arbuscular mycorrhizal status of glucosinolate containing species // New Phytol. Vol. 146. P. 343-352.

*Villareal-Ruiz L., Anderson I.C., Alexander I.J.* Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus Ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium* // New Phytol. 2004. Vol. 164. P. 183-192.

*Voiblet C., Duplessis S., Encelot N., Martin F.* Identification of symbiosis-regulated genes in *Eucalyptus* globulus/ *Pisolithus* tinctorius ectomycorrhiza by differential hybridization of arrayed cDNAs // Plant Journal. 2001. Vol. 25. P. 181-191.

*Vreeland P. , Kleiner E.F., Vreeland H.* Mycorrhizal symbiosis of *Sarcodes* sanguinea // Enviromental and Experimental Botany. 1981. Vol. 21. P. 15-25.

*Walker J.F., Miller O.K., Lei T., Semones S., Nilsen E., Clinton B.D.* Suppression of ectomycorrhizae on canopy tree seedlings in Rhododendron maximum L. (*Erica*ceae) thickets in the southern Appalachians // Mycorrhiza. 1999. Vol. 9. P. 49-56.

*Wallander H., Nilsson L.O., Hagerberg D., Bååth E.* Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field // New Phytol. 2001. Vol. 151. P. 753 – 760.

*Wamberg C., ChristensenS., Jacobsen I., Müller A.K., Sorensen S.J.* The mycorrhizal fungus (*Glomus* intraradices) affects microbial activity in the rhizosphere of pea plants (Pisum sativum) // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35. P. 1349-1357.

*Werner A., Zadworny M. In vitro* evidence of mycoparasitism of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* against Mucor hiemalis in the rhizosphere of *Pinus* sylvestris // Mycorrhiza. 2003. V. 13. P. 41 – 47.

*Werner A., Zadworny M., Idzikowska K.* Interaction between *Laccaria laccata* and *Trichoderma virens* in co-culture and in the rhizosphere of *Pinus* sylvestris grown *in vitro* // Mycorrhiza. 2002. V. 12. P. 139 – 145.

*Wilkinson K.G., Dixon K.W., Sivasithamparam K., Ghisalberti E.L.* Effect of IAA on symbiotic germination of an australian orchid and its production by orchid-associated bacteria // Plant & Soil. 1994. Vol. 159. P. 291-295.

*Yamada A., Katsuya K.* The disparity between the number of ectomycorrhizal fungi and those producing fruit bodies in a *Pinus* densiflora stand // Mycol. Res. 2001. Vol. 105. P. 957-965.

*Yu T.E.J-C., Egger K.N., Peterson R.L.* Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions // Mycorrhiza. 2001. Vol. 11. P. 167-177.

*Zak B.* Role of mycorrhizae in root disease // Annu. Rev. Phytopathol. 1964. Vol. 2. P. 377-392.

*Zelmer C.D., Cuthbertson L., Currah R.S.* Fungi associated with terrestrial orchid mycorrhizas, seeds and protocorms // Mycoscience. 1996. Vol. 37. P. 439-448.

*Zhou M., Sharik T.L.* Ectomycorrhizal associations of northern red oak (*Quercus* rubra) seedlings along an environmental gradient // Can. J. For. Res. 1997. Vol. 27. P. 1705-1713.

*Zhu Y.G., Miller R.M.* Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems // Trends Plant Sci. 2003. Vol. 8. P. 407-409.



View publication stats