РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Совет молодых учёных БИН РАН
Научно-образовательный центр БИН РАН
Русское ботаническое общество
Санкт-Петербургское микологическое общество

МАТЕРИАЛЫ
IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге
22–28 апреля 2018 года

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Council of Young Scientists of BIN RAS
Scientific Educational Center of BIN RAS
Russian Botanical Society
Saint-Petersburg Mycological Society

PROCEEDINGS
of IV (XII) International Botanical Conference of Young Scientists in Saint-Petersburg
April 22nd–28th, 2018

Санкт-Петербург
Saint Petersburg
2018

Li FW, Melkonian M, Rothfels KJ, *et al*. 2015. Phytochrome diversity in green plants and the origin of canonical plant phytochromes. *Nature Communications* 6: 7852
Mishra S, Khurana JP. 2017. Emerging Roles and New Paradigms in Signaling Mechanisms of Plant Cryptochromes. *Critical Reviews In Plant Sciences* https://doi.org/10.1080/07352689.2017.1348725
Schultz TF. 2005. The ZEITLUPE Family of Putative Photoreceptors. In: *Handbook of Photosensory Receptors*. Edited by W.R. Briggs, J.L. Spudich. P. 338–347
Pierik R, deWit M. 2014. Shade avoidance: phytochrome signalling and other aboveground neighbour detection cues. *Journal of Experimental Botany* 65: 2815–2824
Tilbrook K, Arongaus AB, Binkert M, *et al*. 2013. The UVR8 UV-B Photoreceptor: Perception, Signaling and Response. *The Arabidopsis Book* e0164. doi: 10.1199/tab.0164
Ushijima T, Hanada K, Gotoh E, *et al*. 2017. Light Controls Protein Localization through Phytochrome-Mediated Alternative Promoter Selection. *Cell* 171: 1316–1325

Зри в корень: что нам известно о природе микоризного симбиоза и что ещё предстоит узнать

Воронина Е.Ю.
Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия
mvsadnik@list.ru

Микориза — чрезвычайно широко распространённый и древний грибо-растительный симбиоз, сыгравший ключевую роль в адаптации обеих групп организмов к условиям жизни на суше и формировании наземной растительности (Smith, Read, 2008). Количество микобионтов оценивается в 50000, а микоризных растений — в 250000 видов (van der Heijden *et al*., 2015). Экологические функции микориз заключаются в воздействии на состав и структуру почвы, на разнообразие и сукцессии растительных сообществ, в перераспределении биогенных элементов, интенсификации их круговоротов и предотвращении оттока из экосистемы. В настоящее время микоризу трактуют как комплекс, помимо фито- и микобионта включающий сообщество ассоциативных микроорганизмов (МО), разносторонне влияющих на установление и функционирование симбиоза в природных условиях (Timonen, Marschner, 2006).

Начало научного исследования микоризного симбиоза в XIX в. положили Ф.М. Каменский и А.Б. Франк. В 1885 г. Франк ввёл термин «микориза» для обозначения видоизменённого корневого окончания, содержащего микобионт, и отметил, что это «структура, напоминающая таллом лишайника, объединение двух различных организмов в морфологически единое целое» (Trappe, 2005). В наши дни изучение микоризных симбиозов включает выявление биоразнообразия микобионтов, исследование влияния микоризы на питание растений и роли в защите от патогенов, анализ взаимодействий с почвенными МО, структуры микоризных сообществ и мицелиальных сетей, а также обмена сигналами между партнёрами и изменений их генной экспрессии при установлении и дальнейшем развитии симбиоза. В связи с частым выявлением криптических видов у грибов после внедрения методов молекулярной идентификации, существенному пересмотру подверглись представления о специфичности многих симбиозов и их географии (Tedersoo, 2017).

В настоящее время микоризы подразделяют на ряд типов в соответствии со строением контактной зоны и таксономической принадлежностью симбионтов (Brundrett, 2004). Наиболее экологически и экономически значимы в мировом масштабе и хорошо изучены арбускулярная (АМ) и эктомикориза (ЭМ). АМ — древнейший и самый распространённый растительный симбиоз, возникновение которого (около 470 млн. л. назад) по времени совпадает с выходом растений на сушу (Martin, 2017). Микобионты АМ (АМГ) — от 300 (по морфологическим) до 1600 (по молекулярным критериям) видов облигатных симбиотрофов. Фитобионты — около 200000 видов иногда факультативно микоризных преимущественно травянистых растений, как споровых, так и семенных (Brundrett, 2009). Строгой специфичности к хозяину у АМГ нет, но они часто демонстрируют избирательность и приуроченность (van der Heijden *et al*., 2015). По современным представлениям, АМГ принадлежат к кл. Glomeromycetes п/отд. Glomeromycotina отд. Mucoromycota (Spatafora *et al*., 2016). Отнесение АМГ к Mucoromycota позволило разрешить спорный вопрос об эволюционном первенстве микориз, возникший при выявлении в наиболее ранних линиях наземных растений ассоциаций с Mucoromycotina (Bidartondo *et al*., 2011). Полногеномное секвенирование модельного объекта *Rhizophagus irregularis* выявило типичное для симбиотрофов уменьшение количества генов, отвечающих за разрушение полисахаридов растительной клеточной стенки и синтез фитотоксичных метаболитов. Облигатная симбиотрофия АМГ, вероятно, определяется отсутствием некоторых ключевых генов первичного метаболизма (Tisserant *et al*., 2013). Была показана возможность полового процесса у этой долгое время считавшейся бесполой древней группы грибов (Ropars *et al*., 2016).

ЭМ характерна для Голо- и Покрытосеменных, преимущественно деревьев и кустарников (около 6000 видов). У ЭМ грибов (ЭМГ) симбиоз независимо возникал в сапротрофных линиях не менее 60 раз (Martin *et al*., 2016); они представлены в пор. Endogonales (Mucoromycotina, Mucoromycota) и в отд. Asco- и Basidiomycota. Количество ЭМГ оценивается в 20000 видов, но многие из выявлены исключительно в виде молекулярных последовательностей (van der Heijden *et al*., 2015). Однако наряду с микобионтами в корневых окончаниях регулярно встречается целый набор эндофитов, чьи функции и тип взаимоотношений с растениями только начинают исследовать (Gao, Yang, 2016). Кроме регистрации всех видов в растительных тканях необходимо выделение функциональных симбионтов, способных оказывать существенное влияние на жизнедеятельность хозяина. Для растений и большинства ЭМГ симбиоз облигатный, что у последних связано с утратой способности к

эффективному разрушению лигноцеллюлозы (Martin *et al*., 2016). Встречаются высокоспецифичные симбионты, и причины их избирательности не всегда ясны. Многие таксоны микобионтов оказались комплексными, что также повлияло на оценку их специфичности (Cairney, 2002).

Улучшение питания растения считается основной функцией микобионта, от него в симбиозе к хозяину поступает до 80 % N и P (van der Heijden *et al*., 2015). Накоплен большой объём данных о поглощении и транспорте в зоне контакта, открыт ряд грибных белков-переносчиков, показано влияние микобионта на генную экспрессию собственных переносчиков растения и интенсификацию процессов поглощения. Давно известна способность грибов использовать как источник биогенных элементов сложные соединения, недоступные для растений. ЭМГ участвуют в биовыветривании минералов и разложении подстилки, высвобождая содержащиеся в них питательные вещества. Использование устойчивых к разрушению пород продемонстрировано в микрокосмах, и очень важно изучение этих процессов в природных условиях. Необходимо установить, насколько получаемое таким образом питание соответствует потребностям симбионтов, и какую роль играют ассоциативные МО, к примеру, фосфат-растворяющие бактерии, накапливающиеся в микоризосфере (Koele *et al*., 2009; Rosenstock, 2009). Роль сапротрофной активности ЭМГ в разложении подстилки долгое время была недооценена. Гидролазная активность у них слабее, чем у сапротрофов, но есть способность к неферментативной минерализации, используемой грибами бурой гнили (Rineau *et al*., 2012). Большинство механизмов транспорта между симбионтами до сих пор является гипотетическими, неизвестна их генетическая основа и часто неясно, в какой форме вещества проходят контактную зону (Martin, 2017). Кроме того, следует обратить большее внимание на множественные трофические связи между фитобионтом и микоризосферными МО.

Второй по значимости и степени изученности функцией микориз в жизни растения является защита от патогенов. Основные механизмы: прямое ингибирование патогена или конкуренция, усиление питания и повышение жизнеспособности растения, активация защитных систем растения и индукция устойчивости или способствование развитию антагонистической патогенам микробиоты (Whipps, 2004). Фитоиммунитет подвергается влиянию микобионта, и возникает вопрос, как он сам избегает реакции растения, а также вопрос потенциального сходства генов, участвующих в колонизации хозяина микоризными грибами и фитопатогенами (Zamioudis, Pieterse, 2012). Как первая линия защиты могут выступать МО микоризосферы, в том числе МНВ, бактерии-помощники, выполняющие многочисленные функции при формировании и поддержании симбиоза (Smith, Read, 2008). Способность растения отбирать «полезные» МО, механизмы микоризосферных взаимодействий и природа сигналов в МО сообществе требуют дальнейшего изучения.

Древность микоризы и сложное строение контактной симбиотической зоны подразумевают многоступенчатый обмен сигналами в процессе узнавания, контакта и дальнейшего взаимодействия партнёров. Открыто множество сигнальных молекул АМ, таких как стриголактоны и хитоолигосахариды, но их роль ясна далеко не полностью, как и потенциальное участие в молекулярном диалоге «третьих лиц»: микоризосферных МО и эндобактерий микобионта, и регулярно наблюдаемые изменения морфологии и поведения ядра растительной клетки в процессе АМ колонизации (Martin, 2017). В отношении ЭМ показана индукция микобионтом фитогормонов и образование секретируемых белков (MiSSP), ослабляющих защитную реакцию растения, но обмен сигналами и то, какие именно гены и их продукты являются маркёрами ЭМ-стратегии, ещё предстоит выяснить (Martin *et al*., 2016).

В природных условиях микоризы обычно существуют в форме сетей, объединяющих в единое целое несколько особей симбионтов. Микобионты способны перераспределять биогенные элементы между разными видами растений, но экологическое значение потенциального транспорта для взрослых автотрофных фитобионтов нередко ставят под сомнение (Smith, Read, 2008). Однако получены данные об обмене через ЭМ сети существенных количеств фотоассимилятов между древесными растениями разных пород (Klein *et al*., 2016). В связи с этим особую значимость приобретают вопросы размера особи микобионта и структуры ЭМ сообществ, их пространственных и временных границ, а также степени корреляции между подземной и надземной частями (Martin, 2017).

По мере интенсификации и детализации исследований микоризных симбиозов, возникает всё больше новых задач. Найти для них верное решение возможно лишь путём «возвращения к корням» на современном техническом уровне – изучения природных процессов *in situ* – в природе.

Работа выполнена при поддержке РНФ, программа № 14-50-00029.

Getting at the roots: how we consider the nature of mycorrhizal symbiosis and what we are up to elucidate

Voronina E.Yu.
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Mycorrhiza is enormously widespread and ancient fungal-plant symbiosis of crucial importance for both groups of organisms' adaptation to survive on land and the keystone for terrestrial vegetation (Smith, Read, 2008). Mycorrhizal fungi are estimated as 50000, and plants as 250000 species (van der Heijden *et al*., 2015). Mycorrhiza acts as ecosystem engineer by influencing soil structure and composition, the vegetation diversity and succession direction, by nutrients allocation and preventing its losses and nutrient cycling facilitation. Currently mycorrhiza is considered as a complex of plant and fungal symbionts accompanied by an assemblage of associated microorganisms (MO). The microbial suite plays a wide range of significant roles in the symbiosis establishment and performance under natural conditions (Timonen, Marschner, 2006).

The study on mycorrhiza was started in 19th century with Franz Kamienski and Albert Frank's seminal works. Frank coined the term "mycorrhiza" in 1885 for modified root tips containing mycobiont and explained it as "the entire structure

is neither tree root nor fungus alone but resembles the lichen thallus, a union of two different organisms into a single, morphological organ" (Trappe, 2005). At present the mycorrhizal research scope embraces mycobionts' diversity investigation, studying their impact on plant nutrition, plant protection against pathogens, the interactions with soil MO, the mycorrhizal community structure and mycelial networks elucidation, and partners' signaling and gene expression during the symbiosis establishment and further maintenance. With a common revealing of cryptic species in fungi by molecular approaches employment, specificity of a number of associations and its biogeography concepts underwent drastic changes (Tedersoo, 2017).

A number of mycorrhizal types are currently recognized on the base of interface arrangement and symbionts' taxonomy (Brundrett, 2004). The most ecologically and economically important and well-studied at global scale are arbuscular (AM) and ectomycorrhizas (EM). AM is the most ancient and widespread symbiosis involving plants originated c. 470 mya at the time of plants' terrestrialization (Martin, 2017). AM fungi (AMF) are obligate symbiotrophs represented by from 300 (according to morphology) till 1600 (according to molecular criteria) species. They associate with c. 200000 predominantly herbaceous, both spore and seed plant species, sometimes with only facultative dependence on mycorrhiza (Brundrett, 2009). AMF probably lack real host-specificity, but there are common reports on their preferences and selectivity (van der Heijden *et al*., 2015). AMF current taxonomic position is Glomeromycetes, Glomeromycotina, Mucoromycota (Spatafora *et al*., 2016). Placing them within Mucoromycota resolved the ambiguity of early-steps mycorrhizas chronological priority originated from the data on early-divergent terrestrial plant lineages associated with Mucoromycotina (Bidartondo *et al*., 2011). The model species *Rhizophagus irregularis* genome sequencing revealed typically symbiotrophic reduction of genes related to plant cell wall polysaccharides cleavage and phytotoxic metabolites production. The obligate dependence on host in AMF is probably based on lack of some primary metabolism key genes (Tisserant *et al*., 2013). The evidence of sexual reproduction potential was obtained for this long-time presumed asexual ancient fungal lineage (Ropars *et al*., 2016).

EM is typical for c. 6000 mostly tree and shrub both gymno- and angiosperm plant species. EM fungi (EMF) were recruited for symbiosis not less than on 60 independent occasions from saprobic lineages (Martin *et al*., 2016). They are placed within Endogonales (Mucoromycotina, Mucoromycota) and Asco- and Basidiomycota. EMF numbers are estimated as 20000 species, but many of them were detected in plants only by molecular means (van der Heijden *et al*., 2015). But root tips harbour mycobionts as well as a plethora of root fungal endophytes with functions and relations to plant only at the start of their study (Gao, Yang, 2016). It is essential not only to consider all root-associated fungal species but to recognize true symbionts crucial for the host life. EM is obligate for plants and the majority of mycobionts. The reason for the fungi is the loss of ability for lignocellulose complex efficient degradation (Martin *et al*., 2016). There are some high-specific symbionts and the causes for the specificity are not always clear. Many mycobiont species turned out to be complex taxa, and this fact resulted in recently changed opinion on their host range (Cairney, 2002).

Plant nutrition facilitation is considered to be the main fungal activity in mycorrhizas. Mycobiont provides its host with up to 80 % N and P (van der Heijden *et al*., 2015). A vast body of data on nutrient uptake and transfer across the symbiotic interface is accumulated by now. A range of fungal transporters were revealed, the mycorrhiza-induced plant own transporters up-regulation for nutrient uptake enhancing was demonstrated. The mycobionts' ability to obtain unavailable for plant alone nutrients by complex stable compounds cleavage was known for a long time. EMF possess capacity for bioweathering and litter mineralization thus releasing nutrients from them. The recalcitrant minerals EMF-driven solubilization was demonstrated in microcosms, and it is important to address these issues under the more realistic natural conditions. We should find out if the resulting nutrient supply responds to symbionts' demands and recognize associative MO, such as concentrating in mycorrhizosphere phosphate-solubilizing bacteria, contribution to the weathering processes (Koele *et al*., 2009; Rosenstock, 2009). The role of EMF saprotrophic capacity for litter decomposition was underestimated for a long time. They possess reduced hydrolytic enzyme set comparing to saprotrophs, but are able to conduct litter mineralization by non-enzymatic mechanism similar to brown-rot fungi (Rineau *et al*., 2012). The most of mechanisms underlying mycorrhizal nutrient transfer and its genetic basics still remains hypothetical. Even the form of compounds passing through the interface is often obscure (Martin, 2017). Besides, multiple trophic interactions between plants and mycorrhizosphere MO should get more attention from the researchers.

The mycorrhiza-driven plant protection against pathogens is a good second in its ecological significance and depth of study. The main mechanisms underlying are: mycobiont's direct inhibitory or competitive effect on pathogens; nutrient fortification and plant fitness promotion; plant own defense systems priming and induced resistance; pathogen-antagonistic MO stimulation (Whipps, 2004). Plant immune system modulation by mycobiont arises the question of its way to avoid plant hostile reaction during colonization. The second issue is the potential similarity between genes related to plant colonization process in pathogens and mycorrhizal symbionts (Zamioudis, Pieterse, 2012). The first line of plant defense can be arranged by mycorrhizosphere MO, including MHB, helper bacteria with numerous roles in symbiosis establishment and maintenance (Smith, Read, 2008). The mechanisms of plant's selection favouring beneficial MO, mycorrhizosphere interactions and MO community signaling require further investigation.

The antiquity of mycorrhizal symbiosis and high complexity of symbiotic interface implies multistage signaling during the partner recognition, contact and subsequent interactions. Many signal molecules, such as strigolactones and chitooligosaccharides, were discovered in AM, but their role is far from entire elucidation. The same is true for the "third party", mycorrhizosphere MO and mycobiont's endobacteria, potential involvement in molecular cross-talk; and commonly reported changes in morphology and dynamics of the plant cell nucleus during AM colonization (Martin, 2017). In EM mycobiont was shown to induce phytohormone production in plant and to release secreted proteins (MiSSP) dampening plant defense. However the signal exchange in EM and the genes and compounds separating EM lifestyle from others are waiting for clarification (Martin *et al*., 2016).

It is common for mycorrhizas to exist in the environment in the form of mycelial networks incorporating and uniting a number of plants and fungi into a common system. Mycobiont-derived nutrients thus can be shared by several plants of different species, but ecological relevance of the transfer is often argued in the case of mature autotrophic plant individuals (Smith, Read, 2008). However the data was obtained on substantial amounts of photosynthates trading between adult trees of different species via EM networks (Klein *et al*., 2016). Thereafter such issues as fungal individual's size, EM community structure and its space and time limits along with aboveground/ underground components proportion get even more topical (Martin, 2017).

While delving more intense and deeper into mycorrhizal symbioses, the more and more questions came on the scene. To answer them properly, we can only go back to the roots with advanced techniques and approaches — to study natural processes under equally natural *in situ* conditions.

The research was supported by the Russian Science Foundation (RSCF), programme 14-50-00029.

References:

Bidartondo MI, Read DJ, Trappe JM *et al*. 2011. The dawn of symbiosis between plants and fungi. *Biol Lett* 7: 574−577.
Brundrett MC. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol Rev* 79: 473−495.
Brundrett MC. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37−77.
Cairney JWG. 2002. *Pisolithus* — death of the pan-global super fungus. *New Phytol* 153: 199−201.
Gao Q, Yang ZL. 2016. Diversity and distribution patterns of root-associated fungi on herbaceous plants in alpine meadows of southwestern China. *Mycologia* 108: 281−291.
Klein T, Siegwolf RTW, Körner C. 2016. Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science* 352 (6283): 342−344.
Koele N, Turpault M-P, Hildebrand EE *et al.* 2009. Interactions between mycorrhizal fungi and mycorrhizosphere bacteria during mineral weathering: budget analysis and bacterial quantification. *Soil Biol Biochem* 41: 1935−1942.
Martin F (ed). 2017. Molecular mycorrhizal symbiosis. Wiley Blackwell, Hoboken.
Martin F, Kohler A, Murat C *et al*. 2016. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nat Rev Microbiol* 14: 760−773.
Rineau F, Roth D, Shah F *et al.* 2012. The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry. *Environ Microbiol* 14: 1477−1487.
Ropars J, Toro KS, Noel J. *et al*. 2016. Evidence for the sexual origin of heterokaryosis in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nat Microbiol* 1: 16033.
Rosenstock NP. 2009. Can ectomycorrhizal weathering activity respond to host nutrient demands? *Fungal Biol Rev* 23: 107−114.
Smith SE, Read DJ. 2008. *Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed*. Academic Press, NY.
Spatafora JW, Chang Y, Benny GL *et al*. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 108: 1028−1046.
Tedersoo L (ed). 2017. Biogeography of mycorrhizal symbiosis. *Ecological Studies, vol. 230*. Springer, Cham.
Timonen S, Marschner P. 2006. Mycorrhizosphere concept. In: *Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J (eds) Microbial activity in the rhizosphere. Soil Biology, vol. 7*. Springer, Heidelberg, pp. 155−172.
Tisserant E, Malbreil M, Kuo A *et al*. 2013. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 20117−20122.
Trappe JM. 2005. A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza* 15: 277−281.
van der Heijden M, Martin FM, Selosse M-A, Sanders IR. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol* 205: 1406−1423.
Whipps JM. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can J Bot* 82: 1198−1227.
Zamioudis C, Pieterse CMJ. 2012. Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol Plant Microbe Interact* 25: 139−150.

Тенденции развития современной ботаники (впечатления участника XIX международного ботанического конгресса — Шэньчжэнь, Китай, 2017)

Гельтман Д.В.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
geltman@binran.ru

Международные ботанические конгрессы проводятся один раз в шесть лет. XIX международный ботанический конгресс состоялся 23-29 июля 2017 г. в Шэнчжэне (Китайская Народная Республика). В нем приняли участие 6850 человек из 77 стран и регионов, из России было чуть более 30 участников. Официальным девизом конгресса стали слова: «Забота о растениях — забота о будущем!» (Care for plants — care for future). Было заслушано 5 открытых, 12 пленарных, 33 тематических лекций, 1440 докладов на 212 симпозиумах; также было представлено 1449 стендовых докладов.

Важнейший вывод, который позволяет сделать участие в конгрессе — молекулярных методы все шире используются в различных ботанических дисциплинах. «Молекулярная революция», вне всякого сомнения, победила. Чисто морфологические филогенетические системы сейчас представляют лишь исторический интерес, а умозаключения и предположения (в том числе и в классических областях ботаники), не подкрепленные молекулярными данными или не соотнесенные с ними, вряд ли будут серьезно рассматриваться.

Важнейшая новация этого конгресса — это возрастающий интерес к анализу больших массивов данных (big data), что том числе и оцифрованных ботанических коллекций. Хотя пока значительных достижений нет, но задача явно осознана, и интересные результаты могут появиться в самом ближайшем будущем. Происходит

View publication stats