
ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 576.8.06 : 595.7

Статья посвящается светлой памяти Юрия Таричановича Дьякова

СООТНОШЕНИЕ МУТУАЛИЗМА И АНТАГОНИЗМА В МИКРОБНО-РАСТИТЕЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ: КОНЦЕПЦИЯ ПЛЕЙОТРОПНОГО СИМБИОЗА

© 2019 г. Н. А. Проворов*

Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии, 196608 Санкт-Петербург, Россия

* E-mail: provorovnik@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.07.2018 г.

После доработки 04.07.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Концепция симбиоза, предложенная Антоном де Бари более 140 лет назад, рассматривала его как совокупность отношений мутуализма (взаимовыгодной кооперации) и антагонизма (паразитизма), связанных многочисленными эволюционными переходами. Анализ взаимодействий микроорганизмов с растениями показал, что в основе континуума разнонаправленных отношений партнеров лежат пластичные генетические системы хозяев, которые позволяют им активировать полезных и подавлять вредных симбионтов. Эти взаимодействия могут быть описаны в рамках концепции плеiotропного симбиоза, в котором сочетаются мутуалистические и антагонистические отношения партнеров. Наиболее характерна плеiotропность для факультативных и экологически облигатных (условно облигатных) симбиозов, в которых партнеры сохраняют способность к автономному существованию. В этих симбиозах плеiotропность проявляется на популяционном, онтогенетическом и филогенетическом уровнях, обеспечивая высокую эволюционную пластичность надорганизменных комплексов. Поддержание в азотфиксирующих и микоризных симбиозах молекулярных и клеточных взаимодействий, характерных для патогенеза, способствует стабилизации мутуализма, основанной на балансе положительных и отрицательных обратных связей партнеров. В симбиозах растений с микроорганизмами возможны два способа преобразования паразитов в мутуалистов: прямые филиации (у грибов семейства *Clavicipitaceae* они сопряжены с утратой половых процессов и с переходом к вертикальному наследованию хозяином) и горизонтальный перенос генов (у бактерий семейства *Rhizobiaceae* он, по-видимому, привел к переходу от онкотрансформации растений к развитию азотфиксирующих клубеньков).

Ключевые слова: защитные системы растений, клубеньковые бактерии, коэволюция партнеров, микоризные грибы, мутуализм и антагонизм, плеiotропный симбиоз, спорыньевые грибы, факультативные и облигатные взаимодействия, эксплуатационный симбиоз

DOI: 10.1134/S0026364819020089

Способность к симбиозу — одно из базовых свойств организмов, определяющее их развитие, эволюцию и адаптивные возможности (Merezhkovsky, 1909; KozoPolynsky, 1924; Margulis, 1981; Provovov, 2001). Классическое определение симбиоза, которое дал А. Де Бари (de Bary, 1879) (“симбиоз — длительное сожительство неродственных организмов”), предполагало тесную связь его мутуалистических и антагонистических форм. Анализируя отношения растений и животных с микроорганизмами, Де Бари пришел к выводу о том, что наиболее распространенной формой симбиоза является паразитизм, который лишь в определенных условиях может переходить во взаимовыгодный мутуализм. Правомочность этого подхода иллюстрирует становление фитопа-

тологии и паразитологии как самостоятельных дисциплин (Smith, 1911; Skryabin, 1923), которые долгое время развивались изолированно от изучения мутуализма. При этом симбиология (Read, 1970), как это ни удивительно, до сих пор не стала отдельным разделом биологии.

Такая логика изучения межорганизменных отношений, оправданная важностью защиты растений, животных и человека от инфекционных болезней, затрудняла понимание природы симбиоза, в первую очередь, выяснение путей и механизмов его индивидуального и исторического развития. Важность рассмотрения мутуализма и антагонизма как тесно связанных форм взаимодействия подчеркивалась многими фитопатологами (Vanderplank, 1982; Dyakov et al., 2001) и пара-

зитологами (Skryabin, 1923; Dogel, 1941). Однако возвращение к классической концепции симбиоза как единства разнонаправленных межвидовых отношений началось лишь на рубеже XX и XXI вв. на основе молекулярно-генетического анализа микробно-растительных систем. Например, Шрадль с соавторами (Schardl, 1997), изучая отношения злаковых растений с грибами семейства спорыньевых (*Clavicipitaceae*), предложили концепцию “плейотропного симбиоза”, в котором тесно переплетены признаки мутуализма (выработка токсинов, защищающих растения от животных-фитофагов) и антагонизма (блокировка цветения, разрушение завязей).

В данной статье мы покажем, что концепция плейотропности, проявляемой на молекулярном, онтогенетическом, популяционном и филогенетическом уровнях анализа симбиотических отношений, позволяет дать универсальное описание процессов индивидуального и исторического развития различных типов надорганизменных комплексов. Мы рассмотрим эту концепцию на примере симбиозов с микроорганизмами у растений, которые характеризуются глубокой зависимостью от ассоциированных с ними грибов и бактерий. Она определяется тем, что растения — это симбиотическая по своей природе форма жизни: возникновение домена *Plantae* (*Archaeplastida*) было связано с приобретением гетеротрофными эукариотами пластид, возникших из цианобактерий (Green, 2011). Выход растений на сушу состоялся в значительной степени благодаря образованию арбускулярной микоризы (АМ), обеспечившей водное и минеральное питание своим хозяевам, лишенным корневой системы (Karatygin, 1993). Корни, выполняющие функцию самостоятельной ассимиляции питательных веществ почвы, возникли лишь у семенных растений. Однако у подавляющего их большинства корни сохранили и первичную функцию поддержания микоризных грибов как эффективных посредников между растениями и почвой (Brundrett, 2002). Поэтому эволюционная история наземных растений представляла собой процесс вовлечения в симбиотические отношения все новых почвообитающих микроорганизмов.

Изучая различные формы микробно-растительного симбиоза в качестве компонентов единого эволюционного континуума, многие исследователи (Lewis, 1974) рассматривали их как результат регулярно происходящих переходов между контрастными типами микросимбионтов — мутуалистами и антагонистами, осуществляющими некротрофное или биотрофное питание. Однако развитие молекулярной генетики симбиотических грибов и бактерий показало, что: а) непосредственные переходы между мутуалистами и антагонистами для большинства симбионтов растений не характерны; б) эволюционные отношения

альтернативных типов микробно-растительного взаимодействия различаются в трофических и защитных симбиозах.

1. ТРОФИЧЕСКИЕ СИМБИОЗЫ

Основой большинства симбиозов является обмен растений и микроорганизмов питательными веществами (С- и N-метаболитами при N₂-фиксирующем симбиозе, С- и Р-метаболитами в системе арбускулярной микоризы). Он осуществляется в рамках глубоко интегрированных метаболических систем, принципиально отличающих мутуализм от паразитизма, для которого характерно одностороннее движение метаболитов — от хозяев к симбионтам.

1.1. Грибы. Эволюционные отношения между различными формами микробно-растительных взаимодействий подробно изучены на примере грибных симбионтов растений, для которых предполагалась регулярная смена типов питания, связанная с переходом от некротрофии к биотрофии (Lewis, 1974; Dyakov et al., 2001; Bagirova et al., 2012). Универсальным долгое время считали происхождение некротрофных патогенов от сапрофитов, которые питались остатками растений, погибших “естественным” путем. Переход к паразитизму связывали с приобретением микроорганизмами способности умерщвлять с помощью токсинов или литических ферментов растительные клетки, из которых затем извлекались питательные вещества (Parbery, 1996). Это позволяло рассматривать некротрофию как “эндосапрофитизм” (Elenkin, 1921), обеспечивающий микросимбионтам уход от конкуренции со свободноживущими организмами. На последующих этапах эволюции происходило снижение интенсивности защитных реакций растений, которое обусловило переход некротрофного паразитизма в более мягкие (гемибитрофные, биотрофные) формы, а затем и в симбиотрофный мутуализм. Последний считают наиболее стабильной формой симбиоза, поскольку “любое генетическое изменение, которое повышает пользу или снижает вред от взаимодействия, адаптивно выгодно для партнеров и будет подхвачено отбором” (Dobzhansky, 1951).

Для иллюстрации эволюционной близости мутуализма и антагонизма часто используют сходные клеточные структуры, которые микоризные и патогенные грибы развивают при взаимодействиях с растениями. Их примером являются арбускулы — глубокие интрузии в растительные клетки межклеточных гиф АМ-грибов, сходные с гаусториями патогенов, посредством которых они извлекают питательные вещества из клеток-хозяев (Hahn, Mendgen, 2001). У некоторых биотрофов гаустории снабжают растительную клетку витаминами, что повышает стабильность патосистем и открывает возможность для их трансформации в

мутуалистические симбиозы (Panstruga, 2003). Особенностью арбускул по сравнению с гаусториями является наличие мембранных АТФаз, с помощью которых микобионты передают фосфаты в клетки хозяина (Parniske, 2000). Очевидно, что эволюция многих симбиотических признаков у грибов-мутуалистов и патогенов является конвергентной, поскольку такие базовые их свойства как мицелиальный рост и осмотрфное питание, по-видимому, возникли в ходе адаптации грибов к развитию *in planta* (Karatygin, 1993).

Для доказательства непосредственной эволюционной связи мутуализма и антагонизма в системах “растения–грибы” обычно рассматривали переходы патогенных грибов к трофическим симбиозам, которые характерны для *Armillaria* (эктомикориза) и *Rhizoctonia* (орхидная микориза) (Dyakov et al., 2007). Эволюция фитопатогенов от некротрофии к биотрофии документирована на примере оомицетов, у которых смена типов питания могла быть обусловлена: а) утратой литических ферментов и токсинов, а также многих стадий метаболизма, необходимых для самостоятельного развития; б) приобретением способности формировать гаустории, через которые паразиты передают эффекторные белки в клетки растений, извлекая из них питательные вещества (Dodds, 2010).

Однако использование методов молекулярной филогении не подтвердило широкого распространения прямых филиаций между микоризными и паразитическими грибами. Действительно, гломеромицеты, образующие АМ – универсальный тип растительно-микробного симбиоза – не имеют родичей среди фитопатогенов (Schußler, 2002). Для эктомикоризных грибов *Homobasidiomycetes* характерно более тесное родство с сапротрофными, чем с паразитическими грибами (Hibbett et al., 2000).

Важно отметить, что, несмотря на отсутствие близкого родства микоризных грибов с фитопатогенами, растения обладают системами, общими для контроля данных симбионтов (Dyakov et al., 2001; Smith, Read, 2008). Эти системы могли появиться на заре эволюции наземной флоры, при возникновении АМ, а позднее были адаптированы для контроля патосистем, образуемых не только грибами, но и другими антагонистами растений – бактериями, нематодами, насекомыми-фитофагами (de Vos et al., 2004).

Итак, преобладающей тенденцией в эволюции грибов в системах трофического взаимодействия с растениями-хозяевами следует считать возникновение микобионтов-мутуалистов из сапротрофов, но не из паразитов. Рекрутирование свободноживущих грибов в симбиотические системы, по-видимому, коррелировало с развитием у растений корневого кортекса, который послужил нишей для стабильного поддержания микобионтов (Brundrett, 2002). Поэтому хостинг почвообитающих организмов и метаболическая интеграция с

ними должны считаться первичными функциями корней, тогда как самостоятельная ассимиляция питательных веществ почвы – это более позднее эволюционное приобретение, характерное для семенных растений.

1.2. Бактерии. Важный вклад в выяснение эволюционных отношений между мутуалистическими и антагонистическими симбиозами внесло сравнительное изучение быстрорастущих ризобий (*Rhizobium*, *Sinorhizobium*) и родственных им агробактерий (*Agrobacterium tumefaciens*, *A. rhizogenes*), которые могут быть объединены в один род (Van Berkum, Eardly, 1998). В связи с этим некоторые авторы предлагали рассматривать ризобии как “рафинированных” паразитов растений (Djordjevic et al., 1987; Lodeiro et al., 2004), а развитие N₂-фиксирующих клубеньков считали продуктом “симпатогенеза” (Spaink, 1995). Такие представления возникли на основе выдвинутой в 1980-х гг. гипотезы о сходстве генных систем ризобий и агробактерий, контролирующей отношения с растениями, которая предполагала прямые переходы биотрофных патогенов в симбионты-мутуалисты (Müntz, 1987). При этом отмечалось, что взаимодействия растений с ризобиями и агробактериями развиваются в результате активации микробных генов вирулентности сигналами фенольной природы, образуемыми из шикимата, после чего продукты этих генов вызывают пролиферацию растительных клеток и образование ими метаболитов, ассимилируемых бактериями.

Однако детальный анализ взаимодействий растений с ризобиями и агробактериями показал глубокие различия их молекулярных механизмов (табл. 1). Действительно, агробактерии осуществляют генетическую трансформацию клеток покрытосеменных (многих двудольных и некоторых однодольных) путем переноса в них Т-ДНК, кодирующей синтез: а) фитогормонов, под действием которых формируется корончатый галл или “бородатый корень”; б) опинов – производных аминокислот, специфически усваиваемых теми штаммами бактерий, которые колонизировали растение (Matveeva, Lutova, 2014). В то же время, в бобово-ризобиальном симбиозе, несмотря на его гораздо более сложную клеточную организацию, перенос генов между партнерами не зарегистрирован.

В связи с этим становится очевидным, что генные системы, контролирующие образование опухолей и клубеньков, возникли у бактерий семейства *Rhizobiaceae* независимо, а их параллельная эволюция определялась тем, что общий предок ризобий и агробактерий имел генетически обусловленные преадаптации к существованию в растительных тканях. К их числу может быть отнесен синтез циклических β-глюканов, необходимых для преодоления осмотических стрессов, которым бактерии подвергаются *in planta*. Этот синтез ко-

Таблица 1. Взаимодействия ризобий и агробактерий с растениями

Взаимодействия	Ризобии	Агробактерии
Транскрипционная активация генов вирулентности растительными сигналами фенольной природы	флавоноидами (однокомпонентный регулятор <i>nodD</i>)	ацетосирингоном (двухкомпонентный регулятор <i>virA/virG</i>)
Перенос бактериальных генов в растения	не выявлен	происходит регулярно (интеграция бактериальной Т-ДНК в хромосому хозяина)
Пролиферация растительных клеток, индуцируемая:	липохитоолигосахаридными Nod-факторами бактерий	фитогормонами, которые синтезируются растительной клеткой под контролем Т-ДНК
Развитие у растений новых структур	гистологически дифференцированные клубеньки	недифференцированные опухоли или “бородатые” корни
Перенос метаболитов: растения → бактерии	дикарбоновые кислоты (источники С)	опины (источники С и N)
бактерии → растения	аммоний (аминокислоты?)	не выявлен
Поддержание бактерий в тканях растений	синтез циклических β-глюканов, кодируемый гомологичными генами <i>ndv</i> (ризобии) и <i>chv</i> (агробактерии)	

Таблица 2. Перенос в агробактерии *Sym*-плазмид (*pSym*) из быстрорастущих ризобий, различающихся по хозяйской специфичности

Донор <i>pSym</i>	Хозяйская специфичность доноров <i>pSym</i>	Свойства клубеньков, образуемых рекомбинантами на растениях-хозяевах донора	
		Структура	N ₂ -фиксация
<i>Sinorhizobium meliloti</i>	узкая (роды <i>Medicago</i> , <i>Melilotus</i> , <i>Trigonella</i> из трибы <i>Trifolieae</i>)	аномальная	отсутствует
<i>Rhizobium leguminosarum</i> (bv. <i>viciae</i> , bv. <i>trifolii</i>)	узкая (для bv. <i>viciae</i> роды <i>Lathyrus</i> , <i>Lens</i> , <i>Pisum</i> , <i>Vavilovia</i> , <i>Vicia</i> из трибы <i>Fabaeae</i> ; для bv. <i>trifolii</i> род <i>Trifolium</i> из трибы <i>Trifolieae</i>)	близка к нормальной	отсутствует
<i>Sinorhizobium fredii</i> , <i>Rhizobium tropici</i>	широкая (представители разных триб и подсемейств бобовых)	нормальная	происходит

дируется гомологичными генами *ndvAB* ризобий и *chvAB* агробактерий, инактивация которых вызывает утрату способности колонизировать растения (Breedveld, Miller, 1998).

Анализ филогении бактерий порядка *Rhizobiales* позволил предположить, что клубеньковые азотфиксаторы возникали как из свободноживущих α-протеобактерий путем прямых филиаций (семейство *Bradyrhizobiaceae*), так и из биотрофных патогенов путем горизонтального переноса генов (семейство *Rhizobiaceae*) (Provorov, Andropov, 2016). В первом случае происходил переход бактерий от фототрофного к симбиотрофному питанию углеродом (утрата фотосинтеза, функционально замещаемого образованием Nod-факторов), за которым последовала специализация *nif*-

генов к функционированию *in planta* и утрата бактериями способности фиксировать N₂ *ex planta*. Во втором случае происходило замещение биотрофного паразитизма (онкотрансформация растений, контролируемая *Ti*- и *Ri*-плазмидами агробактерий) образованием N₂-фиксирующих клубеньков, кодируемым *Sym*-плазмидами ризобий. При этом проявление симбиотических признаков донора зависит от широты его хозяйской специфичности, что, по-видимому, связано со способностью переносимых *symb*-генов экспрессироваться в гетерологичных реципиентах (табл. 2).

Ограниченность прямых эволюционных переходов между паразитами и мутуалистами растений показал также филогенетический анализ бактерий рода *Burkholderia*, паразитические виды кото-

рых кластеризуются на дендрограммах отдельно от клубенькообразующих видов (Coenye, Vandenhamme, 2003; Stoyanova et al., 2007). Такая филогенетическая структура *Burkholderia* отражает одну из основных стратегий эволюции клубеньковых азотфиксаторов, связанную с переносом *sym*-генов из ризобий в неродственные им бактерии (Elliott et al., 2007; Provorov, Andronov, 2016).

Экспериментальная модель, которая позволила воспроизвести эту эволюционную стратегию, была создана на основе двух β -протеобактерий — мутуалиста *Cupriavidus taiwanensis* (образует N_2 -фиксирующие клубеньки у бобовых рода *Mimosa*) и паразита *Ralstonia solanacearum*. При переносе *Sym*-плазмиды из *Cupriavidus taiwanensis* в *Ralstonia solanacearum* были получены рекомбинанты, которые образуют на корнях *Mimosa* клубеньки с недоразвитыми инфекционными нитями, неспособными освобождать бактерии в растительные клетки. Структура этих клубеньков нормализовалась после того, как у рекомбинантов инактивировали гены *hrcV* (компонент системы белковой секреции III типа) и *hrpG* (регулятор вирулентности) (Marchetti et al., 2010).

Таким образом, родство быстрорастущих ризобий с фитопатогенами связано не с постепенным преобразованием антагонистического симбиоза в мутуализм, а с циркуляцией в ассоциированных с растениями микробиомах независимо возникших блоков генов, кодирующих разнонаправленные взаимодействия партнеров. Тем не менее, этих симбионтов можно рассматривать как компоненты единого эволюционного континуума в связи с наличием у растений универсальных систем для контроля мутуализма и антагонизма.

Яркий пример переключения защитной системы хозяина на контроль мутуалистического симбиоза представляют небольшие (35–75 аминокислотных остатков) цистеин-богатые NCR-белки, сходные с дефензинами, которые участвуют в подавлении антагонистов растений — бактерий, грибов и насекомых-фитофагов (Glew et al., 2014; Maroti et al., 2015). Проникая в их клетки, дефензины нарушают синтез белков, участвующих в матричных процессах и в прохождении клеточного цикла (включая рибосомные белки и ДНК-полимеразу). В эволюции дефензинов важную роль играет дупликация-дивергенция генов, в связи с чем эти белки кодируются обширными генными семействами, насчитывающими у некоторых растений сотни гомологов (Fan, Doerner, 2012).

У бобовых галегоидного комплекса, включая роды *Galega*, *Medicago*, *Pisum*, *Trifolium*, которые образуют недетерминированные клубеньки, NCR-белки синтезируются в инфицированных ризобиями клетках и блокируют деление бактериоидов, вызывая их полиплоидизацию и переключение на активную фиксацию N_2 . После отмирания клубенька и выхода содержащихся в нем бактерий в почву

бактериоиды гибнут, но внутриклубеньковый клон повышает свою численность благодаря размножению бактерий в многочисленных инфекционных нитях. В детерминированных клубеньках, характерных для родов *Glycine*, *Lotus*, *Phaseolus*, дифференцировка ризобий в неспособные к размножению формы не происходит, и внутриклеточные бактериоиды после выхода в почву переходят к активному размножению. Оно играет важную роль в поддержании высокой численности эндосимбиотических бактерий, которая в детерминированных клубеньках ограничена низкой стабильностью инфекционных нитей (Maroti et al., 2015).

Рекрутирование NCR-белков в систему регуляции азотфиксирующего симбиоза — яркий пример усиления отрицательных обратных связей партнеров при эволюции мутуализма, который основан на их положительных обратных связях, определяемых объединенными системами C- и N-метаболизма. Поскольку положительные обратные связи способны дестабилизировать биосистему (Eissing et al., 2004), для поддержания мутуализма большое значение имеет контроль над размножением микросимбионтов со стороны хозяина. В экологически облигатном симбиозе, при котором симбиотически специализированные микроорганизмы сохраняют способность к автономному существованию, усиление контроля над их жизнедеятельностью достигается благодаря факторам защиты от патогенов. В клубеньках бобовых эти факторы представлены активными формами кислорода, осуществляющими контроль численности ризобий на ранних стадиях симбиоза — при размножении в инфекционных нитях (Tsyganova et al., 2009).

1.3. Эксплуатационные симбиозы. Для изучения эволюционной связи мутуалистических и антагонистических форм микробно-растительного взаимодействия большой интерес представляют “эксплуатационные симбиозы”, в которых наблюдают паразитирование растений на микроорганизмах (Bruns, Bidartondo, 2002). Например, для орхидных растений характерен переход к питанию углеродом, получаемым от микоризных грибов: большинство видов семейства *Orchidaceae* являются микогетеротрофами, частично или полностью утратившими фотосинтез (Smith, Read, 2008). У многих орхидных выявлена редукция корней, которые трансформируются в органы хостинга микобионтов и усвоения поставляемых ими питательных веществ, часто происходящего путем разрушения грибных гиф.

Эволюция орхидной микоризы представляется парадоксальной, поскольку утрате растениями фотосинтеза предшествовала потеря способности к самостоятельному эмбриогенезу: он стал полностью зависимым от микобионтов, которые колонизируют семена, лишённые запасных питательных веществ. Тем не менее, такая адаптивная

стратегия оказалась весьма успешной, что доказывается высоким разнообразием *Orchidaceae* (второе по величине семейство цветковых, насчитывает до 35 000 видов: Goncharov et al., 2015), а также процветанием ряда специализированных микогетеротрофных форм. Их примером является род *Galeola*: несмотря на отсутствие фотосинтеза и строго облигатную зависимость от грибов, его представители занимают обширный ареал (распространены в Индии, Юго-Восточной Азии, Австралии) и имеют крупные размеры (длина стебля у выходящих форм достигает нескольких метров: Cameron, 2009).

Использование изотопных (^{13}C) методов показало, что основными источниками углерода, получаемого орхидными от своих микобионтов, например, от *Rhizoctonia*, обычно являются другие растения, с которыми эти грибы образуют эктомикоризные или паразитарные системы. Таким образом, растения “эксплуатируют” не свободноживущие грибы, а растительно-грибные симбиозы (Taylor et al., 2003), что может приводить к перераспределению углерода между членами фитоценоза, определяя его биоразнообразие и экологическую стабильность (Smith, Read, 2008).

Микогетеротрофные растения распространены и за пределами семейства *Orchidaceae*: они выявлены среди двудольных, папоротников и мохообразных (Bidartondo, 2005). Их ярким представителем является “снежное растение” (*Sarcodes sanguinea*, *Ericaceae*), распространенное в лесах Калифорнии и паразитирующее на грибе *Rhizopogon*. Это необычное растение редуцировано до коралловидных структур, которые развиваются в почве, тесно контактируя с грибными гифами, и лишь в период цветения образуют короткоживущие генеративные побеги (Bruns, Bidartondo, 2002). Важно отметить, что микогетеротрофия является весьма древней эволюционной “находкой” наземных растений: она характерна для гаметофитов ряда споровых (например, папоротников), которые лишены фотосинтеза и способны к независимому от спорофита развитию благодаря углероду, поступающему от грибов (Read et al., 2000; Arnautova, 2014). Возможно, что эксплуатационный симбиоз — это анцестральная форма растительно-грибного взаимодействия, в эволюции которого микоризные грибы “научились” извлекать из хозяев углерод в обмен на минеральное и водное питание, а паразитические грибы перешли к безвозмездному получению углерода от растений. В связи с этим редукция корней у микогетеротрофов может рассматриваться как реверсия к симбиотрофному развитию, при котором основной функцией подземных органов был хостинг микобионтов, обеспечивавших питание растений.

2. ЗАЩИТНЫЕ СИМБИОЗЫ

Защитные микробно-растительные симбиозы основаны на принципиально иной, нежели трофические симбиозы, стратегии взаимодействия партнеров: симбионты, подавляющие развитие фитопатогенов, либо животных-фитофагов, не являются для хозяев поставщиками питательных веществ. Биоконтроль антагонистов, связанный с их исключением с поверхности или из тканей растения, определяется синтезом антибиотиков или токсинов, либо индукцией у хозяев защитных реакций (иммунизацией), вызываемой как живыми микроорганизмами, так и некоторыми их очищенными компонентами. Поэтому по молекулярным механизмам взаимодействия с растениями многие защитные симбионты сходны с фитопатогенами и проявляют близкое родство с ними.

2.1. Грибы. Группой грибов, для которых характерны переходы между патогенами и мутуалистами, является семейство спорыньевых — *Clavicipitaceae* (*Ascomycota*), включающее роды *Balansia*, *Claviceps*, *Cordyceps*, *Epichloë* и *Neotyphodium* (White et al., 2002). Защитные симбиозы, которые эти грибы образуют с растениями, представляют собой мозаику эффектов мутуализма, проявляемых на организменном и популяционном уровнях, и антагонизма, как правило, ограниченных клеточным и тканевым уровнями. В эволюции спорыньевых грибов, направленной на усиление мутуализма, возникла система их вертикальной передачи при размножении хозяев, а также утратились половые процессы (Hahn, Mendgen, 2001; табл. 3).

Передача через семена злаковых растений типична для мутуалистических форм *Neotyphodium*, тогда как для полупатогенных симбионтов *Epichloë* она не характерна (Schardl et al., 1997). Это связано с тем, что *Epichloë* вызывает у растений “чехловидную болезнь”: гифы эндофита прорастают на поверхность побега и образуют воздушный мицелий, подавляя развитие соцветий, но усиливая вегетативный рост. По-видимому, отсутствие вертикальной передачи, связанное с сохранением эндофитами автономного существования, способствует поддержанию у них широкой хозяйской специфичности (Craven et al., 2001). Поэтому для патогенных форм *Epichloë* параллельная дивергенция с растениями-хозяевами не характерна и конгруэнтность филогений партнеров отсутствует, тогда как у мутуалистических форм *Neotyphodium* такая конгруэнтность обычно проявляется (Schardl et al., 1997).

Вторая закономерность эволюции, известная как “закон Лоу–Льюиса” (Law, Lewis, 1983; Parberg, 1996), типична для многих симбиотических грибов: ее иллюстрирует утрата половых процессов у гломусовых и лихенизированных грибов. Их мутуалистические функции проявляются на вегетативных стадиях жизненного цикла грибов, которые могут замещать его “совершенные” стадии.

Таблица 3. Сравнительный анализ симбиотических свойств различных представителей спорыньевых грибов (*Clavicipitaceae*)

Свойства	<i>Claviceps</i>	<i>Epichloë</i>	<i>Neotyphodium</i>
Половые процессы	В плодовых телах, склероциях, после их опадания в почву	В перитециях, на растениях	Отсутствуют
Вертикальная передача при размножении растений-хозяев	Отсутствует	Только у мутуалистических форм	Происходит
Инфицирование растений	Через пестик — аскоспорами или конидиоспорами по механизму, сходному с прорастанием пыльцевой трубки; сопровождается разрушением завязей	Через пестик — аскоспорами, без разрушения завязей	Через поранения
Распространение в растениях	Локальное (в цветке)	Системное (надземные органы)	Системное (надземные органы)
Патогенные эффекты	Разрушение завязей, замещаемых склероциями	Чехловидная болезнь злаков, блокирующая цветение	Отсутствуют
Рост мицелия ex planta	Только в лабораторных условиях	Происходит в норме	Происходит в норме

По-видимому, для этих грибов усиление мутуализма адаптивно более значимо, чем сохранение половых процессов.

Грибы семейства *Clavicipitaceae* — удобная модель для изучения молекулярных и популяционных механизмов перехода между различными типами симбионтов. Ее создание связано с генетическим анализом *Epichloë* и *Neotyphodium* (Tsai et al., 1994; Schardl, 1996; Moon et al., 2002, 2004; Schardl et al., 2008). В качестве индикаторов эволюционного процесса эти авторы использовали консервативные гены, кодирующие рРНК, β -тубулин (*tub2*) и фактор элонгации 1- α (*tef1*). С их помощью у грибов были выявлены прямые филиации патогенов в мутуалистов, которые сопровождались рекомбинацией различных типов симбионтов, происходившей на фоне межвидовой гибридизации растений-хозяев. При этом коэволюция партнеров включала: а) формирование устойчивости растений к чехловидной болезни, благодаря чему восстанавливалось образование соцветий на инфицированных побегах; б) приобретение эндофитами способности колонизировать завязи и семена (Clay, Schardl, 2002). Обеспечиваемая этим вертикальная передача микобионтов хозяевами способствует повышению эффективности мутуализма (Gundel et al., 2008). Филогенетический анализ партнеров защитного симбиоза позволил предположить, что коэволюция злаковых растений с *Epichloë* и *Neotyphodium* была ключевым фактором возникновения подсемейства *Pooideae* (Schardl et al., 2008).

Описанные сценарии предусматривают только одно направление эволюции симбиоза — от антагонизма к мутуализму. О возможности обратных переходов говорит получение у *Neotyphodium* ин-

серционных мутаций, нарушающих способность грибов стимулировать развитие растений или даже приводящих к его угнетению. Мутации были локализованы в гене *nox4*, продукт которого (НАДФ-зависимая оксидаза) катализирует образование супероксида путем передачи электронов с НАДФ на молекулярный кислород. По-видимому, выделяемые грибом ионы O_2^- обеспечивают его автоингибирование, благодаря чему мутуализм, связанный с синтезом стимуляторов роста или фитопротекторных факторов, преобладает над антагонизмом, который определяется активным потреблением растительных метаболитов (Tanaka et al., 2006). Нарушение баланса этих эффектов увеличивает скорость развития мутанта in planta, приводя к трансформации мутуалистического симбиоза в патосистему: ускоренное развитие гриба в тканях растения ингибирует рост последнего и является неадаптивным для обоих партнеров.

Трансформация паразитических грибов в защитных симбионтов показана и для рода *Colletotricha*: у *C. magna* были получены мутанты, сохранившие способность инфицировать растения, но не вызывающие у них симптомов антракноза. Растения, инфицированные этими мутантами, ограждены от проникновения исходного патогенного штамма благодаря индукции у хозяев защитных реакций (Redman et al., 1999). Непатогенные мутанты *C. magna* поддерживаются in planta в качестве бессимптомных эндофитов, вызывающих иммунизацию растений: у них активируется синтез пероксидаз, ферментов фенилпропаноидного пути и фитоалексинов, которые обеспечивают биоконтроль патогенных штаммов *Colletotricha* (Rodrigues, Redman, 2008).

Переход мутуалистов растений в фитопатогены характерен и для грибов рода *Fusarium* — возбудителей корневых гнилей. Например, штаммы *F. culmorum* поддерживаются *in planta* в качестве защитных симбионтов, повышающих устойчивость растений к осмотическим и температурным стрессам (Rodriguez, Redman, 2008). У банана выявлены эндофитные формы *F. oxysporum*, которые защищают хозяев от паразитических нематод благодаря синтезу микотоксинов (Sikora et al., 2008).

Важной тенденцией, характеризующей эволюцию грибов-мутуалистов, является расширение их геномов (Kuldau et al., 1999). При переходе от паразитизма к мутуализму, осуществляемом в системе защитного симбиоза, у *Epichloë* и *Neotyphodium* наблюдаются возникновение амфиплоидных и гетероплоидных форм, не способных к половому размножению (Moon et al., 2004). Снижение адаптивного потенциала эндофитов, связанное с ограничением их рекомбинационной изменчивости, по-видимому, компенсируется вертикальной передачей через семена растений-хозяев (Clay, Schardl, 2002). Интересно отметить, что весьма крупные геномы (свыше 150×10^3 т.п.н. на гаплоидный набор хромосом) характерны и для неспособных к самостоятельному размножению АМ-грибов (Tisserant et al., 2013).

2.2. Бактерии. Прямые переходы между мутуалистами и паразитами растений характерны для грам-положительных бактерий рода *Clavibacter* (*Rathayibacter*), который включает патогенов *C. xanthi* и *C. michiganensis*, а также фитопротекторный вид *C. toxicus* — продуцент токсинов, обеспечивающих биоконтроль животных-фитофагов (Metzler et al., 1997). Подобные филиации могут происходить и у бактерий *Pseudomonas corrugata*, которые включают как патогенов, так и защитных симбионтов — антагонистов паразитических грибов (Catara, 2007). Фитопротекторные свойства псевдомонад обусловлены синтезом антибиотиков фенолинов, которые активны против фузариевых грибов, а также индукцией системной устойчивости хозяев, связанной с синтезом жасмоната (Lugtenberg, 2004). У *Bacillus* переходы свободных и ризосферных форм (*B. subtilis*) в патогенов растений (*B. cereus*), насекомых (*B. thuringiensis*) или позвоночных (*B. anthracis*) связаны с приобретением плазмид, кодирующих вирулентность и образование токсинов (Stephens, Murray, 2001).

Переходы между патогенами и защитными симбионтами описаны и для агробактерий, авирулентные формы которых (*Agrobacterium radiobacter*) могут стимулировать развитие растений благодаря синтезу ауксинов или фиксации N_2 (Muronets et al., 2004). Биоконтрольный эффект, проявляемый *A. radiobacter* по отношению к патогенным агробактериям, вызывающим образование корончатых галлов (*A. tumefaciens*) или бородачатых корней (*A. rhizogenes*), связан с продукцией

антибиотиков агроцинов. Например, штамм К84 *A. radiobacter* способен проникать в корончатые галлы и утилизировать опины, вытесняя из растительных тканей вирулентные агробактерии благодаря синтезу агроцина-84. Благодаря этому свойству штамм К84 может быть использован для биоконтроля патогенных штаммов *A. tumefaciens* на посевах винограда (Dessaux et al., 1998).

Рассмотренные бактерии сохраняют способность к автономному размножению и таким образом являются факультативными, либо экологически облигатными симбионтами растений. К числу немногочисленных симбионтов, которые эту способность утратили, относятся цианобактерии *Nostoc azollae* — азотфиксирующие симбионты водного папоротника *Azolla filiculoides* (Ran et al., 2010), а также фитоплазмы — паразиты широкого круга покрытосеменных (Oshima et al., 2013). Их изучение показало, что переход микроорганизмов к генетически облигатному симбиозу вызывает усиление у них мутуалистических, либо антагонистических признаков. У мутуалистов *Nostoc azollae* этот переход сопровождается становлением вертикальной передачи при размножении хозяев: цианобактерии колонизируют мегаспоры *Azolla*, хотя и не проникают в их цитоплазму. Для фитоплазм вертикальная передача растениями нехарактерна и поддержание этих генетически редуцированных паразитов в экосистемах опосредовано промежуточными хозяевами-переносчиками — листогрызущими насекомыми (Oshima et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Определив симбиоз как длительное взаимодействие неродственных организмов, Де Бари (de Bary, 1879) и его последователи (Lewis, 1974), разделили отношения партнеров на мутуалистические (адаптивно выгодные для всех участников) и антагонистические или паразитарные (выгодные для одних участников, но неблагоприятные для других). Развитие этого подхода создало возможность для изучения симбиоза как совокупности разнонаправленных отношений партнеров, однако доминирование антагонизма над мутуализмом, которое предполагал Де Бари, не нашло подтверждения. Об этом говорят результаты изучения обширных групп симбиотических микроорганизмов, среди которых не выявлены патогенные формы. К их числу относятся цианобактерии, которые образуют мутуалистические симбиозы с представителями всех основных групп эукариот. В этих симбиозах растения используют способность цианобионтов к азотфиксации, животные — их способность к фотосинтезу, а грибы могут использовать оба эти признака (Foster et al., 2011).

Изучение молекулярных основ растительно-микробных симбиозов показало, что все известное их разнообразие представляет собой единый

эволюционный континуум, в рамках которого регулярно осуществляются переходы между мутуализмом и антагонизмом (Provorov, 2009). Его рассмотрение возможно в рамках двух концепций: а) “подвижного равновесия” мутуализма и антагонизма (Elenkin, 1921), переходы между которыми происходят преимущественно через стадию комменсализма; б) “плейотропного симбиоза”, представляющего собой мозаику функций мутуализма и антагонизма, существование которых в “чистом” виде ограничено (рис. 1).

Концепция плейотропного симбиоза, которая восходит к термину “симбиопаразитизм” (Skryabin, 1923), рассматривает симбиоз как совокупность разнонаправленных отношений партнеров, баланс между которыми меняется в ходе их коэволюции, а также в зависимости от стадии развития симбиоза и условий внешней среды. Наиболее полно плейотропность проявляется для факультативных и экологически (условно) облигатных симбиозов, в которых партнеры сохраняют способность к автономному существованию. В этом случае плейотропность проявляется на всех основных уровнях изучения симбиоза: онтогенетическом, филогенетическом и популяционно-биоценотическом.

Действительно, на ранних стадиях бобово-ризобияльного симбиоза, связанных с проникновением бактерий в корни растений и развитием клубеньков, колонизация бактериями инфекционных нитей, контролируемая с помощью активных форм кислорода, может сопровождаться синтезом ризобиятоксинов, ингибирующих развитие хозяев (Okazaki et al., 2007). На поздних стадиях симбиоза происходит переключение бактерий на фиксацию N_2 , а растений — на ассимиляцию ее продуктов, которая связана с подачей в клубеньки больших количеств С-соединений. Однако и здесь микропартнеры подвергаются воздействию факторов антагонизма — растительных NCR-белков, которые сходны с дефензинами и стимулируют переход бактерий в не способные к делению N_2 -фиксирующие бактериоиды (Goyal, Matteo, 2014). Этот пример показывает, что в ходе коэволюции партнеров происходит усиление не только их положительных, но и отрицательных обратных связей, которые обеспечивают стабилизацию симбиозов и возрастание их целостности.

Важно отметить, что в многокомпонентных микробно-растительных системах различные типы микропартнеров тесно интегрированы не только со своими хозяевами, но и друг с другом. Многочисленные данные указывают на то, что первыми симбионтами наземных растений были микробные сообщества, состоявшие из грибов, фототрофных цианобактерий и гетеротрофных протеобактерий, которые совместно выполняли сложный комплекс трофических функций, обеспечивая хозяев азотом, фосфором и другими эле-

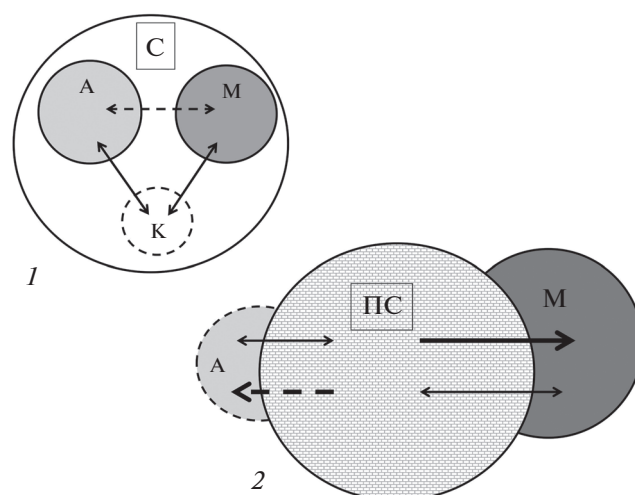


Рис. 1. Эволюционные соотношения мутуализма (М) и антагонизма (А) в рамках симбиотического эволюционного континуума. 1 — концепция подвижного равновесия М и А. “Безразличный” для хозяина комменсализм (К) является наименее стабильной формой симбиоза (С), промежуточной между М и А, переходы между которыми ограничены. 2 — концепция плейотропного симбиоза (ПС), сочетающего эффекты М и А. Жирные односторонние стрелки указывают на необратимые переходы, связанные с генетической редукцией микросимбионтов. Утрата ими способности к автономному существованию может вызывать переход к “чистому” М, тогда как переход к “чистому” А следует считать условным: патогены, угнетая развитие инфицированных особей хозяина, часто повышают стабильность и ускоряют эволюцию популяций.

ментами питания (Provorov et al., 2016). В современных фитоценозах грибные и бактериальные симбионты растений часто сохраняют отношения кооперации, но в ряде случаев переходят к антагонизму, который лежит в основе использования бактериальных препаратов для биоконтроля фитопатогенных грибов (Lugtenberg, 2004).

На популяционном уровне плейотропность может быть выявлена в бобово-ризобияльной системе, для которой характерно стабильное сосуществование N_2 -фиксирующих штаммов, различающихся по хозяйской специфичности. При этом мутуализм проявляется в тех генотипических комбинациях партнеров, в которых активность N_2 -фиксации максимальна, а при ее низкой активности отношения приобретают черты антагонизма, определяемого отрицательными корреляциями численностей партнеров (Provorov, Vorobyov, 2012). Важно отметить, что при выраженном паразитизме микросимбионты могут проявлять полезные эффекты, связанные с регуляцией численности хозяев, стимулированием рекомбинационных процессов, а также с выработкой систем для поддержания хозяевами гомеостаза внутренней среды (Kovalchuk et al., 2003).

Итак, рассмотрение плейотропного симбиоза как совокупности разнонаправленных взаимодействий партнеров является весьма продуктивным для понимания общих закономерностей его индивидуального и исторического развития. Важно отметить, что мутуализм и антагонизм, хорошо различимые на экологическом уровне исследования, не всегда можно дифференцировать на цитологическом и молекулярно-генетическом уровне, что подтверждает актуальность моделей плейотропного симбиоза для описания его базовых свойств. В то же время, эволюцию симбиоза не следует сводить к постоянно повторяющимся переходам между мутуализмом и антагонизмом: она направлена, в первую очередь, на усиление взаимной зависимости партнеров и генетической целостности надвидовых комплексов, которые в определенных условиях могут трансформироваться в новые организмы.

Работа поддержана грантом РНФ № 14-26-00094П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arnautova E.M. Mycotrophic gametophytes in ferns. Vestnik Nizhegorodskogo Universiteta imeni N.I. Lobachevskogo. 2014. V. 3. P. 9–11 (in Russ.).
- Bagirova S.F., Dzavakhia V.G., Dyakov Yu.T., Ozeretskoy O.L., Provorov N.A., Tikhonovich I.A., Shcherbakova L.A. Fundamental phytopathology. Krasand, Moscow, 2012 (in Russ.).
- Bidartondo M.I. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. New Phytol. 2005. V. 167 (2). P. 335–352.
- Breedveld M.W., Miller K.J. Cell surface β -glucans. In: H.P. Spaink, A. Kondorosi, P.J.J. Hooykaas (eds). The Rhizobiaceae. Molecular biology of model plant-associated bacteria. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1998. P. 81–96.
- Brundrett M.C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. New Phytol. 2002. V. 154 (1). P. 275–304.
- Bruns T.D., Bidartondo M.I. Molecular windows into the below-ground interactions of ectomycorrhizal fungi. The Mycologist. 2002. V. 16 (1). P. 47–50.
- Cameron K.M. On the value of nuclear and mitochondrial gene sequences for reconstructing the phylogeny of vanilloid orchids (*Vanilloideae*, *Orchidaceae*). Ann. Bot. 2009. V. 104 (2). P. 377–385.
- Catara V. *Pseudomonas corrugata*: plant pathogen and/or biological resource? Molec. Plant Pathol. 2007. V. 8 (1). P. 233–244.
- Clay K., Schardl C. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. Amer. Natur. 2002. V. 160 (1). P. 99–127.
- Coenye T., Vandamme P. Diversity and significance of *Burkholderia* species occupying diverse ecological niches. Environ. Microbiol. 2003. V. 5 (2). P. 719–729.
- Craven K.D., Hsiao P.T., Leutmann A., Hollin W., Schardl C.L. Multi-gene phylogeny of *Epichloë* species, fungal endophytes of grasses. Ann. Missouri Botan. Gard. 2001. V. 88 (1). P. 14–34.
- de Bary A. Die Erscheinung der Symbiose. Verlag Von K.J. Trübner, Strassburg, 1879.
- de Vos M., Van Oosten V.R., Van Pelt J.A., Van Loon L.C., Dicke M., Pieterse C.M. Herbivore-induced resistance: differential effectiveness against a set of microbial pathogens in *Arabidopsis thaliana*. In: I.A. Tikhonovich, B.J. Lugtenberg, N.A. Provorov (eds). Biology of plant-microbe interactions, vol. 4. Biont, St. Petersburg, 2004. P. 40–43.
- Dessaux Y., Petit A., Farrand S.K., Murphy P.J. Opines and opine-like molecules involved in plant-Rhizobiaceae interactions. In: H.P. Spaink, A. Kondorosi, P.J.J. Hooykaas (eds). The Rhizobiaceae. Molecular biology of model plant-associated bacteria. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1998. P. 173–197.
- Djordjevic M.A., Gabriel D.W., Rolfe B.G. *Rhizobium* – the refined parasite of legumes. Annu. Rev. Phytopathol. 1987. V. 25 (1). P. 145–168.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, N.Y., 1951.
- Dodds P.N. Genome evolution of plant pathogens. Science. 2010. V. 330 (6010). P. 1486–1487.
- Dogel V.A. Lectures in general parasitology. Uchpedgiz, Leningrad, 1941 (in Russ.).
- Dyakov Yu.T., Dzavakhia V., Korpela T. Comprehensive and molecular phytopathology. Elsevier, Amsterdam, 2007.
- Dyakov Yu.T., Ozeretskoy O.L., Dzavakhia V.G., Bagirova S.F. General and molecular phytopathology. Obshchestvo fitopatologov, Moscow, 2001 (in Russ.).
- Eissing T., Conzelmann H., Gilles E.D., Allgower F., Bullinger E., Scheurich P. Bistability analyses of a caspase activation model for receptor-induced apoptosis. J. Biol. Chem. 2004. V. 279 (35). P. 36892–36897.
- Elenkin A.A. The law of dynamic equilibrium in plant symbioses and associations. Izvestiya Glavnogo Botanicheskogo sada RSFSR. 1921. V. 20. P. 75–121 (in Russ.).
- Elliott G.N., Chen W.M., Bonemps C., Chou J.H., Joung J.P., Sprent J.I., James E.K. Nodulation of *Cyclopia* spp. (*Leguminosae*, *Papilionoideae*) by *Burkholderia tuberum*. Ann. Bot. 2007. V. 100 (4). P. 1403–1411.
- Fan J., Doerner P. Genetic and molecular basis of non-host disease resistance: complex, yet; silver bullet, no. Curr. Opin. Plant Biol. 2012. V. 15 (2). P. 400–406.
- Foster R.A., Kuypers M.M., Vagner T., Paerl R.W., Musat N., Zehr J.P. Nitrogen fixation and transfer in open ocean diatom-cyanobacterial symbioses. The ISME J. 2011. V. 5 (9). P. 1484–1493.
- Glew M., Goyal R.K., Matteo A.K. Multitasking antimicrobial peptides in plant development and host defense against biotic/abiotic stresses. Plant Sci. 2014. V. 228 (1). P. 135–149.
- Goncharov M.Yu., Povydysh M.N., Yakovlev G.P. Systematics of flowering plants. Spetslit, St. Petersburg, 2015 (in Russ.).
- Goyal R.K., Matteo A.K. Multitasking antimicrobial peptides in plant development and host defense against biotic/abiotic stresses. Plant Sci. 2014. V. 228 (1). P. 135–149.
- Green B.R. Chloroplast genomes of photosynthetic eukaryotes. The Plant J. 2011. V. 66 (1). P. 34–44.
- Gundel P.E., Batista W.B., Teixeira M., Martínez Ghera M.A., Omacini M., Ghera C. *Neotyphodium* endophyte infection frequency in annual grass populations: relative im-

- portance of mutualism and transmission efficiency. *Proc. Roy. Soc.* 2008. V. B 275 (2). P. 897–905.
- Hahn M., Mendgen K. Signal and nutrient exchange at biotrophic plant-fungus interfaces. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2001. V. 4 (1). P. 322–327.
- Hibbett D.S., Gilbert L.B., Donoghue M.J. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature*. 2000. V. 407 (6803). P. 506–508.
- Karatygin I.V. Coevolution of fungi and plants. *Trudy Botanicheskogo instituta RAN*. 1993. V. 9. P. 1–118 (in Russ.).
- Kovalchuk I., Kovalchuk O., Kalck V., Boyko V., Filkowski J., Heinlein M., Hohn B. Pathogen-induced systemic plant signal triggers DNA rearrangements. *Nature*. 2003. V. 423 (6941). P. 760–762.
- Kozo-Polyansky B.M. New principle in biology. Review of the symbiogenesis theory. Puchina, Moscow, 1924 (in Russ.).
- Kuldau G.A., Tsai H.F., Shardl C.L. Genome sizes of *Epichloë* species and anamorphic hybrids. *Mycologia*. 1999. V. 91 (2). P. 776–782.
- Law R., Lewis D.H. Biotic environments and the maintenance of sex – some evidence from mutualistic symbioses. *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. V. 20 (1). P. 249–276.
- Lewis D.H. Microorganisms and plants: the evolution of parasitism and mutualism. Evolution of microbial world. Univ. Press, Cambridge, 1974. P. 367–392.
- Lodeiro A.R., Lopez-Garcia S.L., Althabegoiti M.J., Mongiardini E.J., Perez-Jimenez J., Quelas J.I. Parasitic traits and plant defenses in the rhizobia-legume symbiosis. *Rec. Res. Devel. Plant Pathol.* 2004. V. 3 (1). P. 125–166.
- Lugtenberg B.J. Molecular aspects of biocontrol traits. In: I.A. Tikhonovich, B.J. Lugtenberg, N.A. Provorov (eds). *Biology of plant-microbe interactions*. Biont, St. Petersburg, 2004. P. 310–311.
- Marchetti M., Capela D., Glew M. et al. Experimental evolution of a plant pathogen into a legume symbiont. *PLoS Biol.* 2010. V. 8 (1). doi 10.1371/journal.pbio.1000280
- Margulis L. Symbiosis in cell evolution. W.H. Freeman, N.Y., 1981.
- Maroti G., Downie J.A., Kondorosi E. Plant cysteine-rich peptides that inhibit pathogen growth and control rhizobial differentiation in legume nodules. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 26 (1). P. 57–63.
- Matveeva T.V., Lutova L.A. Horizontal gene transfer from *Agrobacterium* to plants. *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5 (326). doi 10.3389/fpls.2014.00326
- Merezhkovsky K.S. Theory of two plasmas as a basis for symbiogenesis, a new doctrine on the origin of organisms. Tipo-litografiya Imperatorskogo Universiteta, Kazan, 1909 (in Russ.).
- Metzler M.C., Laine K.J., De Boer S.H. The status of molecular biological research on the plant pathogenic genus *Clavibacter*. *FEMS Microbiol. Lett.* 1997. V. 150 (1). P. 1–8.
- Moon C.D., Craven K.D., Leuchtmann A., Clement S.L., Schardl C.L. Prevalence of interspecific hybrids amongst asexual fungal endophytes of grasses. *Molec. Ecol.* 2004. V. 13 (3). P. 1455–1467.
- Moon C.D., Miles C.O., Jarlfors U., Schardl C.L. The evolutionary origins of three new *Neotyphodium* endophyte species from grasses indigenous to the Southern Hemisphere. *Mycologia*. 2002. V. 94 (2). P. 694–711.
- Müntz K. Symbiotic nitrogen fixation in legumes: discovered 100 years ago – what do we know at present? *Biol. Zentralblatt*. 1987. V. 106 (2). P. 547–567.
- Muronets E.M., Kamenewa S.V., Ruslyakova M.V., Elanskaya I.V. Mutants of *Agrobacterium radiobacter* 5D1 impaired in inole-3-acetic acid biosynthesis, nitrogen metabolism and association with non-legume plants. In: I.A. Tikhonovich, B.J. Lugtenberg, N.A. Provorov (eds). *Biology of plant-microbe interactions*. Biont, St. Petersburg, 2004. P. 402–404.
- Okazaki S., Sugawara M., Yuhashi K.I., Minamisawa K. Rhizobitoxine-induced chlorosis occurs in coincidence with methionine deficiency in soybeans. *Ann. Bot.* 2007. V. 100 (1). P. 55–59.
- Oshima K., Maejima K., Namba S. Genomic and evolutionary aspects of phytoplasmas. *Front. Microbiol.* 2013. V. 4 (230). doi 10.3389/fmicb.2013.00230
- Panstruga R. Establishing compatibility between plants and obligate biotrophic pathogens. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2003. V. 6 (1). P. 320–326.
- Parbery D.G. Trophism and the ecology of fungi associated with plants. *Biol. Rev.* 1996. V. 71 (2). P. 473–527.
- Parniske M. Intracellular accommodation of microbes by plants: a common developmental program for symbiosis and disease? *Curr. Opin. Plant Biol.* 2000. V. 3 (1). P. 320–328.
- Provorov N.A. Genetic and evolutionary bases of the symbiosis doctrine. *Zhurnal obshchey biologii*. 2001. V. 62. 472–495 (in Russ.).
- Provorov N.A. Plant-microbe symbioses as an evolutionary continuum. *Zhurnal obshchey biologii*. 2009. V. 70. P. 10–34 (in Russ.).
- Provorov N.A., Andronov E.E. Evolution of nodule bacteria: reconstruction of speciation elicited by the genome rearrangements under the symbiotic conditions. *Microbiologiya*. 2016. V. 85. P. 195–206 (in Russ.).
- Provorov N.A., Shtark O.Yu., Dolgikh E.A. Evolution of nitrogen-fixing symbioses based on migration of bacteria from mycorrhizal fungi and soil into the plant tissues. *Zhurnal obshchey biologii* 2016. V. 77. P. 329–345 (in Russ.).
- Provorov N.A., Vorobyov N.I. Genetic bases for evolution of plant-microbial symbiosis. Inform-Navigator, Saint Petersburg, 2012 (in Russ.).
- Ran L., Larsson J., Vigil-Stenman T., Nylander J.A., Ininbergs K. Genome erosion in a nitrogen-fixing vertically transmitted endosymbiotic multicellular cyanobacterium. *PLOS One*. 2010. V. 5 (9). doi 10.1371/annotation/835c5766-5128-41c4-b636-adfe0c503103
- Read C.P. Parasitism and symbiology. An introductory text. The Ronald Press Company, N.Y., 1970.
- Read D.J., Duckett J.G., Francis R., Ligrone R., Russell A. Symbiotic fungal associations in “lower” land plants. *Proc. Roy. Soc. B*. 2000. V. 355 (2). P. 815–831.
- Redman R.S., Ranson J.C., Rodriguez R.J. Conversion of the pathogenic fungus *Colletotrichum magna* to a nonpathogenic endophytic mutualist by gene disruption. *Molec. Plant-Microbe Interact.* 1999. V. 12 (3). P. 969–975.
- Rodriguez R., Redman R. More than 400 million years of evolution and some plants still can not make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *J. Exper. Bot.* 2008. V. 59 (5). P. 1109–1114.

- Schardl C.L. *Epichloë* species, fungal endophytes of grasses. Annu. Rev. Phytopathol. 1996. V. 34 (1). P. 109–130.
- Schardl C.L., Craven K.D., Speakman S., Stromberg A., Lindström A., Yoshida R. A novel test for host-symbiont codivergence indicates ancient origin of fungal endophytes in grasses. System. Biol. 2008. V. 57 (1). P. 483–498.
- Schardl C.L., Leuchtmann A., Chung K.R., Penny D., Siegel M.R. Co-evolution by common descent of fungal symbionts (*Epichloë* spp.) and grass hosts. Molec. Biol. Evol. 1997. V. 14 (1). P. 133–143.
- Schußler A. Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of *Geosiphon pyriformis* and arbuscular mycorrhizal fungi. Plant and Soil. 2002. V. 244 (1). P. 75–83.
- Sikora R.A., Pocasange L., Felde A., Niere B., Vu T.T., Dababat A.A. Mutualistic endophytic fungi and in planta suppressiveness to plant parasitic nematodes. Biol. Control. 2008. V. 46 (1). P. 15–23.
- Skryabin K.I. Symbiosis and parasitism in nature. Introduction into biological foundations of parasitism. Petrograd, 1923 (in Russ.).
- Smith E.W. Anton de Bary. Phytopathology. 1911. V. 1 (1). P. 1–2.
- Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed. Acad. Press, London, 2008.
- Spaink H.P. The molecular basis of infection and nodulation by rhizobia: the ins and outs of sympathogenesis. Annu. Rev. Phytopathol. 1995. V. 33 (2). P. 345–368.
- Stephens C., Murray W. Pathogen evolution: how good bacteria go bad. Current Biol. 2001. V. 11 (1). P. 53–56.
- Stoyanova M., Pavlina I., Moncheva P., Bogatzevska N. Biodiversity and incidence of *Burkholderia* species. Biotech. Equip. 2007. V. 21 (1). P. 306–310.
- Tanaka A., Christensen M.J., Takemoto D., Park P., Scott B. Reactive oxygen species play a role in regulating a fungus-perennial ryegrass mutualistic interaction. The Plant Cell. 2006. V. 12 (2). P. 1052–1066.
- Taylor D.L., Bruns T.D., Szaro T.M., Hodges S.A. Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a non-photosynthetic desert orchid. Amer. J. Botany. 2003. V. 90 (4). P. 1168–1179.
- Tisserant E., Malbreil M., Kuo A. et al. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110 (50). P. 20117–20122.
- Tsai H.F., Liu J.S., Staben C., Christensen M.J., Latch G.C., Siegel M.R., Schardl C.L. Evolutionary diversification of fungal endophytes of tall fescue grass by hybridization with *Epichloë* species. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. V. 91 (6). P. 2542–2546.
- Tsyganova A.V., Tsyganov V.E., Borisov A.Yu., Tikhonovich I.A., Brewin N.J. Comparative cytochemical analysis of peroxide distribution in ineffective pea mutant SGEFix-1 (sym40) and in initial line SGE. Ecologicheskaya Genetika. 2009. V. 7. P. 3–9 (in Russ.).
- Van Berkum P., Eardly B.D. Molecular evolutionary systematics of the *Rhizobiaceae*. In: H.P. Spaink, A. Kondorosi, P.J.J. Hooykaas (eds). The *Rhizobiaceae*. Molecular biology of model plant-associated bacteria. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 1998. P. 2–24.
- Vanderplank J.E. Host-pathogen interaction in plant disease. Acad. Press, N.Y., London, 1982.
- White J.F., Sullivan R.F., Moy M., Meyer W., Cabral D. Evolution of *Epichloë/Neotyphodium* endophytes and other clavicipitacean biotrophs. In: J. Seckbach (ed.). Symbiosis: mechanisms and model systems. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Boston, London, 2002. P. 413–424.
- Арнаутова Е.М. (Arnautova) Микоторофные гаметофиты папоротников // Вестн. Нижегород. ун-та. 2014. Т. 3. № 3. С. 9–11.
- Багирова С.Ф., Джавахия В.Г., Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Проворов Н.А., Тихонович И.А., Щербакова Л.А. (Bagirova et al.) Фундаментальная фитопатология. М.: Красанд, 2012. 512 с.
- Гончаров М.Ю., Повыдыш М.Н., Яковлев Г.П. (Goncharov et al.) Систематика цветковых растений. СПб.: СпецЛит, 2015. 176 с.
- Догель В.А. (Dogel) Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1941. 287 с.
- Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. (Dyakov et al.) Общая и молекулярная фитопатология. М.: Об-во фитопатологов, 2001. 302 с.
- Еленкин А.А. (Elenkin) Закон подвижного равновесия в сообществах и сообществах растений // Изв. Главн. Бот. Сада РСФСР. 1921. Т. 20. № 2. С. 75–121.
- Каратыгин И.В. (Karatygin) Коэволюция грибов и растений // Труды Ботан. ин-та РАН. 1993. Вып. 9. С. 1–118.
- Козо-Полянский Б.М. (Kozo-Polyansky) Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М.: Пучина, 1924. 124 с.
- Мережковский К.С. (Merezhkovsky) Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Типо-литография Император. ун-та, 1909. 102 с.
- Проворов Н.А. (Provorov) Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 6. С. 472–495.
- Проворов Н.А. (Provorov) Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.
- Проворов Н.А., Андронов Е.Е. (Provorov, Andronov) Эволюция клубеньковых бактерий: реконструкция процессов видообразования, обусловленных перестройками генома в системе симбиоза // Микробиология. 2016. Т. 85. № 2. С. 195–206.
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И. (Provorov, Vorobyov) Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. СПб.: Информ-Навигатор, 2012. 400 с.
- Проворов Н.А., Штark О.Ю., Долгих Е.А. (Provorov et al.) Эволюция азотфиксирующих симбиозов, основанная на миграции бактерий из микоризных грибов и почвы в ткани растений // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 5. С. 329–345.
- Скрябин К.И. (Skryabin) Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитизма. Петроград, 1923. 205 с.
- Цыганова А.В., Цыганов В.Е., Борисов А.Ю., Тихонович И.А., Бревин Н.Дж. (Tsyganova et al.) Сравнительный цитохимический анализ распределения перекиси водорода у неэффективного мутанта гороха SGEFix-1 (sym40) и исходной линии SGE // Экологич. генет. 2009. Т. 7. № 1. С. 3–9.

Trade-Off Between Mutualism and Antagonism in the Microbe-Plant Interactions: The Concept of Pleiotropic Symbiosis

N. A. Provorov[#]

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, St. Petersburg, Russia

[#] *E-mail: provorovnik@yandex.ru*

The concept of symbiosis suggested by A. de Bary over 140 years ago considers it as a continuum of mutualistic (cooperative) and antagonistic (parasitic) interactions connected by multiple evolutionary links. Analysis of interactions between microorganisms and plants demonstrated that this continuum of diverse partners' interactions is based on the hosts' labile genetic systems enabling the plants to activate the beneficial microsymbionts and to suppress the deleterious ones. These interactions may be described using the concept of pleiotropic symbiosis in which the mutualistic and antagonistic interactions are combined. The pleiotropy is expressed comprehensively in the facultative or ecologically (conditionally) obligatory symbioses in which the abilities for independent development and reproduction are retained by partners. In these symbioses, pleiotropy is expressed at the population, ontogenetic and phylogenetic levels ensuring the enormous evolutionary plasticity of super-organism systems. Availability of the pathogenesis-related molecular processes in N₂-fixing and mycorrhizal microbe symbioses is important for stabilization of mutualism based on the finely balanced positive and negative partners' feedbacks. Two modes of transition of parasites into mutualists may be implemented within the plant-microbial symbioses: direct filiations (in fungi from family *Clavicipitaceae* they are related to the loss of sexual processes and to acquiring the vertical transmission in the hosts) and horizontal gene transfer (in bacteria from family *Rhizobiaceae* it is possibly resulted in transitions from oncotransformation to the development of N₂-fixing nodules).

Key words: clavicipitacean fungi, exploitative symbiosis, facultative and obligatory interactions, mycorrhizal fungi, mutualism and antagonism, nodule bacteria, partners' coevolution, plant defense systems, pleiotropic symbiosis