

# Отдел Glomeromycota

# Отдел Glomeromycota

- Отдел предложен Schußler, Schwarzott and Walker (2001; Mycol. Research 105: 1413-21) на основе анализа геномной последовательности малой субъединицы рРНК (SSU rRNA).  
Ранее эти грибы в ранге семейства и порядка входили в класс Zygomycetes.

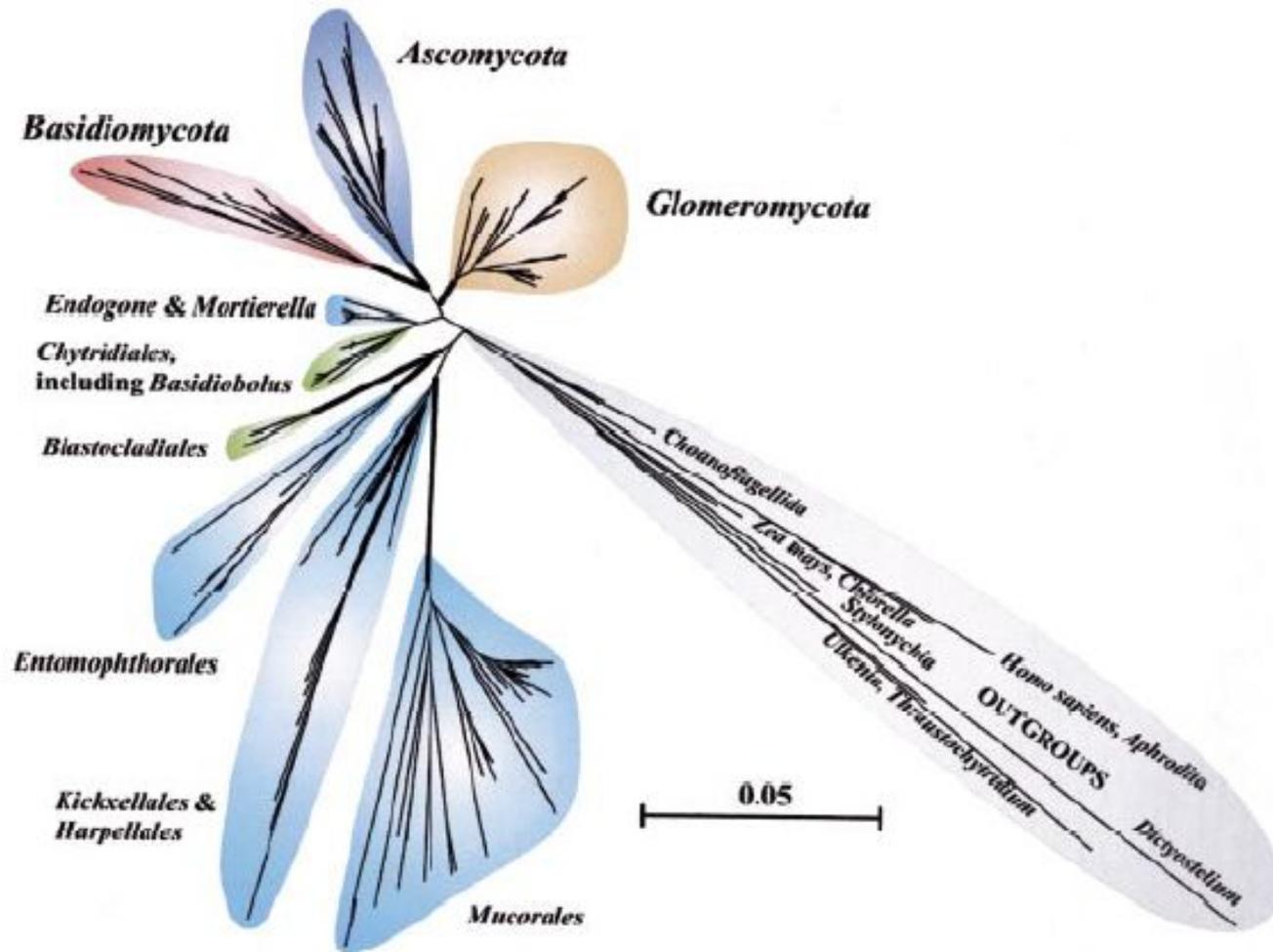
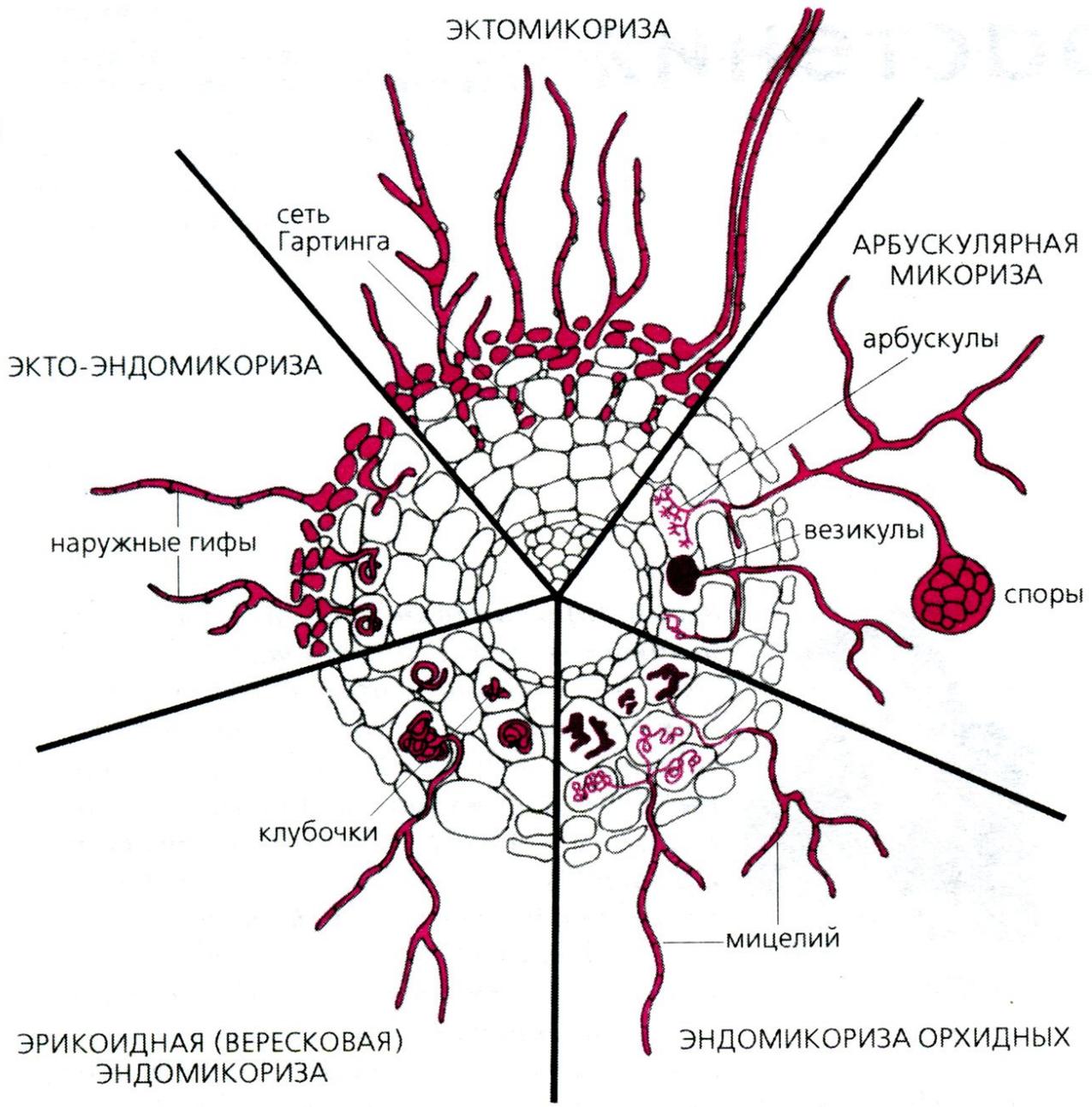


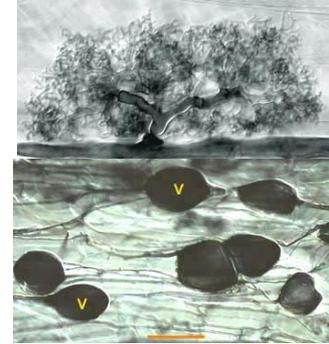
Fig. 1. Phylogeny of fungi based on SSU rRNA sequences. Thick lines delineate clades supported by bootstrap values above 90%. The Zygomycota and the Chytridiomycota do not form monophyletic clades and therefore are shown as the respective taxa representing the clade.

# Отдел Glomeromycota

- Грибы этого отдела образуют на корнях растений **арбускулярные микоризы (АМ)** или **везикулярно-арбускулярные микоризы (ВАМ)**
- Эта микориза называется **эндомикоризой**, так как арбускулы (разветвленные структуры грибного мицелия, с помощью которых происходит обмен питательными веществами между грибом и растением) расположены внутри растительных клеток



# Арбускулярная микориза

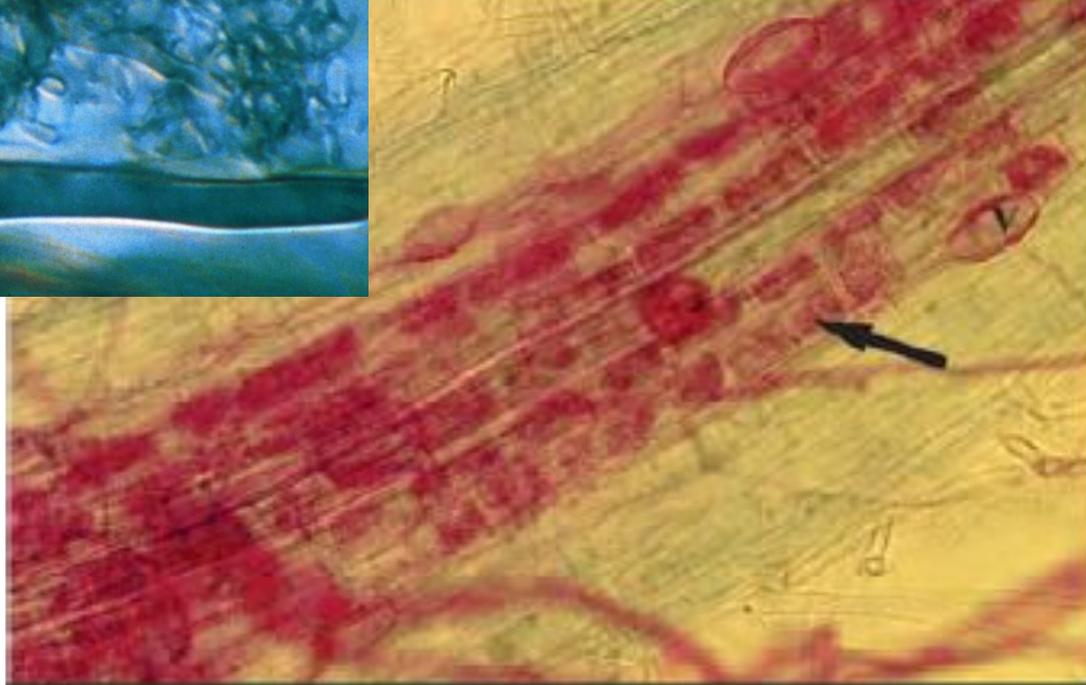
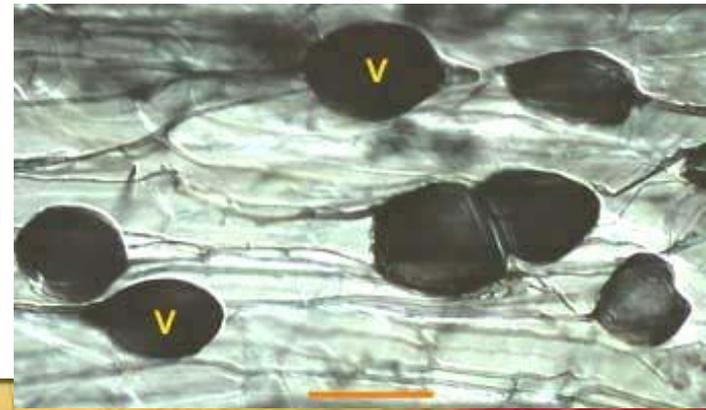


подавляющее большинство наземных растений, в первую очередь травянистых, образуют арбускулярную микоризу. При ее образовании в покровных тканях формируются характерные структуры - арбускулы, разветвляющиеся гифы и везикулы - округлые образования, и часть гиф выходит из покровных тканей корня в почву .

АМ присуща большей части покрытосеменных, многим голосеменным, некоторым папоротникам и печеночникам ( 80% растений имеют АМ).

АМ найдена у большинства видов сельскохозяйственных растений, важнейших культур из семейства *Graminiae* и *Leguminoseae*, но не найдена у видов семейства *Cruciferae* и сахарной свеклы.

АМ грибы не являются строго видоспецифичными, штаммы одного вида гриба могут образовывать микоризу у разных растений.



**Арбускула в  
клетке растения-  
хозяина**

*Medicago truncatula* root stained with acid fuchsin showing arbuscules in cortical cells (arrows) and vesicles (V). From Ann. Rev. Microbiol. 2005. 59:19-42.

**Везикулы-округлые клетки  
гриба внутри корня**

- Archaeosporales
- Diversisporales
- Glomerales
- Paraglomerales

## GLOMEROMYCOTA Glomeromycetes

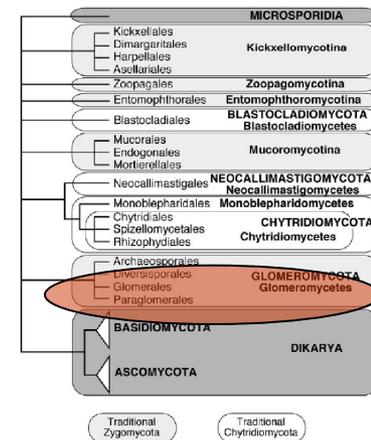
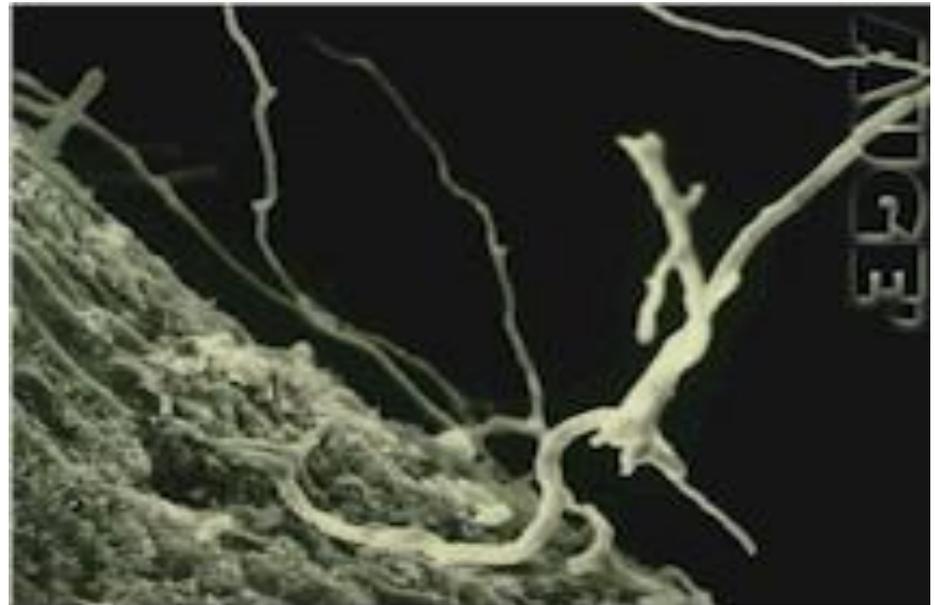


Fig 1 – Phylogeny and classification of Fungi. Basal Fungi and Dikarya. Branch lengths are not proportional to genetic distances. See Table 1 for support values for clades.

Для воспроизведения и переживания неблагоприятных условий образуют покоящиеся споры – азигоспоры со сложной 6-ти слойной стенкой, содержащей хитин и целлюлозу. Мейоз не подтвержден.



Спора *Glomus* sp.



*Glomus deserticola*

**А**



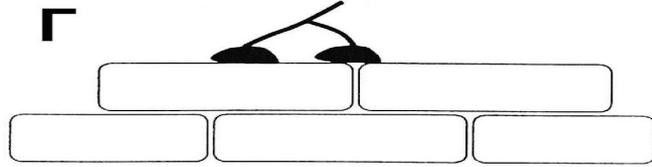
**Б**



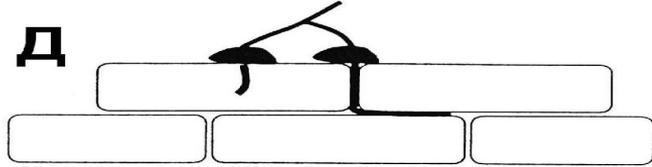
**В**



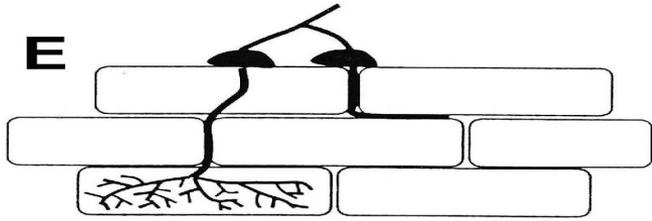
**Г**



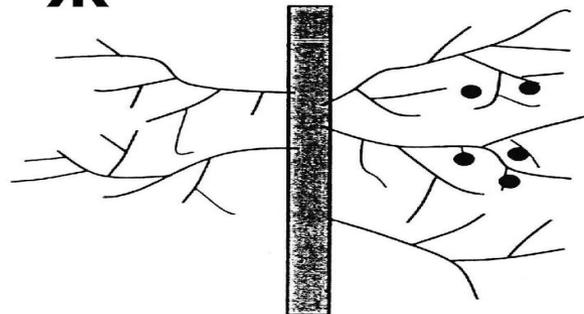
**Д**



**Е**

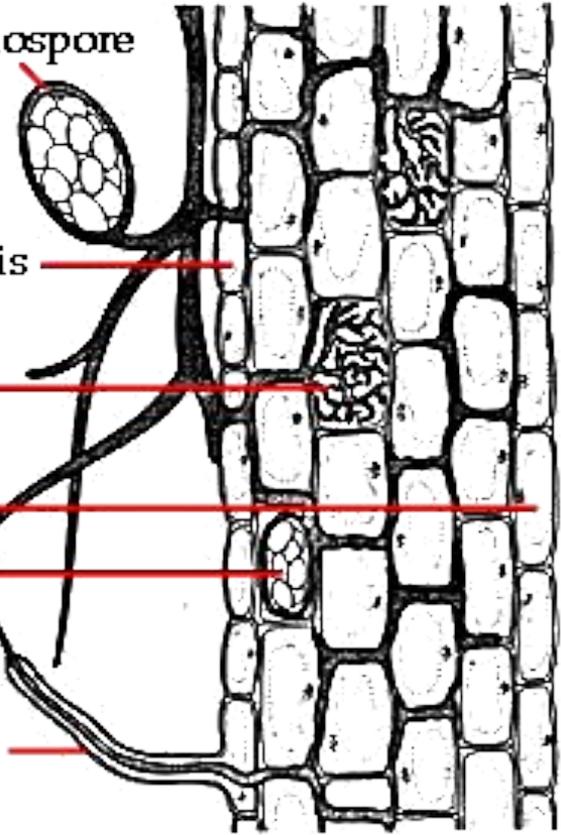


**Ж**



## Endomycorrhizae

chlamyospore



epidermis

arbuscule

endodermis

vesicle

root hair

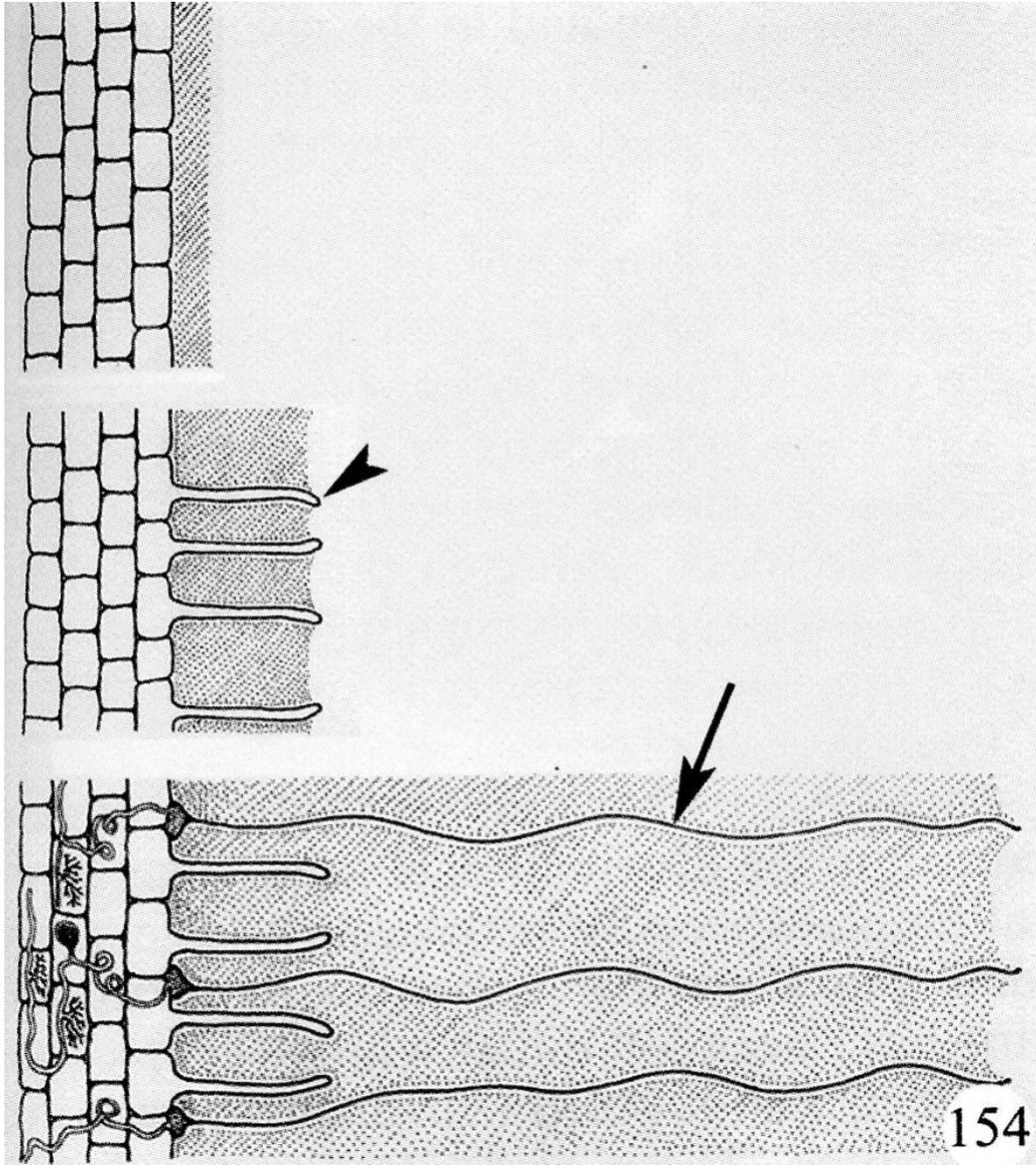
100  $\mu\text{m}$

cortex

# Микориза

- Ассоциации (преимущественно, симбиотические) между грибом и растением
  - Микобионт получает углеводы, витамины, корневые выделения стимулируют прорастание его спор
    - До 20% фиксированного растением углерода может быть захвачено грибом
  - Растения улучшают с помощью гриба снабжение фосфором, азотом и другими минеральными элементами, водой, повышается устойчивость растений к корневым патогенам
    - до 80% необходимого фосфора и 25% потребности в азоте растения могут получать благодаря микоризным грибам
    - Транслокация между растениями
- Фосфаты малоподвижны в почвах и в основном содержатся в органических соединениях. Растения, особенно, со слабо развитой корневой системой, небольшим числом корневых волосков (цитрусовые, лук), через гифы грибов, которые распространяются в почве (до 5 см от корня) значительно повышают его поступление.
- Благодаря микоризам существенно улучшается рост растений на почвах бедных фосфором.
  - До 80-х годов XX в. – рассматривали вклад в поглощение минерального фосфора и азота, сейчас есть док-ва предположения Франка (конец 19 века) о разложении этими грибами органических веществ и поглощении аминокислот.
- Увеличивается также поступление калия, серы, микроэлементов - цинка, меди и др. при их невысоком содержании в почвах.

# Арбускулярная микориза



Зона абсорбции корня:

без корневых волосков и АМ

с корневыми волосками

с внекорневыми гифами АМ

# **ЗНАЧЕНИЕ АМ-СИМБИОЗА ДЛЯ РАСТЕНИЙ**

- 1. За счет выходящих из корней гиф гриба увеличивается всасывающая поверхность и площадь питания (в 2-10 раз).**
- 2. Гриб переводит нерастворимые, труднодоступные соединения фосфора и др. питательных элементов в усвояемую для растений форму.**
- 3. Растение использует биологически активные вещества, продуцируемые грибом.  
Концентрация гормонов роста в растениях с микоризой бывает выше, чем у безмикоризных растений.**
- 4. Микоризованные корни имеют повышенную устойчивость к потенциальным почвенным патогенам. Микоризные грибы индуцируют синтез защитных фенолов – флавоноидов в растительных клетках.**
- 5. Микоризация «научила» растения воспринимать в качестве симбионтов другие почвообитающие микроорганизмы (например, клубеньковые бактерии). Под влияние АМ у растений выработалась рецепция аминосахаров.**
- 6. У микоризных растений улучшается устойчивость к засухе (грибы адаптированы к способности выживать в условиях более низких значений активности воды в среде, чем растения) и повышенному уровню тяжелых металлов.**

# **Структура почв, водопрочность агрегатов**

**AM грибы, микоризные корни – улучшают агрегатное состояние почв.**

**Помимо формирования мицелиальной сети, скрепляющей почвенные частицы, они образуют гликопротеин – гломатин, который обуславливает склеивание и повышение гидрофобности агрегатов и, соответственно, их водопрочности.**

## Получение инокулята АМ грибов

Для внесения АМ грибов в почву необходимо получить инокулят гриба.

Крупные покоящиеся споры гриба-эндофита (около 0,15 мм в диаметре) можно отделить от почвы и посеять на питательную среду. Они прорастут, но в отсутствие растения-хозяина, в корни которого проникает мицелий, вскоре перестают развиваться.

**Пока культивировать эти грибы на питательных средах не удастся.**

Единственный способ получения больших количеств этих симбиотрофных грибов - выращивание его на подходящей линии растения.

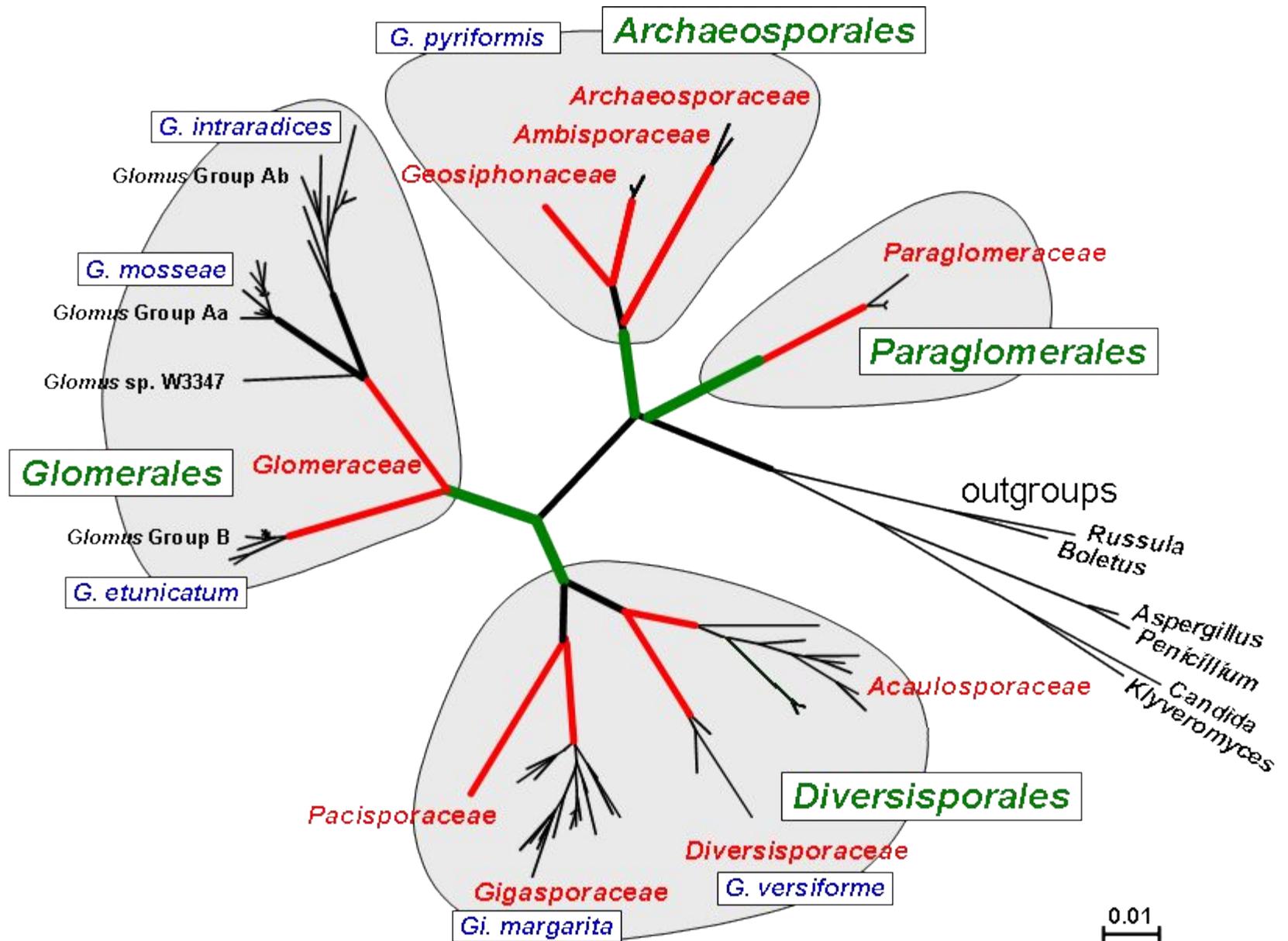
Инокулятом служит смесь корней с мицелием и спор или отдельные крупные споры.

## **Получение одноразовых культур (метод горшечных культур)**

- **Корни проростков растения (например, земляники) определенного сорта выращивают в стерильной почве и инокулируют 10-20 идентичными спорами.**
- **В случае успешного заражения через 3-4 месяца в горшке на корнях растения развивается гомогенная популяция спор.**
- **Споры можно было выделить отмывкой и просеиванием через сито и использовать для заражения новых партий опытных растений.**

# Классификация

- Первоначально эти грибы относили к роду *Endogone* (зигомицетам). К середине 80-х годов уже несколько родов, 1990 г. описан порядок *Glomerales*.
- Несколько лет назад -154 вида (сейчас известно около 300 видов) AM грибов, которые образуют ассоциации с 300,000 видами растений
- Эти грибы относят к 4-м порядкам, к 10 семействам и с 2001 г. выделены в отдел *Glomeromycota*.
- Для размножения и перенесения неблагоприятных условий образуют крупные азигоспоры (образуются не половым путем)



(no: <http://www.lrz-muenchen.de/>, updated 12th June 2010 )

# Phylum *Glomeromycota*

## Class *Glomeromycetes*

### Orders

### Families

### Genera

#### *Glomerales*

#### *Glomeraceae*

#### *Glomus*

#### *Diversisporales*

#### *Gigasporaceae*

#### *Gigaspora* *Gigaspora*, *Scutellospora* *Gigaspora*, *Scutellospora* & *Racocetra*

#### *Acaulosporaceae*

#### *Acaulospora*

#### *Entrophosporaceae*

#### *Entrophospora*

#### *Pacisporaceae*

#### *Pacispora*

#### *Diversisporaceae*

#### *Diversispora* *Diversispora* & *Otopora*

#### *Paraglomerales*

#### *Paraglomeraceae*

#### *Paraglomus*

#### *Archaeosporales*

#### *Geosiphonaceae*

#### *Geosiphon*

#### *Ambisporaceae*

#### *Ambispora*

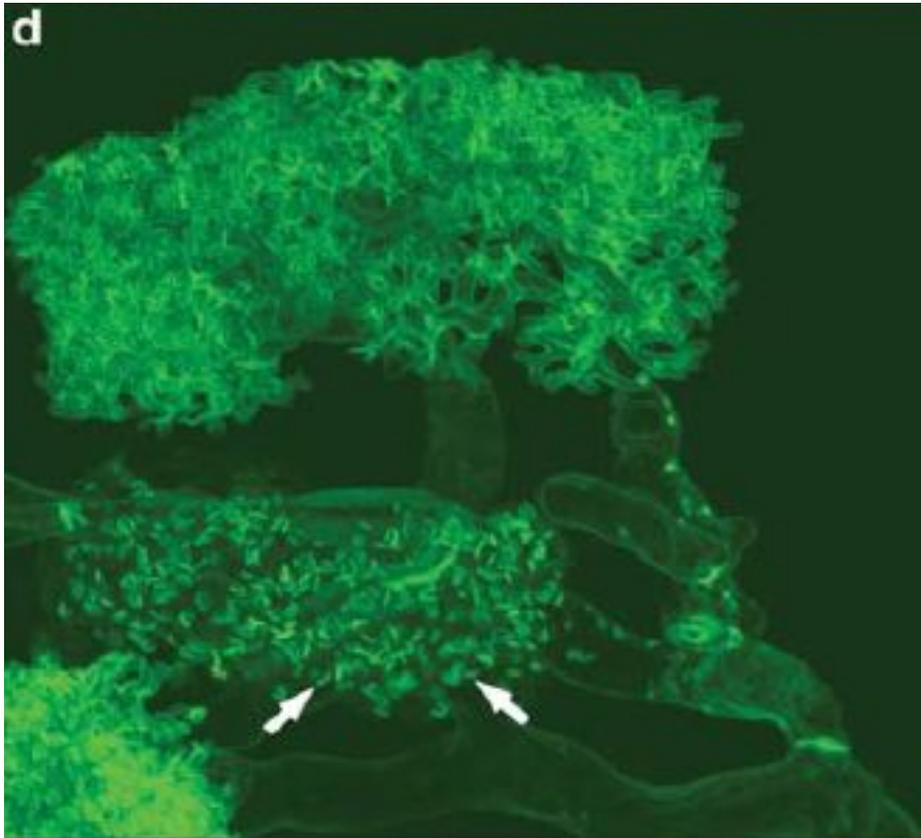
(no: <http://www.lrz-muenchen.de/>, updated 12th June 2010 )

#### *Archaeosporaceae*

#### *Archaeospora* & *Intraspora*

# Морфологические особенности АМ грибов

- Гифы
  - Внутри корней и внекорневые
- Арбускулы
  - Разветвленные, тонко-стенные структуры внутри клеток растения-хозяина, коротко-живущие, перевариваемые растением



Конкофальная микроскопия  
ВАМ гриба *Glomus*  
*versiforme* в клетках корня  
*Medicago truncatula*: хорошо  
развитая арбускула  
(верхняя) и арбускула в  
процессе разрушения  
(внизу). *Ann. Rev.*  
*Microbiology* 2005. 59: 19-42.

# Морфологические особенности АМ грибов

- Споры

- Образуются в почве или корнях; бесполое, различаются по размерам и цвету между таксонами, могут содержать сотни ядер
- Образуются одиночно или формируют споровые шары

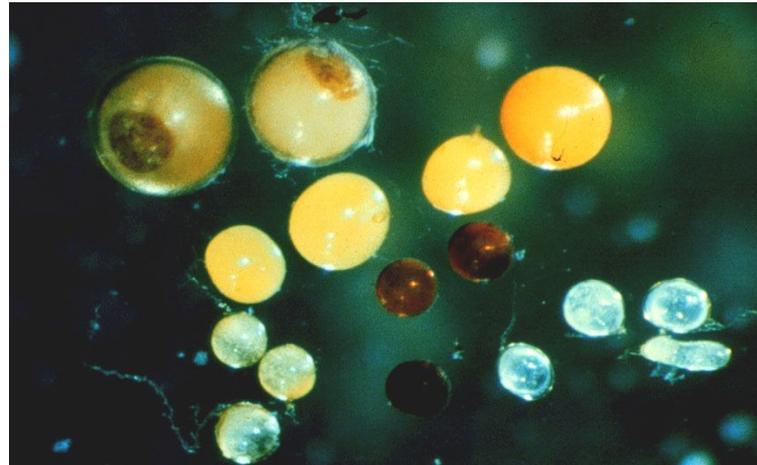


Споры *Entrophospora*  
со спороносным  
вместилищем

—  
100 мкм



Споры  
*Acaulospora* со  
спороносными  
вместилищами



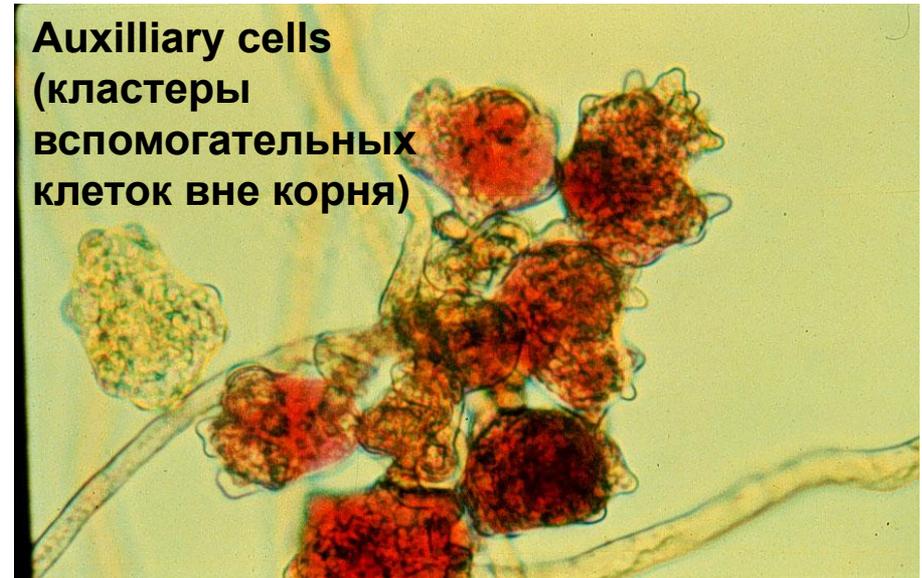
*Gigaspora* and  
*Scutellospora*

# Органы запасаения/хранения питательных веществ

- **Везикулы**
  - Округлые, эллипсоидные до нерегулярных по форме, тонко-стенные, образуются из гиф в кортексе корней
  - Образуют представители подпорядка Glomineae (ВАМ)
- **Вспомогательные клетки**
  - Кластеры тонко-стенных клеток, образуются на гифах вне корня
  - Только у представителей подпорядка Gigasporinae (АМ)



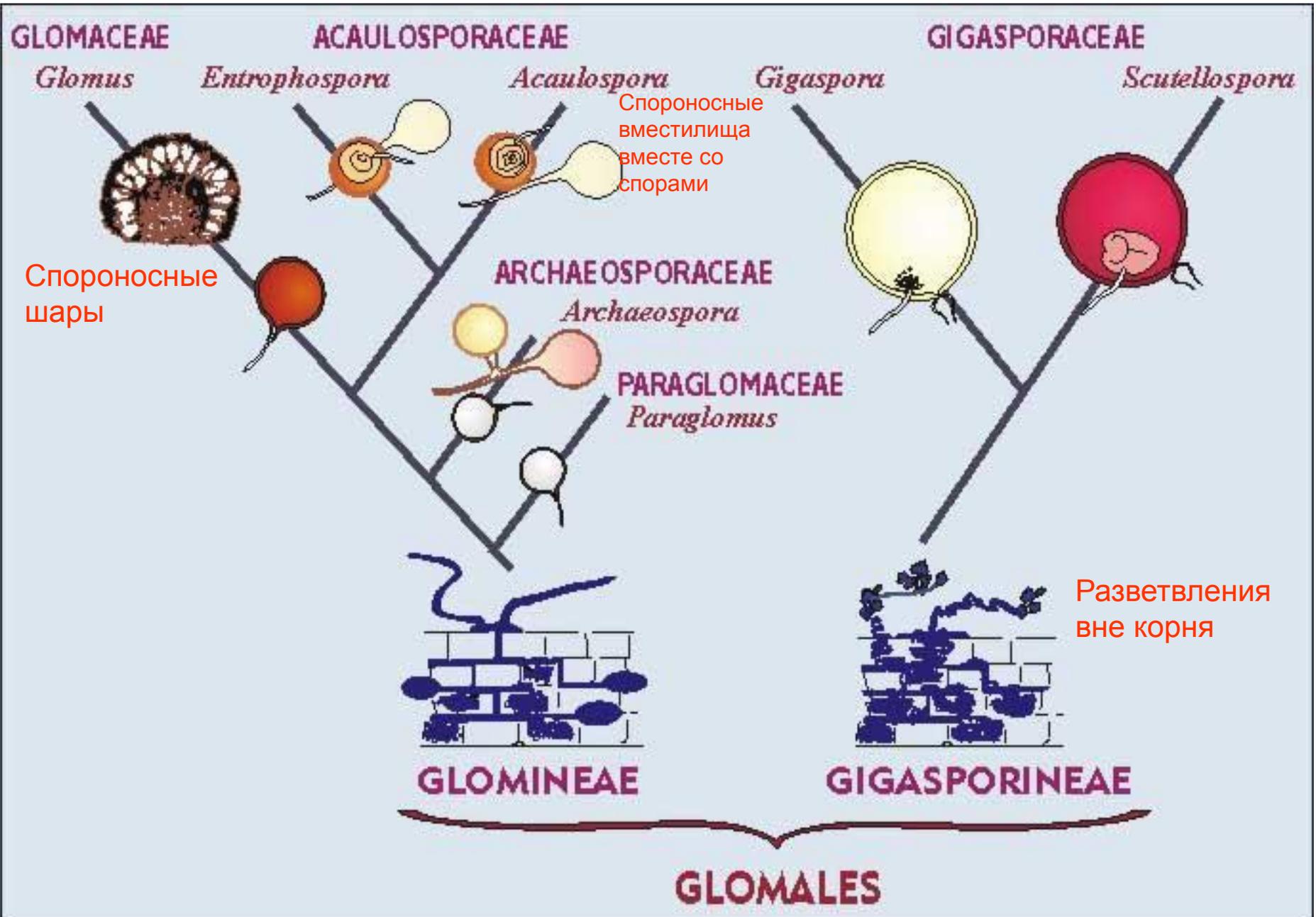
Везикулы в корне хозяина



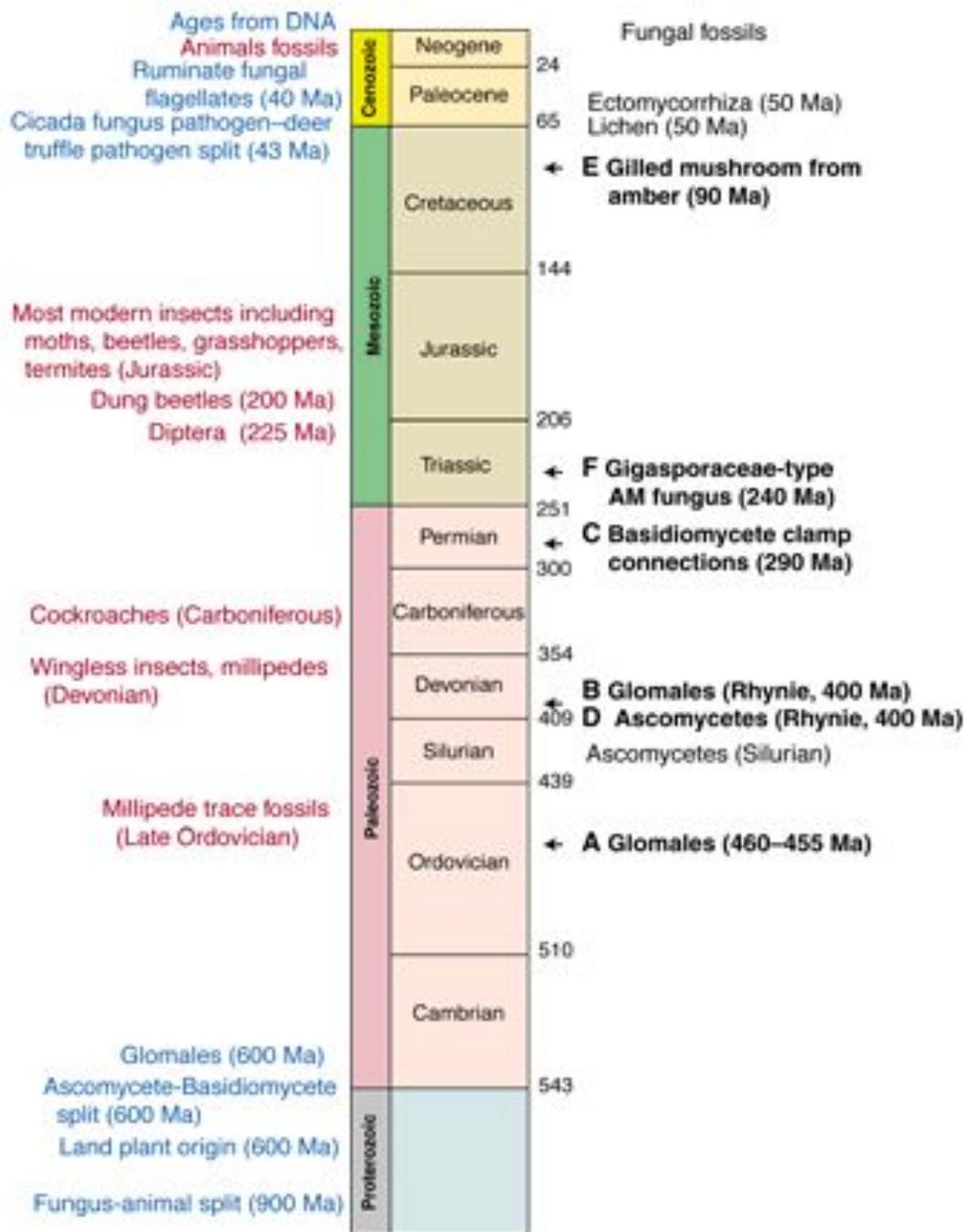
Auxilliary cells  
(кластеры  
вспомогательных  
клеток вне корня)

## Морфологические отличия таксонов

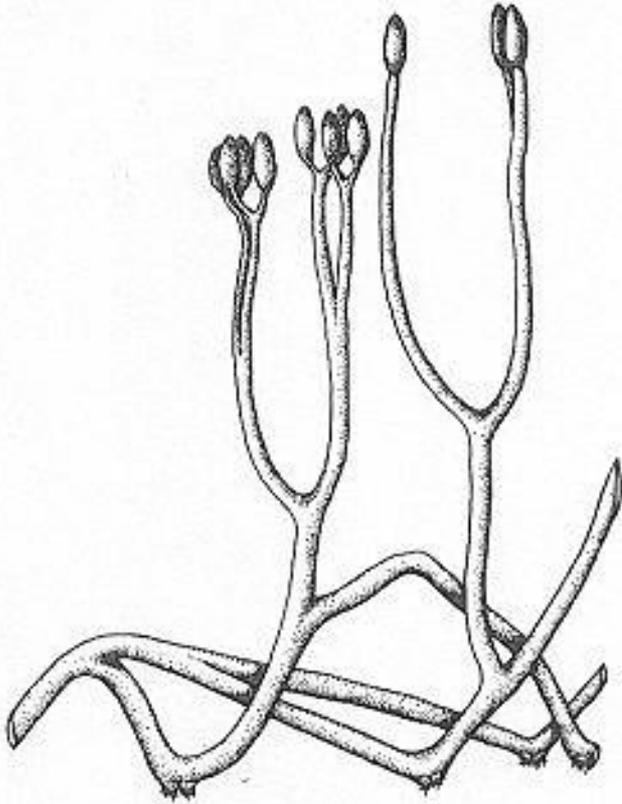
- Glomineae — образуют везикулы в клетках корней
  - Acaulosporaceae
    - имеют спороносные вместилища ассоциированные со спорами
  - Glomaceae
    - споры агрегируются в споровые шары
- Gigasporinae — образуют разветвления тонкостенных клеток на гифах вне корня



From Joseph Morton's INVAM site (<http://invam.caf.wvu.edu>)



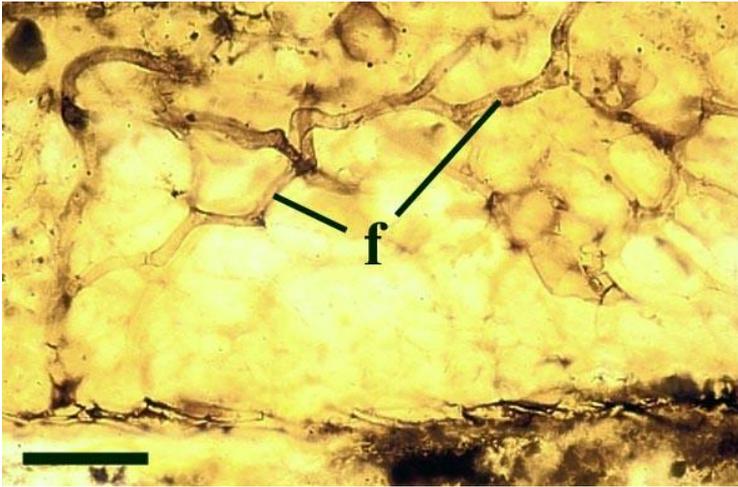
# *Aglaophyton* из Ринийских сланцев



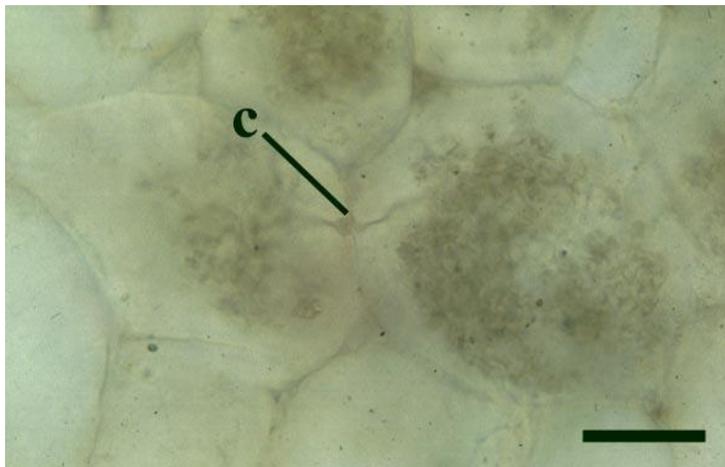
- Растения были высотой менее 0,5 м, простые по структуре, без листьев и корней
- Ранний Девон, 408-360 млн. лет назад

Высота 16 см max., диаметр стебля 1.5-6 мм

# *Glomites rhyniensis*



- Грибные гифы (**f**) и арбускулы (**c**), проникшие в клетки внешнего кортекса стебля *Aglaophyton major* (масштабная линейка = 100µm)





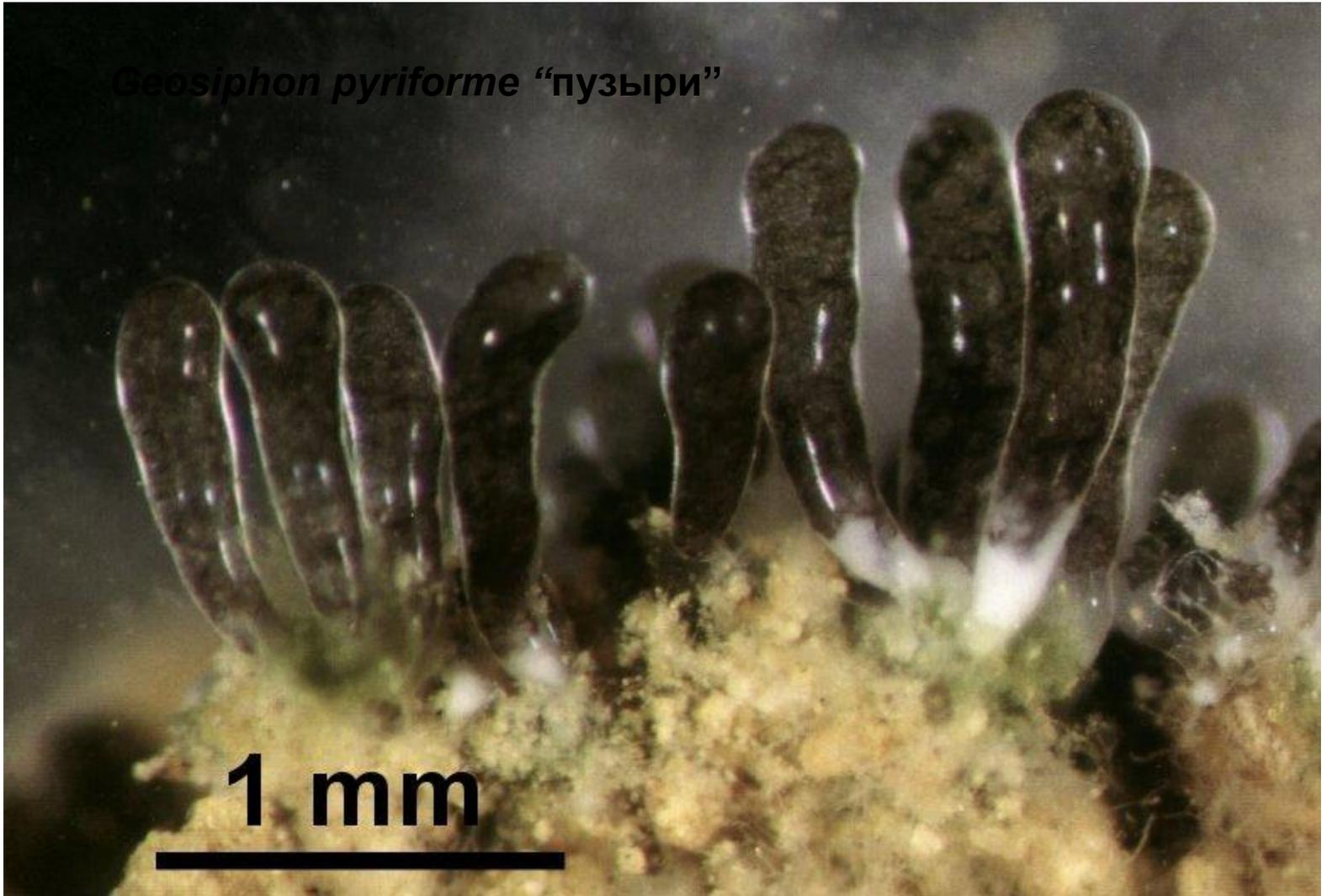
ВЕЗИКУЛЫ

<http://www.xs4all.nl/~steurh/engrhyn/eglomit2.html>

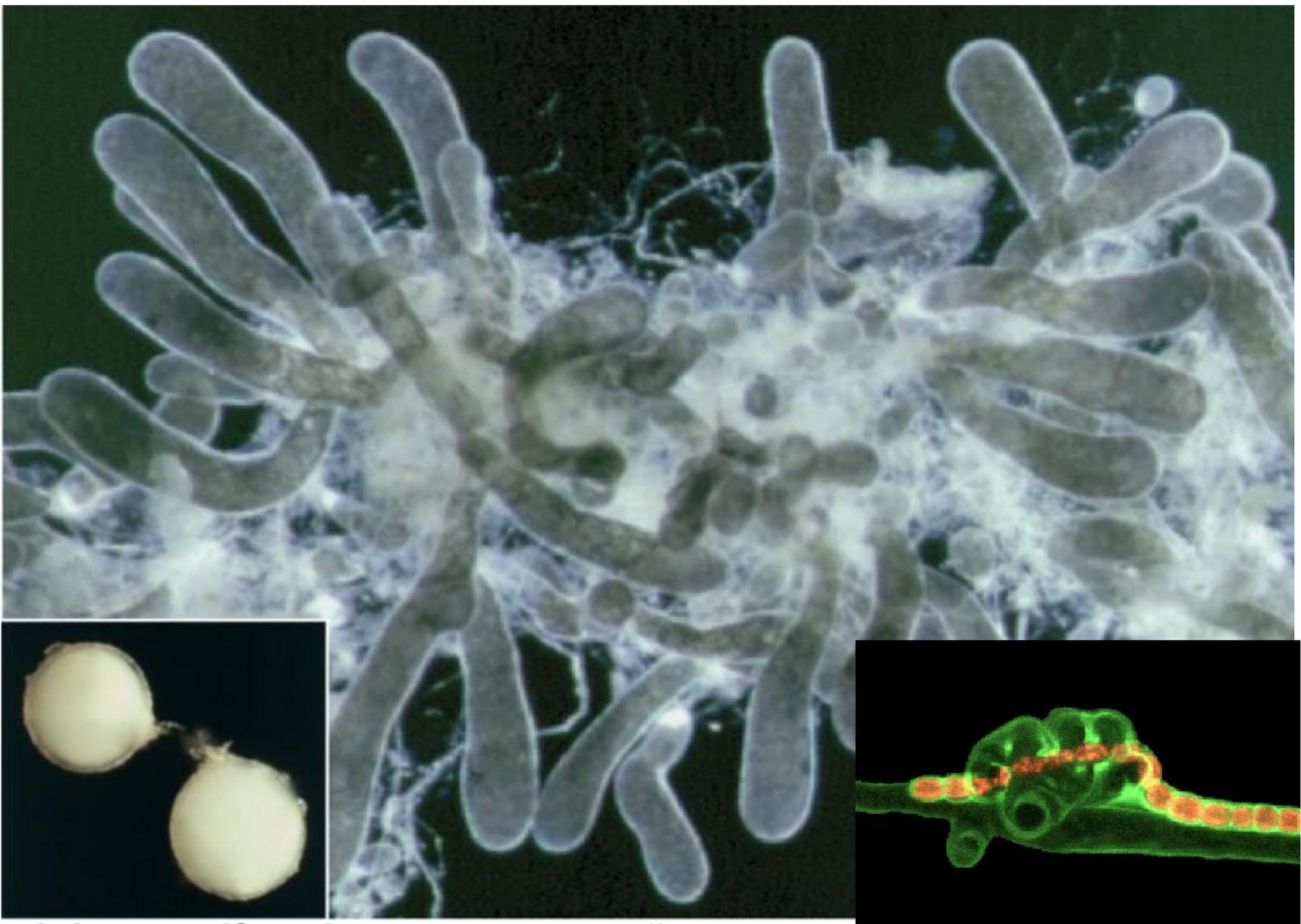
# *Geosiphon pyriformis*

- Единственный вид грибов, который формирует эндосимбиоз с цианобактериями *Nostoc*
- Облигатная ассоциация для гриба
- Цианобактерии находятся в одноклеточных и многоядерных «пузырях» 1-2 мм длиной на грибных окончаниях
- Всего несколько сообщений имеется об обнаружение в природе *G. pyriformis*
- Живой реликт, принадлежащий древней ветви в отделе Glomeromycota

*Geosiphon pyriforme* “пузыри”

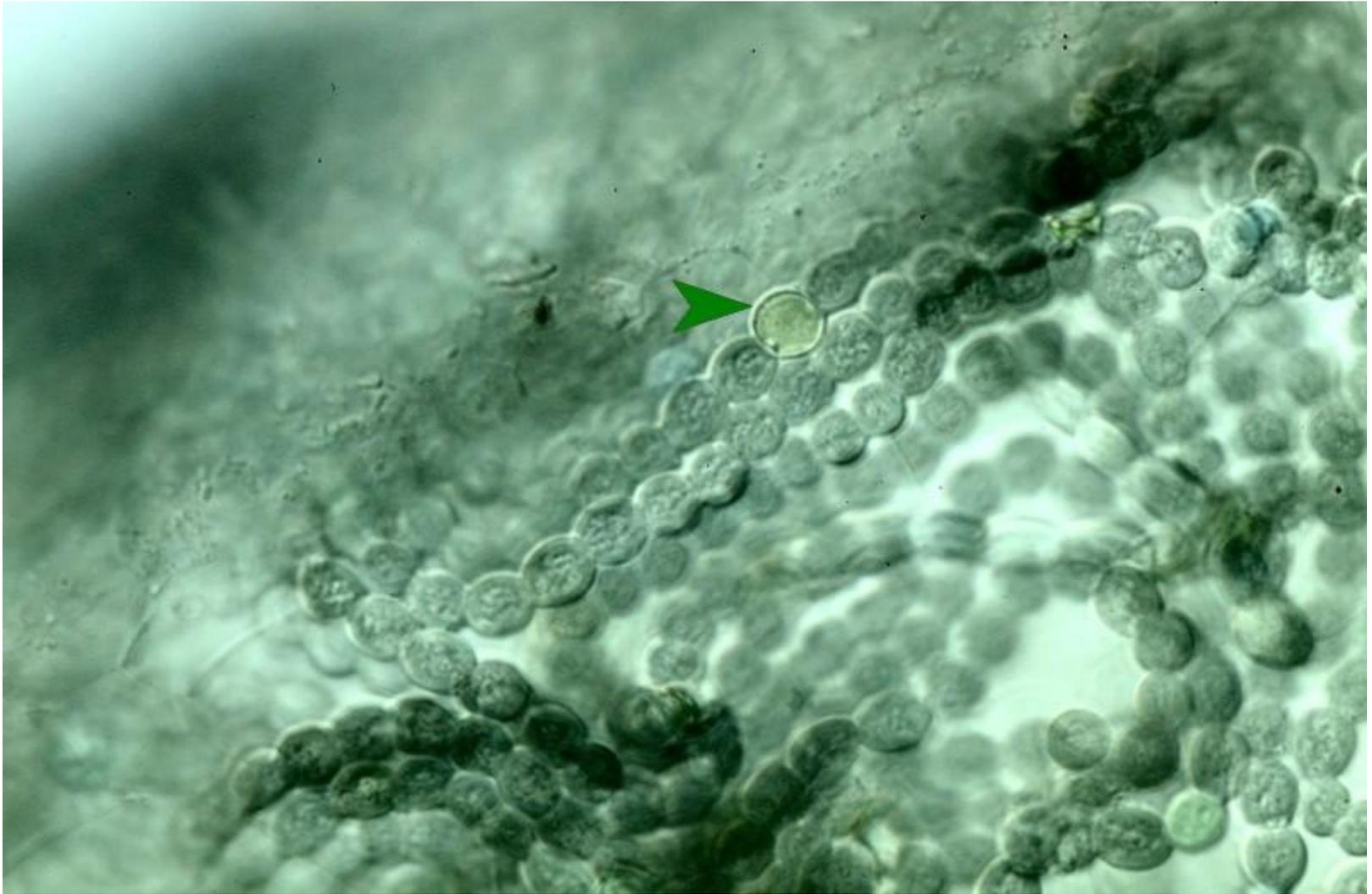


<http://www.tu-darmstadt.de/fb/bio/bot/schuessler/geosiphon/geosiphon.htm>

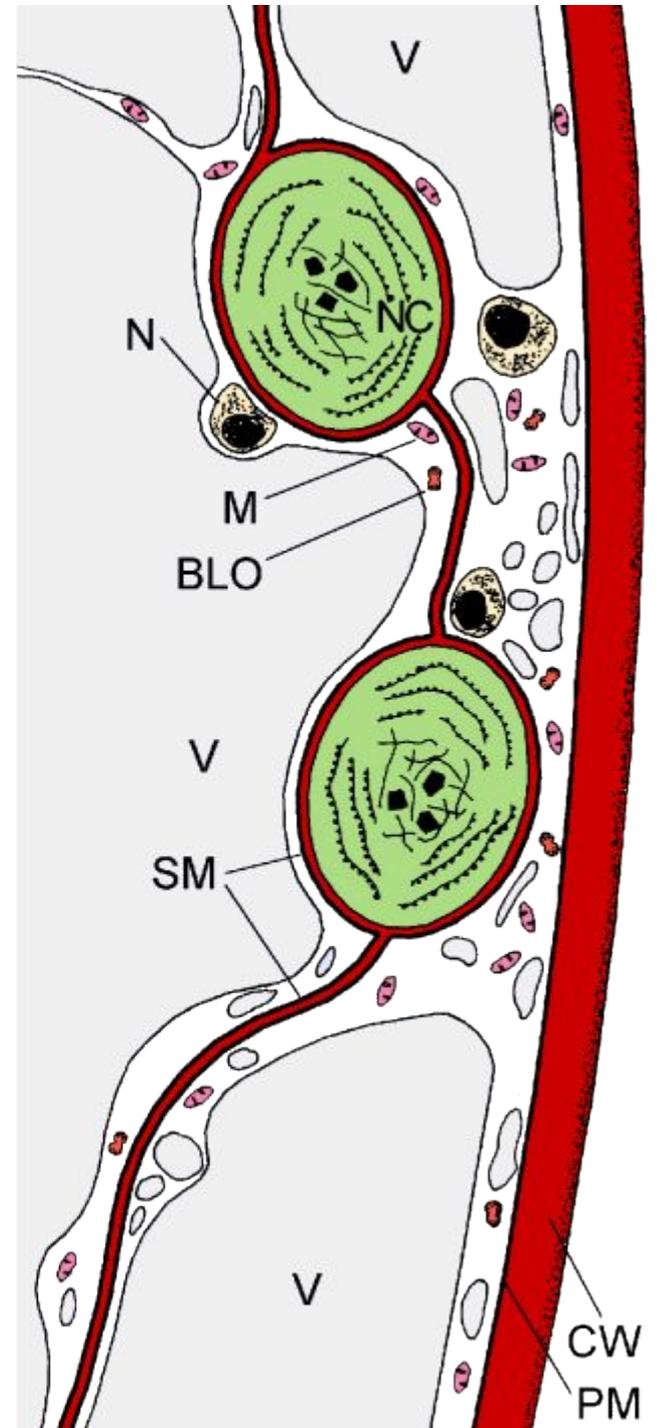
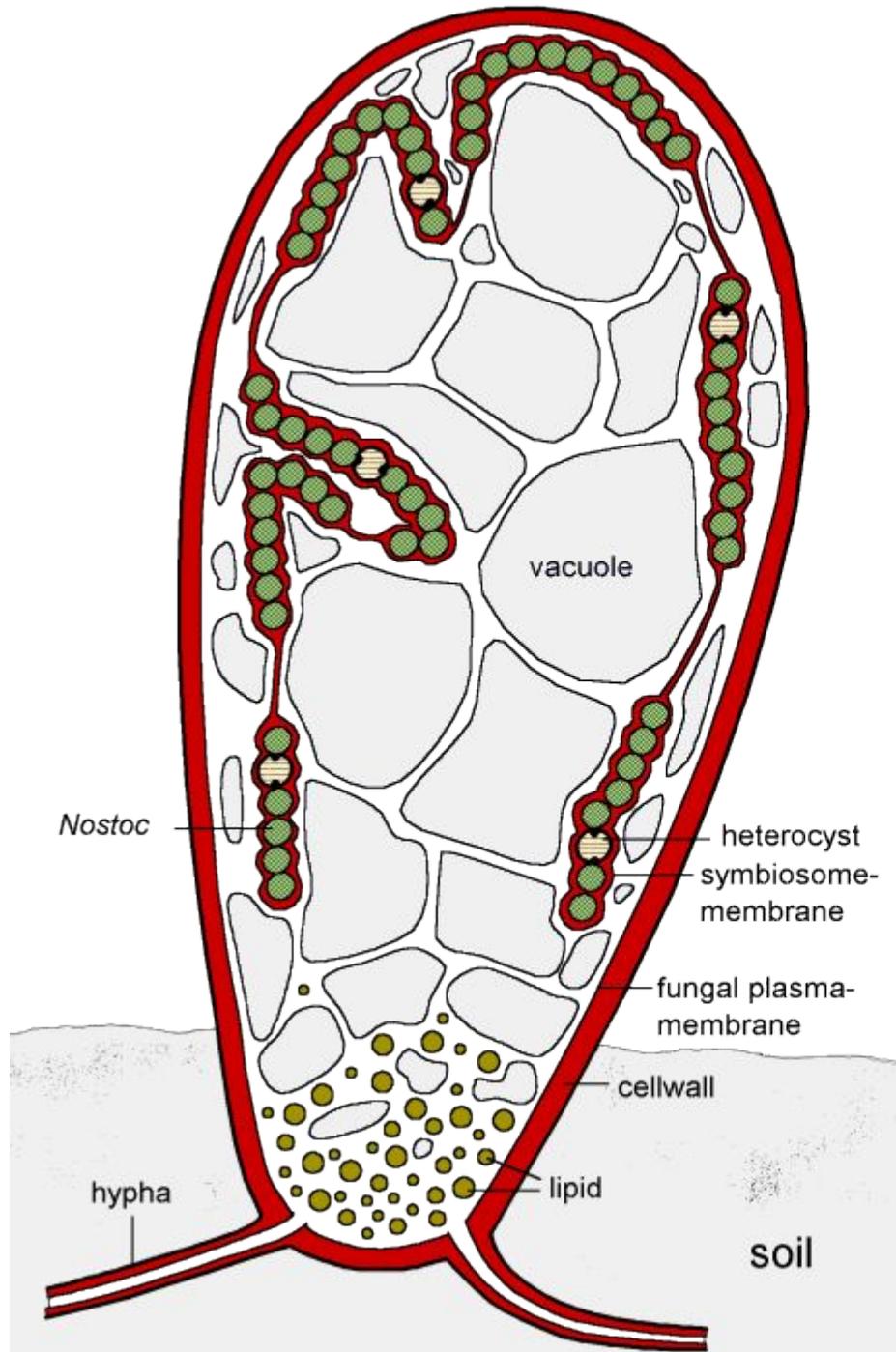


***Geosiphon pyriformis*** – единственный известный случаи внутриклеточного симбиоза грибов и цианобактерий (в данном случае - *Nostoc punctiforme*).

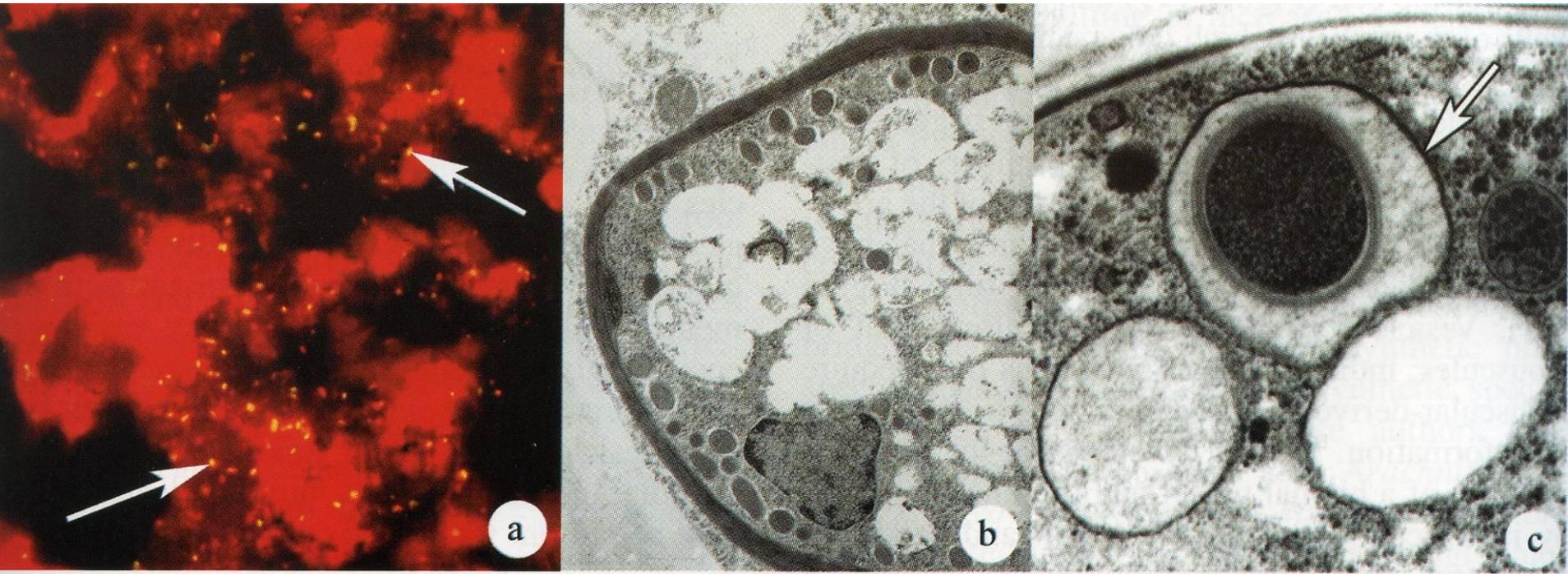
# Цепочки *Nostoc* внутри пузырьков *Geosiphon*



6 находок в мире



# Арбускулярная микориза



Бактериальные эндосимбионты в споре *Gigaspora margarita*

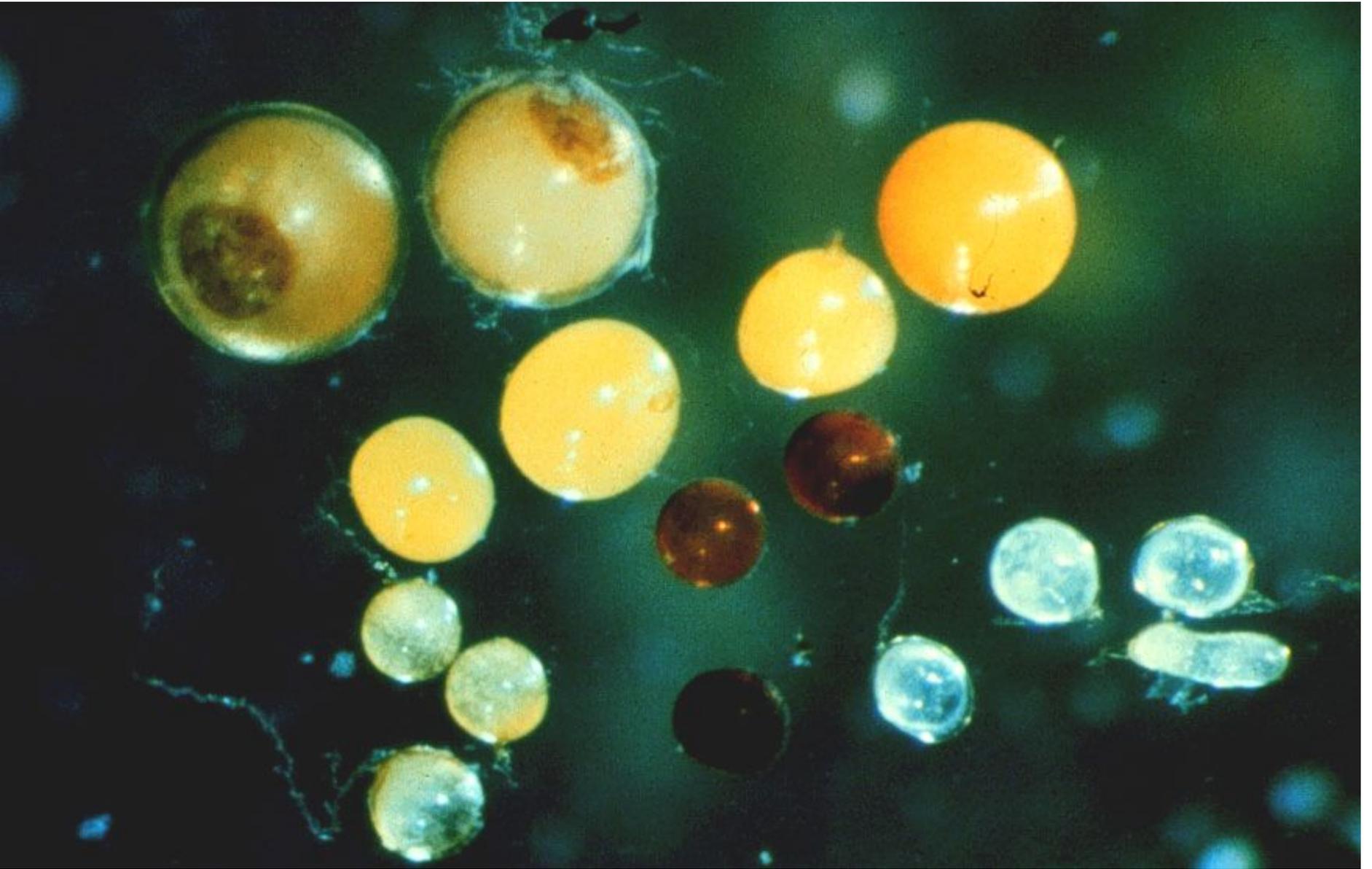
- С применением специфических флюоресцентных красителей было установлено, что в одной споре (260-400 мкм) находится 2150000 живых клеток бактерий.
- Эндосимбиотические бактерии, секвенированные в грибах семейства *Gigasporaceae*, группируются в новый таксон, близкий к родам *Ralstonia* и *Pundorea* (Bianciotto et al., 2002). Эндобактерии (*Candidatus*) широко распространены среди грибов семейства *Gigasporaceae* и представляют стабильный цитоплазматический компонент.
- Продемонстрирована вертикальная трансмиссия эндобактерий от единичной “родительской” споры до новой споры, через прохождение стадии прорастания и образования симбиотического мицелия. Установлена область ДНК с предполагаемым геном, кодирующим нитрогеназу (*nif* оперон) (Minerdi et al., 2001). Три гена оперона были сходны с таковыми у большинства diaзотрофов - архей и бактерий.

- fin

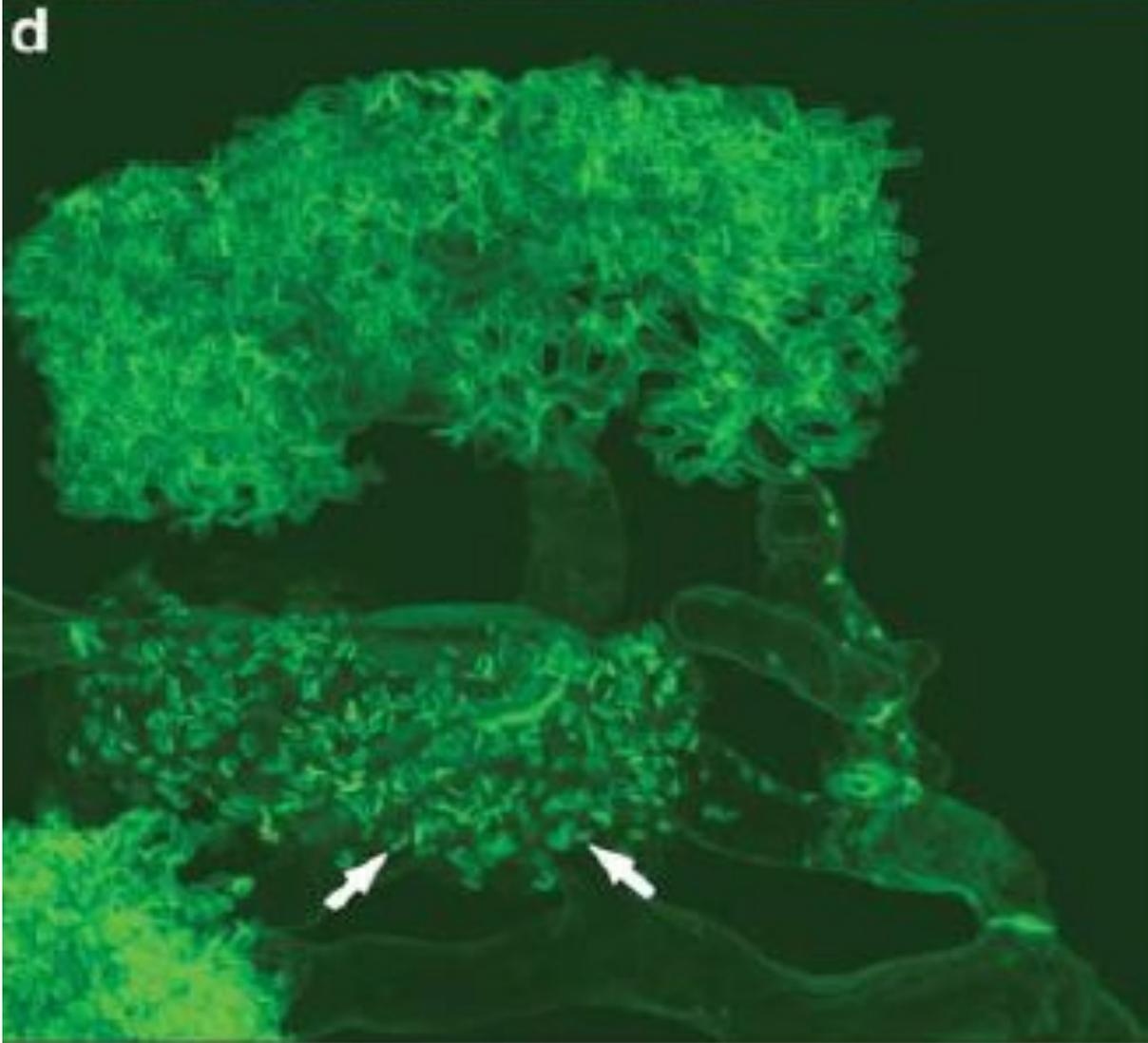
**Auxiliary cells  
(кластеры  
вспомогательных  
клеток вне корня)**



**Везикулы в корне хозяина**



***Gigaspora* and *Scutellospora***

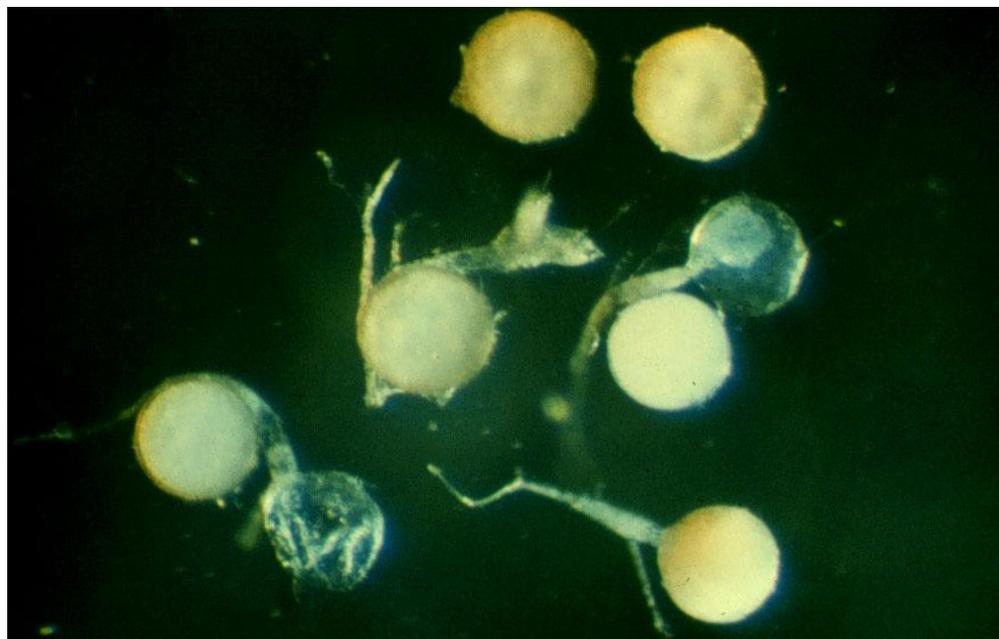


Конкофальная микроскопия ВАМ гриба *Glomus versiforme* в клетках корня *Medicago truncatula*: хорошо развитая арбускула (верхняя) и арбускула в процессе разрушения/исчезновения (внизу). *Ann. Rev. Microbiology* 2005. 59: 19-42.

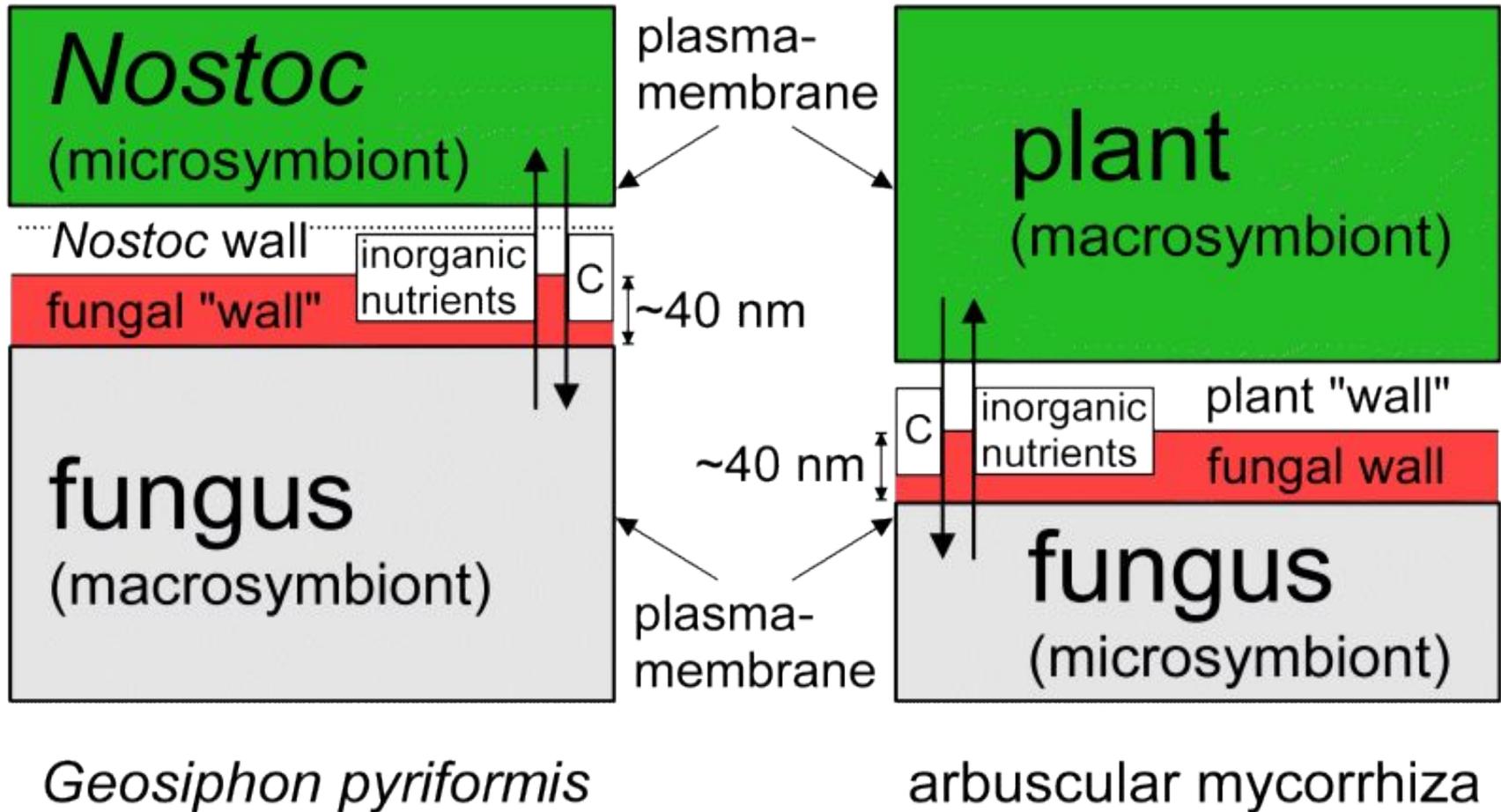


Споры *Entrophospora* со спороносным вместилищем

Споры *Acaulospora* со спороносными вместилищами



# Симбиотические отношения в симбиозе с *Nostoc* и в арбускулярной микоризе



(по: <http://www.lrz-muenchen.de/>)