

Несмотря на чрезвычайное таксономическое, генетическое и структурно-функциональное разнообразие растительно-микробных взаимодействий, их характеризует историческая преемственность, позволяющая рассматривать разные формы симбиоза как компоненты единого эволюционного континуума. Его анцестральная форма признана арбускулярная микориза (АМ), возникшая на заре эволюции наземной флоры и ставшая одним из основных факторов колонизации растениями суши. В процессе эволюции АК у растений сформировались генные системы, регулирующие жизнедеятельность микроорганизмов в корнях. Впоследствии эти системы многократно перестраивались по мере вовлечения в орбиту взаимодействий новых мутуалистических симбионтов, а также фитопатогенов [1].

Жизненный цикл растений осуществляется в тесном контакте с микроорганизмами, которые либо угнетают развитие хозяина (антагонизм), либо стимулируют его (мутуализм). Мутуалистические симбиозы подразделяют на трофические и защитные. Развитие трофических симбиозов с микроорганизмами рассматривается как древнейшая функция корней, которая в процессе эволюции могла быть дополнена или замещена функцией самостоятельного усвоения питательных веществ из почвы. Исходя из того, что древнейшие наземные растения, по-видимому, являлись облигатными микотрофами, логично предположить, что поддержание микробных грибов могло быть более древней функцией корней, чем самостоятельное усвоение питательных веществ из почвы. Для дальнейшей эволюции растений была характерна тенденция к ослаблению зависимости от микобионтов, связанная с развитием ассимиляционной функции корней и переходом растений на усвоение минеральных удобрений. Однако у наземных орхидных переход к самостоятельному корневному питанию так и не стал полным, что обусловило развитие новых симбиозов с грибами, образующими орхидную микоризу. Орхидные дают пример крайней зависимости от симбиоза: некоторые из них, в частности *Neottia nidus-avis*, относятся к микро-гетеротрофам, утратившим фотосинтез и получающим весь углерод от грибов. Происхождение этих форм представляется парадоксальным, поскольку орхидные отказались не только от фототрофного питания, но и от самостоятельного эмбрионального развития. Представители

семейства *Orchidaceae* формируют большое количество мелких семян с редуцированным зародышем [2, 3]. Для развития таких зародышей необходимо наличие гриба-симбионта.

Успешность такой адаптивной стратегии орхидных не вызывает сомнений: она доказана многочисленностью видов (23000–35000 видов) и процветанием их микро-гетеротрофных представителей. Источниками углерода, который микробные грибы поставляют нефотосинтезирующим орхидеям, обычно являются другие растения, с которыми гриб образует эктомикоризные или паразитарные системы. Это позволяет рассматривать орхидеи как организмы, паразитирующие не на грибах, а на растительно-грибных симбиозах благодаря имитации симбиотических функций растений, образующих АМ или эктомикоризу. Установление подобных отношений может приводить к перераспределению углерода в фитоценозах, что обеспечивает их высокую стабильность и разнообразие. По-видимому, в ходе коэволюции растений с грибами потоки питательных веществ, которыми они обмениваются, могли достаточно легко менять свое направление, обеспечивая равновесие партнеров на грани мутуализма и антагонизма [1].

Соотношения различных форм микробно-растительного взаимодействия долгое время изучали на примере грибных симбиозов, в эволюции которых происходила закономерная смена типов питания: от некротрофного к биотрофному. Однако есть и другая гипотеза, подразумевающая филиацию микроорганизмов, вступающих с хозяевами в отношения мутуализма либо антагонизма с переходом от биотрофии к некротрофии и далее к сапротрофии. В качестве примеров таких филиаций обычно рассматривают переходы некоторых патогенных грибов к образованию орхидной микоризы (*Rhizoctonia*). Стимулом такого перехода мог быть уход микобионтов от действия защитных систем хозяина, которые ограничивали их развитие и размножение.

Выводы. Способность к взаимодействию с микроорганизмами (грибами), выполняющими трофические или защитные функции, — фундаментальное свойство растительного организма, которое определяет его способность адаптироваться к широкому спектру биотических и абиотических факторов среды. У орхидных микросимбионтами являются различные грибы, в том

числе возбудители эктомикоризы и различных заболеваний корней. Растению передаются питательные вещества (в том числе углеводы) посредством гиф, колонизирующих клетки кортекса корня. Также грибы-симбионты стимулируют развитие зародыша орхидных.

Список литературы:

1. Проворов Н.А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журнал общей биологии. — 2009. — Т. 70 (№ 1). — С. 10–34.

2. Шейко Е. А., Сытников Д. М., Особенности симбиотических отношений некоторых видов орхидей с грибами-микоризообразователями // «Живые и биокосные системы». — 2017. — № 22; URL: <http://www.jbk.ru//archiv/issue-22//article-1>.
3. Шейко Е.А., Сытников Д.М. Внутрипопуляционная гетероспермия отдельных видов орхидных // Вестник Одесского национального университета. Серия: Биология. — 2018. -Т. 23, вып. 2 (43). — С. 54–70.