

Симбиоз

Симбиоз это совместная жизнь, сосуществование, систематически отдалённых друг от друга организмов. Часто партнёры симбиоза относятся к разным царствам и доменам. Этому явлению долго не придавалось достаточного внимания, оно находилось как бы в тени других научных направлений, которые в то или иное время казались более важными и перспективными. К тому же, изначально понятие «симбиоз» относили преимущественно к тем случаям, когда взаимоотношения систематически разных организмов носило характер в той или иной степени выраженной взаимной полезности, пример тому всем известная микориза. В настоящее время к симбиозу относят и паразитизм, при котором одному из партнёров такого сосуществования может грозить даже смерть. Но и такое, расширенное, понимание симбиоза нам представляется неполным. Взаимоотношения биотических компонентов биогеоценозов тоже можно считать в той или иной степени выраженным симбиозом.

История изучения симбиоза и симбиогенез

В 1883 году Андреас Шимпер (Schimper), а в 1896 году М.С. Цвет (Tswett.), впервые предполагают возможность симбиотического происхождения зеленых растений через объединение с организмом, окрашенным в зеленый цвет. В 1891 году А.С. Фаминцын поднимает вопрос о симбиотических отношениях водорослей и животных, а в 2009 г. исполнилось 100 лет с появления теории симбиогенеза К.С. Мережковского.

В начале двадцатого века и на протяжении более полувека эта теория не принималась биологами. Мережковский утверждал, что; две главные эволюционные ветви многоклеточных – животные и растения, имеют не монофилетическое происхождение, а возникли в результате симбиоза двух или трех совершенно разных форм организмов. Этим утверждением и было положено начало науке о симбиогенезе.

Наблюдения над поведением хлоропластов в клетке привели К.С. Мережковского к предположению о симбиотическом происхождении хлоропластов, предками которых он считал цианофиции (цианобактерии). Впервые это предположение было высказано и обосновано в 1905 г. в статье «Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzen reiche» (О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений). Через 4 года предположение было развито, а происхождение растительной клетки в результате соединения двух ранее самостоятельных организмов получило название симбиогенеза. Речь идет о его же работе, опубликованной в 1909 году: «Теория двух плазм как основа симбиогенезиса», нового учения о происхождении организмов» которая на следующий год вышла на немецком языке в журнале «Biologisches Zentralblatt».

На основании собственных наблюдений и данных литературы К.С. Мережковский утверждал, что хроматофоры (хлоропласты) нельзя рассматривать как органеллы клетки, возникающие при дифференциации цитоплазмы; хроматофоры – не органы, а симбионты, имеющие независимое происхождение от клетки, в которой они находятся. Хлоропласты, по мнению автора, не возникают *de novo*, они воспроизводятся делением, причем их деление (у диатомовых – по наблюдениям автора) не синхронизировано с делением клетки. К.С. Мережковский обратил внимание на сходство хлоропластов с цианобактериями и признал последних предками хлоропластов водорослей и высших растений (было отмечено сходство в размерах, внутренней структуре, способе репродукции). Кстати, другой русский ученый, А.С. Фаминцын, считающийся, как и К.С. Мережковский, основоположником теории симбиогенеза, не признавал цианобактерии возможными предками хлоропластов.

В последней своей работе в 1920 г. К.С. Мережковский так определил постулируемый им новый механизм эволюции: «Я назвал это процесс симбиогенезом, что означает происхождение организмов в результате соединения и объединения двух или более существ, вступивших в отношения симбиоза».

В одной из своих публикаций Мережковский писал: «Царство микоидов (теперь прокариотов), единственное царство, которое не является результатом симбиоза, а представляет собой непосредственное развитие первоначально появившихся организмов в лице первичных бактерий. Остальные два царства, растительное и животное, являются результатом симбиоза; животное – результатом простого симбиоза, а растительное – двойного симбиоза». С этим утверждением К.С. Мережковского сейчас согласится большинство биологов, имея в виду симбиотическое происхождение митохондрий и пластид. Но это сейчас, а не тогда. Идея должна была созреть.

Забегая вперёд, нельзя не обратить внимания на то обстоятельство, что основные труды К.С. Мережковского были опубликованы и на европейских языках, но они почему-то остались неизвестными Линн Маргулис, которая, опубликовав свою гипотезу происхождения эукариотической клетки в 1967 г., не сослалась на своего русского предшественника. В своей последней книге Л. Маргулис, многократно употребляя термин «симбиогенез», опять не дает ссылок на публикации К.С. Мережковского.

В 1924 году Козо-Полянский продолжает развивать взгляды Мережковского, полагая, что органоиды клетки не являются продуктами дифференциации, но представляют результат суммирования, присоединения и внедрения, со стороны перед тем автономных и ведущих самостоятельное существование организмов.

Как было отмечено выше, выводы Маргулис нельзя считать пионерскими, поскольку к аналогичным заключениям русские учёные пришли на много лет раньше. Видимо, учитывая это обстоятельство, в настоящее время теория симбиогенеза называется теорией Мережковско-Маргулис.

Согласно гипотезе Мережковско-Маргулис, эвкариотическая клетка возникла вследствие нескольких последовательных эндосимбиозов: пока неизвестная прокариотическая анаэробная клетка, способная к фагоцитозу, захватила, но не переварила аэробную гетеротрофную бактерию, которая превратилась в митохондрию. Захват цианобактерии обусловил появление пластиды. После этого, вследствие автогенетичного процесса, связанного с образованием глубоких инвагинаций плазмалеммы, вокруг нуклеоида клетки-хозяина образовалось ядро. Далее базальные тела жгутиков трансформировались в центры организации веретена деления, в результате чего стало возможным возникновение митоза, а затем мейоза.

В настоящее время на основании многочисленных косвенных данных теория симбиогенеза поддерживается большинством учёных-биологов.

Некоторые свидетельства в пользу теории симбиогенеза

1). Как митохондрии, так и пластиды содержат ДНК, отличную от ДНК ядра эвкариотической клетки и подобную ДНК бактерий (то есть, с малым количеством нуклеотидов и без гистонной организации).

2). Способ деления пластид и митохондрий в клетке прокариот подобен бинарному делению бактерий. Невозможность образования пластид и митохондрий *de novo*.

3). Сходство на ультраструктурном и биохимическом уровнях, например, присутствие тилакоидов и специфических хлорофиллов у цианобактерий и в хлоропластах.

4). Отсутствие повторов в некоторых митохондриальных и бактериальных геномах, наличие полицистронной транскрипции.

5). Наличие в пластидах и митохондриях собственного белкового синтеза.

Существуют и другие подтверждения симбиогенеза. В целом можно сказать, что эта гипотеза (или теория) в последние десятилетия стала доминирующей. Исходя из неё, эукариотическую клетку следует считать сборной, формировавшейся в течение исторически длительного времени, и к настоящему времени состоящую из множества компонентов, в далёком прошлом принадлежавших другим организмам. Однако следует иметь в виду, что не всё в этой теории однозначно доказано, есть соображения, ставящие под сомнение некоторые из её положений.

При всей значимости теории симбиогенеза, она представляет собой лишь одну из очень многих составляющих широкого понятия «симбиоз», имеющего отношение практически ко всей биоте.

Формы проявления симбиоза

Учение о симбиозе при более широком взгляде можно рассматривать как составную часть экологии, науки, которая занимается изучением связи организмов друг с другом и с окружающей их средой. Существо экологии на бытовом уровне, к сожалению, мало кто правильно понимает. В средствах массовой информации часто упоминается «плохая экология» – крайне неудачное и совершенно безграмотное выражение, заменяющее понятие – плохая экологическая обстановка. Наука о симбиозе ограничивается в основном взаимоотношениями внутри биотической части экосистем или биогеоценозов, не включая, или почти не включая, в сферу своих интересов косной (неживой) компоненты и антропогенных воздействий на природу. Рассмотрим конкретные проявления симбиоза.

В природе каждый живой организм живёт не изолированно. Его окружает множество других представителей живой природы. И большинство из них прямо или опосредствовано взаимодействуют друг с другом.

Симбиотические отношения можно условно разделить на составляющие. Условно потому, что в природе эти отношения бывают более сложными и разносторонними.

1. Взаимовлияние животных организмов.
2. Взаимовлияние растительных организмов.
3. Взаимовлияние первых и вторых.
4. Взаимное влияние прокариотов и эукариотов.
5. Взаимовлияние человека и среды его обитания.

Симбиоз – это явно установленные связи представителей двух или более видов, предполагающие тесное или факультативное сожительство организмов, и проявляющееся не только во взаимовыгодных связях, но и в относительно нейтральных и даже в форме паразитизма. Таким образом, понятие «симбиоз» обозначает просто взаимовлияние организмов, а не характер этого влияния.

Конкретные проявления симбиоза с известными допущениями можно классифицировать как: нейтрализм, конкуренцию, мутуализм, сотрудничество, комменсализм, амменсализм, паразитизм и хищничество. Такое, часто встречающееся в литературе подразделение форм симбиоза, довольно условно, так как эти отношения часто носят промежуточный характер или одновременно присутствуют несколько форм взаимовлияния. Рассмотрим их.

Нейтрализм и сотрудничество. Эти формы симбиоза можно было бы и не разделять, так как разные виды при таких взаимосвязях не оказывают друг на друга явно выраженного прямого влияния, но образуют единое сообщество. Каждый из этих видов может существовать и независимо или соседствовать с другими видами, но сосуществование в таком составе оказывается для них оптимальным. Так, лоси и белки (или дятлы и дрозды), обитающие в одном лесу, практически не контактируют. Отношения типа нейтрализма развиты в насыщенных видами сообществах.

Абсолютный же нейтрализм в природе очень редок, поскольку между всеми видами возможны опосредствованные взаимодействия, эффекта которых мы не видим в силу неполноты наших знаний.

Конкуренция. Эта форма симбиоза весьма широко распространена в природе. Она происходит там, где пищевые ресурсы или необходимое пространство недостаточны, и между представителями разных видов неизбежно возникает соперничество. Каждый вид при этом испытывает угнетение, что отрицательно сказывается на росте и выживаемости организмов, на численности их популяций. Конкурентные отношения представляют собой один из наиболее важных типов природных биотических взаимодействий. Различают внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Исход конкуренции представляет огромный интерес не только для экологов, изучающих процессы формирования состава природных сообществ, но и для решения ряда вопросов в теории эволюции. Конкурентные отношения играют важную роль в распространении организмов, в формировании видового состава природных сообществ и степени их устойчивости.

Конкурентная борьба ослабевает в местностях с редким населением, представленным малым числом видов: например, в арктических и пустынных областях почти нет конкурентной борьбы. Этот тип симбиоза в природе широко распространён и проявляется в разной степени и разных формах.

По-разному проявляются внутривидовая и межвидовая формы конкуренции.

Внутривидовая конкуренция – это борьба за одни и те же ресурсы, происходящая между особями в популяциях одного и того же вида. Это важный фактор саморегуляции численности популяций у животных или полноты насаждений у древесных растений. У некоторых организмов под влиянием внутривидовой конкуренции за жизненное пространство сформировался интересный тип поведения – территориальность. Она свойственна многим птицам, некоторым рыбам и некоторым другим животным.

Межвидовая конкуренция. В мире растений такая форма конкуренции с первого взгляда не кажется очевидной, но она имеет место и результаты её часто бывают хорошо заметными. Отношения сосны в ели в кисличных типах леса можно считать конкурентными, но не носящими характера явного антогонизма. Но зарастание площадей, например, вырубок или гарей вейником – проявление острой конкуренции между этим злаком и самосевом древесных пород, возобновление последних в таком случае крайне затруднительно. Конкурентоспособность у растений часто зависит от условий роста. К примеру, сосна на песчаных почвах конкурентоспособнее ели, берёза пушистая в условиях избыточного увлажнения конкурентоспособнее берёзы повислой. Под пологом берёзового древостоя быстро погибают всходы сосны обыкновенной, плохо себя чувствует и тоже недолго живёт самосев лиственницы, а вот подрост ели долго выдерживает затенение берёзового полога, и, в конечном счёте, способен берёзу пережить.

У животных межвидовой конкуренцией называют активный поиск двумя или несколькими видами одних и тех же пищевых ресурсов или свободных площадей для охоты или поиска пищи. Конкурентные взаимоотношения, как правило, возникают между видами со сходными экологическими требованиями. Конкуренция между видами чрезвычайно широко распространена в природе и касается практически их всех, поскольку редко какой вид не испытывает хоть небольшого давления со стороны особей иных видов. При совместном обитании каждый из них находится в невыгодном положении в связи с тем, что присутствие другого вида уменьшает возможности в овладении пищевыми ресурсами, убежищами и другими средствами к существованию, имеющимися в местообитании.

Мутуализм (англ. mutual – взаимный) – широко распространённая форма взаимопользовательного сожительства, когда присутствие партнёра становится обязательным условием существования каждого из них. Такая форма взаимоотношений в общем, можно сказать бытовом, понимании и является собственно симбиозом. Но в отличие от мутуализма, симбиоз может быть и не выгоден одному из партнёров, например, в случае комменсализма.

Преимущества, которые получает организм, вступающий в мутуалистические отношения, могут быть различны. Часто, по крайней мере, один из партнёров использует другого в качестве поставщика пищи, тогда как второй получает защиту от врагов или благоприятные для роста и размножения условия. В других случаях вид, выигрывающий в пище, освобождает партнёра от паразитов, осуществляет опыление у растений или распространяет семена. Каждый из участников мутуалистической пары действует эгоистично, и выгодные отношения возникают лишь потому, что получаемая польза перевешивает затраты, требуемые на поддержание взаимоотношений. Последнее очень существенно, поскольку такую форму отношений между представителями разных видов часто, вследствие особенностей антропоного мышления, воспринимают как проявление чисто человеческого альтруизма. Возможность подобного же альтруизма в природе, например среди животных, скорее гипотетическая и обсуждается в научно-популярной литературе.



Высоко в кронах деревьев в тропическом лесу Юго-Восточной Азии произрастают виды мирмекодии (*Myrmecodia*). Род растений семейства мареновых. Эти растения образуют крупные клубни, изрезанные внутри многочисленными ходами, в которых поселяются муравьи. Эти каналы возникают в процессе развития утолщенного стебля, а не прогрызаются муравьями. Муравьи получают от растения готовое жилище. Они защищают растение от вредителей и снабжают его питанием в виде экскрементов и остатков пищи. В тропиках водятся муравьи-листорезы. В мирмекодии поселяются муравьи другого вида, враждующие с муравьями-листорезами. Постояльцы мирмекодии не допускают листорезов к ее вершине и не дают им объесть ее нежные листья. Таким образом, растение предоставляет животному помещение, а животное защищает растение от его врагов.

Самая тесная форма мутуализма – когда один организм живёт внутри другого. Поразительным примером этого служит система органов пищеварения коров и других жвачных животных. Коровы, как и человек, не способны переварить целлюлозу – вещество, которое в большом количестве содержится в растениях. Но у жвачных животных есть особый орган – рубец. Он представляет собой полость, в которой живут множество микробов. Растительная пища, после того как животное её прожевало, попадает в рубец, и там эти микробы разрушают целлюлозу. (Животное может отрыгнуть и вновь прожевать частично расщеплённую пищу – именно этим и занимаются коровы, когда пережёвывают свою жвачку.) Рубец коровы – это замкнутая микроэкосистема, образованная множеством различных микроорганизмов, задача которых состоит в переработке целлюлозы для своего хозяина. Аналогично корневая система высших растений образована переплетением корневой ткани и грибных нитей, так что грибы снабжают растение минеральными веществами.

Комменсализм (от лат. *com* – «с», «вместе» и *mensa* – «стол», «трапеза»; буквально «у стола», «за одним столом») – способ совместного существования (симбиоза) двух разных видов живых организмов, при котором один из партнёров этой системы (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные взаимоотношения. При этом, популяция комменсалов извлекает пользу от взаимоотношения, а популяция хозяев не получает ни пользы, ни вреда. Комменсализм – как бы переходная форма от нейтрализма к мутуализму.

Примером комменсализма у растений могут служить бобовые (например, клевер) и злаки, совместно произрастающие на почвах, бедных доступными соединениями азота, но богатых соединениями калия и фосфора. При этом если злак не подавляет бобовое, то оно в свою очередь обеспечивает его дополнительным количеством доступного азота. Но подобные взаимоотношения могут продолжаться только до тех пор, пока почва бедна азотом и злаки не могут сильно разрастаться. Если же в результате роста бобовых и активной работы азотфиксирующих клубеньковых бактерий в почве накапливается достаточное количество доступных для растений соединений азота, этот тип взаимоотношений сменяется конкуренцией. Результатом ее, как правило, является полное или частичное вытеснение менее конкурентоспособных бобовых из фитоценоза.

Другой вариант комменсализма: односторонняя помощь растения-«няни» другому растению. Так, береза или ольха могут быть няней для ели: они защищают молодые ели от прямых солнечных лучей, без чего на открытом месте ель растёт значительно хуже, а также защищают всходы молодых елочек от выжимания их из почвы морозом. Такой тип взаимоотношений характерен лишь для молодых растений ели. Как правило, при достижении елью определенного возраста она начинает вести себя как очень сильный конкурент и подавляет своих нянь.

Растения-эпифиты (от греч. «επι» – на, сверх, «φυτό» – растение) поселяются на деревьях. Например, на деревьях поселяются водоросли, лишайники, мхи, орхидеи – они питаются за счет фотосинтеза и отмирающих тканей хозяина, но не их соками.

Паразитизм (от др.-греч. παράσιτος – нахлебник) – один из типов сосуществования организмов. Это явление, при котором два и более организма, не связанных между собой филогенетически, генетически разнородных – сосуществуют в течение продолжительного времени и при этом находятся в антагонистических отношениях. Паразит использует хозяина как источник питания, среду обитания. Таким образом, комар является непостоянным паразитом, хотя в этом случае взаимодействие между организмами носит эпизодический характер, самки комаров потребляют кровь хозяина. В сфере медицинской паразитологии термин «паразит» означает эукариотический патогенный организм. Простейшие и многоклеточные возбудители инфекции классифицируются как паразиты. Грибы не обсуждаются в учебниках медицинской паразитологии, хотя они являются эукариотами. Среди архей (они не являются эукариотами) по состоянию на 2003 год был известен лишь один предположительно паразитический организм – *Nanoarchaeum equitans*.

Формы паразитизма и связанные с этим взаимные адаптации паразитов и их хозяев чрезвычайно многообразны. Различают эктопаразитизм, при котором паразит обитает на хозяине и связан с его покровами (клещи, блохи, вши и др.), и эндопаразитизм, при котором паразит живёт в теле хозяина (паразитические черви, простейшие и др.).

По степени тесноты связей паразита и хозяина выделяют две формы паразитизма: облигатный и факультативный. В первом случае вид ведёт только паразитический образ жизни и не выживает без связи с хозяином (паразитические черви, вши).

Факультативные паразиты, как правило, ведут свободный образ жизни и лишь при особых условиях переходят к паразитическому состоянию. По продолжительности связей с хозяином существуют постоянные и временные паразиты. Существуют также различные формы «социального паразитизма»: клептопаразитизм (то есть присвоение чужой пищи), в том числе его особая форма – так называемый яичный паразитизм, наблюдаемый у некоторых видов рыб, птиц и насекомых, когда для высиживания яиц и воспитания новорождённых один организм подкидывает свои яйца в гнездо другого (характерный пример – кукушка) и др. Пути проникновения паразитов в организм хозяина весьма разнообразны.

Классификационное разграничение между паразитизмом и хищничеством может быть спорно и иногда в широком смысле под термином хищничество понимают всякое выедание одних организмов другими (полное или частичное без умерщвления), то есть отношение, паразитов и их хозяев.

Традиционно разделяют:

паразитоидов, питающихся в течение продолжительного времени (на личиночных стадиях) лишь одной жертвой и обязательно приводящих к её гибели. Примеры: некоторые перепончатокрылые и двукрылые насекомые (например наездники);

паразитов, продолжительное время питающихся одной жертвой и не вызывающих её гибели.

Помимо этого паразитов подразделяют на две основные категории: микропаразиты и макропаразиты.

Отношения между паразитом и хозяином в растительном и животном мире на популяционном и видовом уровнях определённым образом уравновешены. Очевидно, паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию популяции хозяина и лишиться себя «кормовой базы». Регулятором равновесия служит относительно медленное воздействие на хозяина. Следовательно, паразит, так же, как и свободноживущие виды, имеют сложную систему приспособлений к своей среде обитания. Их строение и организация отражают специфику этой среды. У представителей разных групп, ведущих паразитический образ жизни, развиваются сходные типы приспособлений.

Некоторых насекомых выделяют в отдельную экологическую группу паразитоидов. Взрослые насекомые этой группы ведут свободный образ жизни, но яйца откладывают либо в тело личинки другого насекомого, либо на поверхность его, а иногда – в тело пауков и мокриц. Вылупившиеся из яиц личинки развиваются в теле своего хозяина, питаясь его тканями. В начале личинка наносит хозяину незначительный вред, но по мере своего развития она почти целиком съедает его. В конце концов из того, что было когда – то куколкой или личинкой хозяина, появляется взрослое насекомое – паразитоид.

Паразитоиды занимают промежуточное положение между хищниками и паразитами. С хищниками их сближает то, что от их действий хозяин погибает. Однако настоящий хищник непосредственно нападает на свою жертву и питается ею. Нападением паразитоида на жертву (хозяина) является откладывание самкой яйца, хотя в действительности именно личинка, которая вывелась из этого яйца, питается за счёт хозяина.

Хищничество. Хищничество это форма трофических взаимоотношений между организмами разных видов, при которых один из них (хищник) атакует другого (жертву) и питается его плотью, то есть обычно присутствует акт умертвления жертвы. Иногда в широком смысле под этим термином понимают всякое выедание одних организмов другими (полное или частичное без умертвления), то есть отношение, например, животных-фитофагов и их кормовых растений, паразитов и их хозяев. Хищничество обычно противопоставляется постоянному поеданию трупов (некрофагии, хотя многие хищники также иногда питаются и падалью) и органических продуктов их разложения (детритофагии).

Довольно популярно также другое определение хищничества, предлагающее хищниками называть лишь организмы, поедающие животных, в отличие от растительноядных, поедающих растения.

В современной экологии, как правило, используется первое, более общее определение, под которое подходит в том числе и паразитизм, для которого характерен симбиоз паразита и хозяина, то есть частично по типу взаимодействия травоядных и растений. Кроме того, внутривидовым хищничеством следует считать поедание особей своего вида (каннибализм).

Кроме многоклеточных животных, в роли хищников могут выступать протисты, грибы и высшие растения.

Замечено, что в действиях многих хищников присутствует то, что можно назвать расчетливостью (кстати, а что это на самом деле?). Хищнику, например, невыгодно полное уничтожение всех особей жертвы, и, как правило, этого в природе не случается.

Примеры симбиоза

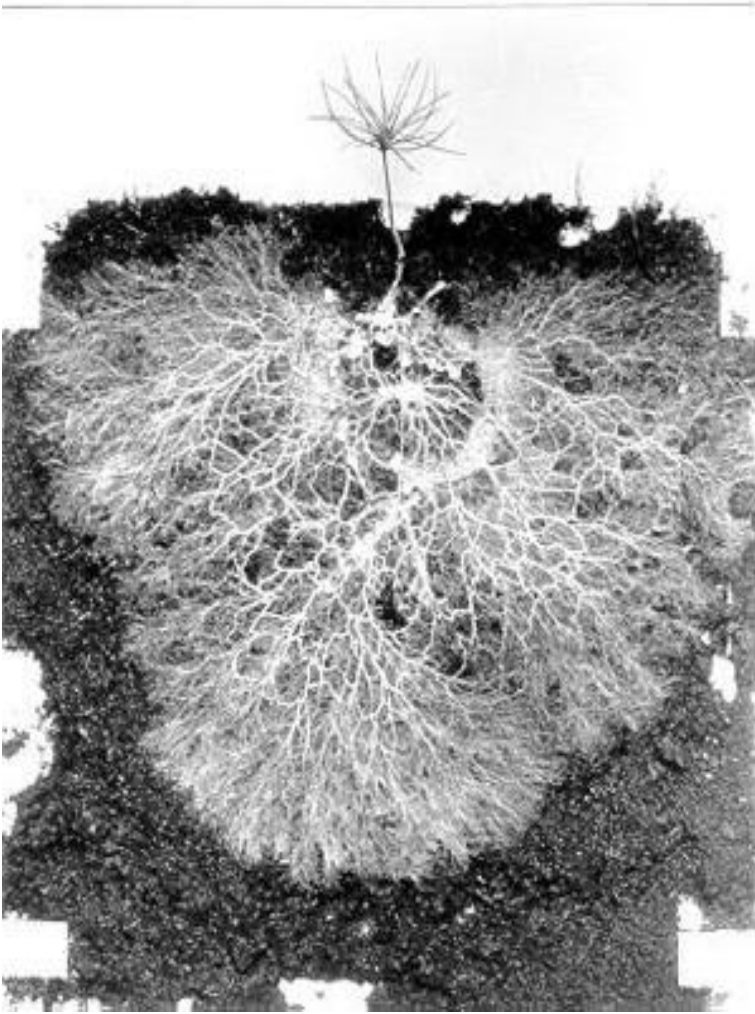
Микориза

Некоторые грибы играют ключевую роль в минеральном питании сосудистых растений. Всходы многих видов лесных деревьев, выращенные в стерильном питательном растворе, а затем перенесенные в луговую почву, будут плохо расти и даже погибать от недостатка пищи, хотя субстрат достаточно богат ею. Однако, если добавить к почве вокруг корней сеянцев совсем немного (0,1 % по объему) лесной почвы, содержащей споры и фрагменты мицелия соответствующих грибов, рост нормализуется. Это обусловлено микоризой ("грибокорнем"), тесным взаимовыгодным симбиозом древесных растений и грибов.

Микориза известна в большинстве групп сосудистых растений. По данным Ю. В. Гамалея (2004) среди древесных не найдено ни одного немикотрофного растения. Всего несколько семейств цветковых не образуют микоризы или образуют очень редко, например крестоцветные и осоковые.

Многие растения могут нормально развиваться и без микоризы при хорошем обеспечении незаменимыми элементами, особенно фосфором. Однако при ограниченной доступности этих минеральных веществ они растут без нее плохо или погибают.

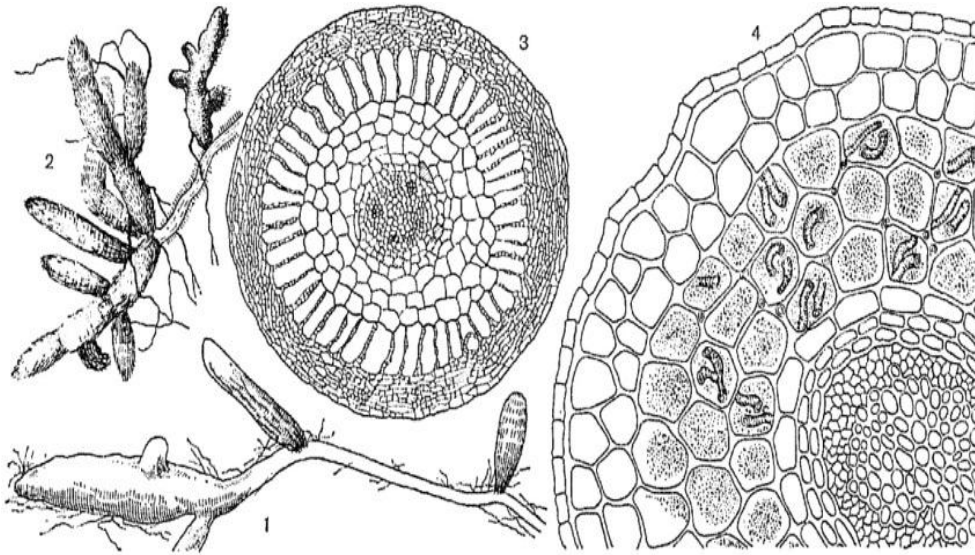
Эндомикориза. Микориза бывает двух основных типов: эндо- и эктомикориза. Первая распространена гораздо шире и встречается примерно у 80 % всех сосудистых растений.



Эктомикориза на корне проростка
лиственницы сибирской. Сами, ещё слабо
развитые, корни практически не видны в
массе развившегося на корнях гриба

Грибной компонент относится в основном к зигомицетам, причем во всем мире этот симбиоз образует менее 100 видов грибов, т. е. взаимоотношения симбионтов не являются сугубо специфичными. Грибные гифы проникают в клетки коры корня, где образуют спирали, вздутия или разветвления, а также распространяются в окружающей почве. Два характерных типа внутриклеточных гифовых структур – везикулы (пузырьки) и арбускулы ("деревце"), поэтому эндомикоризу часто называют везикулярно-арбускулярной.

Такая микориза играет особую роль в тропиках, где почвы имеют тенденцию заряжаться положительно и удерживать фосфаты так прочно, что их доступность для роста растений сильно понижается. В то же время почвы умеренной зоны в большинстве случаев заряжены отрицательно. Поскольку малоимущие крестьяне в тропиках часто не могут использовать удобрения, эндомикориза является здесь основным поставщиком фосфатов для разводимых ими культур. Лучшее понимание взаимоотношений симбионтов при образовании этой микоризы, безусловно, позволит снизить количество удобрений (особенно фосфорных), применяемых в сельском хозяйстве для получения высоких урожаев и эффективной эксплуатации пастбищ и других растительных сообществ. Продажа определенных штаммов эндомикориз для внесения в почву, по-видимому, становится все более вероятным и перспективным способом повышения урожая.



Типы микоризы: эктомикориза у дуба (*Quercus sp*) (1, 2); бука (*Fagus sp.*) (3) – гифы гриба проникают в зону основной паренхимы между клетками эпидермы и эндомикориза у ясеня (*Fraxinus lanceolata*) (4) – гифы гриба видны в клетках основной паренхимы

Микоризы другого типа

Два особых типа микоризы характерны для вересковых (*Ericaceae*) и нескольких близких им семейств, а также для орхидных (*Orchidaceae*). В первом случае гриб может составлять до 80 % общей массы микоризы. Он образует вокруг корня мощное скопление гиф, причем тонкие боковые гифы проникают в клетки коры корня. Хотя для растения энергетически обременительно содержать столь мощную грибную биомассу. На этих взаимоотношениях, вероятно, основана способность вересковых поселяться на кислых почвах, бедных питательными веществами (именно представители этого семейства обычны в таких местообитаниях). Микоризу с вересковыми образуют и аскомицеты, и базидиомицеты. В некоторых случаях грибы образуют чехол вокруг тканей корня, проникая и внутрь самих тканей, в других – целиком находятся внутри.

Микориза вересковых, по-видимому, необходима для снабжения растения скорее азотом, чем фосфором, что особо важно на кислых почвах, где часто произрастают виды этого семейства. Не исключено, что она повышает устойчивость некоторых вересковых к воздействию тяжелых металлов, которые могут появляться в таких почвах либо естественным путем, либо в результате кислотных дождей.

Семена орхидных в природе прорастают только при наличии соответствующих грибов. Эти микоризные взаимоотношения совершенно уникальны, так как грибы внутри растений снабжают их углеродом, по крайней мере, на стадии всходов. Эти ассоциации образуют в основном базидиомицеты, относящиеся, вероятно, более, чем к 100 видам.

Таким образом, микориза является одним из важнейших факторов, влияющих на формирование и устойчивость экосистем, том числе и на лесные биогеоценозы.

Лишайники

Лишайники (лат. *Lichenes*) – симбиотические ассоциации грибов (микобионт) и микроскопических зелёных водорослей и/или цианобактерий (фотобионт, или фикобионт); микобионт образует слоевище (таллом), внутри которого располагаются клетки фотобионта. Группа насчитывает более 26 000 видов.

Русское название лишайники получили за визуальное сходство с проявлениями некоторых кожных заболеваний, получивших общее название «лишай». Латинское название происходит от др.-греч. λειχήν и тоже переводится как «лишай».

Первые описания известны из «Истории растений» Теофраста, который указал два лишайника – *Usnea* и *Rocella*, последний уже тогда использовали для получения красящих веществ. Теофраст предполагал, что они представляют собой наросты на деревьях или водоросли. В XVII веке было известно только 28 видов. Французский врач и ботаник Жозеф Питтон де Турнефор в своей системе выделил лишайники в отдельную группу в составе мхов. Хотя к 1753 году было известно свыше 170 видов, Карл Линней описал только 80, охарактеризовав их как «скудное крестьянство растительности», и включил вместе с печёночниками в состав «наземных водорослей».

Началом лихенологии (науки о лишайниках) принято считать 1803 год, когда ученик Карла Линнея Эрик Ахариус опубликовал свой труд «Methodus, qua omnes detectos lichenes ad genera redigere tentavit» («Методы, с помощью которых каждый сможет определять лишайники»). Он выделил их в самостоятельную группу и создал систему, основанную на строении плодовых тел, в которую вошли 906 описанных на то время видов.

Первым на симбиотическую природу одного из видов лишайника в 1866 году указал врач и миколог Антон де Бари . В 1867 году ботаник Симон Швенденер распространил эти представления на все виды. В том же году русские ботаники Андрей Сергеевич Фаминцын и Осип Васильевич Баранецкий обнаружили, что зелёные клетки в лишайнике – одноклеточные водоросли. Эти открытия были восприняты современниками как «удивительнейшие».

Сегодня лихенология является самостоятельной дисциплиной, смежной с микологией и ботаникой.

Традиционная систематика лишайников оказывается во многом условна и отражает, скорее, особенности их строения и экологии, чем родственные отношения внутри группы, тем более что основывается она только на микобионте, а фотобионт сохраняет свою таксономическую самостоятельность. Классифицируют лишайники по-разному, но в настоящее время рассматривают их как экологическую группу, уже не придавая им статуса таксона, поскольку независимость происхождения разных групп лишайников не вызывает сомнений, а группы, входящие в состав лишайников, помещают туда же, что и родственные микобионту грибы, не образующие лишайников. Для обозначения лишайников используют биноминальную номенклатуру, названия соответствуют названию микобионта. Условия обитания лишайников не способствуют образованию окаменелостей. Древнейшая признанная лишайниковая окаменелость, найденная в кремнистом сланце, происходит из раннего девона (возраст около 400 млн лет).

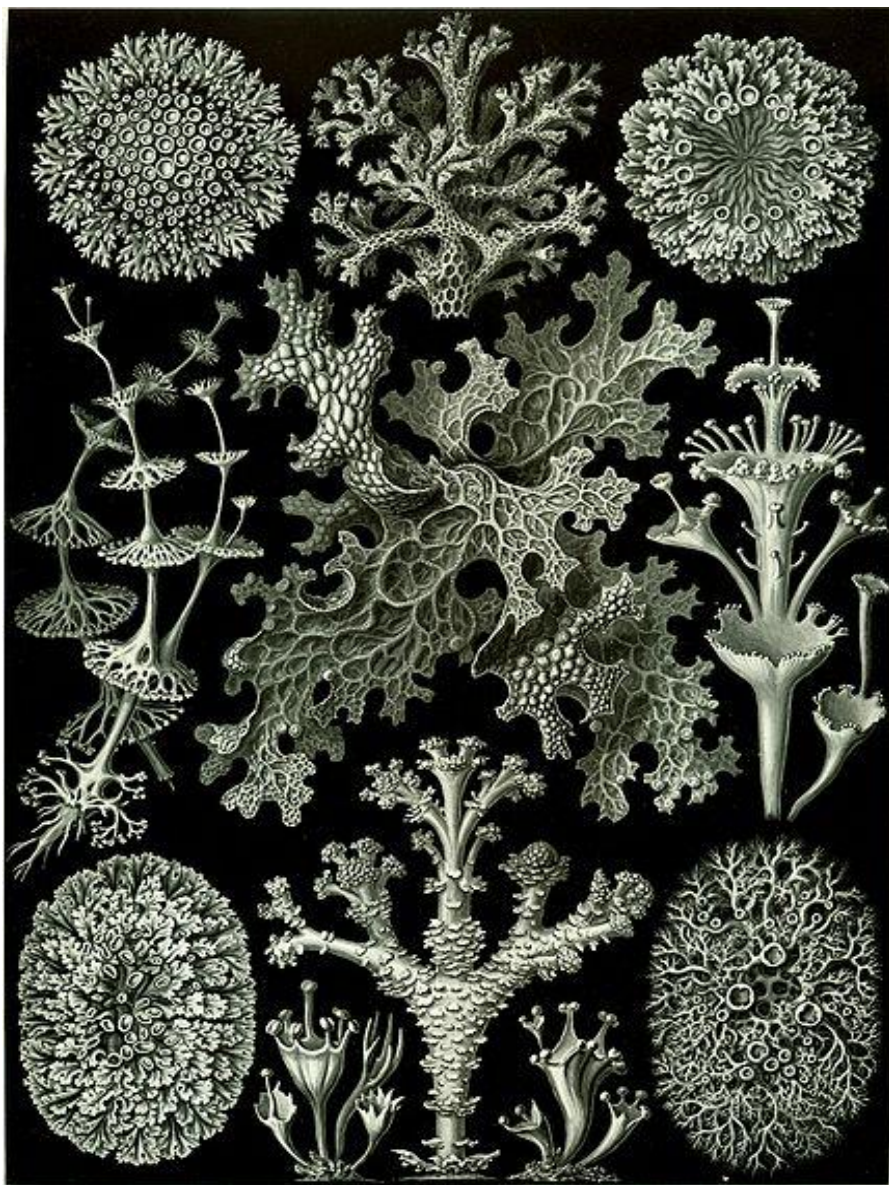


Иллюстрация из книги Эрнста Геккеля «Kunstformen der Natur», 1904 год

Микобионт лишайника имеет полифилетическое происхождение от различных ветвей грибов.

Лишайники, состоящие из гриба одного вида и цианобактерии или водоросли одного вида, называют двухкомпонентными; лишайники, состоящие из гриба одного вида и двух видов фотобионтов (одной цианобактерии и одной водоросли, но никогда не двух водорослей или двух цианобактерий), называют трёхкомпонентными. Водоросли или цианобактерии двухкомпонентных лишайников питаются автотрофно. В трёхкомпонентных лишайниках водоросль питается автотрофно, а цианобактерия, по-видимому, питается гетеротрофно, осуществляя азотфиксацию. Гриб питается гетеротрофно ассимилятами партнера (ов) по симбиозу. Единого мнения о возможности существования свободноживущих форм симбионтов в настоящее время не достигнуто. Имелся опыт выделения всех компонентов лишайников в культуру и последующая реконструкция исходного симбиоза.

Во взаимоотношениях компонентов наблюдается тонкий баланс, так, деление клеток фотобионта согласовано с ростом гриба. Микобионт получает от фотобионта питательные вещества, производимые тем в результате фотосинтеза. Гриб же создаёт водоросли более оптимальный микроклимат: защищает её от высыхания, экранирует от ультрафиолетового излучения, обеспечивает жизнь на кислых субстратах, смягчает действие ряда других неблагоприятных факторов. Из зелёных водорослей поступают многоатомные спирты, Цианобактерии поставляют в гриб в основном глюкозу, а также азотсодержащие вещества.

Лишайники окрашены в широком диапазоне цветов: от белого до ярко-жёлтого, коричневого, сиреневого, оранжевого, розового, зелёного, синего, серого, чёрного.

По внешнему виду различают лишайники:

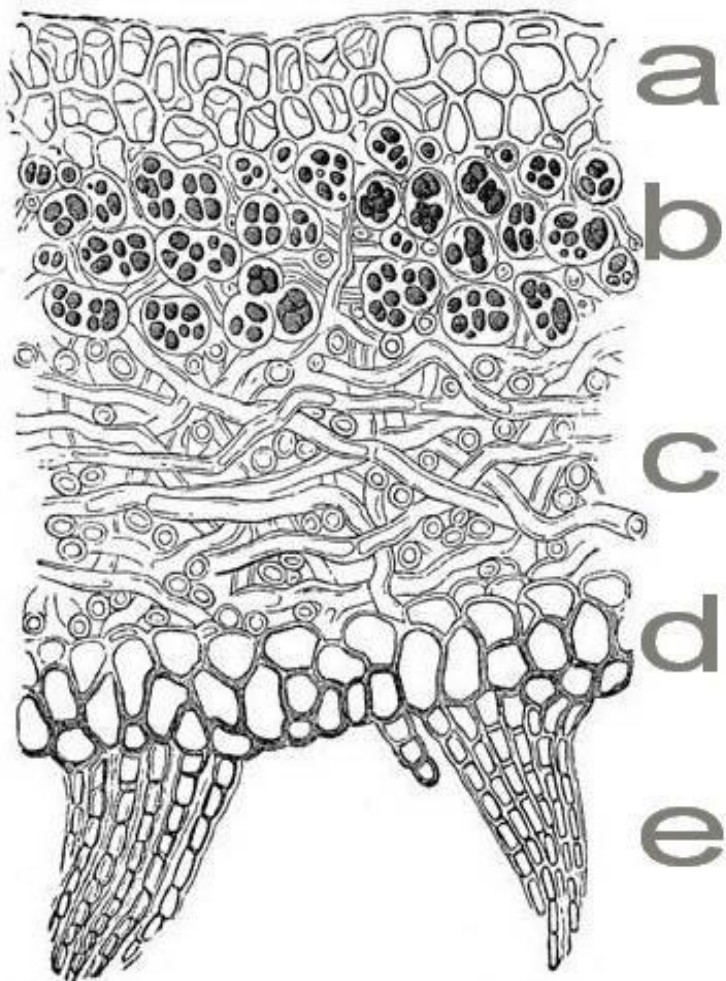
Накипные, или корковые. Таллом таких лишайников представляет собой корочку («накипь»), его нижняя поверхность плотно срастается с субстратом и не отделяется без значительных повреждений. Накипные лишайники могут жить на крутых склонах гор, деревьях и даже на бетонных стенах. Иногда такие лишайники развиваются внутри субстрата и снаружи совершенно не заметны.

Листоватые. Листоватые лишайники имеют вид пластин разной формы и размера, они более или менее плотно прикрепляются к субстрату при помощи выростов нижнего коркового слоя.

Кустистые. У наиболее сложных с точки зрения морфологии кустистых лишайников таллом образует множество округлых или плоских веточек. Такие лишайники могут расти как на земле, так и свисать с деревьев, древесных остатков, скал.

Это деление не отражает филогенетические связи, существует много переходных форм между ними.

Тело лишайников (таллом) представляет собой переплетение грибных гиф, между которыми находится популяция фотобионта. По внутреннему строению лишайники разделяют на: гомеомерные (*Collema*), клетки фотобионта распределены хаотично среди гиф гриба по всей толщине таллома; гетеромерные (*Peltigera canina*), таллом на поперечном срезе можно чётко разделить на слои.



Строение гетеромерного лишайника на примере *Sticta fuliginosa*: а – корковый слой, б – гонидиальный слой, с – сердцевина, d – нижняя кора, е – ризины

Лишайников с гетеромерным талломом большинство. В гетеромерном талломе верхний слой – корковый, сложенный гифами гриба. Он защищает таллом от высыхания и механических воздействий. Следующий от поверхности слой – гонидиальный, или альгальный, в нём располагается фотобионт. В центре располагается сердцевина, состоящая из беспорядочно переплетённых гиф гриба. В сердцевине в основном запасается влага, она также играет роль скелета. У нижней поверхности таллома часто находится нижняя кора, с помощью выростов которой (ризин) лишайник прикрепляется к субстрату. Полный набор слоёв встречается не у всех лишайников.

Как и в случае двухкомпонентных лишайников, водорослевый компонент – фикобионт – трёхкомпонентных лишайников равномерно распределён по таллому, либо образует слой под верхней корой. Некоторые трёхкомпонентные цианолишайники образуют специализированные поверхностные или внутренние компактные структуры (цефалодии), в которых сосредоточен цианобактериальный компонент.

Лишайники не способны к регуляции водного баланса, поскольку у них нет настоящих корней для активного поглощения воды и защиты от испарения. В сухие и жаркие дни в сосняках лишайниковых напочвенный покров хрустит под ногами – ломаются лишайники (в основном ягель). Поверхность лишайника может удерживать воду на короткое время в форме жидкости или пара. В сухих условиях вода быстро теряется на поддержание метаболизма и лишайник переходит в фотосинтетически неактивное состояние, при котором вода может составлять не более 10 % массы.

Время, которое лишайник может провести высушенным, зависит от вида, известны случаи «воскрешения» после 40 лет в сухом состоянии. Когда поступает пресная вода в форме дождя, росы или влажности, лишайники быстро переходят в активное состояние, возобновляя метаболизм. Оптимально для жизнедеятельности, когда вода составляет от 65 до 90 процентов от массы лишайника. Влажность в течение дня может изменяться в зависимости от темпов фотосинтеза, как правило, она наиболее высока с утра, когда лишайники смачиваются росой.

Описанный выше ритм жизни является одной из причин для очень медленного роста большинства лишайников. Иногда лишайники растут всего лишь на несколько десятых миллиметра в год, в основном менее чем на один сантиметр. Другой причиной медленного роста является то, что фотобионт, составляя нередко менее 10 % объёма лишайника, берёт на себя обеспечение микобионта питательными веществами. В хороших условиях, с оптимальными влажностью и температурой, например в туманных или дождливых тропических лесах, лишайники вырастают на несколько сантиметров в год.

Ростовая зона лишайников у накипных форм находится по краю лишайника, у листоватых и кустистых — на каждой верхушке.

Лишайники являются одними из самых долгоживущих организмов и могут достигать возраста нескольких сотен лет, а в некоторых случаях — более 4500 лет, как например ризокарпон географический (*Rhizocarpon geographicum*), живущий в Гренландии.

Лишайники размножаются вегетативным, бесполом и половым путём.

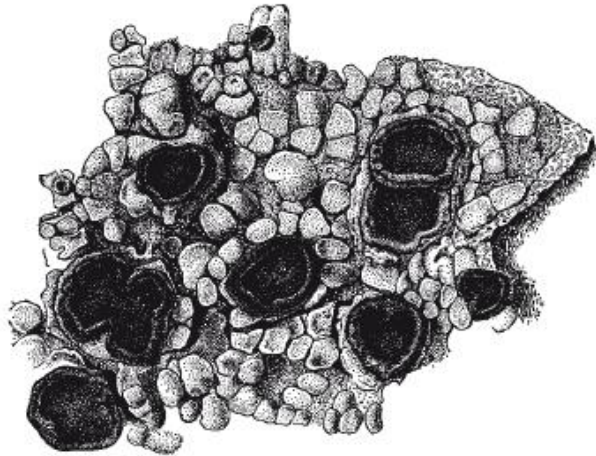
Микобионт размножается всеми способами и в то время, когда фотобионт не размножается или размножается вегетативно. Микобионт может, как и другие грибы, также размножаться половым и собственно бесполом путем. Половые споры в зависимости от того, относится микобионт к сумчатым или базидиальным грибам, называются аско- или базидиоспорами и образуются соответственно в асках (сумках) или базидиях.

При размножении аскомицетные лишайники образуют плодовые тела, которые можно разделить на две большие группы: апотеции и перитеции:

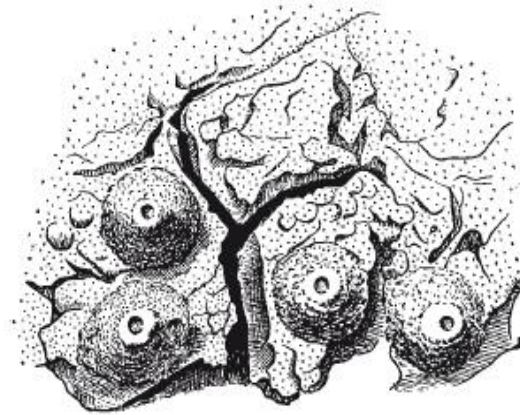
Апотеций представляет собой обычно округлое ложе. На ложе находятся сумки между неспорозными окончаниями гиф, образуя открыто расположенный слой, называемый гимениумом.

Перитеций имеет более или менее сферическую, почти закрытую структуру, внутри которой находятся аски, аскоспоры освобождаются через поры в плодовом теле.

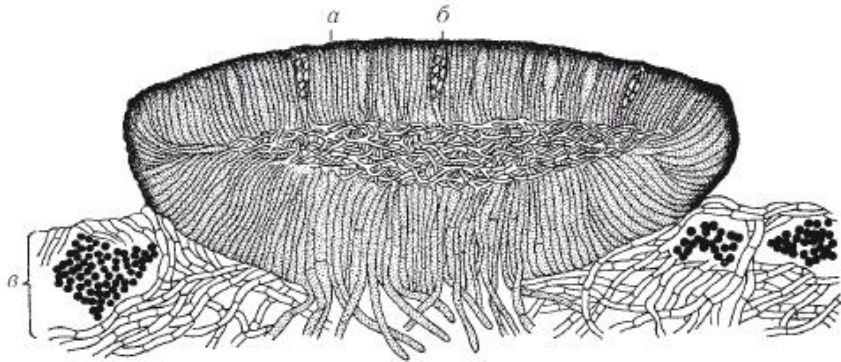
Микобионт может также производить бесполое пикноспоры (пикноконидии), созревающие в пикнидиях – это сферические или грушевидные мешочки, встроенные в ложе плодового тела и представляющие собой специализированные гифы. Пикнидии часто узнаются как черноватые точки на ложе. Пикноконидии высыпаются и дают начало новому таллону. Пикнидии образуют гифы, которые гаусториями проникают в клетки водорослей. Важную роль в узнавании и селекции фотобионта могут играть лишайниковые вещества и лектины.



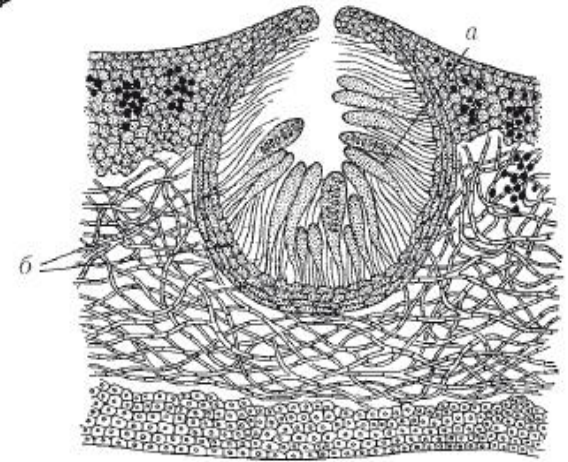
1



1



2



2

Плодовые тела (апотеции) у накипного лишайника: 1 – внешний вид; 2 – поперечный разрез через апотеций (а – окрашенный защитный слой клеток; б – сумка со спорами; в – слоевище)

Плодовые тела (перитеции) у лишайника: 1 — внешний вид; 2 — поперечный разрез через слоевище с погруженным в него перитецием (а — сумки со спорами; б — гипотеций — слой из плотно переплетенных гиф)



Клубеньковые бактерии

Клубеньковые бактерии это группа бактерий порядка *Rhizobiales*, способных связывать неорганический атмосферный азот, продуцируя органические азотсодержащие вещества. Клубеньковые бактерии, обитающие в корнях бобовых растений, являются их симбионтами. Известно также, что такого рода бактерии могут быть симбионтами не только бобовых. В частности, по имеющимся данным эти симбионты обнаружены у некоторых розоцветных, сложноцветных, паслёновых, жимолостных, берёзовых (род ольха). Вероятнее всего, что этот вид симбиоза распространён значительно шире, нежели в настоящее время представляется, просто исследований в данном направлении было проведено недостаточно.

Свойства клубеньковых бактерий в корневой системе бобовых

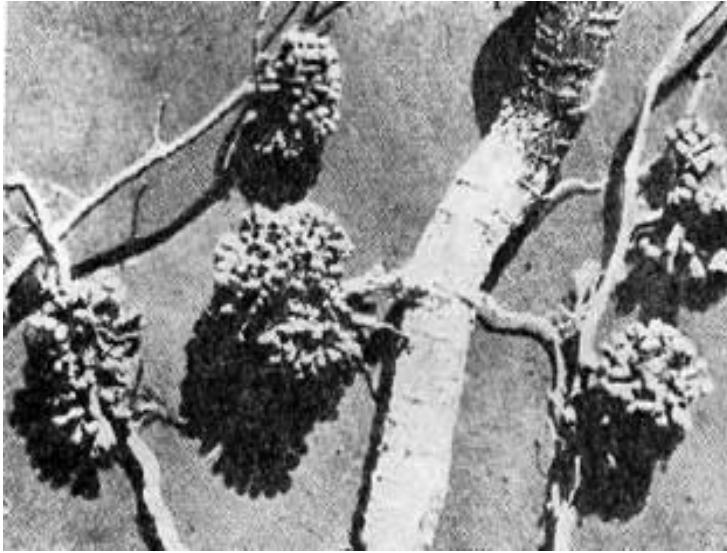
Являясь симбиотическими организмами, клубеньковые бактерии распространяются в почвах, сопутствуя определенным видам бобовых растений. После разрушения клубеньков клетки клубеньковых бактерий попадают в почву и переходят к существованию за счет различных органических веществ подобно другим почвенным микроорганизмам. Почти повсеместное распространение клубеньковых бактерий является доказательством высокой степени их адаптируемости к различным почвенно-климатическим условиям, способности вести симбиотический и сапрофитный способ жизни.

Схематизируя имеющиеся к настоящему времени данные по распространению клубеньковых бактерий в природе, можно сделать следующие обобщения.

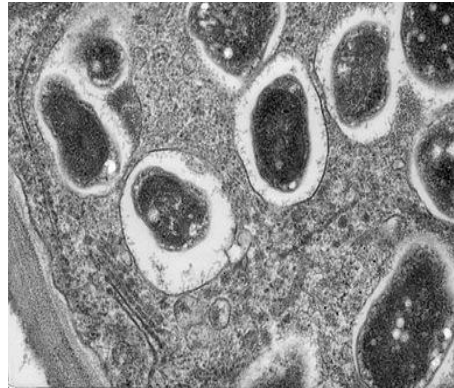
В целинных и окультуренных почвах присутствуют обычно в больших количествах клубеньковые бактерии тех видов бобовых растений, которые имеются в составе дикой флоры или культивируются длительное время в данной местности. Численность клубеньковых бактерий всегда наивысшая в ризосфере бобовых растений, несколько меньше их в ризосфере других видов и мало в почве вдали от корней.

Клубеньковые бактерии используются для промышленного производства нитрагина, применяемого для обработки семян бобовых растений. Они впервые обнаружены М. С. Ворониным в 1866 г. Позже М. В. Бейеринком (1888) они были выделены в чистой культуре и подробно изучены микробиологами и физиологами. Бактерии попадают в корни бобовых растений через корневой волосок и проникают во внутренние покровы корня, в паренхиму, вызывая усиленное деление и разрастание клеток. На корнях образуются своеобразные наросты, называемые желваками, или клубеньками. Вначале бактерии усваивают питательные вещества растения и несколько тормозят его рост. Затем по мере разрастания ткани клубенька между бактериями и высшими растениями устанавливается симбиоз. Бактерии получают от растения углеродистую пищу (сахара) и минеральные вещества, а взамен предоставляют ему азотистые соединения.

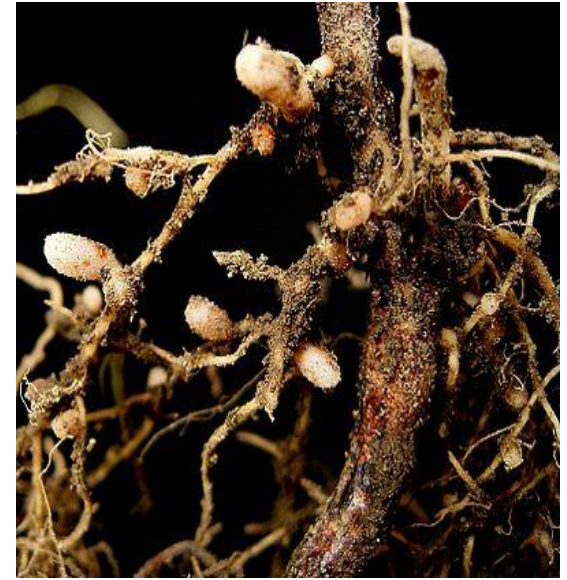
Клубеньковые бактерии поселяются в почве, размножаются и через отверстия в корневых волосках бобовых растений проникают в корневые клетки. В клетках происходит усиленное размножение клубеньковых бактерий и параллельно идет интенсивное деление корневых клеток, инфицированных клубеньковыми бактериями.



Клубеньки на корнях ольхи чёрной (*Alnus glutinosa*)



Клубеньковые бактерии в ткани корня бобового растения



Клубеньки в корневой системе *Lotus pedunculatus* сем. бобовые

Клубеньковые бактерии снабжают бобовое растение азотом. Растение использует этот связанный азот и в свою очередь доставляет клубеньковым бактериям необходимые им углеродсодержащие органические вещества. В качестве источника углерода клубеньковые бактерии могут использовать различные сахара, спирты.

Клубеньковые бактерии – микроаэрофилы (развиваются при незначительных количествах кислорода в среде), предпочитающие, однако, аэробные условия. Клубеньковые бактерии, вышедшие из инфекционной нити, продолжают размножаться в ткани хозяина. Основная масса бактерий размножается в цитоплазме клетки, а не в инфекционной нити.

Наиболее интенсивно развиваются при кислотности почвы, близкой к нейтральной. Поэтому при посевах бобовых на кислых почвах наряду с инокуляцией семян необходимо известкование. Инокуляция без известкования оказывает очень слабое влияние на урожай и содержание белка.

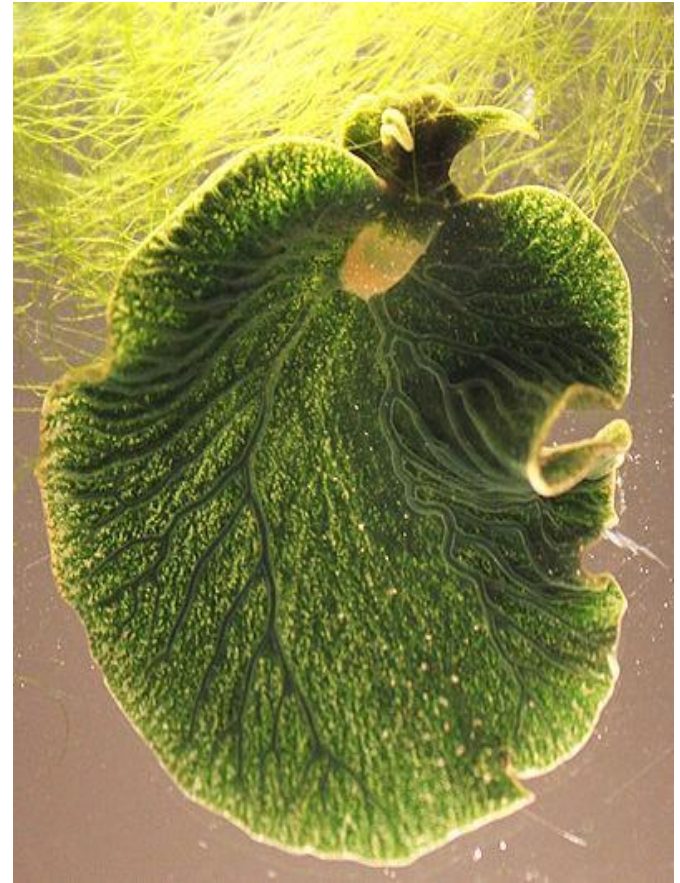
Клубеньковые бактерии способны при благоприятных условиях за один сезон накопить до 200-300 кг/га азота.

Молодые клубеньковые бактерии в чистой культуре на питательных средах обычно имеют палочковидную форму, размер палочек примерно 0,5-0,9 X 1,2-3,0 мкм, подвижные, размножаются делением.

Помимо клубеньковых бактерий, в почве живут и другие микроорганизмы, способные усваивать свободный азот воздуха; они обитают не на корнях растений, а вблизи них. Все остальные питательные вещества, необходимые этим микробам, они усваивают самостоятельно, а не за счет соков растения, как это присуще клубеньковым растениям. Важнейшим из живущих в почве микроорганизмов, способных усваивать азот атмосферы, является азотобактер. Эти бактерии могут жить при благоприятных условиях влажности, хорошем притоке воздуха, подходящих температуре и кислотности почвы.



Costasiella kuroshimae (морская овечка)



Elysia-chlorotica-body

На рисунках показаны яркие, но не часто обсуждаемые в научной литературе, примеры симбиоза некоторых животных с органеллами (хлоропластами) водорослей.

Costasiella kuroshimae (морская овечка) – брюхонгий моллюск. Этот слизняк, обитающий в Юго-Восточной Азии на глубине 10 метров. Когда эти «овечки» едят водоросли, то они высасывают из них хлоропласты и включают их в свои органы. Данный процесс – явление накопления хлоропластов водорослей в тканях организма, питающегося ими, называется клептопластия. По существу этот процесс превращает слизняков в солнечные батареи. Водоросли, за исключением хлоропластов, при этом перевариваются. В тканях хищника хлоропласты какое-то время фотосинтезируют, и продукты фотосинтеза используются хозяином. Однако со временем и хлоропласты перевариваются, поэтому костасиелла вынуждена пополнять собственные запасы хлоропластов.

В отличие от морской овечки другой слизняк *Elysia-chlorotica-body* более зависим от хлоропластов водорослей. По имеющимся сведениям, слизень *Elysia chlorotica* питается водорослями *Vaucheria litorea*. Он прокалывает оболочку клетки своей радулой и высасывает её содержимое. Почти всё содержимое клетки слизень переваривает, но хлоропласты водоросли оставляет нетронутыми, ассимилируя их в собственные клетки. Накопление слизи хлоропластов начинается сразу после метаморфоза личинки во взрослую особь, когда он переходит на питание водорослями.

Возвращаясь к симбиозу в целом, можно с большой долей вероятности допустить, что это явление в истории формирования биоты существовало всегда, однако его роль во времени менялась. На начальных ступенях возникновения и формирования живой материи, когда биологический компонент биогеоценозов только развивался, взаимная связь первых организмов была более тесной, что, вероятно, и обусловило устойчивость жизни в среде косной материи.

Несмотря на совершенно очевидную значимость симбиоза в процессе исторического развития жизни на Земле, этому явлению, относящемуся к важнейшим биологическим факторам, во многих магистральных направлениях биологической науки не уделялось должного внимания. Примером может быть генетика.

В разнообразных и порой очень опосредствованных проявлениях симбиоза остаётся много слабо изученных, иногда очень важных, частных случаев. Например, предполагается, но вовсе не утверждается, решающая роль эндосимбиоза в появлении на эволюционной арене эукариотов.

Не совсем понятно, как заново возникает новое сообщество мико- и фотобионта при появлении лишайников в тех местах, где их ранее не существовало, то есть, каким образом микобионт находит подходящего для него фотосинтезирующего компонента.

Недооценена роль симбиоза и в биогеоценологии. Ещё совсем недавно древесные растения подразделяли на микотрофные и не имеющие микоризы. В настоящее время утвердилось представление о том, что немикотрофных древесных растений просто не существует. Понимание самого биогеоценоза в результате этого существенно углубилось.

Трудно перечислить все нерешённые вопросы, относящиеся к науке о симбиозе, а ожидаемое их решение неизбежно приведёт к новым открытиям в общей биологии.