

УДК 581.557 : 582.28

Е. Ю. Благовещенская

## ЭНДОФИТ-РАСТЕНИЕ КАК СЛОЖНАЯ ДИНАМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

**Аннотация:** Эндوفитные грибы рода *Neotyphodium* бессимптомно заселяют многие виды злаков. Традиционно отношения гриба и растения в данном случае рассматриваются как мутуалистические (+/+). Но существуют данные и в пользу того, что гриб является антагонистом растения (-/+). Мы предлагаем рассматривать пару эндوفит-растение не как взаимодействующих объектов, а как единую динамическую систему, где «зараженное растение» – это организм с другими свойствами и признаками. При этом возможны переходы от более-менее уравновешенного состояния собственно «зараженного растения» к «псевдонезараженному растению» с родной стороны, если эндوفит переходит к латентному состоянию, и к «угнетенному паразитом растению», если состояние хозяина ухудшается и он не может сдерживать развитие гриба.

**Ключевые слова:** Эндوفит, *Neotyphodium*, симбиоз, мутуализм

E.Yu. Blagoveshchenskaya

## ENDOPHYTE-PLANT AS A COMPLEX DYNAMIC SYSTEM

**Summary:** Endophytic fungi *Neotyphodium* spp. asymptotically live in many cool-season grasses. The relations between fungus and plant are usually regarded as mutualistic (+/+) with such benefit to the host as higher resistance to different biotic and abiotic stresses. Also there are some data about antagonistic relations between these two symbionts (-/+). We considered host-endophyte association to be the single dynamic system, not two objects with any kind of relations. So "infected plant" is another organism with other properties. Different changes of the state are possible: from "infected plant" to "pseudo non-infected" or to "diseased". The endophyte could become latent and almost undetectable on the one hand, but it could act as an aggressive parasite to the weak host on the other.

**Keywords:** Endophyte, *Neotyphodium*, symbiosis, mutualism

### Введение. Кто такие эндوفитные грибы?

Эндوفитные грибы – это чрезвычайно интересная группа организмов, которая подробно изучается в настоящее время различными группами исследователей. Как следует из названия, эндوفитные грибы живут внутри тканей растений. Как правило, растение при этом не имеет симптомов заболевания, что отличает эти грибы от паразитов. Принято считать, что активное изучение

эндوفитов начинается с 1977 года, когда выходит статья, посвященная отравлениям коров (Васон et al., 1977). Выяснилось, что в траве, которой питались коровы, бессимптомно присутствовали грибы, вырабатывающие ядовитые алкалоиды. С тех пор уже более тридцати лет эндوفитные грибы злаков служат, наряду с лишайниками и микоризой, еще одним примером мутуалистических отношений грибов и растений. Преимущественно, это анаморфные виды рода *Neotyphodium* (некоторые из них имеют телеоморфы – из трибы

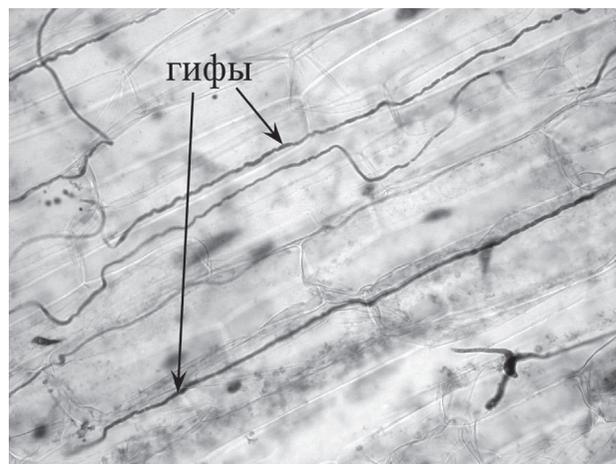


Рис. 1. Мицелий эндофитного гриба среди клеток растения-хозяина

Balansiae, сем. Clavicipitaceae, пор. Нуроcreales, п/отд. Pezizomycotina, отд. Ascomycota), которые живут в ассоциации с различными видами злаков. Мицелий гриба обычно пронизывает почти всю надземную часть растения (рис. 1), не разрушая его клетки.

Изучение истории вопроса показало, что ассоциация злаков с грибами, не вызывающими симптомов поражения и придающими хозяину токсичные свойства, была известна очень давно (Лисицын, 1915; Hofmeister, 1892, цит. по: Ячевский, 1933; Vogl, 1898, цит. по: Chai, Sticklen, 1998); ранее эндофиты просто не привлекали такого пристального внимания. Сейчас эндофиты известны не только для злаков, но и для многих других растений (Schulz, Boyle, 2006), но лидирующее положение в плане как изученности, так и интенсивности изучения по-прежнему занимает указанная выше группа.

Данная работа посвящена теоретическим аспектам взаимоотношений эндофитных грибов злаков с растениями-хозяевами и является результатом обобщений как различных литературных данных, так и собственного материала. Поскольку ассоциацию эндофит-растение принято считать мутуалистической, для начала следует немного разобраться с терминологией, с которой все оказывается не так просто.

## Что такое мутуализм?

Сами понятия «симбиоза» и «мутуализма» возникли еще XIX веке (DeBaу, 1879 цит. по Boucher et al., 1982), но, несмотря на это, их часто продолжают смешивать. Упрощенно говоря, симбиоз – это совместное существование, ко-

торое может быть мутуалистическим или нет, а мутуализм – это взаимовыгодное существование, которое может быть симбиотическим или не симбиотическим.

Наиболее известно определение, предложенное Одумом еще полвека назад (Odum, 1959). В его учебнике вводятся типы отношений между популяциями, обозначаемые знаками «+», «-» и «0». Мутуализм там дается как тип взаимодействия, при котором «growth and survival of both populations is benefited and neither can survive under natural conditions without the other» (связь популяций благоприятна для роста и выживания обеих, причем в естественных условиях ни одна из них не может существовать без другой). Такое определение, при всей красоте и четкости, имеет несколько подводных камней, которые достаточно легко заметить, но преодолеть которые достаточно сложно.

Во-первых, все приводимые типы взаимодействий даются только для популяций, в то время как далее начинается разговор о взаимодействии особей. В последующих работах тоже достаточно часто все переводится на взаимодействие двух конкретных организмов (например, Janzen, 1985). В этом есть определенная логика, так как достаточно сложно определить, в чем заключается польза для одной особи, но можно определить, в чем польза для популяции. Действительно, если что-то благоприятствует росту и развитию популяции, то можно говорить, что это «что-то» для популяции полезно. Но как определить пользу одного организма? По приросту биомассы? По длительности жизни? По числу потомков? По устойчивости к стрессам? По тому, насколько данный организм доволен собственной жизнью? Эти показатели, несомненно, являются очень важными, но они будут часто противоречить друг другу. Неудобство же «популяций» заключается в том, что для популяций угнетение и гибель отдельных особей является обыденным и необходимым процессом. Например, отношения «хищник-жертва» тоже можно считать взаимовыгодными и описывать их кодом «+/+».

Второй момент, который упоминается и Ю. Одумом, это то, что взаимодействия могут очень сильно отличаться на разных стадиях жизненного цикла «врагов» или «партнеров». На какой стадии оценивать взаимодействие? Например, многие паразитические грибы сначала стимулируют рост растения хозяина. Если мы не знаем финала истории, то такой контакт вполне можно считать мутуализмом – больные растения зеленее и мощнее здоровых... но впоследствии

поражение проявляется и может приводить даже к гибели хозяина.

Третье – невозможность раздельного существования в естественных условиях. В учебниках экологии обычно приводят три случая классического симбиоза с участием грибов – лишайники, микориза и «грибные сады» некоторых видов муравьев. По крайней мере, один из партнеров в каждой из этих ассоциаций способен существовать отдельно. Эта проблема снимается, если не требовать от мутуалистов невозможности раздельного существования, а довольствоваться тем, что по отдельности они живут хуже, чем вместе. Но даже в этом случае все не однозначно, и часто напоминает сбалансированный паразитизм, особенно в случае лишайников.

В целом стоит отметить, что исследований, посвященных мутуализму, в первой половине 20-го века было заметно меньше, чем работ, изучающих другие типы взаимодействий. С одной стороны, это связано с медленным накоплением фактического материала и различными методическими сложностями. Но недостаточный интерес к мутуализму в 20-м веке связывают также и с тем, что у его истоков стояли люди крайне левых взглядов (а именно П.А. Кропоткин), что дискредитировало эту тему на долгие годы (Boucher et al., 1982).

Тем не менее, в 1982 году выходит большая обобщающая статья, посвященная экологии мутуализма (Boucher et al., 1982). В этой статье авторы определяют мутуализм как обмен какой-либо «выгодой» (benefit). В качестве выгоды могут выступать: 1) снабжение различными питательными и другими необходимыми веществами; 2) защита; 3) транспорт. Мутуализм может быть прямым или косвенным, в зависимости от того, присутствует ли физический контакт. Примеры косвенного мутуализма – это случаи «враги врагов», «друзья друзей», «непрямой защиты» и пр. Прямой мутуализм в свою очередь подразделяется на симбиотический (совместное существование партнеров) и несимбиотический (партнеры существуют отдельно). Например, случаи прямого несимбиотического мутуализма являются опыление. Такая классификация упорядочивает известные явления и вносит ясность во многие теоретические аспекты подобных взаимодействий. Несмотря на это нетрудно заметить, что спорные моменты, указанные выше, никуда не делись. Эта фраза справедлива и по отношению ко второй классической работе выходящей почти в то же время (Janzen, 1985), где разбирается множество различных случаев мутуализма, гово-

рится о его важности в природе, но база, подведенная Ю. Одумом, не подвергается пересмотру или переосмыслению.

Фактически, исследователи разных стран сейчас преодолели этап сбора первичных данных. Всеми признается безусловная ценность данного вопроса, как с практической, так и теоретической точек зрения. Активно разрабатываются вопросы коэволюции различных организмов, в частности организмов, связанных мутуалистическими отношениями (Каратыгин, 1993; Проворов, 2001; Bronstein, 2001).

Но все чаще в настоящее время возникает вопрос о том, что такое хорошо, и что такое плохо. При внимательном рассмотрении случаев мутуализма, все чаще в них обнаруживают черты антагонизма. Любое взаимодействие представляется как смесь конфликтующих и перекрывающихся интересов. Одно из возможных решений – это введение цены партнерства. Контакт рассматривается как «опасная связь», где можно получить выгоду, но есть и большие риски, и определенные потери (van Baalen, Jansen, 2001; Bronstein, 2001). Ассоциации партнеров, которые «научились» не сильно вредить друг другу (враг врагу?) могут эволюционировать в достаточно сложные системы, представленные в современном мире, например, эукариотической клеткой. Но если хозяин настолько «привык» к паразиту, что уже не может без него существовать, можно ли называть такое взаимодействие мутуализмом? Быть может, если бы данный вид никогда не контактировал с этим паразитом, сейчас он был бы успешнее?

Никто не подвергает сомнению, что мутуализм – это взаимовыгодное существование партнеров. Но споры о том, как определить эту самую выгоду, продолжаются до сих пор. Есть и еще одно усложнение данной проблемы. Исследователи соглашаются, что взаимодействия видов зависят от многих условий. Но когда мы рассматриваем чей-то контакт (или реакцию на отсутствие контакта), мы можем смотреть в разном временном масштабе. Эффект одного и того же партнерства может быть различным, в зависимости от того, изучаем ли мы происходящее через час, через год или через десятки поколений. Это т.н. «ближний» и «предельный» мутуализмы («proximate mutualism» и «ultimate mutualism» соответственно; de Mazancourt et al., 2005).

Теперь, когда мы обозначили большинство подводных камней в рассматриваемой теме, перейдем к взаимоотношениям растения-хозяина с грибом-эндофитом.

## Растение и эндوفит: взаимовыгодное сотрудничество

Многими авторами показано, что зараженные эндوفитами растения часто имеют более высокие показатели развития, чем незараженные. В различных экспериментах было показано, что у злаков, имеющих эндосимбионта, увеличивается биомасса растения и интенсивность кущения (Latch et al., 1985b; Schmidt, 1993, цит. по: Malinowski et al., 1997), количество семян (Rice et al., 1990; Bier, 1995, цит. по: Clay, 1998).

Проанализируем взаимодействие растения и эндوفитного гриба на двух уровнях: организменном и популяционном.

Рассмотрим сначала события, протекающие в отдельном растении. Гриб получает от хозяина питательные вещества, но, как было сказано выше, при этом не убивает и не повреждает растительные клетки. Клетки растения-хозяина, соседствующие с мицелием, выглядят нормально и не отличаются от других даже по ультратонкому строению (Moon et al., 2002). Механизм питания эндوفитных грибов до сих пор остается неизвестным.

Эндوفитные грибы способны вырабатывать спектр алкалоидов, токсичных как для различных млекопитающих, так и для насекомых. Всего существует четыре основные группы алкалоидов, продуцируемых эндوفитами (Bush et al., 1997). Концентрация алкалоидов очень сильно варьирует и зависит от условий окружающей среды (Agee, Hill, 1994), генотипа растения-хозяина (Agee, Hill, 1994; Easton et al., 2002; Hill et al., 1991) и от локализации в растении (Siegel et al., 1990). Со временем концентрация грибных алкалоидов в растении может существенным образом меняться (Rottinghaus et al., 1991; Welty et al., 1994). Эти алкалоиды делают растение-хозяина токсичным для крупного рогатого скота, насекомых, птиц и грызунов (Ahnad et al., 1986; Read, Camp, 1986; Foot et al., 1987; Pelton et al., 1991; Knoch et al., 1993; Bacon et al., 1997; Richmond, Shetlar, 1999; Bouton et al., 2002), тем самым защищая его от выедания. Также было показано, что зараженные растения более устойчивы к различным абиотическим стрессам, особенно к засухе (Arachevaleta et al., 1989; Malinowski et al., 1997; Malinowski et al., 1999). В качестве возможных агентов влияния эндوفита на рост и водный баланс растения-хозяина указывались различные осмотически активные вещества: маннит и арабит (многоатомные спирты), водорастворимые сахара (Richardson et al., 1992), пролин и другие ами-

нокислоты, лолиновые алкалоиды (Malinowski, Belesky, 2000). Большое значение, возможно, имеют и гормоны (Porter et al., 1977, de Battista et al. 1990; Richardson et al., 1993).

Несмотря на то, что синтез алкалоидов грибом может нарушать азотный обмен растения (Faeth, 2002), выгода обоих организмов от партнерства очевидна: гриб получает убежище и пищу, растение получает защиту.

Если мы будем рассматривать популяции, то картина получится похожей. Горизонтальная передача инфекции от растения к растению отсутствует. Единственная возможность для гриба увеличить свою численность связана с размножением растения-хозяина. Либо происходит вегетативное размножение зараженного растения, либо происходит вертикальная передача инфекции от материнского растения к дочернему. При развитии генеративных побегов мицелий заходит в стебель и далее в развивающееся семя (Philipson, Christey, 1986; White et al., 1991); когда семя прорастает, молодой проросток оказывается пронизан грибными гифами. Таким образом, само существование этих грибов напрямую зависит от благосостояния и успешности хозяев. Зараженные растения, с другой стороны, получают конкурентное преимущество перед незараженными. Причем здесь играют роль как прямое конкурентное взаимодействие с другими растениями (Percival, Duder, 1983; Chestnut et al., 1991; Marks et al., 1991; Mathews, Clay, 2001), так и повышенная устойчивость к различным биотическим и абиотическим стрессам, которая уже обсуждалась выше. Таким образом, взаимодей-

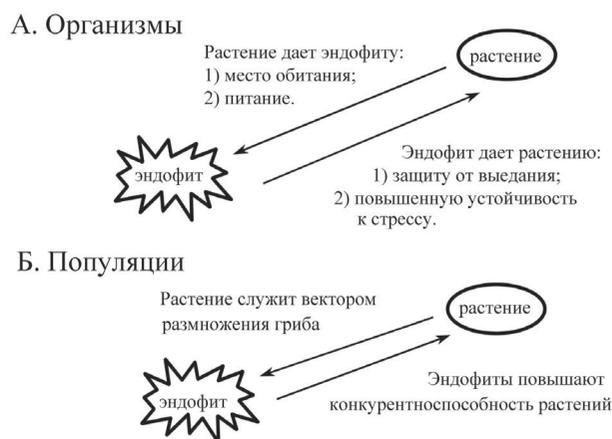


Рис. 2. Схема взаимодействия эндوفита и растения на организменном и популяционном уровнях

ствия популяций мы вполне можем описывать кодом «+/+».

И на организменном и на популяционном уровне данная ассоциация удовлетворяет понятию «мутуализм». Схематично эти отношения на обоих уровнях представлены на рис. 2.

### **Растение и эндофит: невыгодное сотрудничество?**

На самом деле отношения между симбионтами оказываются не столь однозначными. Оказалось, что далеко не всегда эндофиты продуцируют алкалоиды. Возможно, что большинство эндофитных грибов как раз никаких токсичных веществ не образуют, и именно в силу этого они не были ранее обнаружены (Faeth, 2002). А если гриб и продуцирует алкалоиды, тем самым он отбирает у растения азот, который мог бы уйти на другие нужды растения, и это снова вопрос о цене защиты. С засухой тоже не всегда все ясно (Hesse et al., 1999). Иногда не обнаруживается разницы в урожае между зараженными растениями и незараженными (Siegel et al., 1984; Vaert et al., 1994). И даже может наблюдаться обратная ситуация, когда растение лучше живет и размножается в отсутствие эндофита (Faeth, 2002; Faeth, Sullivan, 2003).

В работе У. Хессе с соавторами (Hesse et al., 2000) изучали влияние эндофита *N. lolii* на урожай семян многолетнего райграса (*Lolium perenne* L.). Растения пяти генотипов показали значимое увеличение урожая в присутствии эндофита, для двух генотипов ситуация оказалась прямо противоположной, а урожай растений еще двух генотипов никак не зависел от присутствия или отсутствия в них эндофитных грибов.

В условиях разной обеспеченности проростков минеральным питанием влияние эндофитного гриба различается. Если питательных веществ достаточно, то зараженные проростки имеют большую биомассу, но если питания им не хватает, ситуация меняется на обратную (Cherlick et al., 1989). В некоторых ситуациях эндофиты способны вести себя как настоящие паразиты (West et al., 1995, цит. по: Faeth, 2002). Особенно сильно это проявляется в условиях сильного стресса, при ослабленном состоянии растения-хозяина (Schulz, Boyle, 2006).

В связи с вышесказанным в последнее время разрабатывают теорию о сбалансированном паразитизме эндофитных грибов на растении.

Но с другой стороны, и «мутуализм» и «паразитизм» – это лишь модели, созданные человеком

для удобства описания процессов, происходящих в живой природе. На самом деле вопрос выбора модели – во многом лишь вопрос удобства использования. Поэтому попробуем посмотреть на эту ситуацию под другим углом зрения, не акцентируя внимания на том, является ли наш объект паразитом или мутуалистом.

### **Эндофит и растение: отсутствие сотрудничества**

Попробуем сначала сконцентрировать свое внимание на самом эндофите и описать экологическую нишу данного организма. Экологическая ниша – это положение организма в сообществе и в экосистеме, вытекающее из его поведения, структурных и физиологических характеристик (Odum, 1959). Понятие «экологической ниши» включает местообитание организма, его трофическую функцию и положение относительно градиентов внешних факторов – температуры, влажности, pH и пр. Для гриба экологическая ниша практически полностью сводится к растению-хозяину: в нем он живет, им питается, через него действуют все факторы внешней среды – такие как свет, температура, активность воды и т.д.

Растение для эндофита в первую очередь не партнер, а местообитание. Да, он не может жить без растения, но лишь из-за того, что это единственная среда обитания, к которой он приспособлен. Во вторую очередь растение – это источник пищи. Трофическая специализация у гриба очень узкая, будучи облигатным биотрофом он может питаться только живым растением. Гибель растения будет означать и гибель гриба. Но за годы эволюции гриб настолько приспособился к обитанию в растении, что не вызывает явных повреждений, не образует гаусторий – питающих выростов гиф, характерных для многих паразитических грибов. Жизнь эндосимбионта протекает в достаточно стабильных условиях, и в такой ситуации выглядит вполне обоснованной потеря полового размножения и переход исключительно к вертикальной передаче инфекции. Действительно, для гриба, не способного существовать вне растения, единственный надежный путь – это заражение развивающихся семян. Тем самым его потомки снова попадают в благоприятные условия для роста и развития.

Перейдем к рассмотрению второго компонента системы – растения. Внешняя среда зараженного растения точно такая же как и у незараженного. Но меняется само растение. Как бы ни развивались отношения хозяина и симбионта, грибной мицелий будет выделять те или

иные метаболиты, которых бы в незараженном растении не было. Меняется внутренняя среда растения, его клетки начинают реагировать на новые биохимические сигналы. В зависимости от генотипов растения и гриба, их возраста и условий внешней среды эти изменения могут быть выражены сильнее или слабее, но в любом случае мы можем утверждать, что при наличии развитого внутритканевого мицелия физиолого-биохимические процессы растения поменяются и это будет уже немного другой организм. Есть, например, данные, что зараженные растения отличаются от незараженных и по химическому составу: в них повышены концентрации азота и магния (Vazquez de Aldana et al., 1999), снижена концентрация меди (Dennis et al., 1998).

Это означает, что такое растение может по-иному реагировать на факторы внешней среды. У него может по-другому идти развитие вегетативных и генеративных побегов. Оно будет иначе реагировать на стресс. Будет ли такое растение выгодно отличаться от незараженных по биомассе надземной части или по каким-то другим показателям – это вопрос каждого конкретного случая.

Гриб для растения – фактор изменения. Зараженное растение – другое растение.

### Эндوفит-растение: динамическая система

Более перспективным кажется такой подход, при котором эндوفит и растение рассматриваются не как два взаимодействующих объекта, а как единая динамическая система. Необходимо подчеркнуть именно то, что такая ассоциация динамична, подвижна, способна к изменениям; это является ее основным свойством. Это не застывшая во времени и пространстве форма, а нечто истинно живое.

Выделим основные направления, в которых могут происходить колебания данной системы. Во-первых, может произойти сильное развитие грибного мицелия и фактический переход его к настоящему паразитированию. Вероятно, такое развитие событий произойдет в ослабленных растениях, но нельзя исключать и того, что и в хорошо развитом здоровом растении гриб способен агрессивно использовать ресурсы хозяина, вызывая угнетение его роста. С другой стороны, можно предположить, что гриб способен переходить в латентное, скрытое состояние, когда мицелий будет присутствовать лишь в ничтожной части организма растения. В таком случае эндوفит может долго присутствовать в неактивном состоянии

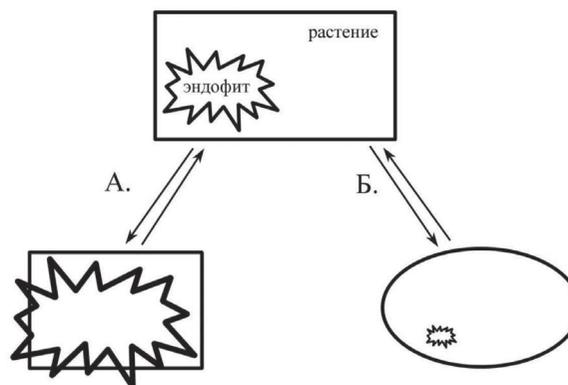


Рис. 3. Динамическая модель взаимодействия эндوفита и растения

и проявиться неожиданно в ответ на какие-либо изменения внешнего (или внутреннего) мира. Схематично подобные колебания представлены на рис. 3.

Подобная схема позволяет объяснить целый ряд сложных моментов в наблюдениях за эндوفитными грибами. Во-первых, на эту схему сразу укладывается тот факт, что зараженные растения могут иметь как лучшие показатели, так и худшие (по сравнению с незараженными). А результаты подобного рода публикуются чуть ли не самого начала активного изучения эндوفитов (Cheplick et al., 1989; Rice et al., 1994; Hesse et al., 2000; Vicari et al., 2002). Подобные данные обычно объясняют тем, что присутствие эндوفита может быть выгодно хозяину лишь в определенном диапазоне условий, или, если неоднозначные данные получают при одинаковых условиях, тем, что не в каждой паре эндوفит и хозяин «подходят» друг другу. Если же рассматривать эндوفит и растение не как два взаимодействующих объекта, а как единую ассоциацию, то надобность в подобных оговорках отпадает сама собой. В качестве иллюстрации неоднозначного влияния эндوفитов на растения приведем распределение массы семян у зараженных и незараженных растений (рис. 4). Эти данные получены в результате полевого опыта по наблюдению за растениями овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) районированного сорта ВИК 5, часть из которых была предварительно заражена эндوفитным грибом (неопубликованные данные).

Из графика видно, что зараженные и незараженные растения имеют практически одинаковое распределение массы семян. Различия существуют только для «сильных» растений, в интервале квантилей 0,6 – 0,9. При сравнении таких расте-

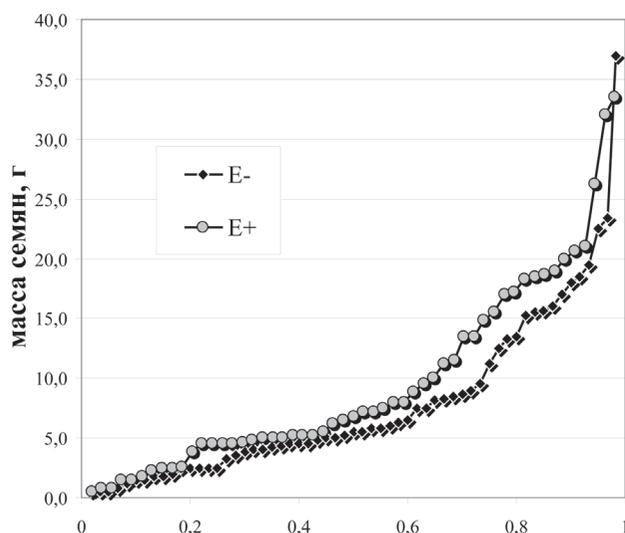


Рис. 4. Выборочные функции распределения массы урожая семян зараженных (E+) и не зараженных (E-) растений

ний заметно преимущество зараженных. То есть, влияние эндофита присутствует, но выражено оно не для всех растений. Возможно, в других погодных условиях мы получили бы заметное отрицательное или положительное влияние эндофита на массу семян для всех растений, но здесь этого не наблюдается.

Данная схема объясняет также причину быстрого изменения зараженности на полях. Действительно, многие растения могут быть мнимо незараженными, давая в изменившихся условиях зараженные побеги. Обычно, при исследовании уровня зараженности на поле, не вычлениют отдельные растения, а смотрят долю зараженных побегов от числа собранных (т.е., берут смешанный образец). В ряде задач используют косвенные методы, например, определение концентрации определенных алкалоидов в навеске растений, и тоже работают со смешанными образцами.

Подробное изучение отдельных растений сопряжено с большими методическими сложностями, при этом были веские основания предполагать, что эндофитное заражение является системным. Но исследование зараженности отдельных растений показало, что это не так (Благовещенская и др., 2008). Мы проанализировали распространение эндофитного мицелия, и обнаружили, что зараженные особи могут давать побеги, свободные от мицелия. В течение ряда лет наблюдений одно и то же растение весной образует незараженные побеги, а к концу лета — зараженные. На «активизацию» гриба могут влиять различные факторы. Например, в отдельном вегетационном опыте по-

казано, что на развитие мицелия в растении положительно влияет дефицит воды (Благовещенская, 2006).

Но в данном контексте важнее всего сам факт того, развитие мицелия в растении не является системным, что эндофит действительно может присутствовать в растении в латентном состоянии, и что зараженность растения может меняться со временем.

## Кто такие эндофиты?

Эндофитные грибы могут паразитировать на растении. Но это не паразиты в классическом смысле этого слова. Эндофиты могут оказываться очень выгодными для растения. Но, строго говоря, мутуалистами они не являются. Присутствие эндофита может быть для растения практически безразлично. Но на комменсализм это тоже не похоже.

Растение и гриб находятся на различных организационных уровнях и термины, описывающие взаимодействие объектов оказываются неудобными. Возможно, стоит вернуться к термину «симбионт», не придавая ему окраски хорошо/плохо? Вероятно, все будет зависеть от целей, к которым стремится исследователь, и от задач, которые он перед собой ставит.

Если рассматривать эндофит и растение как единую динамическую систему, это позволит свести в единую схему все имеющиеся противоречивые данные, это открывает новые перспективы для людей, работающих в данном направлении, и, возможно, это позволит по-новому взглянуть на многие другие объекты.

## Литература

- Благовещенская Е.Ю. Эндофитные грибы злаков. Диссертация на соискание уч. степени канд. биол. наук. Москва, МГУ. 2006. 138 с.
- Благовещенская Е.Ю., Костенко Н.Ю., Разгуляева Н.В. Динамика зараженности эндофитным грибом *Neotyphodium uncinatum* отдельных растений овсяницы луговой (*Festuca pratensis*) // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42. Вып. 3. С. 278-286.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат. 1993. 116 с.
- Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 6. С. 472-495.
- Лисицын Ф. Отравление лошадей семенами ядовитого плевела (*Lolium temulentum*) // Ветеринарный врач. 1915. С. 3-6.

Ячевский А.А. Основы микологии. М.-Л.: Государственное издательство колхозной и совхозной литературы. 1933. 1036 с.

Agee C.S., Hill N.S. Ergovaline variability in Acremonium-infected tall fescue due to environment and plant genotype// Crop. Sci. 1994. V. 34. P. 221-226.

Ahnad S., Johnson-Cicalese J.M., Dickson W.K., Funk C.R. Endophyte-enhanced resistance in perennial ryegrass to the bluegrass billbug, *Sphenophorus parvulus*// Entomol. exper. appl. 1986. V. 41. P. 3-10.

Arachevaleta M., Bacon C.W., Hoveland C.S., Radcliffe D.E. Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress// Agron. J. 1989. V. 81. P. 83-90.

van Baalen M., Jansen V.A.A. Dangerous liaisons: the ecology of private interest and common good// Oikos. 2001. V. 95. P. 211-224.

Bacon C.W., Porter J.K., Robbins J.D., Luttrell E.S. *Epichloë typhina* from toxic tall fescue grasses// Appl. Environ. Microbiol. 1977. V. 34. P. 576-581.

Bacon C.W., Richardson M.D., White J.F., Jr. Modification and uses of endophyte-enhanced turfgrasses: A role of molecular technology// Crop. Sci. 1997. V. 37. P. 1415-1425.

Baert J., Verbruggen I., Carlier L. About the ryegrass endophyte (*Acremonium lolii*) in Belgium// Grassland and society. Wageningen. 1994. P. 142-144.

de Battista J.P., Bacon C.W., Severson R., Plattner R.D., Bouton J.H. Indole acetic acid production by the fungal endophyte of tall fescue// Agron. J. 1990. V. 82. P. 878-880.

Bier J. Relationship between transmission mode and mutualism in the grass-endophyte system. Ph.D. Dissertation, Indiana University, Bloomington. 1995.

Boucher D.H., James S., Keeler K.H. The ecology of mutualism// Ann. Rev. Ecol. Syst. 1982. V. 13. P. 315-347.

Bouton J.H., Latch G.S.M., N.S. Hill., Hoveland C.S., McCan M.A., Watson R.H., Parish J.A., Hawkins L.L., Thompson F.N. Reinfection of tall fescue cultivars with non-ergot alkaloid-producing endophytes// Agron. J. 2002. V. 94. P. 567-574.

Bronstein J.L. The Costs of Mutualism// Am. Zool. 2001. V. 41. P. 825-839.

Bush L.P., Wilkinson H., Schardl C.L. Bioprotective alkaloids of grass-fungal endophyte symbioses// Plant Physiol. 1997. V. 114. P. 1-7.

Chai B., Sticklen M.B. Applications of biotechnology in turfgrass genetic improvement// Crop. Sci. 1998. V. 38. P. 1320-1338.

Cheplick G.P., Clay K., Marks S. Interactions between infection by endophytic fungi and nutrient limitation in the grasses *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*// New Phytol. 1989. V. 111. P. 89-97.

Chestnut A.B., Fribourg H.A., McLaren J.B., Thompson R.W., Carlisle R.J., Gwinn K.D., Dixon M.C., Smith

M.C. Effects of endophyte infestation level and endophyte-free tall fescue cultivar on steer productivity// Tenn. Farm Home Sci. 1991. V. 160. P. 38-44.

Clay K. Fungal endophyte infection and the populations dynamics of grasses. In: G.P. Cheplick (ed.). Population biology of grasses. Cambridge university press, 1998. P. 255-285.

DeBary A. Die Erscheinung der Symbiose. Strasburg: Karl. J. Trubner. 1879.

Dennis S.B., Allen V.G., Saker K.E., Fontenot J.P., Ayad J.Y.M., Brown C.P. Influence of *Neotyphodium coenophialum* on copper concentration in tall fescue// J. anim. Sci. 1998. Vol. 76. P. 2687-2693.

Easton H.S., Latch G.C.M., Tapper B.A., Ball O.J.P. Ryegrass host genetic control of concentrations of endophyte-derived alkaloids// Crop. Sci. 2002. V. 42. P. 51-57.

Faeth S.H. Are endophytic fungi defensive plant mutualists?// Oikos. 2002. V. 98. P. 25-36.

Faeth S.H., Sullivan T.J. Mutualistic asexual endophytes in a native grass are usually parasitic// Am. Nat. 2003. V. 161. P. 310-325.

Foot J.Z., Heazlewood P.G., Saul G.R. The effect of the perennial ryegrass endophyte (*Acremonium lolii*) on intake and grazing time by sheep// Herbivore Nutrition Research. 1987. P. 39-40.

Hesse U., Schöberlein W., Diepenbrock W., Wittenmeyer L., Merbach W. Untersuchungen zu Wachstum und Entwicklung von *Lolium perenne*-Genotypen mit und ohne *Neotyphodium*-Endophyten unter Wasserstreß// Mitt. Ges. Pflanzenbauwiss. 1999. Bd. 12. S. 227-228.

Hesse U., Förster K., Schöberlein W., Diepenbrock W. Einfluss des Endophyten *Neotyphodium lolii* auf den Samernertrag von *Lolium perenne*-Genotypen. In: Bericht über die Arbeitstagung der Vereinigung österreichischer Pflanzenzüchter.- Irdning, 2001; 2000. S. 135-138.

Hill N.S., Parrott W.A., Pope D.D. Ergopeptide alkaloid production by endophytes in a common tall fescue genotype// Crop. Sci. 1991. V. 31. P. 1545-1547.

Hofmeister F. Archiv Exper. Pathologie, XXX, p. 202, 1892.

Janzen, D.H. The natural history of mutualisms. In: Boucher D.H., ed. The biology of mutualism. Oxford University Press; New York: 1985. pp. 40-99.

Knoch T.R., Faeth S.H., Arnott D.L. Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert seed-harvesting plants// Oecologia. 1993. V. 95. P. 470-473.

Latch G.C.M., Hunt W.F., Muksgrave D.R. Endophytic fungi affect growth of perennial ryegrass// New Zealand J. agr. Res. 1985b. V. 28. P. 165-168.

Malinowski D.P., Belesky D.P. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of draught and mineral stress tolerance// Crop. Sci. 2000. V. 40. P. 923-940.

Malinowski D.P., Leutschmann A., Schmidt D., Nosberger J. Growth and water status in meadow fescue is

affected by Neotyphodium and Phialophora species endophytes// *Agron. J.* 1997. V. 89. P. 673-678.

*Malinowski D.P., Brauer D.K., Belesky D.P.* The endophyte Neotyphodium coenophialum affects root morphology of tall fescue grown under phosphorus deficiency// *J. Agron. Crop. Sci.* 1999. V. 183. P. 53-60.

*Marks S., Clay K., Cheplick G.P.* Effects of fungal endophytes on interspecific and intraspecific competition in the grasses *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne*// *J. appl. Ecol.* 1991. V. 28. P. 194-204.

*Mathews J.F., Clay K.* Influence of fungal endophyte infection on plant-soil feedback and community interactions// *Ecology.* 2001. V. 82. P. 500-509.

*de Mazancourt C., Loreau M., Dieckmann U.* Understanding mutualism when there is adaptation to the partner// *J. of Ecology.* 2005. V. 95. P. 305-314.

*Moon C.D., Miles C.O., Järlfors U., Schardl C.L.* The evolutionary origins of three new Neotyphodium species from grasses indigenous to the southern hemisphere// *Mycologia.* 2002. V. 94. P.694-711.

*Odum E.P.* Fundamentals of ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Philadelphia and London: W.B. Saunders Company. 1959. 546 p.

*Pelton M.R., Fribourg H.A., Laundre J.W., Reynolds T.D.* Preliminary assessment of small wild mammal populations in tall fescue habitats// *Tenn. Farm Home Sci.* 1991. V. 160. P. 68-71.

*Percival N.S., Duder F.R.* A comparison of perennial grasses under sheep grazing on the Central Plateau// *Proc. New Zealand Grassl. Assoc.* 1983. V. 44. P. 81-90.

*Philipson M.N., Christey M.C.* The relationship of host and endophyte during flowering, seed formation, and germination of *Lolium perenne*// *New Zealand J. Bot.* 1986. V. 24. P. 125-134.

*Porter J.K., Bacon C.W., Robbins J.E., Himmelsbach D.S., Higman H.C.* Indole alkaloids from *Balansia epichloe* (Weese)// *J. Agric. Food Chem.* 1977. V. 25. P. 88-113.

*Read J.C., Camp B.J.* The effect of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* in tall fescue on animal performance, toxicity and stain maintenance// *Agron. J.* 1986. V. 78. P. 848-850.

*Rice J.S., Pinkerton B.W., Stringer W.C., Undersander D.J.* Seed production in tall fescue as affected by fungal endophyte// *Crop Sci.* 1990. V. 30. P. 1303-1305.

*Rice J.S., Ferguson N.H., Pinkerton B.W., Stringer W.C.* Alteration of phenotypic variance by the endophyte of tall fescue// *Crop Sci.* 1994. V. 34. P. 1487-1489.

*Richardson M.D., Chapman G.W., Jr., Hoveland C.S., Bacon C.W.* Sugar alcohols in endophyte-infected tall fescue under drought// *Crop Sci.* 1992. V. 33. P. 145-149.

*Richardson M.D., Hoveland C.S., Bacon C.W.* Photosynthesis and stomatal conductance of symbiotic

and nonsymbiotic tall fescue // *Crop. Sci.* 1993, V. 33. P. 145-149.

*Richmond D.S., Shetlar D.J.* Larval survival and movement of bluegrass webworm in mixed stands of endophytic perennial ryegrass and Kentucky bluegrass// *J. econ. Entomol.* 1999. V. 92. P. 1329-1334.

*Rottinghaus G.E., Garner G.B., Cornell C.N., Ellis J.L.* HPLC method for quantifying ergovaline in endophyte-infested tall fescue: Seasonal variation of ergovaline levels in stems with leaf sheath, leaf blades, and seedheads// *J. Agric. Food Chem.* 1991. V. 39. P. 112-115.

*Schmidt D.* Effects of *Acremonium uncinatum* and Phialophora-like endophyte on vigour, insect and disease resistance of meadow fescue. P.185-187. In D.E. Hume et al. (ed.) *Proc. Int. Symp. on Acremonium/Plant Interactions*, 2<sup>nd</sup> Palmerston North. 4-6 Feb. 1993. AgResearch. Grasslands Rec. Ctr., Palmerston North.

*Schulz B., Boyle C.* The endophytic continuum// *Mycol. Res.* 2006. V. 109. P. 661-686.

*Siegel M.R., Johnson M.C., Varney D.R., Nesmith W.C., Buckner R.C., Bush L.P., Burrus P.B., Jones T.A., Boling J.A.* A fungal endophyte in tall fescue: incidence and dissimulation// *Phytopathology.* 1984. V. 74. P. 932-937.

*Siegel M.R., Latch G.C.M., Bush L.P., Fannin F.F., Rowan D.D., Tapper B.A., Bacon C.W., Johnson M.C.* Fungal endophyte-infected grasses: alkaloid accumulation and aphid response// *J. Chem. Ecol.* 1990. V. 16. P. 3301-3315.

*Vazquez de Aldana B.R., Garcia Criado B., Zabalgogezcoa I., Garcia Ciudad A.* Influence of fungal endophyte infection on nutrient element content of tall fescue// *J. Plant Nutr.* 1999. V. 22. P. 163-176.

*Vicari M., Hatcher P.E., Ayres P.G.* Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore// *Ecology.* 2002. V. 83. P. 2452-2464.

*Vogl. A.* Mehl und die anderen Mehlprodukte der Cerealen und Leguminosen// *Z.Nahrungsm. Unters. Hyg. Warenkd.* 1898. V. 12. P. 25-29.

*Welty R.E., Craig A.M., Azevedo M.D.* Variability of ergovaline in seeds and endophyte infection in seeds among endophyte-infected genotypes of tall fescue// *Plant Disease.* 1994. V. 78. P. 845-849.

*West C.P., Elberson H.W., Elmi A.A., Buck G.W.* *Acremonium* effects on tall fescue growth: parasite or stimulant?// *Proc. 50<sup>th</sup> South Pasture & Forage Crop Improve. Conf.* 1995. P. 102-111.

*White J.F., Jr., Morrow A., Morgan-Jones G., Champless D.* Endophyte-host associations in forage grasses. XIV. Primary stromata formation and seed transmission in *Epichloë typhina*: developmental and regulatory aspects// *Mycologia.* 1991. V. 83. P. 72-81.