

Endofüüdid – endosümbioosi käigus antagonistist mutualistiks

Bellis Kullman

Hannes Sirkel

Käesolevas töös teeme katse vaadelda taimede ja seente vahelisi suhteid ja nende võimalikke arengusuundi lähtudes vastastikuse kasu saamisest. Tahame näidata, et kasu saamine pole oluline mitte üksnes indiviidile, vaid et kasu saamine, kohastumine toimub ökosüsteemi tasemel, tagades harmoonilise, tasakaalustatud kooseksisteerimise.

Alates 1879. aastast, kui Heinrich Anton de Bary kirjeldas sümbioosi kui „erinevate organismide koos elamist” (Rodriguez *et al.* 2008), on avastatud rida erinevaid sümbiootilisi elustiile, mis põhinevad kohasuse (*fitness*) suurendamisel ehk vastastikusel kasul makroskoopiliste peremeeste ja mikroskoopiliste sümbiontide vahel. Juba 1866. aastal oli De Bary defineerinud endofüütidena kõik organismid, kes koloniseerivad sisemisi taimekudesid (Selvanathan *et al.* 2011). Rohkem kui sada aastat kestnud uuringuid viitavad sellele, et enamuse, kui mitte kõik taimed looduslikes ökosüsteemides on sümbiootilistes suhetes mükoriisete ja/või endofüütsete

seente ning teiste mikroorganismidega (Petrini 1986; Rodriguez *et al.* 2008; Cairney 2000; Smith & Read 2008), mõjutades dünaamikat taimepopulatsioonides, kooslustes ja ökosüsteemides (Saikkonen *et al.* 1998). Terminit endofüütsed seemed kasutatakse mükoloogide poolt kõikide seente kohta, keda leitakse elusate nähtavate haigussümptomiteta taimede kudedest. Kolonisatsioon võib olla inter- või intratsellulaarne, lokaalne või süsteemne (Schulz & Boyle 2005).

Fossiilsed andmed Alam-Devonist ja Karbonist (Krings *et al.* 2012) viitavad sellele, et taimed on olnud seotud endofüütsete ja mükoriissete seentega juba rohkem kui 400 miljonit aastat, alates ajast mil tekkisid esimesed maismaataimed, mängides tähtsat osa nende evolutsioonis. Arvatakse, et sümbioos vetikate ja nende seentest kaaslaste vahel võis olla üheks oluliseks eeltingimuseks maismaataimede väljakujunemisel (Krings 2007; Krings *et al.* 2012).

Endofüütseid seeneliike on arvatavalt rohkem kui üks miljon, seega 10 korda rohkem kui siiani kirjeldatud seeneliike kokku (Dreyfuss & Chapela 1994). Erinevalt mükoriissetest seentest, kes asustavad taime juuri, kasvades taime risosfääris, võivad endofüüdid kasvada nii juures (seda küll vähemal määral), varres kui ka lehtedes, asustades rohkem taime maapealset osa (Saikkonen *et al.* 1998). Taimede maapealseid osi koloniseerivad endofüüdid erinevad mükoriissetest seentest peamiselt taimeväliste hüüfide puudumisest (Saikkonen *et al.* 1998). Oletuslikult leidub endofüüte kõigis taimedes, neil on suur liigiline mitmekesisus ja samas peremehes võib neid koos olla mitu eri liiki (Arnold *et al.* 2000).

Sarnaselt mitokondri sümbiogeneetilise tekkega bakterist, on ka endosümbiontne seen taimes endofüüdina elades omandanud mitmeid taimele olulisi funktsioone. Näiteks

toodavad nad taimetele kasulikke aineid kaitseks herbivooride vastu (Cheplick & Clay 1988) ja tõstavad taime soola-, põua- ja külmakindlust (Redman *et al.* 2011; Scott 2001; vaata ülevaateartiklit Cheplick 2011). Seene ja taime omavahelised suhted on muutunud mõnel juhul nii täiuslikuks, et neil on isegi ühine levis – taime kannab seene hüüfe edasi oma seemnetega. Mikroskoobis vaadatuna võiks seene hüüfe seemnes pidada rakusisesteks organellideks. Selline seen on kaotanud oma iseseisva eksistentsi. Enamasti saab teda kasvatada puhaskultuuris, nii nagu inim- ja taimerakke, kuid ta ei paljune enam sugulisel teel. Sellisel juhul on taime ja seene areng toimunud integratsiooni ja koostöö suunas.

Vaatleme kottseente perekonda *Epichloë* sugukonnast tungalteralised (*Clavicipitaceae*) koos selle anamorfse perekonnaga *Neotyphodium*, kuhu kuuluvad ühed enim uuritud endosümbiontsed endofüütsed seened (Schardl 1996; Saikkonen *et al.* 1998; Scott 2001; Clay & Schardl 2002; Schardl *et al.* 2004). Need seened koloniseerivad süsteemselt peremeestaime rakkudevahelist ruumi, kasutades seal oma eluks ja kasvuks taime fotosünteesi produkte ja muid taimelt saadavaid toitaineid (Faeth & Fagen 2002). Endofüütide uurimise mudelorganismina on kasutusel liik *Epichloë festucae*, tuntud kui tõlvõvik (*choke disease*), mis on kõrreliste perekondade aruhein (*Festuca*), raihein (*Lolium*) ja haguhein (*Koeleria*) mutualistlik sümbiont (Schardl 2001). Täpsemalt siiski on *E. festucae* sugulises staadiumis viljakehi moodustades parasiit ja antagonist, aga mittesugulises staadiumis, hüüfidena taimerakkude vahel vegeteerides, haigussümtomeid tekitamata, sümbiont ja mutualist. On kindlaks tehtud, et see seeneperekond on oma peremeestaimedega koos evolutsioneerunud (Schardl *et al.* 1997).

Kurioosel viisil on selle seene eellased algselt parasiteerinud hoopis loomadel, tõenäoselt lüljaljalgsetel, kuid saanud taimeparasiidiks tänu putukatele, kes seene taime sisse „istutasid“. Seen vahetas peremeesriiki pärast korduvat riikidevahelist peremeesorganismi vahetust (Spatafora *et al.* 2007).

Taimel parasiteerides põhjustab *E. festucae* peremees-taime osalist või täielikku viljatust. On kindlaks tehtud, et selle parasiitse perekonna erinevad liigid on peremeestaimes koos kasvades hübriidiseerunud (vaata ka ülevaateartiklit Kullman 2006). Hübriididel puudub sugulise paljunemise võime ja nende paljunemine sõltub otseselt taime paljunemisest, kas siis vegetatiivselt (võsudega) või suguliselt (seemnetega). Hübriidiseerumine on andnud mutualistlikele endofüütidele valikueelise (Moon *et al.* 2004). Taim paljundas, „aretas“, selliseid seenehübriide, mis olid talle kahjutud, mis suurendasid tema kohasust ja kaitsesid kahjurite vastu, tootes herbi-voorsete putukate ja imetajate peletamiseks alkaloide, ning kaitses taimi põua ajal veepuuduse eest. Vastutasuks majutas ja toitit taim seent ning levitas teda oma seemnetega, mida too varem parasiidina hävitas. Neist on saanud lahutamatu tervik. Endosümbioosi käigus on antagonistidest saanud mutualistid. Käesoleva kogumiku teemat silmas pidades on selle mõte olemasoleva bioloogilise mitmekesisuse reorganiseerimine vastastikuse kasu alusel, mille mõõduks on vastastikune kohastumine.

Siin on toodud vaid üks näide väga keerulistest taimede ja seente vahelistest suhetest ja nende reguleerimise viisist. Need suhted võivad sõltuda ka taime vanusest, tervisest ja paljudest muudest biotilistest ja abiotilistest teguritest, mis võivad sundida taime ja endofüüdi omavahelist

suhet muutuma taas mutualismist antagonismiks. Ja küllap on sellelgi oma mõte, kasvõi vanade ja haigete taimede muutmise kõduks, toiduks nende endi ja paljude teiste järglastele, ja küllap on sellelgi mitmekesisusel oma mõõt, millega mõõta elu jätkumise võimalikkust.

Kirjandus

- Arnold, A. E., Maynard, Z., Gilbert, G. S., Coley, P. D. & Kursar T. A. (2000) Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? *Ecology Letters*, **3**, 267–274.
- Cairney, J. W. (2000) Evolution of mycorrhizal systems. *Naturwissenschaften*, **87**, 467–75.
- Cheplick, G. P. (2011) Endosymbiosis and population differentiation in wild and cultivated *Lolium perenne* (Poaceae). *American Journal of Botany*, **98**, 829–838.
- Cheplick, G. P. & Clay, K. (1988) Acquired chemical defences in grasses: the role of fungal endophytes. *Oikos*, **52**, 309–318.
- Clay, K. & Schardl, C. (2002) Evolutionary Origins and Ecological Consequences of Endophyte Symbiosis with Grasses. *American Naturalist*, **160**, 99–127.
- Dreyfuss, M. M. & Chapela, I. H. (1994) *Potential of fungi in the discovery of novel, low-molecular weight pharmaceuticals*. Raamatus: Gullo, V. P. (toim) *The Discovery of Natural Products with Therapeutic Potential*. Butterworth-Heinemann, Boston, lk 49–80.
- Faeth, S. & Fagan, W. (2002) Fungal Endophytes: Common Host Plant Symbionts but Uncommon Mutualists. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 360–368
- Kullman, B. (2006) Hübridisatsioon ja heteroploidsus kui bioloogilise mitmekesisuse allikad hüüfe moodustavatel seentel. *Schola Biotheoretica*, **32**, 82–90.
- Krings, M., Taylor, T. N. & Dotzler, N. (2012) *Fungal Endophytes as Driving Force in Land Plant Evolution: Evidence from the fossil Record*. Raamatus: Southworth, D. (toim) *Biocomplexity of Plant–Fungal Interactions, First Edition*. Wiley-Blackwell, lk 5–28.

- Krings, M., Taylor, T. N., Hass, H., Kerp, H., Dotzler, N. & Hermsen, E. J. (2007) Fungal Endophytes in a 400-million-yr-old Land Plant: Infection Pathways, Spatial Distribution, and Host Responses. *New Phytologist*, **174**, 648-657.
- Moon, C. D., Craven, K. D., Leuchtman, A., Clement, S. L. & Schardl, C. L. (2004) Prevalence of interspecific hybrids amongst asexual fungal endophytes of grasses. *Molecular Ecology*, **13**, 1455-1467.
- Petrini, O. (1986) *Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues*. Raamatus: Fokkenna, N. J. & van den Heuvel, J. *Microbiology of the phyllosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, lk 175-187.
- Redman, R. S., Kim, Y. O., Woodward, C. J. D. A., Greer, C., Espino, L., Doty, S. L. *et al.* (2011) Increased Fitness of Rice Plants to Abiotic Stress Via Habitat Adapted Symbiosis: A Strategy for Mitigating Impacts of Climate Change. *PLoS ONE*, **6**, e14823.
- Rodriguez, R. J., White, J. F., Arnold, A. E. & Redman, R. S. (2008) Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*, **182**, 314-330.
- Saikkonen, K., Faeth, S. H., Helander, M. & Sullivan, T. J. (1998) Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 319-343.
- Schardl, C. L. (2001) *Epichloë festucae* and related mutualistic symbionts of grasses. *Fungal Genetics and Biology*, **33**, 69-82.
- Schardl, C. L. (1996) *Epichloë* species: fungal symbionts of grasses. *Annual Review of Phytopathology*, **34**, 109-130.
- Schardl, C. L., Leuchtman, A., Chung, K.-R., Penny, D., & Siegel, M. R. (1997) Coevolution by common descent of fungal symbionts (*Epichloë* spp.) and grass hosts. *Molecular Biology and Evolution*, **14**, 133-143.
- Schardl, C. L., Leuchtman, A. & Spiering, M. J. (2004) Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 315-340.
- Schulz, B. & Boyle, C. (2005) The endophytic continuum. *Mycological Research*, **109**, 661-686.
- Scott, B. (2001) *Epichloë* endophytes: fungal symbionts of grasses. *Current Opinion in Microbiology*, **4**, 393-398.
- Selvanathan, S., Indrakumar, I. & Johnpaul, M. (2011) Biodiversity of the Endophytic Fungi Isolated from *Calotropis gigantea* (L.) R.Br. *Recent Research in Science and Technology*, **3**, 94-100.

Smith, S. E. & Read, D. J. (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.

Spatafora, J. W., Sung, G.-H., Sung, J.-M., Hywel-Jones, N. L. & White, J. F. (2007) Phylogenetic evidence for an animal pathogen origin of ergot and the grass endophytes. *Molecular Ecology*, **16**, 1701–1711.