**Тема: Переходи між різними типами симбіозу. Мутуалізм - як взаємно корисне спільне існування різних видів живих організмів.**

**Практична робота**

**Завдання 1.** Дослідження, проведені Sachs J.L. з колегами (2013), показали, що відносини мутуалізму між протеобактеріями і клітинами організму-господаря в основному виникають з паразитичних відносин. Більше того, нові таксони бактерій-мутуалістів - утворюються не в результаті збільшення різноманітності мутуалістичних ліній, а з'являються в результаті переходу паразитичних протеобактерій до мутуалізму. Крім того, бактерії-мутуалісти - спроможні повертатися до паразитизму і до вільного способу життя. Як Ви вважаєте, що може змусити внутрішньоклітинного симбіонта - знову стати паразитом або навіть повернутися до вільного способу життя? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

В якому випадку - це повернення буде неможливим? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

|  |  |
| --- | --- |
|  | Рис. 28. Діаграма, яка показує можливі переходи між різними типами симбіозу в системі господар-протеобактерії. Де: Р - відносини паразитизму; М - відносини мутуалізму; МР - протеобактерії даних груп ведуть подвійний спосіб життя (і мутуалістичний, і паразитичний) F - вільно-живучі протеобактерії. Цифрами біля стрілок вказана виявлена для протеобактерій (*Proteobacteria*) частота переходів типів симбіозу між організмом-господарем і протеобактеріями (за Sachs et al., 2013). |

|  |  |
| --- | --- |
| Rickettsia rickettsii.jpg | Рис. 29. На фотографії показані дві клітини, всередині яких знаходяться паличкоподібні рикетсії - паразитичні альфа-протеобактерії. Бактерії цієї групи викликають висипний тиф, плямисту лихоманку Скелястих гір і т.н. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). |

**Звадання 2.** Мітохондрії - це внутрішньоклітинні органели всіх сучасних еукаріотичних організмів. Предками мітохондрій є паразитичні альфа-протеобактерії. Використовуючи приклад з мітохондріями, покажіть вірність твердження, згідно з яким еволюційно - мутуалізм з'явився з паразитизму: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

|  |  |
| --- | --- |
| https://cdn1.fullpicture.ru/wp-content/uploads/2014/10/Mir-kotoryj-nelzya-uvidet-5.jpg  Рис. 30. На мікропрепараті видно три клітини: ядра пофарбовані жовтим барвником, нитки цитоскелета - фіолетовим барвником; мітохондрії - зеленим барвником. Світлова флюоресцентная мікроскопія (за <https://fullpicture.ru/nauka/>). | https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0c/Mitochondria%2C_mammalian_lung_-_TEM.jpg/250px-Mitochondria%2C_mammalian_lung_-_TEM.jpg  Рис. 31. Дві мітохондрії всередині клітини еукаріота; електронна мікроскопія (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).  \*NB! Мітохондрії - це одомашені паразитичні альфа-протеобактерії, які напали на клітини предків еукаріот приблизно 1,2 млрд.р.т. |

**Завдання 3.** Взаємини між вірусами і рослинами можуть змінюватися від паразитичних до мутуалістичних. Наприклад, віруси спроможні підвищувати плодючість заражених рослин в порівнянні з незараженими рослинами в певних умовах навколишнього середовища. Поясніть, чому такі взаємини між двома видами називаються мутуалізмом?\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

[Hamelin F.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hamelin%20FM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906). з колегами (2017), використовуючи математичні моделі, показали, що в довгостроковій перспективі мутуалізм може конкурувати з паразитизмом. Як Ви вважаєте, в яких умовах середовища перевагу отримують паразитичні штами вірусів, а в яких умовах - мутуалістичні штами вірусів? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\*NB! Дослідження показали, що одні штами вірусів поширюються через насіння (вертикально від батьків до дітей), а інші - за допомогою комах і т.н. (горизонтально від однієї рослини до іншої) (за Hamelin et al., 2016). Таким чином, еволюційно йде відбір на поширення вірусів або одним, або іншим способом. Вірус, що поширюється з насінням - повинен дозволити батьківській рослині залишити насіння, і, як правило, такі віруси мають меншу патогенність. Тоді як вірус, що поширюється горизонтально - як правило, вбиває свого господаря. Вважають, що саме перехід від горизонтального поширення до вертикального (тобто через насіння батьківських рослин) є першим кроком на шляху перетворення відносин паразитизму в стосунки коменсалізму і потім - мутуалізму в системі рослина-вірус (за [Genkai-Kato &](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Genkai-Kato%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=10366555) [Yamamura, 1999)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Yamamura%20N%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=10366555).



Рис. 32. Взаємовідносини між вірусами і рослинами спроможні змінюватися від мутуалізму до паразитизму (за [Roossinck, 2015)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Roossinck%20MJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25858141).

**Завдання 4**. Відомо, що всередині клітин коралових поліпів живуть ендосимбіотичні одноклітинні водорості - динофлагеляти роду *Symbiodinium*. При цьому всередині клітин коралів виявлено не менше восьми різних клад цих ендосимбіотичних водоростей: А, B, С, D, Е, F, G і Н.

1) Як потрапляють одноклітинні динофлагеляти всередину клітин коралових поліпів? \_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

2) Яку користь отримує кораловий поліп від присутності фотосинтезуючих динофлагелят всередині своїх клітин? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

3) Яку користь отримують динофлагеляти, потрапивши всередину клітин коралового поліпа? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

4) Перерахуйте, які типи симбіотичних взаємовідносин між двома видами організмів Вам відомі, виходячи з користі чи шкоди, які отримують види в результаті спільного існування: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

5) Виходячи з вищевикладеного, зробіть висновок про те, який тип симбіозу формується між кораловими поліпами і фотосинтезуючими динофлагелятами: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

Поясніть свою відповідь:\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

6) Проведені Stat M. з колегами (2008) дослідження показали, що коралові поліпи *Acropora cytherea*, в клітинах яких живуть ендосимбіотичні динофлагеляти *Symbiodinium* клади А, - частіше хворіють і є менш стійкими до дії стресових умов навколишнього середовища, в порівнянні з кораловими поліпами, в клітинах яких живуть динофлагеляти *Symbiodinium* клади С.

|  |  |
| --- | --- |
| Рис. 33. Здорові колонії коралових поліпів *Acropora* *cytherea*. Північний Захід Гавайських островів (за [Stat et al., 2008)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stat%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663). | Рис. 34. Хворі колонії коралових поліпів *Acropora* *cytherea*, активно втрачають тканини. Північний Захід Гавайських островів (за [Stat et al., 2008)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stat%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663). |

7) Потім автори роботи з клітин коралових поліпів вилучали фотосимбіонтів і перевіряли, наскільки інтенсивно вони фіксують вуглекислий газ перебуваючи просто в морській воді (варіант FSW) або в морській воді, в яку додані речовини з клітин коралових поліпів (варіант SHF). Отримані результати наведені на гістограмах.

Вкажіть кількість вуглекислого газу, яку фіксують фотосимбіонти, перебуваючи просто в морській воді (варіант FSW): для клади А \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_, для клади С \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

Вкажіть кількість вуглекислого газу, яку фіксують фотосимбіонти, перебуваючи в морській воді в присутності речовин з клітин коралових поліпів (варіант SHF): для клади А \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_, для клади С \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.



Рис. 35. Інтенсивність фіксації вуглекислого газу (в мкг/на клітину) фотосимбіонтами клад А і С в морській воді (варіант FSW) і в морській воді, в яку додані речовини з корала-симбіонта (варіант SHF) (за [Stat et al., 2008)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stat%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663).

8) Крім того, автори роботи перевірили, скільки зафіксованого вуглецю фотосимбіонти виділяють в навколишнє середовище просто в морській воді і в воді, яка містить речовини з клітин коралового поліпа. Отримані результати наведені на гістограмах.

Вкажіть, яку кількість вуглецю виділяють фотосимбіонти, перебуваючи просто в морській воді (варіант FSW): для клади А \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_, для клади С \_\_\_\_\_\_\_\_\_.

Вкажіть, яку кількість вуглецю виділяють фотосімбіонти, перебуваючи в морській воді в присутності речовин з клітин коралових поліпів (варіант SHF): для клади А \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_, для клади С \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.



Рис. 36. Інтенсивність виділення вуглецю клітинами фотосимбіонтів (в мкг/на клітину) клад А і С в морській воді (варіант FSW) і в морській воді, в яку додані речовини з корала-симбіонта (варіант SHF) (за [Stat et al., 2008)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stat%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663).

10) На підставі отриманих результатів зробіть висновок про те, фотосимбіонти якої клади А або С є більш корисними для коралових поліпів-господарів? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

Поясніть свою відповідь: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

11) На підставі отриманих результатів поясніть, чому колонії з фотосимбіонтами клади А частіше хворіють і є більш чутливими до дії стресових факторів в порівнянні з колоніями, в клітинах яких живуть фотосимбіонти клади С? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

12) Як Ви вважаєте, чи можна охарактеризувати взаємини між кораловими поліпами і фотосимбіонтами клади А - як паразитичні? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

Поясніть свою відповідь: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

\*NB! Вважають, що еволюційно мутуалізм виник з паразитизму. Філогенетичні побудови свідчать про те, що серед динофлагелят-фотосимбіонтів на початку з'явилася клада А, а клада С - з'явилася еволюційно значно пізніше. Спробуйте пояснити, як з давнього симбіозу паразитичного типу між коралами і динофлагелятами міг сформуватися симбіоз мутуалістичного типу:\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

**Завдання 5.** Організм-симбіонт може потрапляти в організм господаря від батьків до дітей (т.зв. вертикальний механізм передачі симбіонта). Крім того, відносини симбіозу можуть кожного разу встановлюватися заново між господарем і симбіонтом (т.зв. горизонтальний механізм передачі симбіонта). Відповідно до теорії вірулентності, горизонтальне перенесення симбіотичного виду сприяє розвитку паразитизму, а вертикальне - розвитку відносин мутуалізму між двома видами.

Sachs J.L. і Wilcox T.P. (2006) вивчали перехід до паразитизму у фотосинтезуючого симбіонта медузи - найпростішого динофлагелята *Symbiodinium microadriaticum*.

|  |  |
| --- | --- |
| Symbiodinium.png  Рис. 37. Одноклітинний фотосинтезуючий симбіонт - динофлагелят *Symbiodinium* (за <https://en>. wikipedia.org/wiki/Symbiodinium). | http://www.sea4you.ru/_mod_files/ce_images/photoalbum/540.jpg  Рис. 38. Медуза господар *Cassiopea xamachana* (відносяться до групи так званих «перевернутих медуз) (за https://en. wikipedia.org/wiki/Cassiopea\_xamachana). |

\*NB! Одноклітинні фотосинтезуючі динофлагеляти *Symbiodinium* потрапляють в клітини організму-господаря за допомогою фагоцитозу і забезпечують організм господаря поживними речовинами за рахунок фотосинтезу.

Експерименти, проведені авторами роботи, показали, що при вертикальній передачі від батьків до дітей - симбіонт поводиться як мутуаліст, а при горизонтальній передачі - починає вести себе як паразит (тобто він починає розмножуватися без урахування швидкості розмноження організму-господаря).

Поясніть, чому вертикальне перенесення симбіотичного організму - сприяє розвитку відносин мутуалізму, тоді як горизонтальне перенесення симбіотичного організму - сприяє розвитку взаємин типу паразит-господар? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

**Завдання 6. Горизонтальний механізм встановлення ендосимбіозу між коренями рослин і мікорізними грунтовими грибами.**

1) Що таке ендосимбіоз? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

2) Яку користь отримує рослина-господар від симбіозу з грунтовими грибами? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

3) Яку користь отримує грунтовий мікоризний гриб від симбіозу з коренями рослини-господаря?\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

4) Коли в історії розвитку життя на Землі вперше з'явився ендосимбіоз між коренями рослин і грунтовими мікоризними грибами? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

5) Який механізм встановлення ендосимбіозу між різними видами організмів називається вертикальним? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

6) Який механізм встановлення ендосимбіозу між різними видами організмів називається горизонтальним? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

7) Використовуючи схему, наведену нижче, опишіть етапи встановлення ендосимбіозу між коренями рослини і грунтовими арбускулярними мікоризними грибами: \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_



Рис. 39. Схема встановлення ендосимбіозу між коренями рослини і арбускулярними мікоризними грунтовими грибами. Де: SLs - стріголактони: речовини, що виділяються коренями рослини-господаря для індукції проростання спор і підростання гіфів мікоризних грибів до коренів рослини; spore - спори грунтових арбускулярних мікоризних грибів; Myc factors - речовини, які секретуються мікорізними грибами для розпізнавання гриба рослиною-господарем; Internal hyphae - гіфи мікорізного гриба всередині клітин організму-господаря; arbuscules - арбускули мікорізного гриба (гіфи мікорізного гриба всередині клітин кореня організму-господаря є розгалуженими і мають складну форму); external hyphae - гіфи мікрізного гриба за межами кореня рослини-господаря; newly-born spores - нові спори мікорізного гриба; epidermis - епідерміс рослини; outer cortex - клітини зовнішнього кортекса коренів рослини-господаря; inner cortex - клітини внутрішнього кортекса коренів рослини-господаря (за Nakagawa & Imaizumi-Anraku, 2015).

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

6) Для чого організму-господаря необхідний такий складний горизонтальний механізм встановлення ендосимбіозу? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

7) Сьогодні забруднення навколишнього середовища призвело до накопичення в грунтах значних кількостей важких металів і пестицидів. Багато вільножувучих грунтових грибів і бактерій здатні руйнувати пестициди і переводити водорозчинні небезпечні форми важких металів в нерозчинні безпечні форми. Симбіоз таких ґрунтових грибів і бактерій міг би вирішити проблему накопичення небезпечних речовин в сільсько-господарських рослинах. Однак, всі спроби вчених сформувати нові симбіотичні пари між рослинами і грибами (бактеріями) - виявляються безуспішними. Як Ви вважаєте - чому? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

|  |  |
| --- | --- |
| Рис. 40. Молекула стріголактона, що виді-ляється коренями рослини при необхідності встановлення симбіозу з грунтовими грибами (за [López-Ráez et al., 2015).](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=L%C3%B3pez-R%C3%A1ez%20JA%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008) | А Б  Рис. 41. Корені помідор: А – які ще не сформували ендо-симбіоз з мікорізними грибами (Nm); Б – які вже сформували ендосимбіоз з мікорізними грибами (АМ + в цій клітині присутні гіфи мікорізного гриба) (за [López-Ráez et al., 2015).](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=L%C3%B3pez-R%C3%A1ez%20JA%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008) |

**Завдання 7.** Паразитичний гриб *Batrachochitrium dendrobatidis* викликає сьогодні загибель жаб у всьому світі. Однак, деякі види амфібій виявилися стійкими до цього гриба. Проведені дослідження показали, що у стійких видів на шкірі живуть бактерії *Janthinobacterium lividum*. Це - грунтові бактерії, які синтезують речовину віолацеін, що має антибактеріальні, антивіральні і антигрибкові властивості (за Harris et al., 2009). Як Ви вважаєте, для чого бактерії *Janthinobacterium lividum* синтезують речовину віолацен? \_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

2) Що могло змусити грунтові бактерії *Janthinobacterium lividum* оселитися на шкірі земноводних? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

3) Відомо, що клітини шкіри і мікрофлора шкіри синтезують речовини, які перешкоджають поселенню інших мікроорганізмів. За якої умови можливо виживання грунтових бактерій *Janthinobacterium lividum* на шкірі земноводних? \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

|  |  |
| --- | --- |
| Janthinobacterium lividum on TY.png  Рис. 42. Бактерії [*Janthinobacterium lividum*](https://en.wikipedia.org/wiki/Janthinobacterium_lividum) на поживному середовищі (за https://en.wikipedia. org/wiki/ Janthinobacterium\_lividum). | Violacein.svg  Рис. 43. Структурна формула віолацена, синтезованого бактеріями [*Janthinobacterium lividum*](https://en.wikipedia.org/wiki/Janthinobacterium_lividum) (за [https://en.wikipedia.org/ wiki/Violacein](https://en.wikipedia.org/%20wiki/Violacein)). |

4) Який тип взаємин сформувався між земноводними і бактеріями *Janthinobacterium lividum*, що поселилися на їх шкірі? Поясніть свою відповідь \_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_.

**Література:**

Биология почв / Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Изд. Московского университета.

[Genkai-Kato M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Genkai-Kato%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=10366555)., [Yamamura N](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Yamamura%20N%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=10366555). Evolution of mutualistic symbiosis without vertical transmission // [Theor. Popul. Biol.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10366555) – 1999. – Vol. 55(3). – P. 309 - 323.

[Hamelin F.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hamelin%20FM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26908348)., [Allen L.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Allen%20LJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26908348)., [Prendeville H.R](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Prendeville%20HR%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26908348)., [Hajimorad M.R](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hajimorad%20MR%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26908348)., [Jeger M.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Jeger%20MJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26908348). The evolution of plant virus transmission pathways // [J. Theor. Biol.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26908348) - 2016. – Vol. 396. – P. 75 - 89. doi: 10.1016/j.jtbi.2016.02.017.

[Hamelin F.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hamelin%20FM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Hilker F.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hilker%20FM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Sun T.A](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Sun%20TA%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Jeger M.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Jeger%20MJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Hajimorad M.R](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Hajimorad%20MR%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Allen L.J.S](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Allen%20LJS%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906)., [Prendeville H.R](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Prendeville%20HR%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=28434906). The evolution of parasitic and mutualistic plant-virus symbioses through transmission-virulence trade-offs // [Virus Res.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/28434906) – 2017. – Vol. 241. – P. 77 - 87. doi: 10.1016/j.virusres.2017.04.011.

[Harris R.N](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Harris%20RN%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19322245)., [Brucker R.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Brucker%20RM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19322245)., [Walke J.B](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Walke%20JB%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19322245)., [Becker M.H](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Becker%20MH%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19322245)., [Schwantes C.R](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Schwantes%20CR%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19322245)., et al. Skin microbes on frogs prevent morbidity and mortality caused by a lethal skin fungus // [ISME J.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Skin+microbes+on+frogs+prevent+morbidity+and+mortality+caused+by+a+lethal+skin+fungus) – 2009. – Vol. 3(7). – P. 818 - 824. doi: 10.1038/ismej.2009.27.

[Jatala P](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Jatala%20P%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19308223)., [Jensen H.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Jensen%20HJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=19308223). Parasitism of *Beta vulgaris* by *Meloidogyne hapla* and *Heterodera* *schachtii* alone and in combination // [J. Nematol.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19308223) – 1976. – Vol. 8(3). – P. 200 - 205.

[López-Ráez J.A](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=L%C3%B3pez-R%C3%A1ez%20JA%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [Fernández I](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Fern%C3%A1ndez%20I%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [García J.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Garc%C3%ADa%20JM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [Berrio E](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Berrio%20E%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [Bonfante P](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Bonfante%20P%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [Walter M.H](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Walter%20MH%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008)., [Pozo M.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Pozo%20MJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25480008). Differential spatio-temporal expression of carotenoid cleavage dioxygenases regulates apocarotenoid fluxes during AM symbiosis // [Plant Sci.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25480008) – 2015. – Vol. 230. – P. 59 - 69. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.10.010.

Nakagawa T., Imaizumi-Anraku H. Rice arbuscular mycorrhiza as a tool to study the molecular mechanisms of fungal symbiosis and a potential target to increase productivity // Rice. – 2015. – Vol. 8:32 DOI 10.1186/s12284-015-0067-0.

[Parmentier E](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Parmentier%20E%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26989623)., [Lanterbecq D](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Lanterbecq%20D%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26989623)., [Eeckhaut I](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Eeckhaut%20I%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=26989623). From commensalism to parasitism in Carapidae (Ophidiiformes): heterochronic modes of development? // [Peer J.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26989623) – 2016. – Vol. 4:e1786. doi: 10.7717/peerj.1786.

[Roossinck M.J](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Roossinck%20MJ%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=25858141). Plants, viruses and the environment: Ecology and mutualism // [Virology.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25858141) – 2015. – Vol. 479-480. – P. 271 - 277. doi: 10.1016/j.virol.2015.03.041.

[Sachs J.L](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Sachs%20JL%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=24285193)., [Skophammer R.G](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Skophammer%20RG%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=24285193)., [Bansal N](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Bansal%20N%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=24285193)., [Stajich J.E](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stajich%20JE%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=24285193). Evolutionary origins and diversification of proteobacterial mutualists // [Proc. Biol. Sci.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24285193) – 2013. - Vol. 281(1775):20132146. doi: 10.1098/rspb.2013.2146.

[Sachs J.L](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Sachs%20JL%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=16615208)., [Wilcox T.P](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Wilcox%20TP%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=16615208). A shift to parasitism in the jellyfish symbiont *Symbiodinium microadriaticum* // [Proc. Biol. Sci.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16615208) – 2006. – Vol. 273(1585). – P. 425 - 429.

[Stat M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Stat%20M%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663)., [Morris E](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Morris%20E%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663)., [Gates R.D](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Gates%20RD%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=18591663). Functional diversity in coral-dinoflagellate symbiosis // [Proc. Natl. Acad. Sci. USA.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18591663) – 2008. – Vol. 105(27). – P. 9256 - 9261. doi: 10.1073/pnas.0801328105.

[Weinstein S.B](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Weinstein%20SB%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=27436119)., [Kuris A.M](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/?term=Kuris%20AM%5BAuthor%5D&cauthor=true&cauthor_uid=27436119). Independent origins of parasitism in Animalia // [Biol Lett.](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27436119) – 2016. 12(7). pii: 20160324. doi: 10.1098/rsbl.2016.0324.