

Часть 4



ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ У ГРИБОВ, ВОДОРΟΣЛЕЙ, ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Внутривидовые взаимодействия у грибов и водорослей необходимы для нормального протекания жизненного цикла.

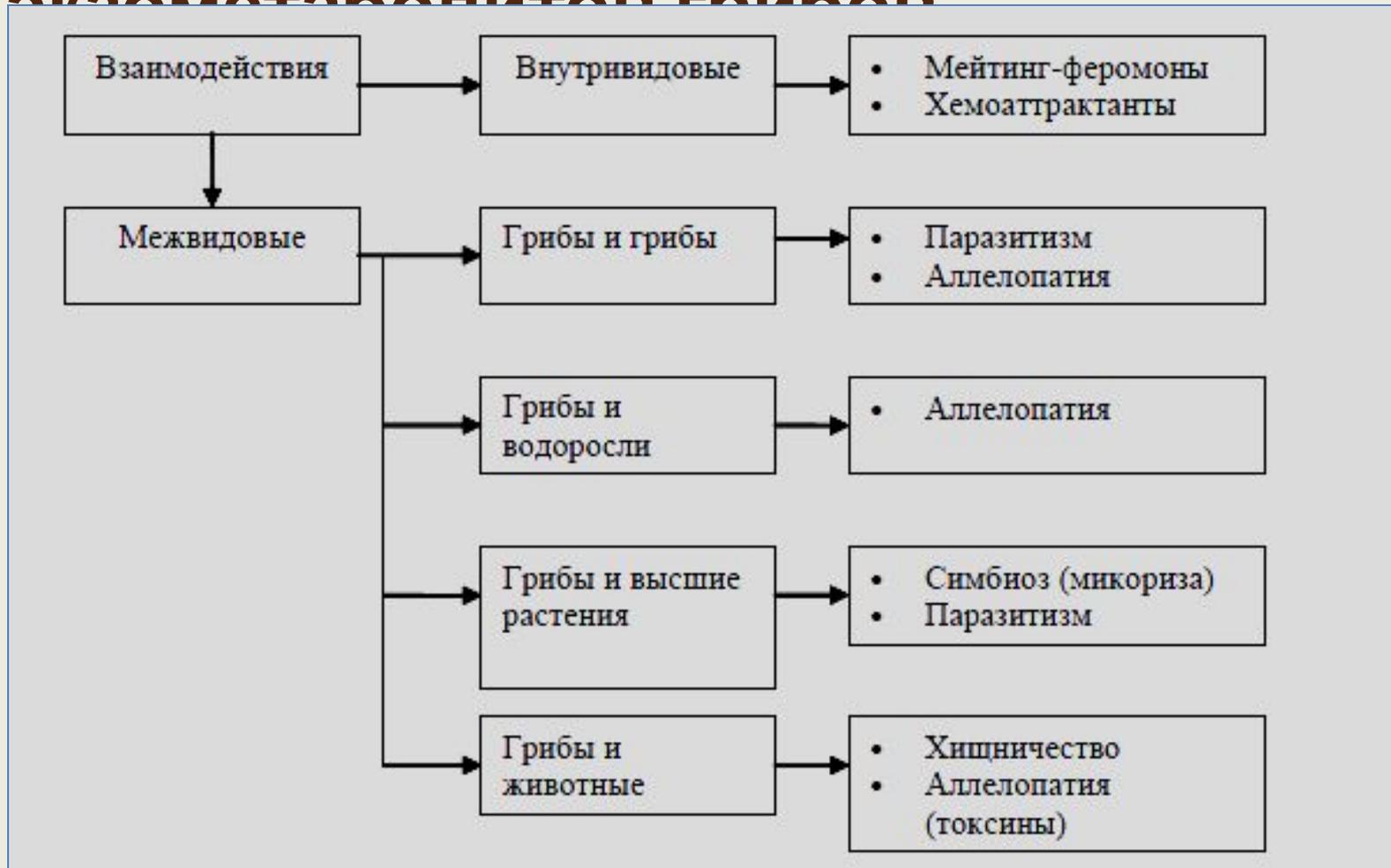
Для многих из них характерен сложный жизненный цикл и половой процесс, при котором происходит слияние гамет, находящихся во внешней водной среде.

Ограниченная подвижность требует наличия механизмов привлечения гамет друг к другу и повышения вероятности образования зиготы.

Классификация взаимодействий основана на системном принципе иерархической организации:

- вначале выделяются внутривидовые взаимодействия;
- затем межвидовые;
- затем внутри крупных таксономических групп;
- затем между организмами, далекими в систематическом отношении.

Пример направлений исследований эколого-биохимические взаимодействия с участием экзометаболитов грибов



Среди хемомедиаторов грибов лучше исследованы половые феромоны и хемоаттрактанты.

Рассмотрим на примере миксомицетов.

Для взаимодействия гамет вырабатываются специальные половые феромоны (аттрактанты), которые называются **мейтинг феромонами (mating pheromones)**.

Факт существования мейтинг-феромонов установлен для ряда представителей классов **хитридиомицетов, базидиомицетов и аскомицетов.**

Например, женские гаметы гриба *Allomyces* (кл. **Хитридиомицеты**) выделяют половой аттрактант для мужских гамет – **сиренин**.

У дрожжей *Rhodosporidium toruloides* конъюгация между двумя гаплоидными клетками типа **A** и типа **a** происходит с помощью феромона, выделяемого клетками **A** – это **S-фарнезил-ундекапептид**.

У гаплоидных клеток дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* существует два мейтинг типа (*mating types*): **тип a** и **тип α** .

Конъюгация клеток типа **a** и типа **α** приводит к образованию диплоидной зиготы **a/ α** .

Для успешного протекания конъюгации необходимы два **пептидных феромона**, секретируемых соответствующими типами клеток.

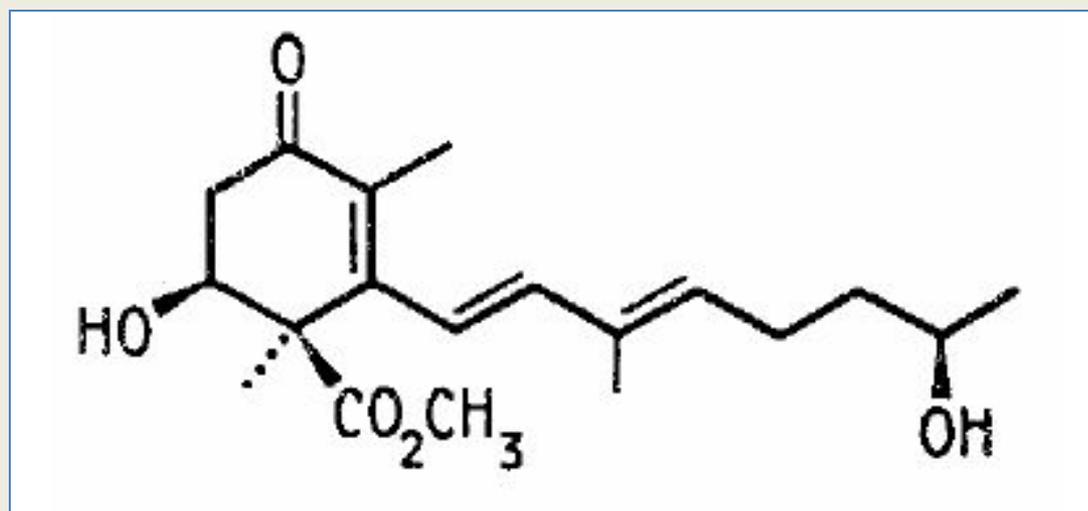
Клетки типа **a** секретируют **a-фактор**, который **изменяет физиологию клеток типа α** и подготавливает их к конъюгации.

Было показано [Hagen, Sprague, 1984], что **а-фактор индуцирует быстрое увеличение экспрессии гена STE 3 в клетках типа α** (этот ген экспрессируется только в α -клетках), причем индукция синтеза мРНК STE 3 наблюдается даже при блокировании синтеза белка циклогексимидом.

Половая агглютинация **а-** и **α** -клеток обеспечивается наличием на их поверхности **гликопротеинов** (23000 и 130000 Да соответственно). Добавление к **а-** и **α** -клеткам гликопротеина противоположного типа делает эти клетки неспособными в дальнейшем к половой агглютинации.

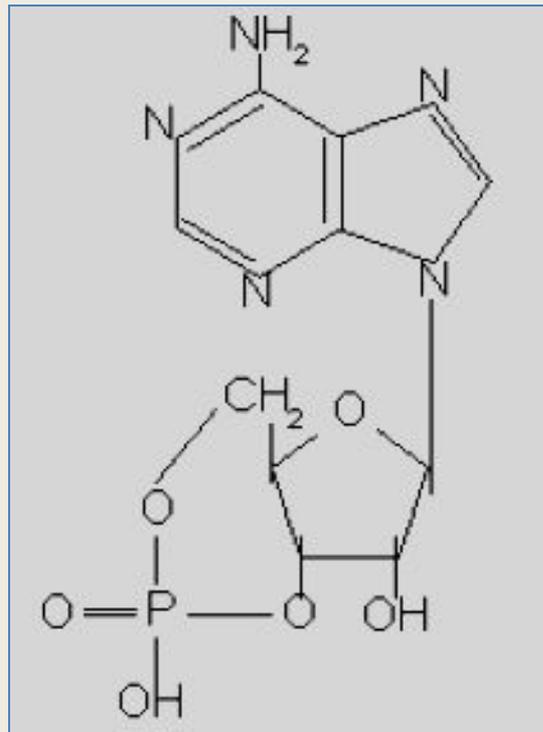
Кроме аттрактивной функции половые феромоны грибов участвуют **в регуляции** других **этапов полового процесса**.

Например, **метилтриспорат E** индуцирует образование зигоспор (половых гиф) у мукоровых грибов.



Метилтриспорат E из *Mucor mucedo*

У миксомицетов (*Dictyostelium*) для регуляции онтогенеза (перехода от амебоидной стадии к стадии псевдоплазмодиев) синтезируется хемоаттрактант, выделяемый клетками во внешнюю среду – это циклический **аденозинмонофосфат – цАМФ** ($10^{-6} - 10^{-8}$ моль/л).



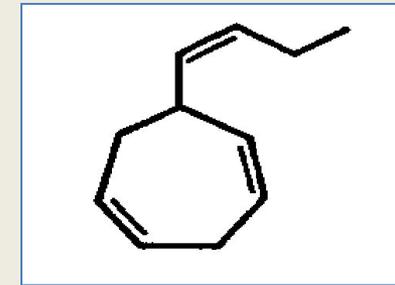
Примеры ауторегуляторов грибов и слизевиков (по данным А. С. Хохлова [1988]; и др.)

Вещество	Организм-продуцент
Антеридиол	Achlya (например, <i>Achlya bisexualis</i> и др.)
Оогониолы, дегидрооогониолы	Achlya (например, <i>Achlya heterosexualis</i> и др.)
Сиренин	Allomyces
Триспоровые кислоты и близкие им хеморегуляторы мукоровых грибов	Мукоровые грибы (в том числе <i>Blakeslea</i> , <i>Mucor</i> , <i>Phycomyces</i>)
Половые феромоны	Дрожжи рода <i>Saccharomyces</i> , не менее 7 видов
Липопептидные половые феромоны	Гетеробазидиальные грибы (<i>Heterobasidiomycetidae</i>)
родоторуцин А	<i>Rhodosporidium toruloides</i>
тремерогены	<i>Tremella</i>
Склероспорин и другие хеморегуляторы споруляции	Фитопатогенный аскомицет <i>Sclerotinia fructicola</i> (порядок <i>Helotiales</i>)
Акразины (цАМФ, фолиевая кислота, глорин), половые феромоны, дискаденин, N,N-диметилгуанозин, ауторегуляторы дифференциации (differentiation-inducing factors DIF1—DIF5)	Клеточные слизевики (<i>Acrasiomycetes</i>) <i>Dictyostelium</i> и др.

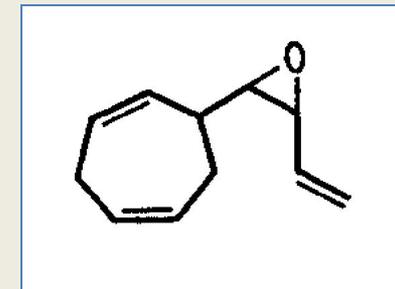
Половые феромоны водорослей

Аттрактанты, регулирующие выделение сперматозоидов и привлекающие их к женской гамете, найдены у многих водорослей-макрофитов.

Эктокарпен – мейтинг фактор для сперматозоидов многих бурых водорослей – регулирует выделение сперматозоидов из антеридиев (*Marner et al*, 1984).



Ламоксирен – (эпоксидированное производное), привлекает сперматозоиды к женской гамете у нескольких видов Ламинариевых,



Порог чувствительности андрогамет бурых водорослей к хемомедиаторам весьма низок.

Для андрогамет *Ectocarpus siliculosus* порог чувствительности к эктокарпену составляет 0,89 нмоль/л, для андрогамет *Gutleria multifida* — 8,9 нмоль/л.

Такая высокая чувствительность имеет эколого-эволюционное значение.

Некоторые половые аттрактанты водорослей

Водоросли	Половой аттрактант
Ectocarpus siliculosus	Эктокарпен
Cutleria multifida	Мультифиден, циклопентен, аукантен
Fucus vesiculosus	Фукосерратен
F. serratus	Фукосерратен
F. evanescens	Фукосерратен, следы 2-метил-1,3,5-гепта-триена
Pelvetia wrightii	Фукосерратен; 1-транс-3, транс-5-октатриен ($\approx 5\%$)
Sargassum horneri	Фукосерратен (15%); 1-транс-3-транс-5-октатриен (10%); 1-цис-3-транс-5-октатриен (65%); цис-2-цис-4-транс-6-октатриен (10%);
Laminaria sp.	Ламоксирен, эктокарпен
Dictyota dichotoma	Диктиоптерен С
Desmarestia aculeata	Десмарестен

Вещества–аутоингибиторы

Некоторые виды фитопланктона выделяют аутоингибиторы, подавляющие рост своих сородичей.

Для регистрации действия аутоингибитора определяют скорость размножения (увеличение числа клеток в 1 ч на 1 клетку культуры).

В лабораторных условиях установлено, что старые водоросли продуцируют вещества, подавляющие рост культуры.

Аутоэкзометаболиты позволяют избежать экспоненциального роста, катастрофического в условиях ограниченной среды. (Р. Пратт, с 1940 г.).

Аутоингибиторы – могут угнетать рост и других видов. Попарно выращивали 5 видов водорослей из 5 родов: *Clamydomonas*; *Haematococcus*; *Scenedesmus*; *Anacistis*; *Clorella*.

Все в той или иной мере оказывали ингибирующее действие на рост других видов. Наиболее сильное угнетение оказал *Anacistis nidulans* (угнетал рост всех 4-х других видов).

При исследовании подавления роста фитопланктона водными многоклеточными водорослями или макрофитами установлены аллелопатические взаимодействия.

Например, **5-метилтио-1,2,3-тритиан**, выделяемый харовыми водорослями, в эксперименте **подавляет фотосинтез у диатомовых водорослей** (3мкмоль/л).

Это объясняет, почему виды *Chara* редко имеют эпифитов.

Невыясненная проблема – это химические взаимодействия между различными видами водорослей в результате частичного перекрывания феромонных «букетов» из-за отсутствия строгой видоспецифичности феромонов.

В тоже время показано, что воздействия молекул феромонов, продуцируемых одним видом, на андрогаметы другого вида, могут нести функцию химического нарушения репродукции другого вида, т. е. функцию химического оружия и химической борьбы за те или иные ресурсы среды.

Эколого-биохимические взаимодействия грибов и других видов часто связаны с явлением паразитизма.

У микофильных грибов выделены две группы химических соединений:

- **средства нападения;**
- **средства защиты.**

ХИМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА НАПАДЕНИЯ ГРИБОВ НА РАСТЕНИЯ

1. Патотоксины. Токсин гриба *Цератоцистис вязовый* (относится к *Эуаскомицетам*), вызывает **гибель вязов**. В США с 1934 г. по 1940 г. область заболевания грибом составила 97500км². Гриб переносится короедом струйчатым заболонником и завезен из Европы.

Американский вяз не коэволюционировал с цератоцистисом вязовым и оказался незащищенным от действия его токсинов.

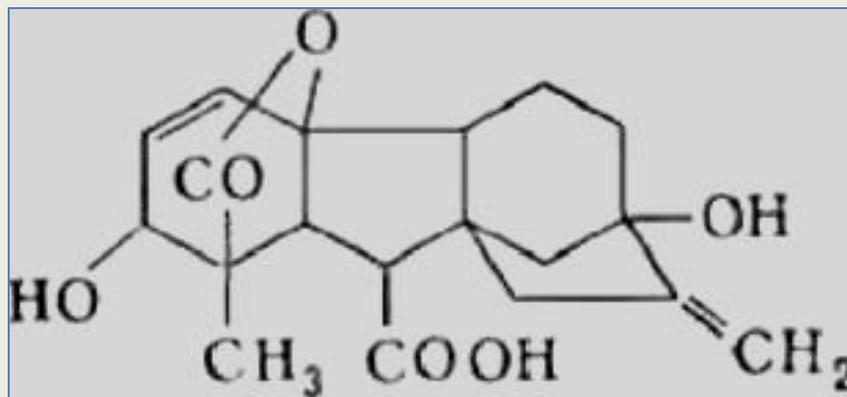
Гриб выделяет несколько патотоксинов (**гликопротеины, фенольные токсины**).

Среди грибных патотоксинов много **циклических пептидов**. Например, **пентапептид** паразита овса *Cochliobolus victoriae* подавляет активность глициндекарбоксилазы, что приводит к супрессии иммунных ответов, нарушению барьерных свойств мембран, гибели растительных клеток.

2. Гормоны роста, выделяемые в среду, стимулируют быстрый рост травянистых растений в длину.

Вырабатывает гриб *гибберелла* – патоген риса.

Гормон стимулирует рост риса, стебли вытягиваются, полегают, растение погибает. Отсюда термин – **гиббереллины.**



Гиббереллин

3. Ферменты:

1) **пектиназы** (отделяют микрофибриллы целлюлозы от матрикса клеточной стенки);

2) **целлюлазы и гемицеллюлазы** (расщепляют фибриллы целлюлозы);

3) **гидроксилазы** (гидроксилируют полисахариды, но не целлюлозу. К ним относятся галактоманнаны, ксиланы, арабиногалактаны и др.;

4) **ферменты, расщепляющие вещества, вырабатываемые растением для защиты от гриба.** Это множество ферментов, детоксицирующих ксенобиотики.

Ферменты грибов имеют огромное экологическое значение, не только защитное. Их комплексы выполняют **редуцирующую роль** в биосфере (наряду с бактериальными) – разрушение органического вещества, обеспечивают распад устойчивых полимеров – целлюлозы, лигнина и др.

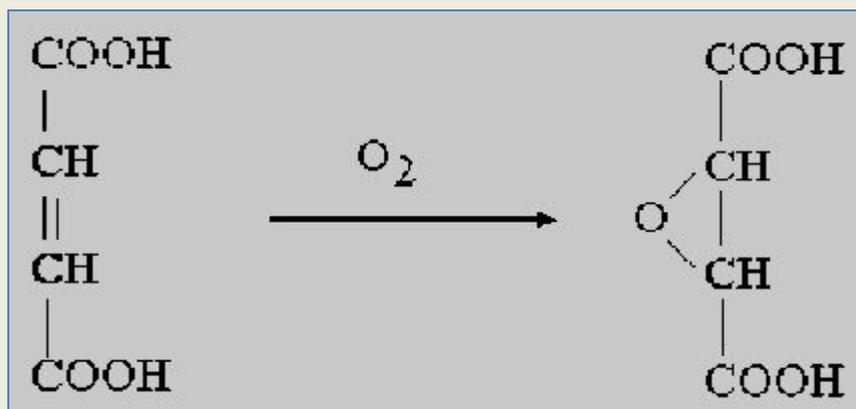
4. Вещества, влияющие на сосудистую проводимость растений. Полисахаридные клеи и др. вещества.

Гриб ***фузариум оксиспорум*** вырабатывает **вазинфускарин**, закупоривающий сосуды, проводящие воду, это гибель для растения. (Закупоривать сосуды способны и бактерии).

5. Вещества, влияющие на накопление растением первичных метаболитов.

Гриб *ризопус* (кл. *Зигомицеты*), воздействуя на метаболизм, вызывает накопление в растении больших количеств **фумаровой кислоты**, которая самим растением биотрансформируется в очень токсичный **эпоксисукцинат**. Он превращается в мезовинную кислоту, а последняя окисляется в нормальный метаболит ЦТК – оксалоацетат.

Однако именно **накопление очень больших доз эпоксисукцината** достаточно для интоксикации растения.



6. Хеморегуляторы направления роста гифов.

Грибы паразиты используют метаболиты, выделяемые организмом хозяина, как сигнал-стимулятор роста гифов в сторону жертвы.

Установлено для *калькариспориума* (*Calcarisporium parasiticum*) и *гонатоботрисы* (*Gonatobotrys simplex*).

Рассмотренные биохимические средства, определяющие фитопатогенные свойства грибов, имеют аналоги у бактерий, среди которых также немало патогенов растений.

Интересные факты!

Японский биолог и физик Тошиюки Никагаки взял лабиринт, у одного входа он положил желтый плесневелый гриб *Physarum polycephalum*, а у выхода – кусочек сахара. Гриб моментально выпустил нитевидные выросты в поисках еды. На всех разветвлениях лабиринта нити раздваивались.

Как только одна из них попадала в тупик, она разворачивалась и далее безошибочно следовала по «маршруту» более успешного ростка. К концу дня гриб добрался до сахара.



Physarum polycephalum – гриб из отряда слизистых миксомицетов, тело которого представляет собой гигантскую клетку с многоядерной протоплазмой длиной от 1 мм до 1,5 м.

На следующем этапе эксперимента ученый взял фрагмент того же самого *Physarum polycephalum*, который принимал участие в первом опыте, и поместил его у входа в идентичный лабиринт. Около выхода расположил сахар. На этот раз гриб выпустил **всего две нити**: одна моментально нашла верный путь к лакомому кусочку, а вторая поднялась на «потолок» лабиринта и добралась до сахара напрямую – сверху вниз!

В своем третьем эксперименте Тошиюки Никагаки положил гриб на **объемную** карту Японии – на то место, где был обозначен Токио. Далее исследователь разложил кусочки продуктов на точки, соответствующие основным городам страны.

Нитевидные выросты гриба в поисках пищи практически со стопроцентной точностью повторили карту железных дорог Японии от столицы к другим городам! Таким образом гриб за несколько часов проделал ту же работу, которой десятилетиями занимались профессиональные инженеры при разработке оптимальных объездных маршрутов для прокладки дорог!

С грибами-паразитами приходится бороться грибам других видов, растениям и животным.

Средства защиты – антифунгальные вещества и антибиотики, обладающие антифунгальным действием.

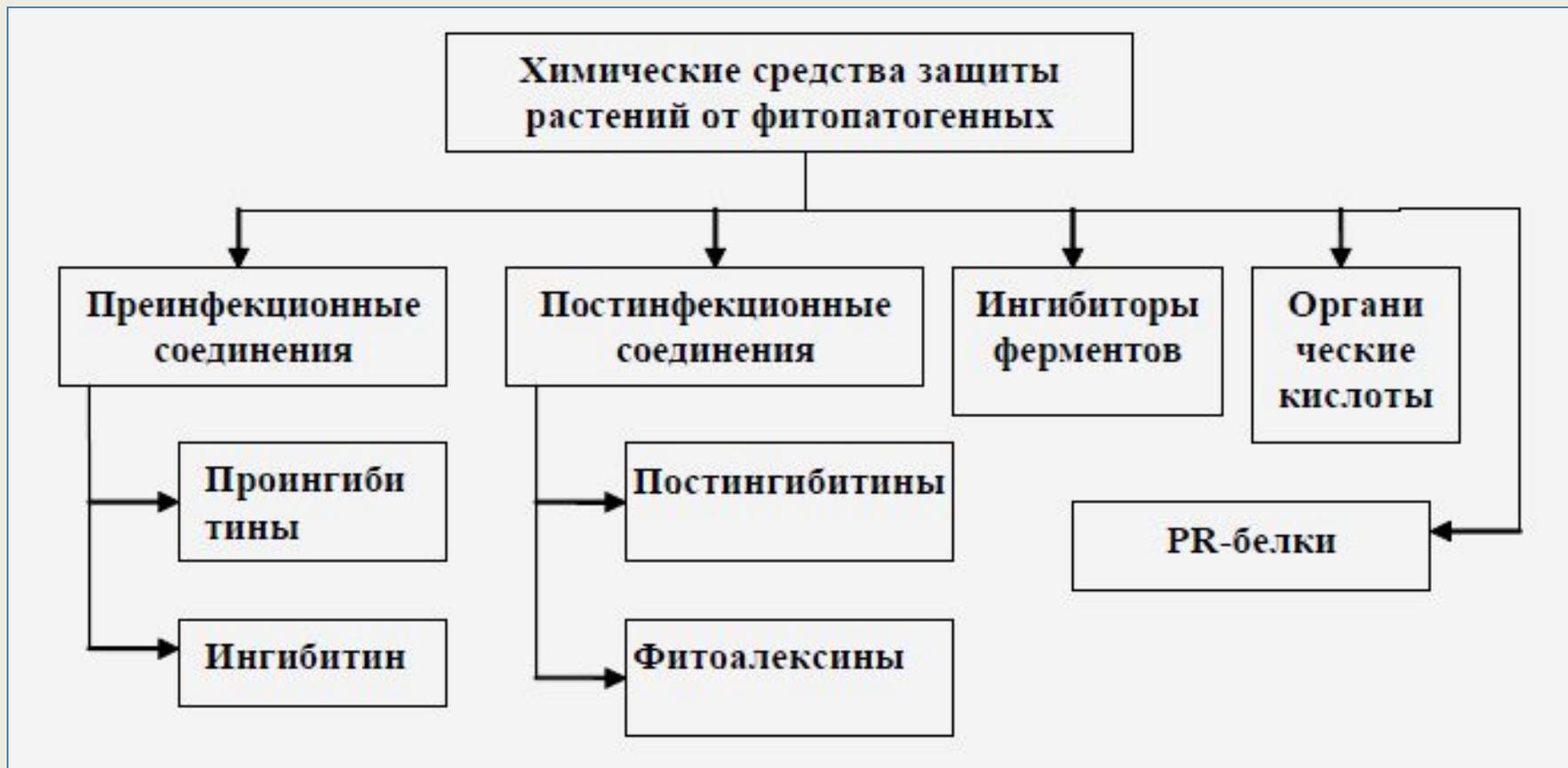
Химическая защита грибов от грибов

Антифунгальные вещества синтезируются:

- **грибами, которые являются непосредственными объектами атаки паразитов (*Agaricales*).** *Agaricales* – содержат в плодовых телах антибиотики против микопаразитов;
- **грибами-микоризообразователями.** При этом предотвращается заселение корней высшего растения фитопатогенными грибами.

(В свою очередь, высшее растение может выделять хеморегуляторы, направляющие рост гифов грибов-микоризообразователей)

Химическая защита растений от грибов



Средства защиты делят на 2 группы:

1. Преинфекционные вещества. Имеются в растении независимо от того, будет атака гриба или нет. Т.е. вырабатываются постоянно.

а) Ингибитины (концентрация резко возрастает после инфицирования).

К ним относятся ароматические соединения различной природы, кумарины и их производные, кумаровая кислота и ее производные. Например, вырабатываются пасленовыми для борьбы с фитофторой. В месте внедрения фитофторы концентрация кумарина возрастает в 10-20 раз.

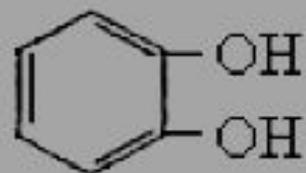
б) Прогибитины (концентрация изменяется незначительно), чаще имеют фенольную природу. Они приостанавливают или полностью останавливают развитие гриба *in vivo*.

Например, протокатеховая кислота, катехол из лука (*Allium cepa*); пиносилевин из древесины сосны; авенацин из овса (*Avena*).

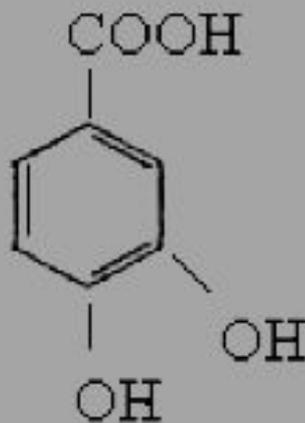
Роль преинфекционных веществ выходит за рамки индивидуальной устойчивости растений к патогену. Они также участвуют в аллелопатическом подавлении развития других растений, уменьшают пищевую активность растительноядных животных и др.

Например, акация усиливает выработку ингибиторов после объедания жирафами определенного количества растительной массы. Эти вещества токсичны для жирафов, они летучи и воспринимаются другими акациями как хемосигнал-регулятор стимулирующий синтез преинфекционных веществ в увеличивающемся количестве.

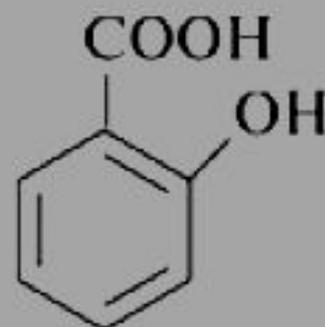
Поэтому жирафы никогда долго не задерживаются у одного растения, немножко поедят и переходят к другому, чтобы не произошла индукция синтеза токсинов.



1



2



3

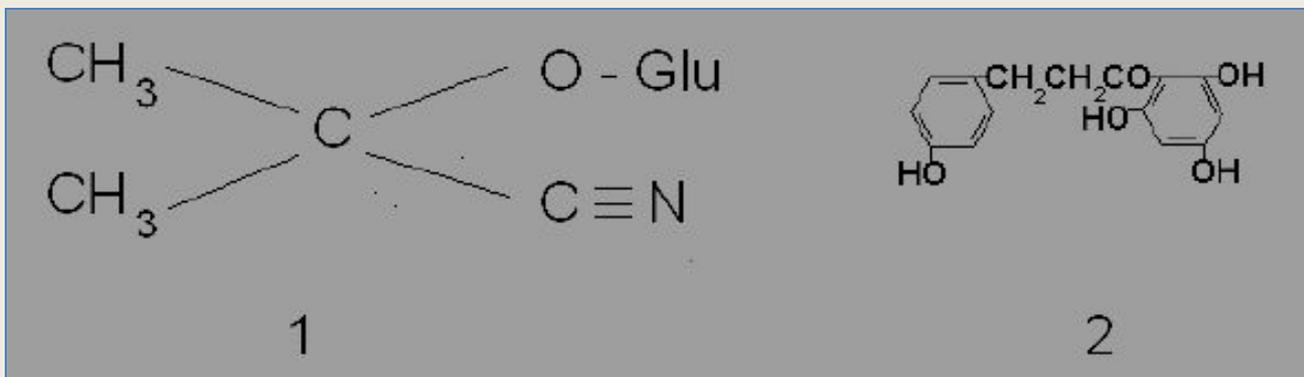
Препирифекционные соединения:

1 — катехол; 2 — протокатехат; 3 — салициловая кислота

2. Постинфекционные вещества. Отсутствуют в здоровом растении и вырабатываются после внедрения патогена.

а) **Постингибитины** (образуются после инфицирования путем модификации нетоксичных первичных метаболитов растений). К ним относятся цианогенные гликозиды, фенолы.

Например, из 3,4 оксифенолов образуются высокотоксичные о-хиноны, последние могут конденсироваться с аминами с образованием еще более токсичных соединений.



Структура постингибитинов разной химической природы:
1 – линамарин; 2 – оксифлоретин

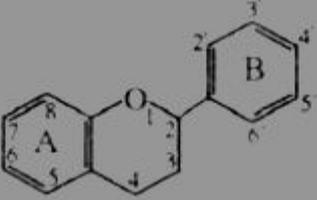
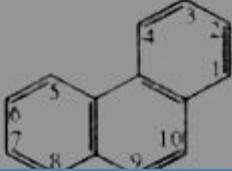
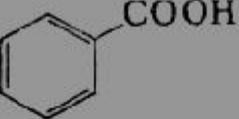
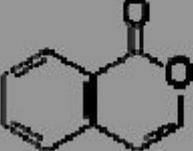
б) Фитоалексины (синтезируются *de novo*, например, в результате активации латентной ферментной системы веществами патогена.

Известны фитоалексины – изофлавоноиды (сем. Маревые, Бобовые), полиацетилены (сем. Сложноцветные), терпены, терпеноиды и их производные (сем. Пасленовые, Мальвовые, Молочайные), бензойная кислота (сем. Розоцветные), изокумарины (сем. Зонтичные).

Большинство фитоалексинов – липидорастворимы, повреждают биологические мембраны.

Например, 1-й фитоалексин – *пизатин*, был открыт (Куикшенк, Перрин, 1960 г.) в горохе (*Pisum sativum*).

Химическая природа фитоалексинов из разных источников

Соединение	Общая структура	Источник
1	2	3
Изофлавоноиды		Сем. маревые и бобовые
Полиацетилены	$[-CH=CH-]_n \text{ или } (C_2H_2)_n$	Сем. сложноцветные
Терпены	$(C_5H_8)_n, \text{ где } n \geq 2$	Сем. молочайные, вьюнковые, мальвовые, пасленовые
Производные фенантрена		Сем. орхидные
Производные бензойной кислоты		Сем. розоцветные
Изокумарины		Сем. зонтичные

Синтез фитоалексинов в растениях может активироваться веществами, вырабатываемыми грибом. Эти вещества называются **элиситорами.**

Установлены элиситорные свойства для некоторых липогликопротеиновых комплексов, полипептидов, жирных кислот, глюканов, липидов. **Эйкозанпентеновая и арахидоновая жирные кислоты – элиситоры фитофторы.**

Основным механизмом контроля синтеза фитоалексинов является **регуляция их биогенеза за счет индукции или подавления активности ферментов, участвующих в нем.**

Элиситоры также являются сигналом запуска биосинтеза так называемых **PR-белков** (англ. *pathogenesis related*), которые участвуют в формировании иммунитета у растений.

К PR-белкам относят несколько групп белков, различающихся по механизму действия:

- ферменты, разлагающие компоненты клеточной стенки гриба (хитиназы, глюканазы);
- ферменты, участвующие в инактивации грибных токсинов (либо за счет их химической модификации, либо путем образования нетоксичных конъюгатов с молекулами своих клеток);
- ингибиторы протеиназ, специфически связывающие протеиназы патогенов, в силу чего последние теряют свою активность.

Правила, которые необходимо соблюдать для индукции устойчивости растений к болезням с помощью биотических элиситоров:

1. Индуцирование устойчивости может быть достигнуто с помощью биогенных элиситоров, продуцируемых патогенами.

2. Элиситоры следует использовать в определенных концентрациях, в которых они не вызывают накопления ФА в обработанной ткани.

3. Элиситоры должны быть отделены (если это возможно) от супрессоров, подавляющих индукцию.

Полевые опыты свидетельствуют о том, что обработка растений биогенными элиситорами высоко эффективна и лишена недостатков, присущих фунгицидам.

Эффективность применения элиситоров характеризуется:

- более высокой экологической безопасностью, так как основана на активизации природных механизмов устойчивости растений;
- системностью и длительностью защитного действия;
- низкими концентрациями действующего начала;
- участием в проявлении устойчивости многих защитных систем, что снижает вероятность накопления резистентных форм паразитов;
- комплексным защитным эффектом против разных фитопатогенных грибов, бактерий, нематод и, возможно, вирусов;
- отсутствием токсического действия на организмы, не являющиеся мишенями;
- отсутствием в урожае токсических химических веществ;
- в некоторых случаях стимулированием ростовых процессов у обработанных растений;
- интенсификацией процессов раневой репарации.

Рассмотрим некоторые биогенные элиситоры, перспективные для иммунизации растений.

Липиды. Элиситорными свойствами в отношении картофеля обладают **ненасыщенные жирные кислоты**. В низких концентрациях, не вызывающих повреждения обработанных листьев, они **индуцируют систему устойчивость против *Phytophthora infestans***. Их защитные свойства снижаются при уменьшении числа двойных связей в молекуле: 20:5 > 20:4 > 18:2 > 18:3 > 18:1. Защита растений максимальна через 5 дней после индукции и продолжается в течение двух недель.

Аминосахара. Среди биогенных элиситоров наибольшее распространение в качестве иммунизатора получили препараты, приготовленные из **хитина**, причем хитозан (деацетилированный хитин) обладает большей индуцирующей активностью, чем хитин.

Хитин и хитозан вызывают быструю деполяризацию мембран, индуцируют локальную и системную устойчивость к грибам, бактериям, вирусам и нематодам. В отношении фитопатогенных вирусов они уменьшают число некрозов при заражении сверхчувствительных растений и ингибируют распространение по растению системных вирусных инфекций.

Хитозан, образуя комплексы с анионными пероксидазами, вызывает утолщение и лигнификацию клеточных стенок, а, соединяясь с нуклеиновыми кислотами, выступает как регулятор транскрипции.

Под его действием происходит индукция синтеза фитоалексинов, PR-белков, включая хитиназу и β -глюканазу, ингибиторов протеиназ, активных форм кислорода, происходит накопление лектинов. Хитозан активизирует липооксигеназу— важный промежуточный продукт трансдукции сигнала в клетке.

Пептиды, белки. Большинство специфических элиситоров бактерий и грибов – это белки. Некоторые из них перспективны для практического использования.

Харпины. В последние годы началось коммерческое использование и бактериальных элиситоров. Один из них *messenger* в качестве активного ингредиента содержит **бактериальный белок харпин ЕА** из *Erwinia amylovora*.

На основе харпина Еа был создан препарат Messenger, который содержит 3 % харпина и 97 % экологически нейтрального биологического материала. Этот биопестицид действует при малых дозах и полностью и быстро разлагается в природных условиях на экологически безопасные компоненты.

Белки холодового шока. Помимо харпинов известны также и другие элиситоры белковой природы. Так из *Bacillus thuringiensis* выделен низкомолекулярный (7,2 кДа) термостабильный белковый фактор — MF2 (Microbial Factor 2).

Оболящаться не следует, обработка элиситорами имеет свои недостатки:

- **многие из веществ с элиситорным действием фитотоксичны,**
- **на синтез фитоалексинов растения расходуют много энергии и в отсутствие патогена обработка элиситорами вызывает снижение урожая.**

Кроме токсинов, ингибиторов и ферментов, важную роль в защите растений могут играть органические кислоты, которые детерминируют уровень pH.

Токсичность многих вторичных метаболитов или активность ферментов проявляются только при определенном уровне кислотности.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЗАЩИТНЫХ ВЕЩЕСТВ РАСТЕНИЙ И ХИМИЧЕСКИХ СРЕДСТВ АГРЕССИИ ГРИБОВ.

Использование средств защиты и нападения грибов и растений при взаимодействии друг с другом играет большую роль, чем фитопатологическое воздействие.

Растение убежать не может и не может механически уничтожить гриб. Результаты поединка решаются соотношением между эффективностью химических средств нападения грибов и способностью обезвреживать эти вещества растением.

Это очень важно в экосистемах, так как решает, что поступит из первичной продукции в детритную трофическую цепь, а что в пастбищную.

Таким образом, рассмотренные вещества являются *экорегуляторами* или *ценозорегуляторами*.

Практическое значение защитных веществ растений

- **Умелое использование и активация природных биохимических механизмов защиты растений от грибов позволяет снизить применение пестицидов в сельском хозяйстве и благодаря этому уменьшить загрязнение экосистем этими поллютантами.**
- **Для экологизации сельского хозяйства перспективно выведение сортов растений, наиболее богатых пре- и постинфекционными антифунгальными соединениями, которые от природы устойчивы к патогенам.**

Некоторые из фунгицидов естественного происхождения можно применять в сельском хозяйстве как экологически безопасные и

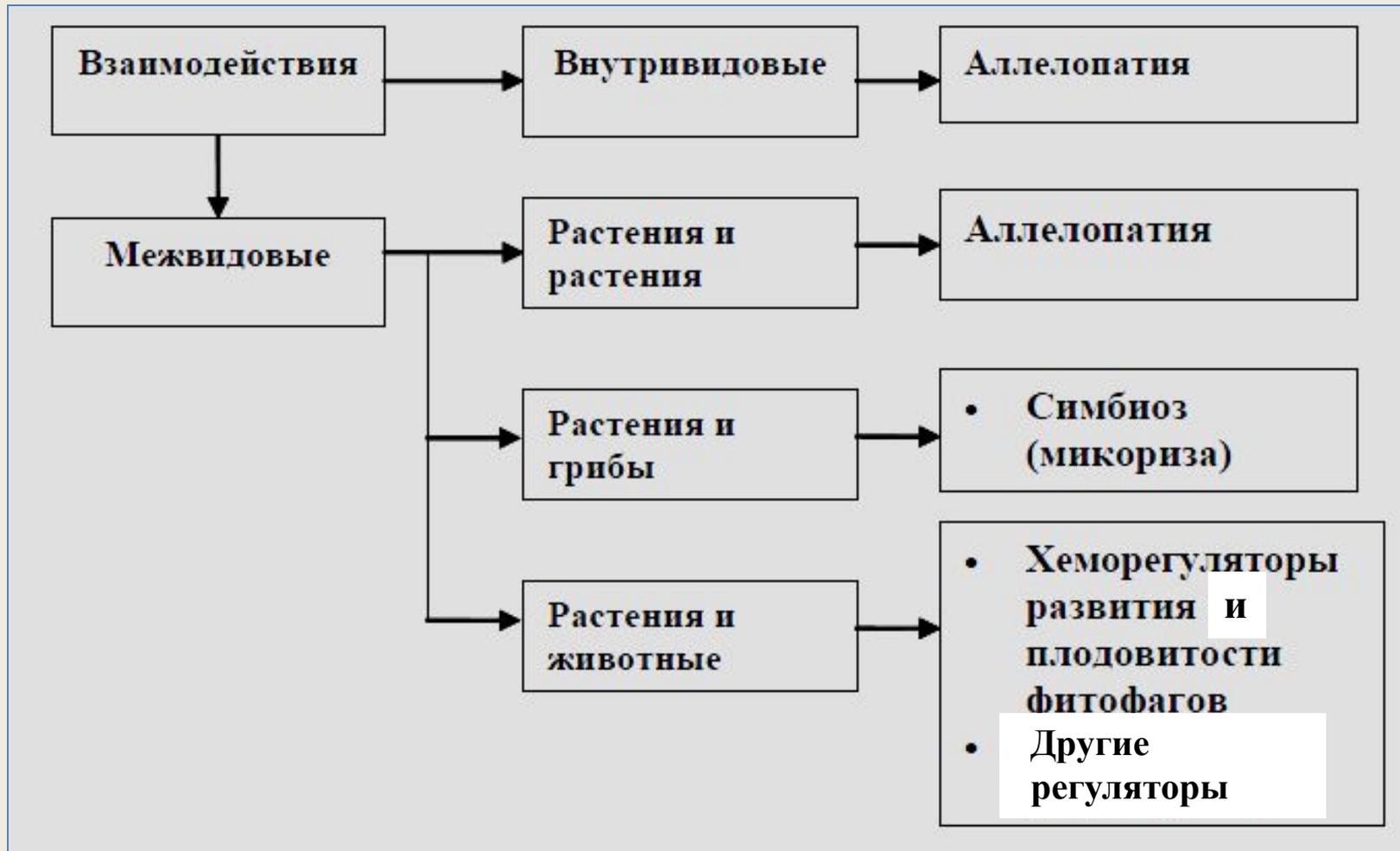
- **В результате обработки растений элиситорами: слабо вирулентными штаммами грибов, препаратами клеточных стенок и глюканами из грибов, некоторыми искусственными соединениями, индуцируется устойчивость растений благодаря росту их фунготоксичности.**

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С УЧАСТИЕМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Химические взаимодействия, в которых участвуют высшие растения, с точки зрения биохимической эволюции чрезвычайно сложны. (Видно на примере взаимоотношений между растениями и грибами).

Система экологических взаимодействий с участием растительных экзометаболитов еще более усложняется, когда в нее вовлекаются связи «растение—растение» и «растение—животное».

Пример направлений исследований эколого-биохимических взаимодействий с участием экзометаболитов растений



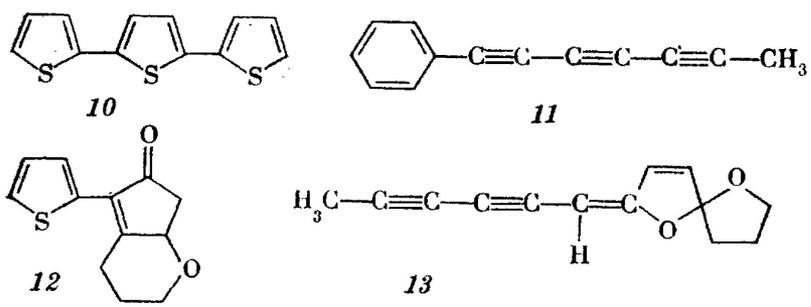
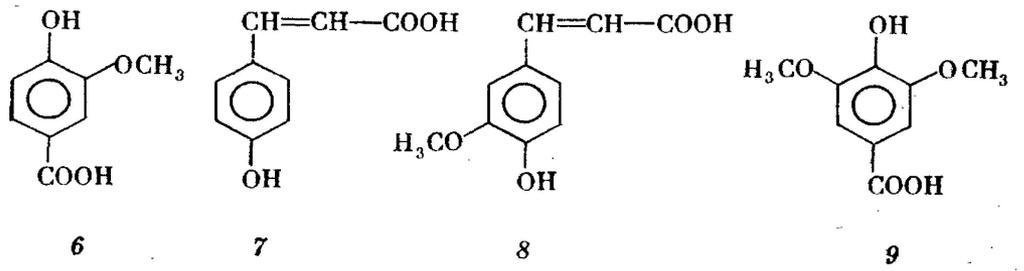
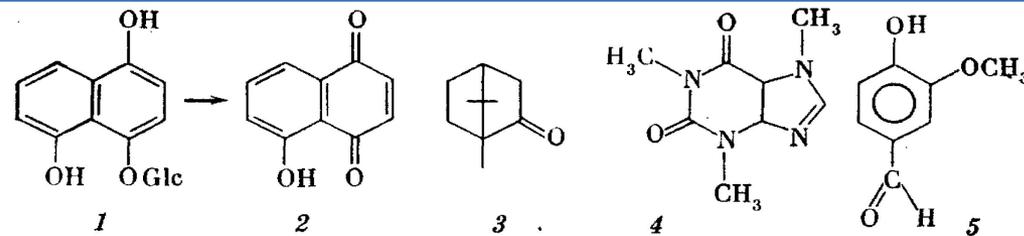
Взаимодействия между высшими растениями

Эколого-биохимические взаимодействия между высшими растениями являются, по своей сути, *аллелопатией*.

Термин был предложен Х. Молишем в 1937 г.

К аллелопатии относят любые химические взаимодействия (кроме взаимодействий между животными), сводящиеся к угнетению жизнедеятельности одних организмов, под влиянием химических агентов, выделяемых в окружающую организмами другого вида.

Экологический смысл аллелопатии — конкуренция за ресурсы.



Аллелопатические агенты

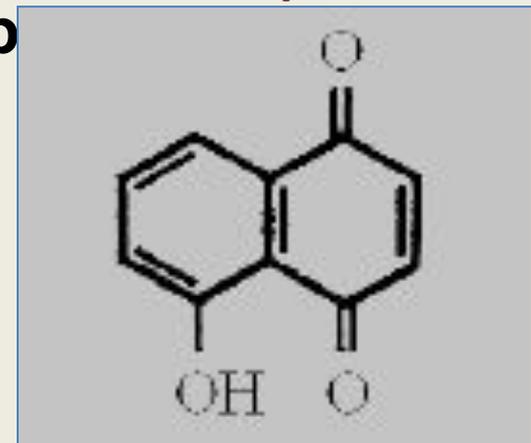
1 — 4-глюкозид 1,4,5-триоксинафталина (связанная форма токсина ореха *Juglans nigra*), который, подвергаясь гидролизу и окислению, превращается в почве в водорастворимый аллелопатически активный токсин юглон (juglon) (2); 3 — камфора (camphor); 4 — кофеин (caffeine); 5 — ванилин (vanillin); 6 — ванилиновая кислота (vanillic acid); 7 — *p*-кумаровая кислота (coumaric acid); 8 — феруловая кислота (ferulic acid); 9 — сиреневая кислота (syringic acid); 10 — α -тертиенил (α -terthienyl); 11 — фенилгептатриин (метилфенилгексатриин); 12 — хрикорин, 13 — спиран из *Chrysanthemum coronatum* [Harborne, 1982; Райс, 1978; Campbell et al., 1982]

Примеры проявления аллелопатии

- Аллелопатический экзометаболит, продуцируемый определенными видами растений, может оказывать губительное действие на одни виды растений, тогда как другие оказываются к нему нечувствительными.

Например, воздействие ореха черного *Juglans nigra* на травянистые растения (картофель, томат, люцерну и др.).

Токсичным веществом является юглон (5-окси- α -нафтохинон), содержащийся в скорлупе ореха.



Аллелопатические взаимоотношения

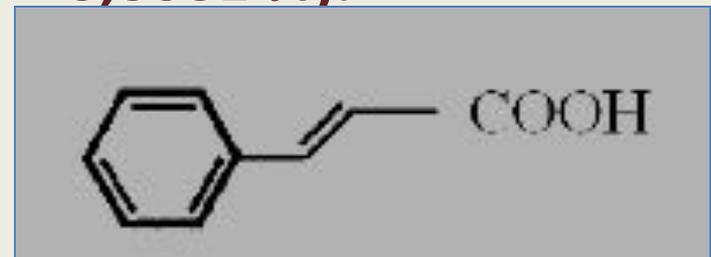
ТРАВЫ, ВЫРАБАТЫВАЮЩИЕ ЭКЗОМЕТАБОЛИТЫ	ПОДАВЛЕНИЕ РОСТА КУЛЬТУРЫ
Анис	Морковь
Горчица	Репка
Иссоп	Редис
Кориандр	Фенхель
Лук	Бобы, горох, шалфей
Полынь горькая	Большинство овощей
Рута	Бasilik капуста, шалфей
Укроп	Морковь, томаты
Фенхель	Бобы, перец, томаты, фасоль
Чеснок	Бобы, горох, фасоль, капуста
Шалфей	Лук
Шнитт-лук	Бобы, горох

- Проявление аллелопатии может определяться условиями произрастания.

Так, эвкалипты, акклиматизированные в США, подавляют рост подлеска в местах своего произрастания, а эвкалипты, растущие в Австралии, таким действием не обладают.

- У некоторых тропических деревьев наблюдается явление самоотравления: их семена могут прорасти только на почвах, где обязательно растут другие виды растений.

Например, корневые выделения каучуконоса гвайюлы *Parthenium argentatum* (сем. сложноцветные) подавляют рост соседних растений самой гваяюлы. Аутоотоксин – транс-циннамовая кислота (ингибирует рост при содержании в почве – 0,0001 %).



- **Аллелопатические взаимодействия между растениями могут опосредоваться животными.**

Пример – эвкалиптовые леса. Хемотаксины листьев *Eucalyptus globules*, подавляют рост травянистых растений первого яруса. Перенос аллелопатических агентов в нижний ярус осуществляется с экскрементами жуков, питающихся листьями эвкалипта, т.о. рост растений нижнего яруса также подавляется.

- **Аллелопатические взаимодействия между растениями могут оказывать существенное влияние на протекание сукцессии, регулируя скорость смены стадий.**

Например, на заброшенных полях в центральных штатах США выделяют 3 стадии сукцессии:

1-я – представлена мощными пионерными сорняками, длится 2—3 года;

2-я – однолетние травы с преобладанием низкорослой аристиды мелкоцветковой (*Aristida oligantha*), длится 9—13, иногда более 30 лет.

3-я (субклимаксная) – многолетние дерновые травы с преобладанием бородача веничного (*Andropogon scoparius*), длится более 30 лет.

Большинство пионерных видов аллелопатически **подавляют рост друг друга, но практически не влияют на аристиду**, что позволяет ей быстро внедриться в пионерное сообщество и завоевать территорию.

В тканях растений первых двух стадий содержатся **сильные ингибиторы азотфиксирующих бактерий** (*азотобактера и ризобиума*). Эти растения способны расти на бедных азотом почвах, но подавление азотфиксаторов избавляет их от конкуренции со стороны растений, требующих хорошего азотного питания, т.о. замедляется наступление третьей стадии.

Характерный для субклимаксового сообщества **бородач способен расти на бедных азотом почвах**, но его метаболиты ингибируют рост ряда пионерных сорняков и аристиды и он доминирует на третьей стадии сукцессии.

Положительное значение межвидовых взаимодействий растений.

- Прорастающие семена проса, пшеницы, овса, вики, кукурузы и гречихи стимулируют прорастание семян горчицы.
- Видовая специфичность аллопатических взаимодействий может влиять на состав сорняков, встречающихся на полях той или иной культуры, и представители аллелопатических соединений, вероятно, заменят гербициды.

К прикладному аспекту аллелопатии относится фитотоксическое воздействие пожнивных остатков.

Например, в послеуборочных остатках овса, пшеницы, риса, сорго и кукурузы содержится не менее пяти фенолкарбоновых кислот (кумаровая, сиреневая, ванилиновая, феруловая и п-оксибензойная), которые подавляют рост проростков пшеницы.

Таким образом, особенности проведения уборки урожая и севооборот влияют на рост культуры, которая будет выращиваться на данном поле в следующем году.