

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОХИМИЯ

Учебное пособие

Воронеж
Издательский дом ВГУ
2016

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 5 |
| 1. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП..... | 5 |
| 1.1. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С УЧАСТИЕМ ГРИБОВ..... | 6 |
| 1.2. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С УЧАСТИЕМ ВОДОРОСЛЕЙ..... | 11 |
| 1.2.1. Внутривидовые взаимодействия..... | 11 |
| 1.2.2. Межвидовые взаимодействия..... | 12 |
| 1.3. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С УЧАСТИЕМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ..... | 12 |
| 1.3.1. Взаимодействия между высшими растениями..... | 12 |
| 1.3.2. Взаимодействия между растениями и животными..... | 13 |
| 1.3.2.1. Экологические хеморегуляторы пищевого поведения фитофагов..... | 13 |
| 1.3.2.2. Хеморегуляторы онтогенеза и плодовитости фитофагов..... | 18 |
| 1.3.2.3. Антиовипозитанты и синомоны..... | 23 |
| 1.4. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ЖИВОТНЫМИ..... | 24 |
| 1.4.1. Внутривидовые взаимодействия..... | 24 |
| 1.4.1.1. Феромоны беспозвоночных животных..... | 26 |
| 1.4.1.2. Феромоны позвоночных животных..... | 28 |
| 1.4.2. Межвидовые взаимодействия..... | 29 |
| 1.4.2.1. Алломоны..... | 29 |
| 1.4.2.2. Кайромоны..... | 33 |

номических групп, и, наконец, – взаимодействия между организмами, далекими в систематическом отношении.

1.1. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С УЧАСТИЕМ ГРИБОВ

Внутривидовые взаимодействия необходимы для нормального протекания жизненного цикла многих грибов. Среди хемомедиаторов наибольшую роль играют половые феромоны и хемоаттрактанты.

Половые феромоны. Для многих грибов характерен сложный жизненный цикл и половой процесс, при котором для привлечения гамет, находящихся во внешней водной среде, друг к другу и повышения вероятности образования зиготы большое значение имеют химические вещества, которые называют половыми феромонами, мейтинг-феромонами (*mating pheromones*) или аттрактантами. Подобные феромоны обнаружены у многих видов грибов из классов хитридиомицетов, базидиомицетов и аскомицетов.

Хемоаттрактанты клеточных слизевиков необходимы для нормального протекания онтогенеза миксомицетов: в онтогенезе *Dictyostelium* есть переход от амебоидной стадии существования одиночных клеток к стадии многоклеточного псевдоплазмодия. В регуляции такого перехода участвует хемоаттрактант, выделяемый клетками во внешнюю среду, – циклический аденозинмонофосфат (цАМФ).

Межвидовые взаимодействия, опосредованные грибными экзометаболитами:

- грибы – грибы: *паразитизм; аллелопатия;*
- грибы – водоросли: *аллелопатия;*
- грибы – высшие растения: *симбиоз (микориза), паразитизм;*
- грибы – животные: *хищничество, аллелопатия (токсины).*

Взаимодействия грибов с грибами разных видов связаны с явлением паразитизма. К группе химических соединений – средств нападения микофильных грибов – относят:

- метаболиты, выделяемые потенциальным грибом-хозяином, индуцирующие и направляющие рост гиф паразита;
- вещества, выделяемые паразитическим грибом и вызывающие рост гиф хозяина по направлению к колонии микопаразита.

Противодействие паразитам оказывается с помощью антифунгальных веществ и антибиотиков.

Взаимодействие грибов с водорослями по своим экологическим характеристикам относится к аллелопатии. Некоторые представители почвенной альгофлоры образуют антифунгальные экзометаболиты.

Взаимодействие грибов с животными опосредовано двумя группами химических соединений:

1. Грибные токсины (*микотоксины*) – разнообразная по химической природе группа веществ, выполняющих функцию экологических хемотропов, регулирующих распределение энергетического потока в экосистеме на пастбищную и детритную пищевые цепи. Токсины грибов, образующих крупные плодовые тела, служат защитой от животных-консументов и предохраняют их плодовые тела от поедания. Грибы, не образующие крупных плодовых тел, не представляют большой ценности как кормовой ресурс. Вероятно, их токсины предназначены для защиты кормовой базы, на которой они питаются и которая привлекает других консументов. Продуцентом микотоксинов (полипептидных алкалоидов) является спорынья ржи (*Claviceps purpurea*), вызывающая гангренозный эрготизм.

Аматоксины бледной поганки (*Amanita phalloides*) приводят к смертельному исходу при попадании грибов в пищу – смертельная доза α -аманитина для человека составляет 0,1 мг/кг веса. Механизм токсического

действия аматоксинов связан с ингибированием ДНК-зависимой РНК-полимеразы, в результате чего блокируется биосинтез белков печени и развивается ее некроз. Многие микотоксины обладают галлюциногенным эффектом. К галлюциногенным грибам относят около 25 видов, из них 75% – представители рода *Psilocybe*. Пример подобного соединения: производные триптамина из гриба теонакатль (*Psilocybe*) и мухомора (*Amanita* spp.).

Особую группу микотоксинов составляют *афлатоксины*. Помимо высокой острой токсичности, афлатоксины проявляют свойства канцерогенов. Они содержатся в арахисе, различных видах зерновых и бобовых, в комбикормах для скота и накапливаются в процессе хранения.

2. Некоторые хищные грибы выделяют экологические хемомедиаторы, опосредующие взаимодействие гриба с его основным пищевым объектом – нематодами. С одной стороны, нематоды выделяют вещества, служащие индуктором образования ловушек у хищных грибов, с другой – сами хищные грибы выделяют аттрактанты, привлекающие нематод к ловушкам.

Взаимодействия грибов с высшими растениями можно разделить на два типа – положительные (симбиоз) и отрицательные (паразитизм гриба на растении).

1. Важнейшее проявление симбиотических связей между высшими растениями и грибами – *микориза* (комплекс, образованный корнями растений и грибом). На поверхность корней растения путем экзосмоса выделяют органические кислоты, сахара, аминокислоты, витамины, ростовые вещества, алкалоиды, что создает условия для размножения и развития сапрофитной микрофлоры. Наличие и строение микориз определяется систематическим положением растения-хозяина. Роль микоризы сводится к увеличению рабочей поверхности поглощения воды и питательных веществ из почвы, повышению скорости минерализации органики и продуцированию грибами биологически активных веществ, содействующих росту растений. Кроме

этого, грибы-микоризообразователи способны выделять антифунгальные вещества, защищающие растение от патогенных грибов.

Другой (не микоризный) тип ассоциации, благоприятной для высшего растения, опосредован грибами-эндофитами, поселяющимися внутри организма растения и образующими вторичные метаболиты (алкалоиды, нейротоксины), повышающие устойчивость хозяина к животным фитофагам. Так, ассоциация райграсса пастбищного (*Lolium perenne*) с грибом *Acremonium coenophialum* придает злаку устойчивость к луговому мотыльку.

2. Эколого-биохимические аспекты паразитизма гриба на растениях представлены химическими средствами, которыми пользуются грибы при своей агрессии, а также соединениями, которые помогают растениям обороняться от грибной агрессии.

Биохимические средства нападения грибов на растения

Патотоксины. Гриб цератоцистис вязовый (*Ceratocys tisulmi*) выделяет несколько патотоксинов (набор гликопротеинов и фенолов). Североамериканские популяции вяза не проходили коэволюцию с азиатским штаммом этого гриба, поэтому не обладают эффективной биохимической защитой против него, что в свое время вызвало почти полную их гибель.

Воздействие на накопление у растений первичных метаболитов – другой путь губительного воздействия гриба на растение. Например, гриб *Rhizopus* индуцирует у растения накопление фумаровой кислоты. Далее растение само окисляет ее с образованием ядовитого эпоксисукцината, определенная концентрация которого токсична для растения.

Гормоны роста вырабатываются некоторыми грибами и стимулируют быстрый рост травянистых растений, в результате чего последние под тяжестью собственного веса полегают и становятся более уязвимыми и доступным для сапрофитных грибов. Так, гиббереллины получили свое название от гриба *Gibberella*, паразитирующего на рисе.

Грибные экзоферменты можно разделить на две группы в зависимости от того, какую функцию они выполняют в патогенетическом процессе:

1 группа – ферменты, модифицирующие и разрушающие химические средства защиты растения от грибов (протеиназы, фосфатазы и др.);

2 группа – ферменты, разрушающие компоненты растительной стенки и облегчающие проникновение грибного мицелия внутрь клетки (пектиназы, целлюлазы и т.д.). К этой же группе относят ферменты лигниназного комплекса, осуществляющие разложение лигнина.

Вещества, закупоривающие сосуды, (вазинфускарин полисахаридной природы гриба *Fusarium oxysporum*) – один из эффективных способов снижения защитных свойств растений против грибной инфекции.

Химические средства защиты растений. Вещества, обеспечивающие устойчивость растения к грибам и микроорганизмам, можно разделить на три группы.

1 группа – вещества, постоянно присутствующие в растении - *преинфекционные соединения*. Многие из них защищают растения также от животных и участвуют в аллелопатическом подавлении других растений. Среди этой группы преобладают вещества фенольной природы, например, катехол и протокатеховая кислота из лука. Из сердцевины древесных растений выделены терпены и фенолы, предохраняющие деревья от грибковых заболеваний. Гниение плодов, например, яблок, предохраняет цианидин.

2 группа - вещества, образующиеся при инфицировании из неактивных предшественников. Так, после нарушения патогеном клеточных мембран под действием определенного фермента фенольные вещества яблони превращаются в высокотоксичные хиноны, которые могут конденсироваться с аминосоединениями с образованием еще более токсичных веществ.

3 группа – вещества, синтезирующиеся после инфицирования растения - *фитоалексины*. По своей структуре они очень разнообразны: изофла-