

Эколого-генетические модели. *Лекция 2.*

Раздел посвящен изучению
генетического контроля
синэкологических отношений.

Структура экологической генетики

Генетические подходы	Синэкология	Аутэкология
Генетический контроль признаков (наследственность)	Эколого-генетические модели	Генетика устойчивости к факторам среды
Влияние различных факторов на генетические процессы (изменчивость)	Биологические факторы изменчивости (мутагенеза)	Генетическая токсикология

Симбиоз

- Симбиоз – совместное существование неродственных организмов, представляющее собой фундаментальное явление живой природы.
-

Учение о симбиозе – основные направления:

- Познание симбиоза как **надоргнизированной** системы, в которой происходят разнообразные взаимодействия, направленные на адаптацию организмов к среде;
 - Анализ генетических процессов, происходящих при симбиозе;
 - Изучение коэволюции как совокупности макро- и микроэволюционных процессов в симбиотических системах
-

Единый подход в изучении симбиоза –
оценка действия на жизнеспособность
партнеров (индекс взаимодействия I.I.)

$$I.I. = X1/X0$$

- X1 – показатель развития (репродукции) организма при взаимодействии
 - X0 – то же в свободноживущем состоянии
-

Значения индекса I.I.

- $I.I. > 1$, взаимодействие считают полезным (+);
 - $I.I. \approx 1$, нейтральное взаимодействие (0)
 - $I.I. < 1$, вредное взаимодействие(-)
-

Типы биологического взаимодействия

- **1. мутуализм (+ \ +) –**
взаимовыгодность, ни один организм не может существовать без другого
 - Термиты и живущие в их кишечнике жгутиконосцы, обладающие способностью переваривать поглощаемую термитами клетчатку, которую эти насекомые без симбионтов не способны усваивать
-

□ **2. антагонизм (+ \ -)** – у м\о один вид микроба задерживает или полностью подавляет рост другого;

□ Антагонистами могут быть представи-тели всех групп м\о, проявление антаго-низма зависит от условий культивиро-вания, из механизмов лучше всего изучен механизм, связанный с образованием антибиотиков и других продуктов обмена веществ

- **3. комменсализм (+ \ 0)** – один из партнеров системы (комменсал) ~~возлагает на другого (хозяина)~~ регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения
- Используя особенности образа жизни или строения хозяина комменсал извлекает из этого одностороннюю пользу. Присутствие его для хозяина обычно безразлично. Обитание средиземноморского карапуса в полости тела некоторых видов голотурий (убежище)

- **4. конкуренция (-\ -) –**
взаимодействия между организмами,
соревнующимися за
одни и те же ресурсы внешней среды
при недостатке последних
 - Межвидовая конкуренция имеет
место между особями экологически
близких видов, часто возникает при
установле-нии вторичного
перекрывания ареалов, при этом
один вид может вытеснять другой
-

■ **5. аменсализм (-\0) –**
подавление одного организма
другим без обрат-ного
отрицательного воздействия со
стороны подавляемого.

□ Суслики и их паразиты, клопы и
блохи, переносящие бактериальные и
вирусные инфекции.

□ **6. нейтрализм (0\0)** – отсутствие взаимного влияния.

□ Обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга. При нейтрализме особи разных видов не связаны друг с другом непосредственно, но формируя биоценоз, зависят от состояния сообщества в целом. Белки и лоси в одном лесу не контактируют друг с другом, однако угнетение леса засухой сказывается на каждом из них, хотя и в разной степени.

Антон Де Бари, 1879

- **Симбиоз** – это такие отношения, при которых разнородные организмы на значительное время объединяются в общую биологическую единицу, как бы в один организм, утрачивая при этом свою индивидуальность.
 - Главный отличительный признак симбиоза – длительность взаимодействия, которая должна быть сопоставима с продолжительностью жизни партнеров.
-

Классификация симбиотических систем

- 1. на основании морфологических характеристик (развитие особых структур – клубеньки бобовых, талломы лишайников, световые органы животных)
 - а). *эндосимбиоз* – если один из партнеров проникает внутрь другого:
 - внутри полостной (растительноядные животные – микробы, обитающие в их пищеварительных органах;
 - внутритканевой (злаковые растения – эндофитный гриб *Acremonium*);
 - внутриклеточный (тли – бактерии *Buchnera*)
-

- б). *Эктосимбиоз* – не происходит проникновения одного партнера в другого.
-

Относят ассоциации растений с эпифитными (ризосферными) бактериями, целлюлозолитических простейших с метаногенами (обеспечивается поглощение химически активного водорода, выделяемого при брожении в рубце), эктопаразитарные системы (организмы, паразитирующие на поверхности тела хозяина – вши, блохи, пухоеды, большинство клещей).

2. С учетом характера взаимодействия

- а). по биологическому эффекту
 - мутуалистические (преобладают) (бобовые растения - клубеньковые бактерии, тли – бактерии *Buchnera*);
 - антагонистические (трематоды – позвоночные животные, злаковые растения – головневые грибы);
 - комменсальные
-

□ б).по степени зависимости партнеров друг от друга (условное деление):

- факультативные
- облигатные

Симбиоз может быть факультативным в одних условиях и облигатным в других.

-
- в). по характеру трофических взаимодействий:
 - биотрофные (источником питания служат живые клетки партнера);
 - некротрофные (источник питания – специально умерщвленные клетки);
 - сапротрофные – (источник питания – клетки, погибшие «естественным» образом)
-

□ г). тип отношений

- специфичный (в симбиоз данного типа вступает таксономически узкая группа форм);
 - неспецифичный (симбиоз может формироваться неродственными организмами)
-

Приобретение организмами новых биохимических функций при симбиозе.

Функция	Донор функции		Реципиент функции	Локализация симбионта
Фототрофность	Цианобактерии		Лишайниковые грибы	Таллом (межклеточная)
Хемотрофность				
Азотфиксация				
Утилизация азотных шлаков				
Синтез незаменимых аминокислот				
Синтез витаминов группы В				

Симбиоз как генетическая система.

Биологические взаимодействия находятся под контролем определенных генных систем.

Длительность взаимодействия при симбиозе предопределяет формирование надорганизменных генетических систем, которые объединяют наследственные факторы партнеров.

Контроль взаимодействия фитопатогенов и растений в системе ген-на-ген (gene-for-gene)

- Патогенез – процесс, при котором один организм (патоген) угнетает жизнедеятельность другого (хозяина) и вызывает тем самым его гибель.
 - Микроорганизм называется **патогенным**, если он способен вызывать заболевание у данного растения-хозяина как вида, и **вирулентным**, если он способен заражать растения конкретного генотипа.
-

-
- Макроорганизм (хозяин) считается **устойчивым**, если при его заражении патоген гибнет. Патоген неспособный заражать данный генотип потенциального хозяина носит название **авирулентного**.
 - Устойчивость растений часто связана с СВЧ (**реакция сверхчувствительности**) – быстрая локальная гибель инфицированных клеток при несовместимой комбинации «растение – биотрофный патоген».

Основой реакции является быстрое распознавание патогена растением и индукция ряда взаимосвязанных процессов:

- Синтез веществ с антимикробной активностью (фитоалексины, PR-белки)
 - Синтез лигнина и экстенсинов
 - Гибель клеток в сайте инфекции
 - Индукция иммунитета к повторным заражениям
-

Сравнение устойчивых и восприимчивых сортов разных растений показало, что главным для взаимодействия является способность растения узнавать патоген на ранних стадиях поражения.

Эта способность контролируется геномами обоих организмов.

-
- У ряда бактериальных штаммов и грибных рас патогенов были обнаружены гены авирулентности (*AVR*-гены), основная функция которых заключается в синтезе специальных небольших молекул – *специфических элиситоров* реакции СВЧ (т.е. веществ, вызывающих реакцию СВЧ).
-

Ряд клонированных генов авирулентности.

Вид патогена	AVR-ген	Функция белка
<i>Cladosporium fulvum</i>	AVR 4	элиситор
	AVR 9	элиситор
<i>Rhynchosporium secalis</i>	Nip 1	токсин-элиситор
<i>Magnaporthe grisea</i>	AVR 2 – YAMO	протеаза?
	PML 1	?
	PML 2	?
<i>Pseudomonas syringae</i>	AVR D	Ферменты, осуществляющие синтез элиситоров
Вирус табачной мозаики (TMV)	TMV CP	Белок оболочки
Вирус мозаики цветной капусты (CaMV)	CaMV gV1	Белок оболочки

Ряд клонированных генов устойчивости растений.

- Узнавание специфических элиситоров осуществляется с помощью специфических рецепторов у растений, несущих гены устойчивости (R-гены)
 - Продукты R-генов являются рецепторами или осуществляют передачу сигнала от рецептора в ядро.
 - Группа R-генов была клонирована и секвенирована:
-

Вид растения	R-ген	Патоген	Avr-ген
Томаты	<i>Cf 2</i>	<i>Cladosporium</i>	<i>Avr 2</i>
	<i>Cf 4</i>	<i>fulvum</i>	<i>Avr 4</i>
	<i>Cf 5</i>	<i>Pseudomonas</i>	<i>Avr 5</i>
	<i>Cf 9</i>	<i>syringae</i>	<i>Avr 9</i>
	<i>Pto</i>	<i>Fusarium</i>	<i>Avr Pto</i>
	<i>12C-1</i>	<i>oxysporum</i>	?
Рис	<i>Xa 21</i>	<i>Xantomonas</i> <i>oryzae</i>	<i>AvXa 21</i>
Лен	L6	<i>Melampsora lini</i>	A16
Табак	N	TMV	репликаза
Арабидопсис	RPP 5	<i>Peronospora</i>	?
	RPM 1	<i>parasitica</i>	<i>AvrRPM1</i>
	RPS 2	<i>P.syringa</i>	<i>AvrRpt 2</i>

Фенотипические проявления симбиозов (общее для паразитизма и мутуализма).

- 1. сигнальные взаимодействия (обмен организмов сигнальными факторами характерен для всех типов симбиоза)
 - 2. метаболическая интеграция партнеров
 - 3. развитие симбиотических органов
-

Кальмар *Euprymna scolopes* и бактерии *Vibrio fischeri* – кворум-зависимая эколого-генетическая система

Vibrio fischeri-морская светящаяся бактерия, у которой свечение является плотностно-зависимым процессом (в толще воды плотность культуры менее 100 клеток на мл, в светящихся органах головоногого моллюска – 10×10^9 - 10×10^{11} клеток на мл).

Взаимовыгодное межвидовое сотрудничество: моллюск, ночное животное, извлекает выгоду из того, что светящиеся бактерии делают его незаметным для хищников снизу. Бактерии получают питание и укрытие от моллюска.

Генетическая система “luxI – luxR”

Система включает 2 основных блока генов:

1). оперон *luxICDABEG*, где

- Ген *luxI* кодирует белок, который функцио-нирует как синтаза химического агента межклеточной коммуникации. Его накопление в среде сигнализирует клеткам *V.fischeri* о достижении пороговой плотности (кворума) для биолюминисценции.
 - Агент коммуникации – лактон гомосерина (3-ОГЛГ)
-

- Гены *luxA* и *luxB* кодируют, соответственно, субъединицы а и в люциферазы (ферментного комплекса, ответственного за биолюминисценцию)

- Гены *lux C,D,E* кодируют редуктазу жирных кислот (один из окисляемых субстратов в ходе люциферазной реакции, приводящей к испусканию кванта света)
- Ген *luxG* кодирует редуктазу флавиномононуклеотида (другой субстрат, также окисляемый в люциферазной реакции)

2). Другой генный блок включает ген *lux R*, чей белковый продукт LuxR связывает фактор 3-ОГЛГ.

Развитие симбиотических органов.

Образование хозяином специализированных органов, содержащих микробные клетки, характерно для многих мутуалистических симбиозов.

Органы выполняют 3 тесно связанные функции:

1. экологической ниши для симбионта;
 2. структурной основы для обмена партнерами метаболитами и регуляторными факторами;
 3. локализации симбионта, которая облегчает контроль над его численностью и активностью
-

Симбиоз тлей с бактериями *Buchnera*
(симбиозу уже более 100 миллионов лет)

Синтез важнейшего вещества,
кофер-мента А, осуществляется
совместными усилиями:

Бактерия синтезирует из пирувата
панто-тенат (насекомое не может),
а затем тля синтезирует из
пантотената кофер-мент А
(бактерия не может).

Конечный продукт используют вместе.

Бактериом (симбиосома) – орган, где локализируются бактерии.

Состоит из 60-90 полиплоидных клеток – бактериоцитов. В вакуолях этих клеток находятся бактерии рода *Buchnera*. Число бактерий определяется размерами бактериома и находится под контролем со стороны хозяина. Насекомые получают бактерий от матери, вне организма хозяина они не могут существовать, не передаются от насекомого насекомому.

Антибиотики убивают бактерий, после чего насекомые перестают размножаться.

Бактерии снабжают насекомое незаменимыми аминокислотами. Молекулярный анализ показал связь симбионтов с кишечной палочкой.

Тли не могут синтезировать 10 различных аминокислот. Триптофан, метионин, лейцин, изолейцин, валин, фенилаланин с избытком синтезируют бактерии и снабжают ими тлей.

Метаболическая интеграция партнеров модель дрожжи – дрозофила.

Заключительные этапы биосинтеза стерина у дрожжей можно блокировать мутациями устойчивости к полиеновому антибиотику нистатину, который связывается со стеринами клеточных мембран и препятствует размножению клеток.

Дрожжи дикого типа не растут на среде с нистатином. Блок синтеза эргостерина приводит к устойчивости к нистатину.

Мутации по биосинтезу стерина

Гормоны льинки – экдизоны относятся к стероидным гормонам и представляют собой производное циклопентан-пергидрофенантрена, например α -экдизон:

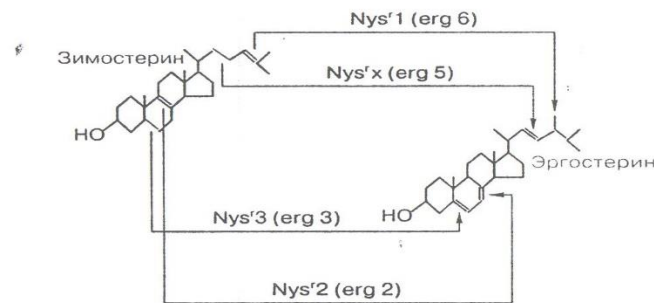
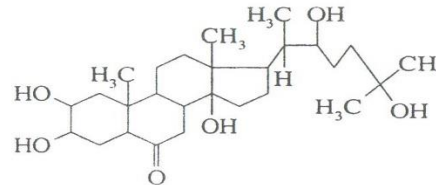


Рис. 1. Схема заключительных этапов биосинтеза эргостерина у дрожжей. Показаны четыре варианта образования эргостерина. Блокирование любого из них сообщает дрожжам устойчивость к нистатину. Представлены наименования мутантов Nys', полученных А. Б. Левченко в бытность его студентом кафедры генетики ЛГУ. В скобках даны аналогичные наименования, принятые в международной номенклатуре [3]

Частота потерь половых хромосом у дрозофилы.

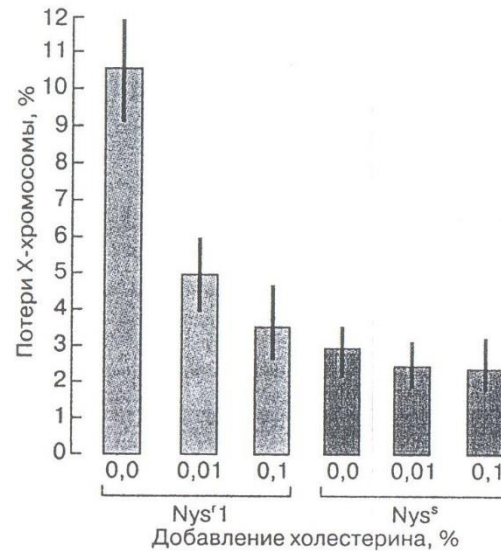


Рис. 2. Влияние стерина на частоту потерь хромосом, индуцированную рентгеновыми лучами (доза 1000 Р), в ооцитах дрозофилы, питавшейся дрожжами, устойчивыми к нистатину (Nys^r1), в сравнении с тем же показателем для дрозофилы, питавшейся дрожжами, чувствительными к этому антибиотику (Nys^s). Видно, что в вариантах с дрожжами, устойчивыми к нистатину (с нарушениями метаболизма стерина), добавление холестерина снижает частоту потерь хромосом до контрольного уровня, то есть до уровня, характерного для дрозофилы, питавшейся дрожжами, чувствительными к антибиотику (с нормальным стеринным метаболизмом)

Редукция гонад у дрозофилы.



Рис. 4. Яичники дрозофилы, питавшейся гомогенатом растения табака: а – чувствительного и б – устойчивого к нистатину. Стрелка указывает на зрелое яйцо дрозофилы, изолированное из варианта а и помещенное для сравнения рядом с дегенерировавшим яичником из варианта б

Табак и устойчивость к нистатину.

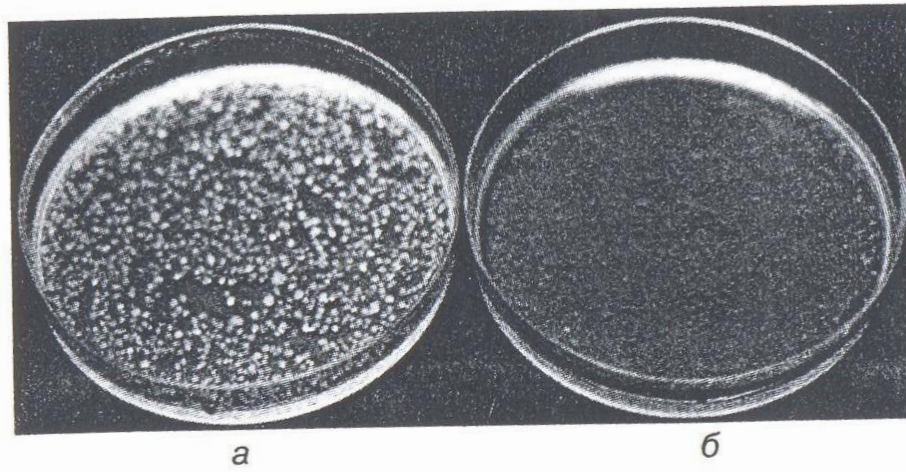


Рис. 3. Фотографии чашек Петри, на которые высеяны клетки табака: *а* – мутантные, устойчивые к нистатину; *б* – клетки исходной формы, чувствительной к антибиотику. В обе чашки добавлен антиметаболит стерина – триадимефон. Очевидно, что мутантные клетки проявляют устойчивость и к этому соединению в отличие от клеток исходной формы

Профиль стерина у мутантов и дикого типа табака.

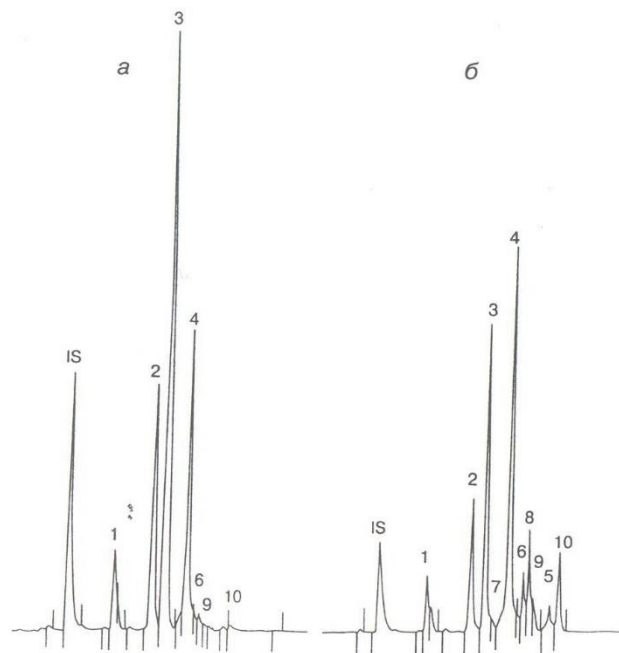


Рис. 5. Профиль стерина (результаты газожидкостной хроматографии), синтезируемых растениями-регенерантами, полученными из клеток дикого типа, чувствительных к нистатину (*а*) и мутантных, устойчивых к этому антибиотику (*б*). Различные стерины обозначены цифрами над пиками, высота которых отражает относительное содержание каждого стерина. Очевидно, что общее содержание и соотношение некоторых стерина изменены у мутанта

Устойчивость к фитофторозу.

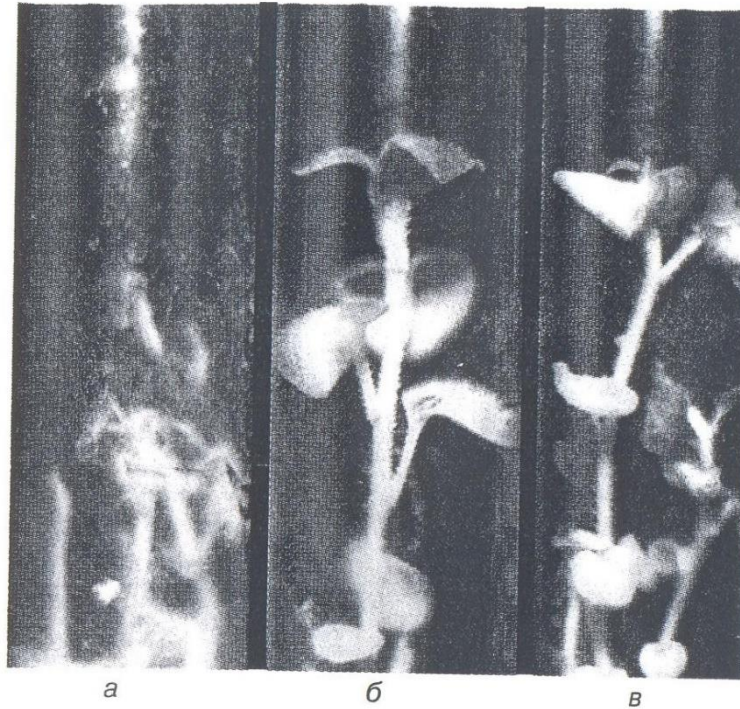


Рис. 6. Реакция на заражение фитофторой растений – регенерантов картофеля, выращенных в пробирках: чувствительного, полностью уничтоженного (а) и устойчивых (б, в) к филипину
