

КОНСОРТИВНЫЕ СВЯЗИ В ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОМ КРУГОВОРОТЕ ВЕЩЕСТВ

П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова

Учреждение образования «Витебский государственный университет
имени П.М. Машерова»

Вариативность консортивных связей приводит к расширению экологической амплитуды видов и консолидации биохимических процессов, замещению и сближению жизненных циклов различных организмов. Исходя из разной степени глубины и взаимопроникновения консортивных связей, можно выделить «эндоассоциации», затрагивающие горизонтальный перенос генов, и «экзоассоциации», основанные на визуальных экологических характеристиках. В понятие «эндоассоциации» входит такое объединение разнородных живых организмов, чьи обменные процессы напрямую связаны друг с другом: происходит не только тесное перекрывание, но и значительное взаимное сближение биохимических циклов во всевозможных узловых стадиях протекающих биохимических реакций между всеми взаимодействующими партнерами. В понятие «экзоассоциации» входит однонаправленный поток метаболитических соединений, которые в дальнейшем вовлекаются в обменные процессы лишь одного или ограниченной группы организмов. Поставщик этих веществ может в дальнейшем и не участвовать в таком потоке.

Цель исследования – отражение многогранности современной трактовки консортивных связей в природе.

Материал и методы. Рассмотрены циклы обмена веществ грибного и растительного компонентов. Использованы описательно-сравнительные методы в научно-исследовательской лаборатории.

Результаты и их обсуждение. Эндоассоциации – это не застывшая структура. Она находится в постоянном развитии, что согласуется с принципами постоянства и непрерывности консортивных связей. Комфортность достигается за счет динамического равновесия: одни партнеры сменяются другими, что связано и с изменениями экологических условий окружающей среды, и с перемещением, миграцией веществ, образовавшихся в результате перекрывания метаболитических циклов.

Фитоценотический круговорот веществ понимается авторами как перекрывание циклов обмена между участниками консорции. Данный круговорот веществ возможен только в условиях эндоассоциации, в то время как в экзоассоциации осуществляется в основном однонаправленный поток веществ.

Авторами были выделены некоторые позиции перекрывания и общности биохимических циклов различных организмов, входящих в состав эндоассоциаций.

Заключение. Грибной компонент со своим уникальным циклом обмена веществ является центральным звеном взаимосвязи растений, животных и микроорганизмов. Каждый из взаимодействующих компонентов эндоассоциации благодаря консортивным связям получает жизненно важные биологически активные вещества.

Биохимическая картина циклов обмена веществ наглядно иллюстрирует эволюционную общность происхождения и единства многообразного органического мира, переплетенного взаимоперекрывающимися консортивными связями.

Различные сочетания эндо- и экзоассоциаций повышают экологическую пластичность видов – коэволюционных организмов и помогают устойчивому и динамическому развитию консортивных связей в непростой современной противоречивой окружающей природной обстановке.

Ключевые слова: консортивные связи, экзоассоциация, эндоассоциация, циклы обмена веществ, фитоценотический круговорот веществ.

CONSORT LINKS IN PHITOCENOSIS CIRCLE OF SUBSTANCES

P.Yu. Kolmakov, E.V. Antonova

Educational Establishment «Vitebsk State P.M. Masherov University»

Considering different degree of depth and interpenetration of consort links one can point out «endoassociations», which imply horizontal transfer of genes, and «exoassociations» based on visual ecological characteristics. The notion of «endoassociation» implies a union of various living organisms whose metabolism processes are directly linked to each other: not only close overlapping but also considerable mutual proximation of biological cycles takes place in different knot stages of biochemical reactions among all the interacting partners. The notion of «exoassociation» implies one-directional stream of metabolic compounds which are further involved into metabolism processes of only one or a limited group of organisms. The supplier of these substances can further not participate in such stream.

The research purpose is the reflection of the multi-facet side of the contemporary interpretation of consort links in nature.

Material and methods. The research material is metabolism cycles of fungi and plant components. The descriptive and comparative research methods in a research laboratory were used.

Findings and their discussion. Endoassociations are not a stable structure. It constantly develops which agrees with the principles of stability and continuity of consort links. Comfort can be reached due to dynamic balance: some partners are substituted with others, which is connected both with the changes in ecological conditions of the environment and with the transfer, migration of substances formed as a result of overlapping metabolic cycles.

We understand phytocenosis circle of substances as overlapping of exchange cycles among consort participants. Phytocenosis circle of substances is possible only in the conditions of the endoassociation, while mainly one-directional stream of substances takes place in the exoassociation.

We identified some positions of overlapping and uniting biochemical cycles of different organisms which are parts of endoassociations.

Conclusion. The fungi component with its unique metabolism cycle is the central link in the interconnection of plants and microorganisms. Each of the interacting components of the endoassociation due to consort links gets vitally important biologically active substances.

The biochemical picture of metabolism cycles illustrates the evolution unity of the origin and the unity of the diverse organic world, which is interwoven with mutually overlapping consort links.

Different compositions of endo- and exoassociations increase ecological plasticity of species, coevolutional organisms, and facilitate stable and dynamic development of consort links in the difficult contemporary contradictory natural environment.

Key words: consort links, exoassociation, endoassociation, metabolism cycles, phytocenosis circle of substances.

Динамическое равновесие продолжает играть существенную роль в развитии жизни на Земле. Одним из его проявлений является возникновение и развитие многообразных консортивных связей в природе. Вариативность консортивных связей приводит к расширению экологической амплитуды видов и консолидации биохимических процессов, замещению и сближению жизненных циклов различных организмов. Составляющие компоненты, партнерские звенья консортивных связей можно рассмотреть с биохимических, физиологических и функциональных сторон.

Консортивные связи, скорее всего, играют определенную роль и в видообразовании.

Н.И. Вавилов считает линнеевский вид как определенную сложную систему, т.е. целое, состоящее из связанных друг с другом частей, в которой целое и части взаимно проникают друг в друга. Решение основных вопросов эволюции не может быть сделано без учета вида как сложной системы форм. Изучение вида охватывает не только морфологические, но также и физиологические признаки. Между видом как сложной системой и средой существует постоянная связь. Противоречия в развитии могут возникать между средой и всей системой вида или отдельными частями ее и между составными элементами самой системы. Надо учитывать географическую и экологическую динамику вида как системы. Части общей системы в зависимости от среды и при расселении могут постоянно изменяться. Вид приходится понимать под углом зрения динамики, изменений, происходящих под влиянием среды, изменений во времени. Линнеевский вид – обособленная сложная подвижная морфо-физиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом. Вид следует рассматривать как действительные комплексы реальных систем, существующих в природе, которые представляют собой определенные узловые моменты в эволюционной цепи. Для эволюции организмов характерно единство прерывности и непрерывности. Эволюционный процесс, будучи непрерывным в смысле постоянного движения, изменения, возникновения и уничтожения, имеет узлы в бесконечной цепи, которые составляют виды как системы наследственных форм [1].

Развитие молекулярной биологии, ультраструктурного анализа и сопоставления на молекулярном уровне позволило прийти к выводу: эукариотическая клетка возникла столь же давно, что и прокариотическая [2]. В процессе параллельного развития у эукариот, в том числе и у грибов, сформировался геном, который существенно отличается от генома прокариот. Отличия касаются избыточности генома и его компактности, мозаичности структуры. Наличие интронных структур в генах является основным и принципиальным отличием структурной организации геномов эукариот от прокариот [3]. Данное отличие играет существенную роль в эволюции, задача которой «совместить» «несовместимые» организмы принципиально новым способом: посредством консортивных связей, приводящих к «экологическим», «физиологическим» и «биохимическим» всплескам, как «быстрого» способа эволюционного преобразования. Совершенствование консортивных связей способствовало новому эволюционному скачку и стремительному витку в развитии жизни на Земле: выходу ее на сушу.

Первый эукариотический организм возник примерно 1,5–2 млрд лет назад, когда в атмосфере появилось достаточно кислорода. Этот организм был дрожжеподобным, сходным с современными представителями рода *Candida*. Цианобактерии и грибы в докембрии представляли собой резко

очерченные параллельные стволы органического мира [2]. Пересечение их эволюционных линий стало возможным лишь благодаря образованию, развитию и трансформации консортивных связей в природе, что привело к возникновению принципиально иных организмов с качественно новыми адаптивными признаками в изменившихся экологических условиях. Произошел «эволюционный всплеск».

В консортивных комплексах интеграция взаимодействующих партнеров в единый организм происходит в первую очередь на физиологическом уровне. Смысл образования консортивных комплексов – это расширение экологической амплитуды взаимодействующих организмов. Трансформация экологической амплитуды приводит к «адаптивному всплеску» – основной причине возникновения подобных взаимоотношений в природе [4].

Взаимодействие компонентов консорции может происходить с разной степенью проникновения организмов друг в друга. Особую эволюционную значимость имеют связи, которые создаются на биохимическом и физиологическом уровнях. Одним из примеров подобных взаимоотношений служит эволюционно закрепившаяся связка Гриб–Растение [5].

Голосеменные своим существованием в эпоху покрытосеменных обязаны консортивным связям такого уровня. Переходные формы беннеттитовых и голосеменных без консортивных связей с грибом давно уже вымерли. Среди господствующих покрытосеменных есть представители, не образующие консортивных связей с грибными организмами. Исходя из принципов динамического и устойчивого путей эволюционного развития консортивных связей в природе – устойчивости во времени и пространстве, постоянства, непрерывности процесса, комфортности [5], можно предположить, что в дальнейшем покрытосеменные без постоянных глубоких консортивных связей прекратят свое существование.

Гриб находится на другой эволюционной ступеньке и отличается большей экологической пластичностью. Поэтому грибной компонент быстрее, чем растительный, реагирует на изменение условий окружающей среды и тем самым подталкивает к физиологическим изменениям в растительном организме. Глубокая интеграция путей обмена растительного и грибного компонентов соответствует требованию «функционального динамического равновесия в природе». Несмотря на разную эволюционную дистанцию, Гриб и Растение нуждаются друг в друге для дальнейшего динамического и устойчивого развития в современной экологической обстановке [4].

Все в природе находится в динамическом равновесии. Нарушение любого звена ведет к дисбалансу всей многовариантной комплексной системы.

Карл Вёзе в 2004 г. опубликовал статью, в которой утверждал, что между древними группами живых организмов происходил массивный перенос генетической информации. В древнейшие времена преобладал процесс, который он называет горизонтальным переносом генов. И чем дальше в прошлое, тем это преобладание сильнее. Существует ряд доказательств, что были затронуты даже высшие растения и животные [6]. Аарон Ричардсон и Джеффри Палмер замечают: «Горизонтальный перенос генов играл главную роль в бактериальном развитии и довольно распространен у некоторых одноклеточных эукариот. Тем не менее распространенность и значение горизонтального переноса генов в эволюции многоклеточных эукариот остаются неясными» [7].

Истинные глубокие консортивные связи в природе – это и есть видимое проявление горизонтального переноса генов.

В теперешнюю геологическую эпоху горизонтальный перенос генов – довольно редкое явление у животных, грибов и растений. Недавно были выявлены случаи, когда бактерии вовлекались в процесс горизонтального переноса генов у многоклеточных эукариот. В течение патогенеза паразиты трансформировали своего хозяина плазмид-кодирующими генами [7]. А это не что иное, как проявление «глубоких» консортивных связей в природе, которые объяснимы с точки зрения молекулярной биологии. Возможно, что именно такие консортивные связи могут считаться «истинными», имеющими реальное доказательство. Многие жизненные формы на Земле обязаны своему существованию и широкой экологической амплитуде именно этим консортивным связям. Все остальное, что объяснимо только «визуальной констатацией фактов», несет в себе взаимоотношения «другого характера», требующего глубоких научных исследований.

Признаки консортивных связей в природе: молекулярно-генетические, физиологические, биохимические, экологические. Отсутствие одного из этих параметров говорит о том, что между организмами существуют взаимоотношения «другого характера», которые не являются «истинными» консортивными связями.

Исходя из разной степени глубины и взаимопроникновения консортивных связей, можно выделить «эндоассоциации», затрагивающие горизонтальный перенос генов, и «экзоассоциации», основанные на визуальных экологических характеристиках. Нынешнее понимание смысла консорции ни в коей мере не противоречит классическим взглядам на этот вопрос [8]. Современная трактовка понятия «консорция» дополнена результатами молекулярно-генетических методов исследований, что помогает установлению более четко выраженных границ в объяснении консорции. Термин «экзоассоциация» основан на постулатах классической геоботаники в понимании В.Н Беклемишева и Л.Г. Раменского [8].

Цель исследования – отражение многогранности современной трактовки консортивных связей в природе.

Материал и методы. Рассмотрены циклы обмена веществ грибного и растительного компонентов. Использованы описательно-сравнительные методы в научно-исследовательской лаборатории.

Результаты и их обсуждение. В понятие «эндоассоциация» входит такое объединение разнородных живых организмов, чьи обменные процессы напрямую связаны друг с другом: происходит не только тесное перекрывание, но и значительное взаимное сближение биохимических циклов во всевозможных узловых стадиях протекающих биохимических реакций между всеми взаимодействующими партнерами.

В понятие «экзоассоциация» входит однонаправленный поток метаболитических соединений, которые в дальнейшем вовлекаются в обменные процессы лишь одного или ограниченной группы организмов. Поставщик этих веществ может в дальнейшем и не участвовать в таком потоке.

Взаимосвязь и взаимодействие эндоассоциаций и экзоассоциаций отражает рис. 1.



Рис. 1. Экзо- и эндоассоциации в системе консортивных связей

Краткая сравнительная характеристика эндоассоциаций и экзоассоциаций показана в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика экзо- и эндоассоциаций

Позиции сравнения	Консортивные связи	
	Экзоассоциации	Эндоассоциации
Характер проявления	Экологический, физиологический	Перенос генов, экологический, физиологический
Динамическое равновесие	Экологическое Топическое	Экологическое Топическое Функциональное
Степень перекрываемости биохимических циклов	Опосредованная	Тесная
Время существования	Короткоживущие	Длительно существующие
Постоянство существования	Непостоянные, временные	Постоянные
Эволюционная значимость	—	Более эволюционно значимые

Эндоассоциации – это не застывшая структура. Она находится в постоянном развитии, что согласуется с принципами постоянства и непрерывности консортивных связей. Комфортность достигается за счет динамического равновесия: одни партнеры сменяются другими, что связано и с изменениями экологических условий окружающей среды, и с перемещением, миграцией веществ, образовавшихся в результате перекрывания метаболических циклов.

Позиций характеристики эндоассоциаций больше, и они более четкие в определении.

Образованию эктэндомикоризы у видов рода *Picea* A. Dietr. в какой-то мере способствуют муравьи, поскольку подкисляют почвенный профиль муравьиной кислотой, которая содержится также и в хвое.

Биохимия растений и биохимия животных базируются на общих принципах, которые определяются общими свойствами живых организмов. Действительно, у растений и животных много сходного: химический состав большинства клеточных структур, состав многих макромолекул, основные метаболические пути, многие ферменты. Все это свидетельствует о единстве органического мира [9].

Давно известна особенность хлорофилла: по своей химической структуре он близок к гемоглобину, красному красящему веществу крови теплокровных животных. В ядре молекулы гемоглобина имеется атом железа, а в ядре хлорофилла – атом магния.

Малокровие у человека и у животных лечат железом для образования гемоглобина. Так обстоит дело и у растений: листья и молодые зеленые ветки иногда приобретают желтый оттенок, заболевают хлорозом. В большинстве случаев он вызывается также недостатком железа. Подкормка таких растений раствором соли железа излечивает растение. Вновь в растении образуется хлорофилл, хотя само железо в молекулу хлорофилла и не входит. Это говорит о близости двух красящих веществ – красного гемоглобина и зеленого хлорофилла, так широко распространенных в природе [10].

Взаимное перекрывание циклов биохимического обмена живых организмов разных эволюционных уровней объясняет замкнутость круговорота веществ в биосфере.

Фитоценотический круговорот веществ понимается нами как перекрывание циклов обмена между участниками консорции. Данный круговорот веществ возможен только в условиях эндоассоциации, в то время как в экзоассоциации осуществляется в основном однонаправленный поток веществ.

Ключевые моменты перекрывания биохимических процессов в эндоассоциациях, по мнению А.А. Титаева [11], изображены на рис. 2.

Основные обменные процессы грибов в принципе не отличаются от обменных процессов других живых организмов. Так, в высших грибах протекают реакции цикла Кребса и существует дыхательная цепь.

На этом главном пути обмена веществ не только «сгорает» глюкоза, но и синтезируется АТФ или неорганические полифосфаты, в которых аккумулируется большой запас энергии. Кроме того, названный путь дает начало другим, дополнительным путям обмена веществ.

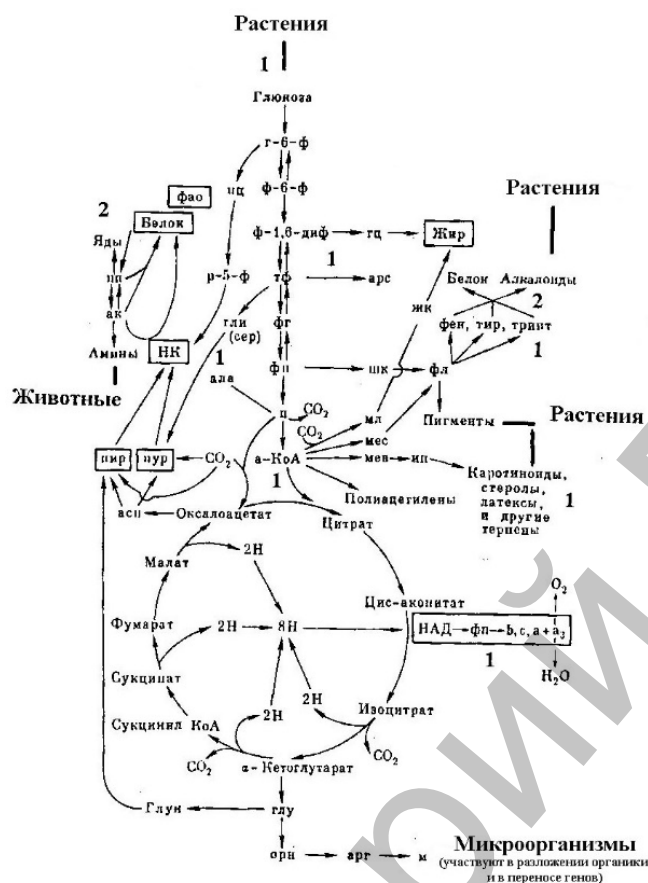
Ключевым пунктом в главном пути обмена веществ служит КоА. От этого звена ответвляются пути для синтеза многих веществ – жирных кислот, липидов, стероидов, ароматических соединений (фенолов, флавонов, ароматических аминокислот). В одном из ответвлений – из триптофана и уксусной кислоты синтезируются ростовые вещества – ауксины и гетероауксин. Из ацетата образуются вещества изопреновой структуры, служащей основой для синтеза каротиноидов и порфиринов [11].

На биосинтезе уксусной кислоты и полифенольных соединений как продукта побочного биосинтеза происходит соединение циклов обмена растений и грибов.

Полифенольные соединения следует рассматривать не только как продукты побочного обмена веществ грибов, но и как стимуляторы для эволюции растительного и животного мира.

Грибной компонент со своим уникальным циклом обмена веществ является центральным звеном взаимосвязи растений, животных и микроорганизмов.

На схеме [11], изображенной на рис. 2, указаны основные позиции взаимодействия и возможные перекрывания циклов обмена веществ, что иллюстрирует понятие «эндоассоциация».



Примечания: ак – аминокислоты; а-КоА – ацетил-КоА; ала – аланин; арг – аргинин; арс – ароматические соединения; асп – аспарагиновая кислота; b, c, a, аз – цитохромы; гли – глицин; глю – глутаминовая кислота; глюн – глутамин; гц – глицерин; г-6-ф – глюкозо-6-фосфат; жк – жирные кислоты; ип – изопрен; м – мочевины; мев – мавалоновая кислота; мес – метилсалицилат; мл – мелонат; НАД – никотинамидадениндинуклеотид; НК – нуклеиновые кислоты; орн – орнитин; п – пируват; пир – пиримидиновые основания; пп – полипептиды; пур – пуриновые основания; пц – пентозный цикл; р-5-ф – рибозо-5-фосфат; сер – серин; СКВ – сквален; тир – тирозин; трипт – триптофан; тф – триозофосфаты; фао – ферментативный аппарат организма; фг – фосфоглицериновые кислоты; фен – фенилаланин; фл – фенолы; фп – фосфоенолпируват; ф-1,6-диф – фруктозо-1,6-дифосфат; ф-6-ф – фруктозо-6-фосфат [11].

Рис. 2. Схема обмена веществ у грибов и ее взаимосвязи с другими компонентами эндоассоциации

Неоспоримые биохимические доказательства существования эндоассоциаций. Постоянные биохимические взаимосвязи на схеме отмечены цифрой 1. Сезонные или временные биохимические взаимодействия отмечены цифрой 2.

Углеводы. В природе углеводов больше, чем всех других химических соединений, вместе взятых. Оболочки растительных клеток целиком состоят из углеводов. Функции углеводов в растении важны и разнообразны. Энергетическая (в химических связях запасается солнечная энергия), пластическая (из универсального химического соединения – глюкозы – образуются метаболиты (углеродные скелеты), необходимые для синтеза органических соединений живой клетки), регуляторная (связывание с сахарами снижает активность фитогормонов, регулирующих процессы жизнедеятельности растений), сигнальная (некоторые лектины, в состав которых входят моно- и олигосахара, выполняют функцию узнавания патогена, проникающего в клетку), защитная (растворимые сахара связывают воду, удерживая ее в клетке, связываются с белками и нуклеиновыми кислотами, стабилизируя их молекулы в неблагоприятных условиях). Соотношение водорода и кислорода такое же, как и в воде – 2:1, что характерно для большинства углеводов. Оптическая активность моносахаридов определяется содержанием асимметрических атомов углерода. Моносахариды могут иметь D- и L-конфигурацию. В растениях содержатся и растениями усваиваются в основном D-стереоизомеры. L-формы встречаются очень редко [9].

В ранневесенний период происходит отток углеводов у растительного организма к корням, что может дать толчок к развитию грибного компонента.

Ароматические соединения. Можно считать, что фотосинтез заканчивается с образованием триозофосфата, поскольку дальнейшие реакции протекают и у нефотосинтезирующих организмов, таких как животные и грибы. Однако именно здесь важно показать, каким образом фосфоглицерат и триозофосфат используются для производства основных необходимых растениям питательных веществ [12]. Можно предположить, что в осенне-зимний период при затухании фотосинтеза происходит вовлечение триозофосфатов из циклов обмена грибного компонента в обменные процессы растительных организмов.

Аминокислоты. Аминокислоты растительного компонента могут быть вовлечены в пути обмена грибного компонента.

Триптофан. Гетероауксин является β -индолилуксусной кислотой, относится к веществам группы ауксинов. В естественных условиях его образование происходит из аминокислоты триптофана в вегетативной массе растений, а затем вещество перемещается в стебли и корни, где в ходе реакции окисления переходит в активную форму [13]. Гетероауксин был обнаружен Торевым (1960) в нескольких видах грибов, среди которых были и микоризообразующие. Экстракты из этих грибов действуют на высшие растения в высоких концентрациях как ингибиторы, в малых – как слабые стимуляторы роста [14]. Гетероауксин грибного компонента необходим растительному в период ранневесеннего активного роста, а в последующем растение пользуется своими собственными ресурсами, вырабатывая нужные гормоны.

Каротиноиды, стеролы, латексы и другие терпены. Стероидные соединения являются исходным материалом для синтеза веществ, обладающих сильной физиологической активностью и обнаруженных в грибах-микоризообразователях. Ряд стероидных соединений был найден и в растениях. Некоторые тритерпены обладают антабиотическим действием против некоторых анаэробов, таких как *Clostridium butiricum* и *Streptococcus putridis*, подавляют их рост. Стерины широко распространены в органическом мире, на что указывают их названия: зоо-, фито- и микостерины [14].

В животных организмах стероидную природу имеют холестерин и ряд гормонов. В растениях стероиды более разнообразны. Чаще они представлены спиртами – стеролами. В растениях, грибах распространен эргостерол. Из него под влиянием ультрафиолета образуется витамин D. Стероиды входят в состав клеточных мембран растений, предполагается их участие в контроле проницаемости. Основная масса стеролов растительной клетки содержится в мембранах эндоплазматического ретикула и митохондрий, а их эфиры связаны с фракцией клеточных стенок [9]. Грибной компонент в какой-то степени усиливает стероидные свойства растений.

Алкалоидами обмениваются грибы и растения [14].

Биогенные амины. Характерными для грибов соединениями, обладающими сильной физиологической активностью, являются амины и их производные. Одним из наиболее важных по своему значению для обмена веществ и широко распространенным среди грибов амином является холин. Он входит в состав лецитинов и является метилирующим агентом в биологических процессах. При отсутствии или недостатке холина возникает жировое перерождение печени. Производное холина – ацетилхолин – играет важную роль в животном организме как раздражитель нервных окончаний [14].

Нами были выделены некоторые позиции перекрывания и общности биохимических циклов различных организмов, входящих в состав эндоассоциаций.

Благодаря консортивным связям взаимодействующие партнеры (компоненты эндоассоциации) получают жизненно важные биологические вещества.

Заключение. Фитоценотический круговорот веществ возможен благодаря консортивным связям, а именно за счет перекрывания биохимических циклов и взаимного обогащения взаимодействующих партнеров биологически активными веществами.

Подавляющее большинство покрытосеменных для прекращения физиологически активных процессов сбрасывают листву на зимний период в отличие от голосеменных, у которых в это время биохимические процессы сохраняются из-за тесного перекрывания циклов обмена грибного и растительных компонентов. Благодаря консортивным связям обменные процессы у голосеменных в зимний период имеют место быть, вот почему голосеменные позже выходят из состояния покоя, чем покрытосеменные.

Поскольку сезонные обменные процессы у голосеменных не подвержены значительным амплитудным колебаниям, как у покрытосеменных, можно предположить, что исходный древний ареал голосеменных располагался в относительно стабильной климатической зоне с более или менее

константными климатическими характеристиками. Благодаря консортивным связям голосеменные смогли занять значительную часть суши и дожить до наших дней.

Муравейники, расположенные в корневой зоне ели, способствуют подкислению почвенного профиля и проникновению водных растворов муравьиной кислоты в ткани и органы растительного компонента, тем самым объединяя и унифицируя обменные процессы растений и животных.

Полифенольные соединения следует рассматривать не только как продукты побочного обмена веществ грибов, но и как стимуляторы для эволюции растительного и животного мира.

Благодаря консортивным связям каждый из взаимодействующих компонентов эндоассоциации получает жизненно важные биологически активные вещества.

Грибной компонент со своим уникальным циклом обмена веществ является центральным звеном взаимосвязи растений, животных и микроорганизмов.

Биохимическая картина циклов обмена веществ наглядно иллюстрирует эволюционную общность происхождения и единства многообразного органического мира, переплетенного взаимоперекрывающимися консортивными связями.

Различные сочетания эндо- и экзоассоциаций повышают экологическую пластичность видов – коэволюционных организмов и помогают устойчивому и динамическому развитию консортивных связей в непростой современной противоречивой окружающей природной обстановке.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система / Н.И. Вавилов. – Л.: Наука, 1967. – 92 с.
2. Каратыгин, И.В. Коэволюция грибов и растений / И.В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
3. Дьяков, Ю.Т. Введение в генетику грибов / Ю.Т. Дьяков, А.В. Шнырева, А.Ю. Сергеева. – М.: Академия, 2005. – 304 с.
4. Колмаков, П.Ю. Эволюционные всплески в мире растений / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Весн. Вісб. дзярж. ун-та. – 2019. – № 1(102). – С. 43–49.
5. Колмаков, П.Ю. Пути и принципы развития консортивных связей / П.Ю. Колмаков, Е.В. Антонова // Весн. Вісб. дзярж. ун-та. – 2018. – № 4(101). – С. 44–48.
6. Горизонтальный перенос генов [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/wiki/горизонтальный_перенос_генов. – Дата доступа: 07.06.2019.
7. Richardson, A.O. Horizontal Gene Transfer in Plants / A.O. Richardson, J.D. Palmer // Journal of Experimental Botany. – 2007. – № 58(1). – P. 1–9.
8. Корчагин, А.А. Строение растительных сообществ / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1976. – Т. V. – 320 с.
9. Красильникова, Л.А. Биохимия растений / Л.А. Красильникова, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко, Ю.А. Садовниченко. – Ростов н/Д: Феникс, Харьков: Торсинг, 2004. – 224 с.
10. Станков, С.С. Человек и растение / С.С. Станков. – М.: Просвещение, 1965. – 208 с.
11. Титаев, А.А. Биология высших грибов / А.А. Титаев. – М.: Наука, 1976. – 72 с.
12. Краткое изложение фотосинтеза. Метаболизм фосфоглицерата и триозофосфата [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://meduniver.com/Medical/Biology/167.html>. – Дата доступа: 02.05.2019.
13. Стимулятор роста Гетероауксин – инструкция по применению [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://plodorod.net/domashnie-udobreniya/stimulyator-rosta-geteroauksin/>. – Дата доступа: 02.05.2019.
14. Шиврина, А.Н. Биологически активные вещества высших грибов / А.Н. Шиврина. – М.–Л.: Наука, 1965. – 200 с.

REFERENCES

1. Vavilov N.I. *Zakon gomologicheskikh riadov v nasledstvennoi izmenchivosti. Linneyevski vid kak sisitema* [The Law of Homological Rows in Heredity Changes. Linnet Species as a System], L.: Nauka, 1967, 92 p.
2. Karatygin I.V. *Koevolutsiya gribov i rastenii* [Coevolution of Fungi and Plants], SPb.: Gidrometeoizdat, 1993, 118 p.
3. Diakov Yu.T., Shnyreva A.V., Sergeeva A.Yu. *Vvedeniye v genetiku gribov* [Introduction into Fungi Genetics], M.: Akademiya, 2005, 304 p.
4. Kolmakov P.Yu., Antonova E.V. *Vesn. Vitseb. dzharzh. un-ta* [Journal of Vitebsk State University], 2019, 1(102), pp. 43–49.
5. Kolmakov P.Yu., Antonova E.V. *Vesn. Vitseb. dzharzh. un-ta* [Journal of Vitebsk State University], 2018, 4(101), pp. 44–48.
6. *Gorizontalny perenos genov* [Horizontal Gene Transfer], Available at: https://ru.wikipedia.org/wiki/горизонтальный_перенос_генов. – Accessed: 07.06.2019.
7. Richardson, A.O. Horizontal Gene Transfer in Plants / A.O. Richardson, J.D. Palmer // Journal of Experimental Botany. – 2007. – № 58(1). – P. 1–9.
8. Korchagin A.A. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany], L.: Nauka, 1976, 5, 320 p.
9. Krasilnikova L.A., Avksentyeva O.A., Zhmurko V.V., Sadovnichenko Yu.A. *Biokhimiya rastenii* [Biochemistry of Plants], Rostov n/D: Feniks, Kharkov: Torsing, 2004, 224 p.
10. Stankov S.S. *Chelovek i rasteniye* [Man and Plant], M.: Prosveshcheniye, 1965, 208 p.
11. Titayev A.A. *Biologiya vysshikh gribov* [Biology of Higher Fungi], M.: Nauka, 1976, 72 p.
12. *Kratkoye izlozheniye fotosinteza. Metabolizm fosfoglitserata i triozofosfata* [Brief Presentation of Photosynthesis. Phosphoglycerate and Triosephosphate Metabolism], Available at: <https://meduniver.com/Medical/Biology/167.html>. – Accessed: 02.05.2019.
13. *Stimulyator rosta Geteroauksin – instruktsiya po primeneniyu* [Growth Stimulator Heteroauksine – Manual], Available at: <https://plodorod.net/domashnie-udobreniya/stimulyator-rosta-geteroauksin/>. – Accessed: 02.05.2019.
14. Shivrina A.N. *Biologicheski aktivnyye veshchestva vysshikh gribov* [Biologically Active Substances of Higher Fungi], M.–L.: Nauka, 1965, 200 p.

Поступила в редакцию 12.06.2019

Адрес для корреспонденции: e-mail: pavel_kolmakov@list.ru – Колмаков П.Ю.