

Тимофеев Н.П. Изменчивость состава фитоэктистероидов в агроценозе и их роль в поражаемости растений вредителями. Сообщение 2. (Экологические взаимоотношения агропопуляций эктистероидсодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. с насекомыми-фитофагами) // Сибирский экологический журнал, 2009, Том 16, № 6. С. 829-842.

Timofeev N.P. Composition variability of phytoecdysteroids in agrocenoses and their role in the vulnerability of plants to phytophagans (Report 2. Ecological relations of the agropopulations of ecdysteroid-containing plants *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. with the insects-phytophagans) // Contemporary Problems of Ecology, 2009, Vol. 2, N 6, pp. 531-541.

СИБИРСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 6 (2009) 829–842

УДК 57.016:57.017.6; 632.752.2:632.76:632.911.4

Экологические взаимоотношения агропопуляций эктистероидсодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. с насекомыми-фитофагами

Сообщение 2.

Изменчивость состава фитоэктистероидов в агроценозе и их роль в поражаемости растений вредителями

Н. П. ТИМОФЕЕВ

Научно-производственное предприятие КХ "БИО"
165650, Архангельская обл., Коряжма
E-mail: timfbio@atnet.ru

АННОТАЦИЯ

В онтогенезе агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* (леuzeя сафлоровидная, рапонтикум, маралий корень) и *Serratula coronata* (серпуха венценосная) изучали исходя из возраста и условий культивирования растений накопление и изменчивость состава эктистероидов в фитомассе, являющихся аналогами гормонов линьки насекомых, оценивали физиологическую роль эктистероидов в экологических взаимоотношениях с вредителями.

Выявлено, что активизация деятельности фитофагов совпадает с биохимическими изменениями в составе эктистероидов, обладающих различной физиологической активностью, и сопровождается повреждением репродуктивных органов. Во время возрастных изменений в онтогенезе и сезонного развития при прохождении вегетационного периода в генеративных побегах уменьшается долевое участие физиологически активного эктистероида 20-hydroxyecdysone и накапливаются слабо- и малоактивные соединения inkosterone и ecdysone.

На концентрирование в фитомассе малоактивного эктистероида ecdysone оказывают влияние экологические условия окружающей среды и антропогенные факторы культивирования. Факторами, способствующими реализации потенциала поражения, выступают микроклимат окружающей среды, размещение популяций по элементам рельефа местности, а также проводимые агротехнические мероприятия (интенсивность отчуждения фитомассы, избыточная влажность в корнеобитаемом слое популяций).

Ключевые слова: леuzeя сафлоровидная, серпуха венценосная, состав эктистероидов, 20-hydroxyecdysone, ecdysone, поражаемость вредителями, условия культивирования.

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (синонимы: *Leuzea carthamoides* DC., леuzeя, рапонтикум сафлоровидный, маралий корень) и *Serratula coronata* L. (серпуха венценосная) являются крупнотравными многолетними растениями, используемыми в медицине и агропромышленном комплексе для получения

различных фармпрепаратов и кормовых добавок [1–8]. Главными биологически активными веществами рассматриваемых видов являются эктистероиды, концентрация которых в отдельных органах может достигать 0,5–1,5% у *R. carthamoides* и 1,2–3,1% у *S. coronata* [1, 9–12]. Состав основных фитоэктистероидов (ФЭС) одинаков, ими являются 20-hydroxyecdysone (синонимы: эктистерон, 20-

Тимофеев Николай Петрович

гидроксизекдизон или сокращенно 20E), *inokosterone* (инокостерон или In), *ecdysone* (экдизон или E).

Фитоэкдистероиды по химической структуре идентичны гормонам линьки насекомых – зооэкдистероидам и в сверхмалых количествах необходимы для их развития. Экдистероид 20-hydroxyecdysone при концентрациях 10^{-8} ... 10^{-9} М инициирует превращения, происходящие в эмбриогенезе и в ходе развития личинки с метаморфозом до взрослого насекомого [13, 14]. Предполагается, что концентрирование фитоэкдистероидов в отдельных органах растений, достигающее очень высоких значений (10^{-5} М), связано с функцией отпугивания и защиты их от повреждения фитофагами [15].

В лабораторных экспериментах получены неоднозначные результаты по инсектицидной активности экдистероидов. В одних случаях добавление фитоэкдистероидов в искусственную питательную среду насекомых приводило к необратимым изменениям в развитии: гибели отродившихся гусениц, нарушениям процессов линьки и аномалиям, снижающим жизнеспособность особей – индуцированию сверхнормального количества линек, преждевременному окукливанию, появлению гусениц с несколькими головными капсулами [16, 17]. Отмечена высокая токсичность экдистероидов против тлей – опрыскивание 0,05 % раствором 20-hydroxyecdysone вызвало гибель 85,4 % особей [13].

По другим данным, экдистероидсодержащие препараты не обладают инсектицидной активностью [18] и сертифицированы к использованию в агропромышленном комплексе Японии с 1994 г. для синхронизации окукливания личинок тутового шелкопряда *Bombyx mori* [19]. По данным Л. Дайнен [15], более половины из исследованных представителей чешуекрылых нечувствительны к сверхвысокой концентрации 20-hydroxyecdysone в кормовом рационе, достигающей 1 %. Данный экдистероид не оказывал существенного влияния и на развитие персиковой тли *Myzus persicae* [20]. В других опытах физиологическое действие фитоэкдистероидов зависело от применяемой дозы: при высоких концентрациях (0,3–0,7 %) проявлялось репеллентное их действие [21], а низкие дозы (0,005–0,035 %),

наоборот, способствовали выживаемости, росту и развитию личинок [5, 22].

К сожалению, в этих опытах не учитывались состав и соотношение основных фитоэкдистероидов в кормовом рационе. Известно, что биологическая активность индивидуальных соединений сильно различается: активность 20-hydroxyecdysone в биотестах высокая и равна $7,5 \cdot 10^{-9}$ М, *inokosterone* сравнительно малоактивен – $1,1$ – $2,0 \cdot 10^{-7}$ М, *ecdysone* является слабоактивным – $1,1 \cdot 10^{-6}$ М. Другие зооэкдистероиды, циркулирующие в гемолимфе членистоногих, еще менее активны или инертны – 10^{-4} – 10^{-6} М [23–25]. По результатам 1-й части наших исследований предположено, что неоднозначное проявление детеррентной активности экдистероидсодержащих растений по отношению к насекомым может быть следствием изменчивости их состава в ходе развития растений, т. е. вызвана биохимическими изменениями в составе фитоэкдистероидов, обладающих различной активностью [26].

Задачи 2-го этапа наших исследований – изучение изменчивости накопления отдельных экдистероидов различной активности в агропопуляциях *R. carthamoides* и *S. coronata* в связи с возрастом и условиями культивирования, а также оценка их физиологической роли в экологических взаимоотношениях с насекомыми-вредителями.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА АГРЕССИИ ФИТОФАГОВ В ЦЕНОЗЕ

Поражаемость *R. carthamoides* и *S. coronata* фитофагами в условиях Европейского Севера*. В 1-й части наших исследований (1989–2005 гг.) по результатам многолетнего мониторинга за экологическими взаимоотношениями агропопуляций *R. carthamoides* и *S. coronata* с фитофагами сделан вывод, что не существует прямой зависимости между общей концентрацией экдистероидов в растениях и повреждаемостью их вредителями [26]. Для вегетативных побегов, независимо от почвенных условий, темпов развития и от-

*Характеристика объектов, природно-климатические условия и методики исследований изложены в 1-й части работы [26].

носителем невысокого уровня экдистероидов, ни в одной из популяций не зафиксировано массовое поражение насекомыми.

Для листовых органов существуют кратковременные периоды в жизненном цикле, когда они не обладают потенциалом устойчивости к фитофагам. Эти периоды ограничены: а) фазой перехода прорастающих семян из покоящегося (латентного) возрастного состояния к ювенильному (фаза проростков), б) фазой отмирания старых листьев. В первом случае повреждения связаны со временем, когда семядольные листья первичного зародышевого побега еще не способны к автономному синтезу экдистероидов [27] и потребляют запасные вещества из органов репродукции (семян), а во втором случае настоящие листовые органы уже потеряли эту способность [9]. Единичные случаи точечных повреждений старых и отмирающих листьев *R. carthamoides* насекомыми свидетельствуют о наличии детеррентного эффекта у молодых и взрослых листовых органов, наблюдаемого при концентрации экдистероидов свыше 0,1 % ($2,0 \cdot 10^{-6}$ М). Вегетативные побеги ювенильных, иматурных, виргинильных, генеративных и сенильных растений не повреждались ни в одной из фаз развития.

Иная картина экологических взаимоотношений генеративных побегов с фитофагами. После вступления в период размножения зафиксировано заселение и повреждение репродуктивных органов и их элементов фитофагами (рис. 1). Частота и тяжесть поражения кроме возраста растений в онтогенезе коррелировали с фазой развития в вегетационном периоде и содержанием экдистероидов (рис. 2). В ценозе повреждались элементы с наиболее высокой концентрацией экдистероидов (у *R. carthamoides* цветоложе с содержанием 0,8–1,2 %, семена с концентрацией 0,57–0,66 %; у *S. coronata* верхние и апикальные метамеры генеративных побегов с содержанием 1,2–2,8 %, семена с концентрацией 0,9–1,2 %).

Тяжесть поражения усугублялась процессами старения растений в онтогенезе, приводя к полному или частичному уничтожению урожая семян. У *R. carthamoides* насекомыми-вредителями являлись жуки-бронзовки (*Oxythyrea funesta*, *Potosia cuprea* ssp. *metallica*) из отряда жесткокрылых (Coleoptera:

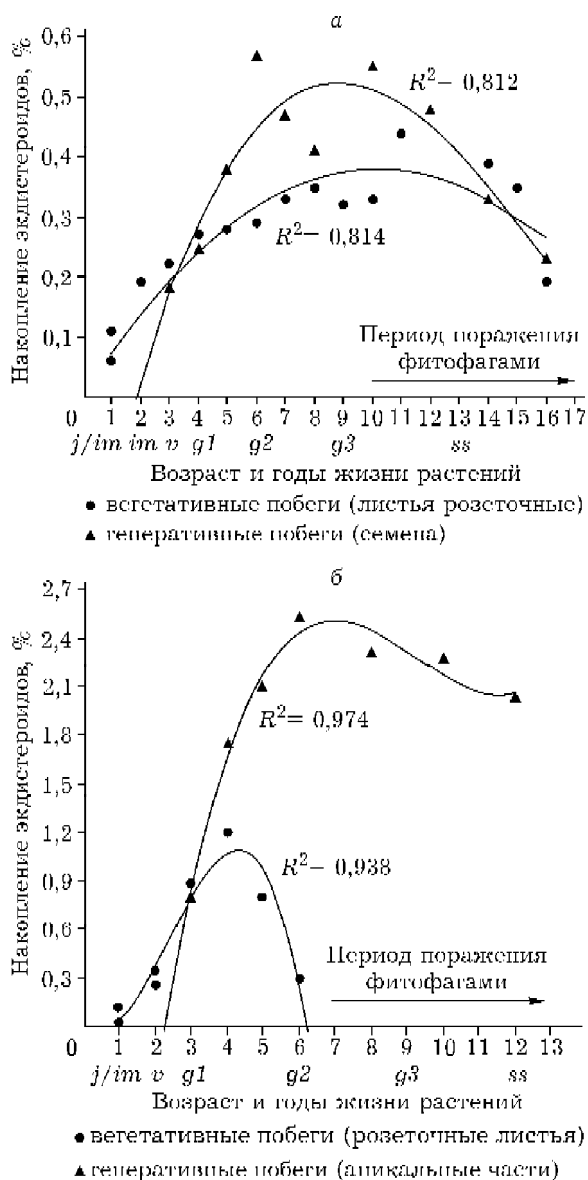


Рис. 1. Заселение генеративных побегов *Rhaponiticum carthamoides* (а) и *Serratula coronata* (б) фитофагами в онтогенезе

Scarabaeidae), у *S. coronata* – тли (Aphididae) из отряда равнокрылых (Homoptera), а также неидентифицированный вид галлиц из отряда двукрылых (Diptera: Cecidomyiidae). Сопутствующим фактором служит микроклимат окружающей среды (влажность и температура воздуха), зависящий от месторасположения агропопуляций на элементах рельефа местности (табл. 1). Открытое и хорошо прогреваемое пространство на супесчаных и песчаных почвах с низкой влажностью среды способствовало агрессии *R. carthamoides* жуками-бронзовками, а замкнутое и непро-

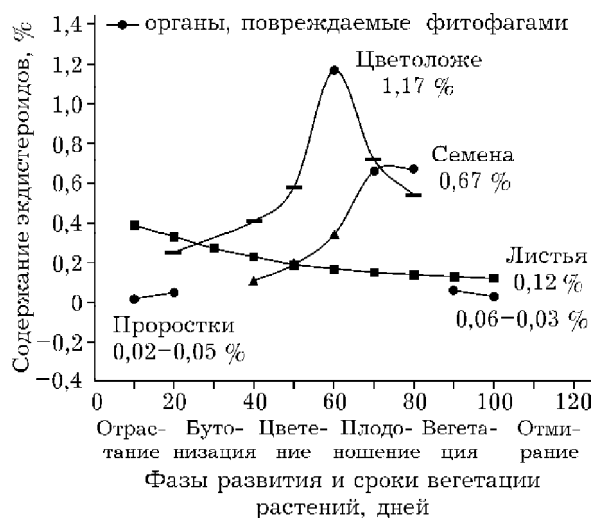


Рис. 2. Повреждаемость органов *Rhaponticum carthamoides* фитофагами в разные фазы развития

дуваемое пространство в травостое популяций *S. coronata* на суглинках и торфяниках, сочетающееся с повышенной влажностью, способствовало процессу массового заселения генеративных побегов тлями.

В 2006 г. жуками-бронзовками поражалась только старая 17-летняя популяция на супеси, причем на 98 % они были представлены пятнистой бронзовкой (*Oxythyrea funesta*) и лишь на 2 % – медной (*Potosia cuprea* ssp. *metallica*). Выявлена статистическая закономерность (табл. 2) – на территории участка, возделываемой в предыдущем 2005 г. с 1-кратным отчуждением фитомассы, плотность заселения соцветий фитофагами была в 3,5 раза меньше, чем на территории, культивируемой с 2-кратным отчуждением (0,68 против 2,40 особей на 1 соцветие).

Т а б л и ц а 1

Микроклимат окружающей среды в агропопуляциях *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata*

Грануло- метричес- кий состав почв	Год зало- жения*	Рельеф местности и окружающее пространство	Микрокли- мат в тра- востое**	Влажность почвы по календарным датам, %***			
				25.V-14.VI	18-26.VI	05.VII-15.VIII	25.VIII-20.IX
Супесь	1989 (1 га) 1991 (1 га)	Слабоволнистое, повышенное, продуваемое	+ / -	16,4-20,6	4,4-8,7	3,0-6,3	11,1-17,5
Песок	1995 (1 га) 1996 (2 га)	Слабоволнистое, повышенное, открытое	++ / -	12,7-16,4	3,0-6,3	2,5-5,4	8,6-15,1
Суглинок	1995 (3 га) 1995 (2 га)	Волнистое, пони- женное, полу- продуваемое	- / +	24,3-27,4	12,6-14,3	11,4-16,4	17,3-22,1
Торфяник	1994 (2 га) 1994 (1 га)	Волнистое, пони- женное, замкну- тое, непродуваемое	- - / ++	9,3-13,1	9,2-11,9	4,6-12,1	14,5-18,8

П р и м е ч а н и е. *В числителе – для *R. carthamoides*, в знаменателе – для *S. coronata*, в скобках – площадь участка. **Относительная температура/влажность воздуха: повышенная (+), высокая (++) , пониженная (-), низкая (- -). ***Показатели влажности почвы приведены как средние – максимальные значения.

Т а б л и ц а 2

Влияние частоты отчуждения фитомассы на плотность заселения репродуктивных побегов *Rhaponticum carthamoides* жуками-бронзовками (*Oxythyrea funesta*, 2006 г.)

Частота отчуждения	Заселенность побегов жуками, шт./особь	Коэффициент изменчивости C_v , %	Лимит (пределы изменчи- вости), шт./соцветие
1-кратное	0,68 ± 1,18	171,1	0-4
2-кратное	2,40 ± 2,06	85,9	1-8

Поражаемость экдистероидсодержащих растений в других географических зонах.

Анализ литературы показывает, что случаи положительной корреляции между высоким уровнем концентрации действующих веществ и повреждаемостью репродуктивных побегов экдистероидсодержащих растений фитофагами не единичны. Сотрудниками Сибирского ботсада Томского ГУ Н. В. Ломановой и Н. П. Кузнецовой [28] выявлено, что комплекс экдистероидсодержащих растений р. *Silene* (около 40 видов) при интродукции ежегодно повреждается 24-точечной божьей коровкой *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* (Coleoptera: Coccinellidae). Наибольший ущерб листьям и бутонам фитофаг наносил во время фазы цветения, совпадающего с максимальным содержанием экдистериоидов, – 0,84% у *S. italica*; 1,21% у *S. viridiflora* [29]. При исследовании агропопуляции *R. carthamoides* генеративного возраста специалистами Института энтомологии в Чехословакии в течение двух лет (1993–1994) выявлено, что высокие уровни экдистероидов не проявляли избирательного детеррентного эффекта на членистоногих, состав которых (126 видов) не отличался от видового разнообразия насекомых на плантациях сахарной свеклы *Beta vulgaris*, не синтезирующей экдистероиды [30].

Присутствие пятнистых жуков в соцветиях *R. carthamoides* и высокую повреждаемость семян в естественных ценоареалах вредителями (до 68%) отмечает Б. А. Постников [31]. По исследованиям М. В. Щербакова [32–33], в Горном Алтае, субальпийских лугах Кузнецкого Алатау 48% соцветий у *R. carthamoides* заселены личинками двух видов мух-пестрокрылок – *Chaetostomella cylindrica* R. D. и *Acanthiophilus helianthi* Rossi (Diptera; Tephritidae). Лёт имаго фитофагов совпадал с фазой цветения *R. carthamoides* (3-я декада июня – 1-я декада июля). О. Е. Kosterin [34] указывает на фитофагов из отряда чешуекрылых (Lepidoptera), распространенных в географических зонах произрастания других видов растений из р. *Rhaponticum* и *Serratula*. В Центральном Алтае встречаются: *Melitaea scotosia* Butler – на высоте 1100–1600 м; *Melitaea phoebe* (Goeze) – на высоте до 2500 м над ур. м. В Байкальском регионе, Приаму-

рье, Северо-Восточном Китае, Корее и Японии описаны *Melitaea phoebe saturata* Staudinger и *Vanessa cardui* (L.). Лёт бабочек длится с середины июня до конца июля–августа и совпадает со сроками цветения экдистероидсодержащих видов *R. carthamoides*, *R. uniflorum*, *S. coronata*, *S. centauroides* [35].

Сильное поражение апикальных частей генеративных побегов *S. coronata* тлями в последние годы наблюдается в лаборатории ботсада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (неопубликованные данные, получены от проф. В. П. Мишурова в 2000 и 2004 гг.). Д-р Alfred Kump из г. Линц (Linz, Австрия) сообщил нам, что семена *Rhaponticum scariosum*, которые он собирал в Альпах в 2006 г., повреждены на 15–40% от исследованного количества, а в соцветиях обнаружены куколки двух неидентифицированных видов насекомых. По сообщению д-ра Pierre-Andre Loizeau из Альпийского ботанического сада г. Женева (Швейцария, 2006 г.), семена *Stemmacantha (Rhaponticum) heleniifolium*, *Stemmacantha rhapontica* ssp. *lamarckii* ежегодно повреждаются фитофагами.

Таким образом, независимо от географических зон произрастания наблюдаются агрессия и сильное повреждение генеративных побегов экдистероидпродуцирующих растений насекомыми-фитофагами. Сверхконцентрация экдистероидов ($2-5 \times 10^{-5}$ М) не отпугивает и не предохраняет виды от повреждений, а также не вызывает необратимых изменений в развитии насекомых-вредителей, хотя известно, что гормональная активность их проявляется в очень низких концентрациях – 10^{-8} – 10^{-9} М [36]. Одновременно при концентрации в 25–40 раз меньшей листовые органы не повреждаются.

Предположения многих исследователей, что концентрирование фитозэкдистероидов в апикальных частях репродуктивных побегов растений связано с функцией отпугивания и защиты их от поедания фитофагами [15, 29, 37], в природных условиях не подтверждаются. На экологическую роль фитозэкдистероидов существует и другая точка зрения коллектива авторов, полагающих, что функции экдистероидов в качестве аллелохимических токсинов и антифидантов проявляются только для неадаптированных насеко-

ных-фитофагов [38, 39]. При этом не объясняется, за счет каких механизмов достигается невосприимчивость насекомых к высоким концентрациям экдистероидов в растительных тканях.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТАВА ЭКДИСТЕРОИДОВ В ИЗУЧАЕМЫХ РАСТЕНИЯХ

Влияние возраста. Вначале мы изучили состав и соотношение между индивидуальными экдистероидами в фитомассе растений, исходя из их возраста как в ходе жизненного цикла, так и во время вегетационного периода. У *R. carthamoides* до вступления в генеративный период состав фитоэкдистероидов представлен только высокоактивным 20-hydroxyecdysone (табл. 3). В вегетативных побегах молодых генеративных растений по-прежнему малоактивный inokosterone, а у

средне- и старогенеративных – слабоактивный ecdysone. Долевое участие ecdysone резко возрастает во время развития репродуктивных органов – с 1,5 до 4,7 % для фазы бутонизации по сравнению с фазой вегетации и далее до 13,3 % для фазы цветения у стареющих растений.

В генеративных побегах состав экдистероидов меняется аналогичным образом. В стеблевых листьях при отрастании содержатся следовые количества inokosterone (1,6 %), ко времени фазы цветения массовая его доля увеличивается до 18,2–20,7 %. Ecdysone в начале вегетации не обнаружен, во время цветения его долевое участие составляет 9,1 %, а во время налива семян и плодоношения – 17,8–18,7 %. Состав экдистероидов в семенах отражает закономерности их возрастной изменчивости в листьях – у молодых генеративных растений присутствует

Т а б л и ц а 3

Изменчивость состава мажорных экдистероидов в надземных органах *Rhaponticum carthamoides* во время развития (супесь, торфяник)

фаза развития растений	Дата вегетации	Возраст биологический ¹	Состав ФЭС ² , %			Соотношение 20E, In/E
			20E	In	E	
Листья розеточные:						
вегетация	14.IX	<i>im</i>	100,0	–	–	>1 000
»	31.VIII	<i>v</i>	100,0	–	–	>1 000
»	28.VIII	<i>g</i> ₁	99,1	0,9	–	990 : 10 : 0
отрастание	26.V	<i>g</i> ₂	97,5	2,5	–	975 : 25 : 0
»	26.V	<i>ss</i>	98,0	2,0	–	980 : 20 : 0
вегетация	31.VIII	<i>g</i> ₃	94,3	4,2	1,5	60 : 3 : 1
бутонизация	01.VI	<i>g</i> ₂	93,9	1,4	4,7	20 : 0,3 : 1
цветение	18.VI	<i>g</i> ₃	84,0	2,7	13,3	6 : 0,2 : 1
Листья стеблевые:						
отрастание	25.V	<i>g</i> ₂	98,4	1,6	–	980 : 16 : 0
цветение	21.VI	<i>g</i> ₁	72,7	18,2	9,1	8 : 2 : 1
отцветание	29.VI	<i>g</i> ₁	61,5	20,7	17,8	3 : 1 : 1
плодоношение	17.VII	<i>g</i> ₁	75,0	6,8	18,7	4 : 0,4 : 1
Семена:						
плодоношение	15.VII	<i>g</i> ₁	100,0	–	–	>1 000
»	17.VII	<i>g</i> ₂	100,0	–	–	>1 000
»	18.VII	<i>g</i> ₃	97,5	1,9	0,6	160 : 3 : 1
»	14.VII	<i>ss</i>	74,1	22,4	3,5	21 : 6 : 1
Венчики цветков	21.VI	<i>ss</i>	100,0	–	–	>1 000

П р и м е ч а н и е. ¹Возрастные состояния: *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g*₁, *g*₂, *g*₃ – молодое, взрослое и старое генеративное; *ss* – субсенильное. ²ФЭС – фитоэкдистероиды: 20E – 20-hydroxyecdysone, In – inokosterone, E – ecdysone; прочерк означает отсутствие или следовые количества экдистероидов в образцах (долевое участие ниже 0,1 %). Обозначения идентичны для всех таблиц и рисунков.

Изменчивость состава мажорных экидистероидов в генеративных побегах *Serratula coronata* во время развития (суглинок, торфяник)

Фаза развития растений	Дата вегетации	Возраст биологический	Состав ФЭС, %			Соотношение 20Е, In/Е
			20Е	In	Е	
Апикальные метамеры:						
стеблевание	11.VII	v	84,0	16,0	–	840 : 16 : 0
бутонизация	24.VI	g ₁	98,5	1,5	–	985 : 15 : 0
»	11.VII	g ₁	86,3	13,7	–	860 : 14 : 0
»	24.VI	g ₁	90,3	8,0	1,7	53 : 5,0 : 1
стеблевание	25.V	g ₃	85,6	10,1	4,3	20 : 2,4 : 1
»	27.V	g ₃	84,4	10,4	5,2	16 : 2,0 : 1
»	29.V	g ₃	75,4	16,7	7,9	10 : 2,1 : 1
»	03.VI	g ₃	84,4	6,3	9,3	9 : 0,7 : 1
бутонизация	18.VI	g ₂	82,3	11,3	6,4	12 : 1,8 : 1
»	19.VI	g ₃	71,5	16,8	11,7	6 : 1,4 : 1
цветение	08.VII	g ₃	76,3	14,3	9,4	8 : 1,5 : 1
Семена	03.IX	g ₃	81,3	9,8	8,9	9 : 1,1 : 1

только 20-hydroxyecdysone, у стареющих появляются inokosterone и ecdysone. Массовая доля последних значительно возрастает у старых растений в субсенильном возрастном состоянии (с 1,9 до 22,4 % для inokosterone, с 0,6 до 3,5 % для ecdysone). Отношение 20-hydroxyecdysone и inokosterone к ecdysone (20Е, In/Е) изменяется следующим образом: у непоражаемых растений оно близко к 1000 : 1, при переходе к фазе цветения убывает и сужается до 20–6 : 1, а к началу плодоношения – до 3–4 : 1.

У *S. coronata* изменчивость состава фитоэкидистероидов в генеративных побегах также связана с возрастными изменениями (табл. 4). Как и у *R. carthamoides*, у *S. coronata* наряду с экидистероидом 20-hydroxyecdysone в стеблевых листьях присутствует inokosterone. Ecdysone появляется в раннем генеративном возрастном состоянии, доленое участие его увеличивается во время развития в жизненном цикле с 1,7 (у молодых генеративных) до 11,7 % (у стареющих растений).

У одновозрастных растений ecdysone увеличивается во время прохождения вегетационного периода; например, в период с 25 мая по 3 июня (фаза стеблевания генеративных побегов) массовая доля в апикальных метамерах возрастает с 4,3 до 9,3 %. Соотношение 20-hydroxyecdysone и inokosterone к ес-

dysone изменяется следующим образом: у непоражаемых растений в виргинильном и раннем генеративном возрастном состоянии оно близко к 1000 : 1; у поражаемых растений в репродуктивном периоде, во время фазы стеблевания–бутонизации, уменьшается до 20–9 : 1, а во время фазы цветения–плодоношения – до 9–6 : 1.

Аналогичная закономерность изменчивости состава фитоэкидистероидов от фазы развития зафиксирована у растений *S. coronata*, выращиваемых в условиях Коми Республики [40]. В период от отрастания до фазы цветения и далее до плодоношения массовая доля 20-hydroxyecdysone в листовых органах уменьшилась с 90,3 до 60,0 и 32,7 %, а содержание ecdysone возросло в 10 раз – с 3,1 до 30,6–32,7 % (соотношение 20Е, In/Е изменилось с 30 : 1 до 2 : 1).

Вызревающие семена являются акцептором фитоэкидистероидов из донорных органов, при котором происходят транспорт и перераспределение их из листовых органов через стебли [11]. Как следствие, состав фитоэкидистероидов и доленое участие ecdysone в семенах (8,9 % массовой доли) во время плодоношения в начале сентября подобен составу и соотношению экидистероидов в генеративных побегах во время бутонизации–цветения в июне–июле.

Таким образом, во время возрастных изменений в онтогенезе и сезонного развития при прохождении вегетационного периода в генеративных побегах уменьшается долевое участие наиболее активных и накапливаются слабо- и малоактивные соединения. Органы взрослых генеративных растений *R. carthamoides*, не поражаемые насекомыми, содержат следовые количества экидистероида *inokosterone* (0,9–2,5 % долевого участия), в них не обнаружен *ecdysone*. Поражаемость репродуктивных побегов фитофагами в онтогенезе (см. рис. 1, 2) совпадает с накоплением в них *inokosterone* и *ecdysone* (см. табл. 3). Аналогично *R. carthamoides*, поражаемость репродуктивных побегов *S. coronata* фитофагами в онтогенезе (см. рис. 1, б) совпадает с накоплением в них *inokosterone* и *ecdysone* (см. табл. 4).

Влияние условий культивирования. В дальнейшем мы исследовали влияние условий возделывания на изменчивость состава экидистероидов в агроценозах, где отмечена различная поражаемость их фитофагами, обусловленная местоположением популяций на элементах рельефа местности (микроклимат) и проводимыми агротехническими мероприятиями (интенсивность отчуждения биомассы). В агропопуляциях *R. carthamoides* на тор-

фяных и песчаных почвах 2-кратное отчуждение по сравнению 1-кратным приводило к накоплению в вегетативных побегах экидистероида *ecdysone* (2,4–2,8 % долевого участия), а соотношение между высокоактивным 20-*hydroxyecdysone* и слабоактивным *ecdysone* снижалось от 1000 : 1 до 40–34–13 : 1 (табл. 5). В семенах старых растений на супеси, которые сформированы на фоне 2-кратного отчуждения биомассы в предыдущий год возделывания, массовая доля *ecdysone* не отличалась от варианта с 1-кратным отчуждением (3,5 %), однако массовая доля 20-*hydroxyecdysone* была сниженной (66,2 против 74,1 %) из-за увеличения доли *inokosterone*.

В агропопуляциях *S. coronata* с избыточной влажностью, расположенных на пониженных элементах рельефа (торфяники), при создании проветриваемого режима в травостое влажность почвы снижалась с 12,1 до 4,6 % (см. табл. 1), а долевое участие *ecdysone* в генеративных органах уменьшалось с 9,4 до 5,2 %. Аналогично на суглинистых почвах с открытым проветриваемым режимом массовая доля слабоактивного экидистероида *ecdysone* снижалась с 6,4 до 3,4 %.

Таким образом, сравнение условий культивирования *R. carthamoides* и *S. coronata* по-

Т а б л и ц а 5

Влияние условий возделывания на состав экидистероидов в вегетативных побегах *Rhaponticum carthamoides* и генеративных побегах *Serratula coronata*

Участок по гранулометрическому составу почв	Возраст биологический	Интенсивность отчуждения биомассы, микроклимат	фаза развития	Состав ФЭС, %			Соотношение 20E, In/E
				20E	In	E	
<i>R. carthamoides</i>							
Торфяник	g ₂	1-кратное	Бутонизация	97,5	2,5	–	975 : 25 : 0
Песок	g ₁	2-кратное	»	97,6	–	2,4	40 : 0 : 1
»	g ₂	1-кратное	»	97,7	2,3	–	977 : 23 : 0
»	g ₂	2-кратное	»	94,4	2,8	2,8	34 : 1 : 1
Торфяник	v	1-кратное	Вегетация	99,1	0,9	–	990 : 10 : 0
»	g ₁	2-кратное	»	92,9	–	7,1	13 : 0 : 1
Супесь	ss	1-кратное	Семена	74,1	22,4	3,5	21 : 6 : 1
»	ss	2-кратное	»	66,2	30,3	3,5	19 : 9 : 1
<i>S. coronata</i>							
Торфяник	g ₃	Полупродуваемый	Цветение	79,2	15,6	5,2	15 : 3 : 1
»	g ₃	Непродуваемый	»	76,3	14,3	9,4	8 : 1,5 : 1
Суглинок	g ₃	Продуваемый	»	78,9	17,7	3,4	23 : 5 : 1
»	g ₃	Непродуваемый	»	78,8	14,8	6,4	12 : 2,3 : 1

казывает, что на интенсивность поражения агропопуляций фитофагами оказывают влияние присутствие и повышенное накопление в фитомассе малоактивного экидистероида *ecdysone*, которые, в свою очередь, обусловлены влиянием антропогенных и экологических факторов окружающей среды на процессы роста и развития растений во время вегетации. При переувлажнении и интенсификации укусов соотношение высокоактивного экидистероида 20-hydroxyecdysone и слабоактивного *ecdysone* снижается в 2 раза (8-12 : 1 против 15-23 : 1).

АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ФИТОФАГОВ И ЭКИДИСТЕРОИДПРОДУЦИРУЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Состав экидистероидов в насекомых-вредителях. Исследованы насекомые-фитофаги, собранные с апикальных частей сильно пораженных растений (табл. 6). В составе биомассы пятнистых жуков-бронзовок (*Oxythyrea funesta*) и восковика полосатого (*Trichius fasciatus*) экидистероиды не обнаружены. В биомассе медной бронзовки (*Potosia cuprea ssp. metallica*) экидистероиды содержались в следовых количествах (0,024 %), что может быть обусловлено остатками непереваренной пищи в кишечнике. При этом состав экидистероидов представлен только 20-hydroxyecdysone (100 % долевого участия). Одновременно сравнительная концентрация экидистероидов в семенах и цветоложе в 20-40 раз выше, а состав со-

единений иной (74,1 % 20-hydroxyecdysone, 22,4 % *inokosterone*, 3,5 % *ecdysone*). Данный факт позволяет предполагать, что, по всей видимости, фитоэкидистероиды, поступающие с кормом, инактивированы в кишечнике насекомых, причем 20-hydroxyecdysone менее утилизируемый.

Биомасса тлей насыщена экидистероидами, концентрация которых на уровне пораженных ими побегов – 0,9 % против 0,7-1,0 %. Сравнительная концентрация экидистероидов в непораженных побегах достигала 2,3-2,8 %, что свидетельствует об их утилизации насекомыми из растительного сока. Сравнение состава фитоэкидистероидов из биомассы тлей, падевого сока после тлей и пораженных растений показывает, что он изменен фитофагами. Как и в случае с фитофагами *R. carthamoides*, менее утилизируемым оказался 20-hydroxyecdysone – 91,0 % массовой доли в падевом соке после тлей, 81,4 % – в биомассе насекомых, 76,3-79,2 % – в побегах *S. coronata*.

Оценка физиологической активности индивидуальных экидистероидов для насекомых. Имеется несколько важных моментов для понимания проявления и блокирования физиологической активности экидистероидов в организме насекомых:

1. Из всего видового разнообразия членистоногих идентифицировано около 50 зооэкидистероидов, из которых главным является 20-hydroxyecdysone; вторичного значения – *ecdysone*, который трансформируется в периферийных тканях до 20-hydroxyecdysone, а также *makisterone A*, *makisterone C*, 2 de-

Т а б л и ц а 6

Состав экидистероидов в биомассе насекомых-фитофагов, собранных с генеративных побегов *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata*

Показатель	Дата	Возраст биологический	Концентрация ф Э С	Состав фЭС, %			Соотношение 20Е, In/Е
				20Е	In	Е	
Биомасса жуков-фитофагов:							
бронзовка <i>Oxythyrea funesta</i>	29.VI	ss	0,00	0,0	–	–	–
восковик <i>Trichius fasciatus</i>	29.VI	ss	0,00	0,0	–	–	–
бронзовка <i>Potosia cuprea metallica</i>	29.VI	ss	0,024	100,0	–	–	>1 000
Пораженные побеги <i>S. coronata</i>	28.VII	g ₃	0,85	78,8	14,8	6,4	12 : 2,3 : 1
Биомасса тлей	28.VII	g ₃	0,90	81,4	12,0	6,6	12 : 1,8 : 1
Падевый сок после тлей*	28.VII	g ₃	0,22	91,0	4,5	4,5	20 : 1 : 1

*После смыва полусохшего вязкого сока с побегов дистиллированной водой.

oxy-20-hydroxyecdysone, 3-dehydroecdysone, 3-epi-ecdysone и проч. [41]. Исходя из единой базы данных экидистероидов, присутствующих в живых системах [42], активность их в биотестах различается на 6 порядков и простирается от 10^{-10} до 10^{-4} М. Физиологическая активность 20-hydroxyecdysone равна 10^{-8} М. Другие зооэкидистероиды, циркулирующие в гемолимфе членистоногих, малоактивны или инертны. Если исходить из соотношения активностей, inokosterone в 15 раз, а ecdysone в 148 раз менее активны, чем 20-hydroxyecdysone.

2. Как видно из результатов наших исследований, соотношение между индивидуальными экидистероидами не постоянно и меняется в ходе развития растений, особенно при вступлении в генеративный период. С прохождением фенофаз и возрастных изменений в онтогенезе уменьшается долевое участие наиболее активных и накапливаются слабоактивные соединения. В прегенеративном периоде у *R. carthamoides* присутствует только высокоактивный экидистероид 20-hydroxyecdysone, у *S. coronata* в надземных органах в небольших количествах дополнительно обнаруживается и малоактивный inokosterone. У средне- и старогенеративных растений появляется слабоактивный ecdysone, долевое участие его резко возрастает во время формирования и развития репродуктивных органов, особенно у стареющих растений после перехода к фазе цветения и плодоношения.

3. На обеих изучаемых культурах наблюдается взаимосвязь между составом экидистероидов и поражаемостью их вредителями. Поражаемость репродуктивных побегов *S. coronata* фитофагами в онтогенезе совпадает с накоплением в них inokosterone и ecdysone. Отношение 20-hydroxyecdysone и inokosterone к ecdysone (20E, In/E) при этом изменяется следующим образом: а) у непоражаемых растений обоих видов оно близко к 1000 : 1; б) у *R. carthamoides* при переходе к фазе цветения убывает и сужается до 20-6 : 1, а к началу плодоношения – до 3-4 : 1; в) у *S. coronata* в начале интенсивного роста репродуктивных побегов (фаза стеблевания – бутонизации) снижается до 20-9 : 1, а к началу цветения – плодоношения – до 9-6 : 1.

Из полученных экспериментальных данных и литературного анализа следует, что

менее активные экидистероиды в организме насекомых могут полностью или частично блокировать физиологическое действие более активных соединений. По сообщению украинских исследователей, сумма экидистероидов, изолированных из генеративных побегов *S. coronata* и *S. inermis*, в лабораторных условиях увеличивала плодовитость и яйцекладку насекомых в 1,8-2,0 раза [5, 43]. По данным Y. Tanaka [44], у личинок тутового шелкопряда *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) 5-го возраста доза 20-hydroxyecdysone, равная 100-300 ppm, вызывала смерть и нарушение процессов линьки, если предварительно, начиная с 4-й стадии развития, гусеницы выдерживались на фоновой диете с содержанием 300 ppm 20-hydroxyecdysone. При добавлении в корм менее активного ecdysone в дозе 200 ppm активность 20-hydroxyecdysone блокируется и слабо проявляется даже при увеличении его до дозы 500 ppm (отношение 20E/E составляет 25 : 1). Схожие результаты получены и в экспериментах с картофельным фитофагом, жуком-узкозлаткой *Agrius convolvuli* (Coleoptera: BUPRESTIDAE) – в присутствии ecdysone личинки могли питаться на диете с содержанием очень высоких концентраций 20-hydroxyecdysone (1600 ppm).

По результатам других японских исследователей, 20-hydroxyecdysone 95%-й чистоты, выделенный из корневищ бразильского растения сума (*Pfaffia iresinoides*), безопасен для личинок тутового шелкопряда *Bombyx mori* 5-й возрастной стадии даже при концентрации его в корме 2 %. При дозах, различающихся в 500 раз ($40-20\ 000$ ppm или $10^{-7}...10^{-4}$ М), личинки не отличались по выживаемости от контроля [19]. В данном случае неактивными экидистероидами *Pfaffia iresinoides* являются неактивные rubrosterone и pterosterone [45], а отношение 20-hydroxyecdysone к ним составляет 19 : 1.

При сравнительном антифидантном испытании экстрактов растений рода живучки (*Ajuga*) против гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) обнаружено, что высокой эффективностью обладала *Ajuga chamaepitys*, содержащая в 19 раз меньше суммы экидистероидов, чем *Ajuga reptans*, – 0,01 против 0,19 % [46]. Особенностью живучки хамефитной *A. chamaepitys* являлось на-

личие в экстракте высокоактивных соединений 29-norcyasterone и makisterone A (на уровне 20-hydroxyecdysone). Живучка ползучая *A. reptans* содержала в качестве мажорного компонента неактивный экидистероид 28-epi-sengosterone.

Механизмы инактивации фитозкидистероидов в организме насекомых. При рассмотрении роли фитозкидистероидов во взаимоотношениях с насекомыми целесообразно исходить из физиологической функции повреждаемых фитофагами репродуктивных органов в жизни растений. Семена содержат в себе зародышевый побег и дают начало большому жизненному циклу растения. В природных условиях зачаток новой особи до прорастания пребывает во временном покое, пережидая неблагоприятные условия осенне-зимнего сезона под слоем снега. Экидистероиды, запасенные в семенах, во время периода вынужденного покоя должны быть инактивированы и водонерастворимыми, чтобы не вымываться из плодов во влажной среде. Это достигается накоплением высоких уровней жирных кислот (свыше 20 % у *R. carthamoides* [47]), образованием на их основе сложных эфиров с экидистероидами, выполняющих функции аккумуляции, инактивации и сохранности последних [48].

Обратная биотрансформация экидистероидов в водорастворимую транспортную форму в семенах происходит рано весной, после ферментативного гидролиза жирных кислот эстеразами в процессе прорастания [49]. Защитная роль экидистероидов в листовых органах требует активации экидистероидных рецепторов (EcR) в тканях насекомых, где важную роль играют комплексы этих соединений с другими физиологически активными веществами, обуславливающие проявление результирующей биологической активности вида [42]. Центральную роль в процессах активации и инактивации экидистероидов играют пептиды, в том числе через образование липопротеинов высокой и низкой плотности. Пептиды являются основными носителями биологической активности экидистероидов и важны как для запуска механизмов геной транскрипции через кофакторы, так и для предохранения от инактивации [41]. Низкомолекулярные белки стимулируют активацию фермента фосфатазы, ответственного за высвобождение

экидистероидов, и служат фактором негеномного, альтернативного пути активации соединений с гормональной активностью в насекомых через мембранные рецепторы [50].

Кроме того, известно, что растения являются источником других средств, которые могли бы взаимодействовать с экидистероидным комплексом рецептора (EcR/USP), активизируя или репрессировав его целевые функции. Например, показано, что флавоны (рутин и его метаболиты) способны в значительной степени замедлять EcR-зависимую транскрипцию гена [51]. Лигандом же второго рецептора USP (ultraspiracle protein), как предполагают, являются фосфолипиды [52]. Активизировать аналоги этого рецептора способны также некоторые производные хлорофилла, в частности фитановая кислота [53], и производные каротина – 9-цис-ретиноевая кислота [52].

Общим для вышеприведенных фактов экологических взаимоотношений насекомых с экидистероидсодержащими растениями является то обстоятельство, что активизация деятельности фитофагов проявляется в фазу цветения-плодоношения и сопровождается повреждением репродуктивных органов, концентрирующих фитозкидистероиды и липиды. Листовые органы при всех других равных условиях остаются неповрежденными. Ключевую роль в разной детеррентной активности листовых и репродуктивных органов, кроме общей концентрации и состава экидистероидов (соотношения высокоактивных соединений с малоактивными), следует искать в различиях химического состава по другим ингредиентам.

Характеризуя защитные механизмы растений против фитофагов, М. М. Остроумов и С. А. Телитченко [54] указывают на наличие широкого класса химических веществ, играющих важную роль в эколого-биохимических взаимодействиях растений и насекомых. В нашем случае сравнение химсостава поражаемых и непоражаемых насекомыми органов *R. carthamoides* (семян и листьев) показывает, что семена в 5–6 раз богаче липидами – 18–24 % [47], чем листья – 3,1–4,4 % [31]. Листовые органы *R. carthamoides* синтезируют 2,0–3,9 % флавоноидов, 1,4–1,9 % водорастворимых производных фенольных кислот, а также содержат до 34 % белковых веществ и 670–1100 мг/кг каротиноидов [55–58]. Содержание полифенольных дубильных

веществ (таннинов) достигает 8,6–13,3 % [59]. Таким образом, сочетание сложного состава экдистероидов с белками, флавоноидами, полифенольными и терпеноидными соединениями представляет дополнительный биохимический защитный барьер против фитофагов.

Пищевая привлекательность репродуктивных органов *R. carthamoides* и *S. coronata* для насекомых, возможно, обусловлена необходимостью получения некоторых фитоэкдистероидов извне в качестве источника стерина для развития нимфы и потомства, как это, например, показано в отношении экдистероида makisterone C у полужесткокрылых хоботных насекомых [41]. Считается вероятным, что экдистероиды, присутствующие в растениях в виде водорастворимых соединений [24], служат транспортной формой стерина для доставки из листовых органов к семенам через стебли генеративных побегов [47]. Сами же эфиры стерина отличаются высокой степенью липофильности и не являются подходящими соединениями для передвижения в растениях, локализуясь в местах их синтеза (в том числе семенах).

Показано, что инактивация поглощенных экдистероидов в организме насекомых может происходить разными путями: через кишечник и гемолимфу, путем образования неактивных сложных эфиров с жирными кислотами (C_{22} -эфиры; C_3 -ацетаты), через окисление и эпимеризацию (C_3 - α -эпимеры), фосфорилирование (C_2 , C_3 , C_{22} -фосфаты) и C_{26} -экдизоновые кислоты [41, 48, 60–62]. Другой возможный путь инактивации – микробная трансформация в результате симбиотической деятельности бактериальной микрофлоры жуков и тлей, обеспечивающих переваривание пищи в средней кишке [63, 64].

В частности, в необратимом преобразовании физиологически активного экдистероида 20-hydroxyecdysone в инактивированные соединения ключевую роль играет фермент ecdysone-оксидаза [65]. Деятельность фермента обнаружена в гемолимфе, периферийных тканях, жировом теле, но наиболее выражена она в средней кишке, где происходит всасывание пищи [66]. Активность фермента регулируется на транскрипционном уровне избытком основных экдистероидов со 2-й возрастной стадии личинок, поэтому введенные извне соединения с гормональной активнос-

тью (20-hydroxyecdysone и их аналоги) подвергаются быстрой инактивации.

ВЫВОДЫ

1. Результаты длительных исследований экологических взаимоотношений агропопуляций *Rhaponticum carthamoides*, *Serratula coronata* и фитофагов показывают, что проявление детеррентной активности экдистероидсодержащих растений зависит от состава отдельных соединений в фитомассе. Активизация деятельности фитофагов совпадает с биохимическими изменениями в составе экдистероидов, обладающих различной физиологической активностью, и сопровождается повреждением репродуктивных органов.

2. Поражаемость генеративных побегов *R. carthamoides* и *S. coronata* фитофагами совпадает с накоплением в них экдистероидов inokosterone и ecdysone. Во время возрастных изменений в онтогенезе и сезонного развития при прохождении вегетационного периода в генеративных побегах уменьшается доленое участие физиологически активного экдистероида 20-hydroxyecdysone и накапливаются мало- и слабоактивные соединения inokosterone и ecdysone.

3. Менее активные экдистероиды в организме насекомых могут блокировать физиологическое действие более активных соединений. Повреждаемость растений насекомыми наблюдается при сужении отношения 20-hydroxyecdysone и inokosterone к ecdysone: а) у непоражаемых растений оно близко к 1000 : 1; б) у поражаемых растений с переходом к фазе цветения этот показатель снижается до 20–9 : 1, а к началу плодоношения – до 3–6 : 1.

4. На изменчивость состава экдистероидов в растениях могут оказывать влияние условия культивирования, приводящие к концентрации слабоактивного экдистероида ecdysone. Факторы окружающей среды (влажность почвы, температура и относительная влажность воздуха в травостое), обусловленные расположением популяций по элементам рельефа местности, а также проводимые агротехнические мероприятия (интенсивность отчуждения фитомассы) могут способствовать реализации потенциала поражения.

5. Предполагается, что пищевая привлекательность репродуктивных органов *R. carthamoides* и *S. coronata* для насекомых, возможно, обусловлена необходимостью получения некоторых фитоэкдистероидов в качестве источника стероидов для развития нимф и потомства. Инактивация поглощенных экдистероидов в фитофагах может происходить через кишечник и гемолимфу, путем образования сложных эфиров с жирными кислотами, окисление и эпимеризацию, фосфорилирование и образование экдизоновых кислот, а также через симбиотическую деятельность бактериальной микрофлоры в средней кишке.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Архангельской области Российской Федерации (гранты РФФИ № 08-04-98840 и 03-04-96147). Автор выражает признательность ведущему научному сотруднику лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) А. Л. Лобанову за помощь в идентификации насекомых, старшему научному сотруднику биохимической лаборатории Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар) В. В. Пунегову за помощь в проведении ВЭЖХ-анализа экдистероидов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование, Сем. Asteraceae, СПб., Наука, Ленингр. отд-ние, 1993, 7, 161-163.
2. М. Б. Плотников, О. И. Алиев, А. С. Васильев и др., Экспериментальная и клиническая фармакология, 2001, 6, 45-47.
3. С. Я. Соколов, Фитотерапия и фитофармакология: Руководство для врачей, М., Мед. информ. агентство, 2000.
4. А. А. Ивановский, *Ветеринария*, 2000, 9, 43-46.
5. Yu. D. Kholodova, *Ukr. Biokhim. Z.*, 2001, 73, 21-29.
6. Лекарства и БАД в спорте: Практическое руководство для спортивных врачей, тренеров и спортсменов, Под общей ред. Р. Д. Сейфулла и З. Г. Орджоникидзе, М., Литтерра, 2003.
7. С. М. Подъяблонский, Б. А. Постников, О. И. Ломовский, *Сиб. вестник с/х науки*, 2004, 3, 53-55.
8. С. С. Мегедь, С. В. Егоров, С. М. Фомин, Современные технологии производства продуктов животноводства, Сб. науч. трудов, Новосибирск, НИПТИЖ, 2004, 208-215.
9. Н. П. Тимофеев, В. В. Володин, Ю. М. Фролов, *Раст. ресурсы*, 1998, 34: 3, 63-69.
10. M. Bathori, H. Kalasz, S. A. Csikkelle, I. Mathe, *Acta Pharm Hung.*, 1999, 69: 2, 72-76.
11. L. Dinan, T. Savchenko, P. Whiting, *Cellular and Molecular Life Sci.*, 2001, 58: 8, 1121-1132.
12. В. В. Володин Экдистероиды в интактных растениях и клеточных культурах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., Ин-т физ. раст. им. К. А. Тимирязева РАН, 1999.
13. А. А. Ахрем, В. В. Ковганко, Экдистероиды: Химия и биологическая активность, Минск, Наука и техника, 1989.
14. T. Kozlova, C. S. Thummel, *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 2000, 11: 7, 276-280.
15. Л. Дайнен, *Физиология растений*, 1998, 45: 3, 347-359.
16. C. Arnault, K. Slama, *J. Chem. Ecol.*, 1986, 12: 10, 1979-1986.
17. S. H. Gu, Y. Iwashita, H. Kawasaki, *J. Sericult. Sc. Japan*, 1988, 57: 4, 328-334.
18. T. Okauchi, S. Takamuku, S. Tamura, S. Chou, US Patent 3,941,879, 1976, March 2.
19. O. Ninagi, M. Maruyama, *JARQ*, 1996, 30, 123-128.
20. V. Nemes, J. Havelka, N. Baldassari, P. Baronio, *Bull. of Insectology*, 2002, 55: 1-2, 35-37.
21. К. Г. Уфимцев, Т. И. Ширшова, А. П. Якимчук, В. В. Володин, *Раст. ресурсы*, 2002, 38: 2, 29-39.
22. К. Г. Уфимцев, Т. И. Ширшова, В. В. Володин, Там же, 2003, 39: 4, 134-142.
23. J. Hamatha, L. Dinan, R. Lafont, *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2002, 2: 2, 181-185.
24. V. N. Odinkov, I. V. Galyautdinov, D. V. Nedopekin et al., *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32: 2, 161-165.
25. L. Dinan, *Studies in Natural Products Chemistry*, 2003, 29, 3-71.
26. Н. П. Тимофеев, *Сиб. экол. журн.*, 2009, 5, 765-780.
27. J. H. Adler, R. J. Grebenok, *Lipids*, 1995, 30, 257-262.
28. Н. В. Ломанова, Н. П. Кузнецова, *Защита и карантин растений*, 2003, 3, 43.
29. Л. Н. Зибарева, Фитоэкдистероиды растений семейства Caryophyllaceae: Автореф. дис. ... д-ра хим. наук, Новосибирск, Ин-т биоорг. химии СО РАН, 2003.
30. J. Zeleny, J. Havelka, K. Slama, *Eur. J. Entomol.*, 1997, 94: 2, 183-198.
31. Б. А. Постников, Маралий корень и основы введения его в культуру, Новосибирск, СО РАСХН, 1995.
32. М. В. Щербаков, Проблемы энтомологии в России, СПб., 1998, 2.
33. М. В. Щербаков, Мухи-пестрокрылки (Diptera, Tephritidae) центральной части Кузнецкого Алатау: Автореф. дис. ... канд биол. наук, Томск, ТГУ, 2002.
34. О. Е. Костерин, *Russian J. for Scientific Lepidoptero-logy*, 1994, 1: 1-2, 45-76.
35. В. В. Дубатовол, О. Е. Костерин, Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Сб. научных трудов, Новосибирск, 1999, 2, 138-194.
36. J. Hamatha, L. Dinan, *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1997, 35, 219-225.
37. И. Ф. Чадин, Н. А. Колегова, В. В. Володин, *Сиб. экол. журн.*, 2003, 1, 49-53.
38. Фитоэкдистероиды, Под ред. В. В. Володина, СПб., Наука, Ленингр. отд-ние, 2003.
39. L. Dinan, R. Lafont, *J. of Endocrinology*, 2006, 191, 1-8.
40. Э. Н. Ануфриева, В. В. Володин, А. М. Носов и др., *Физиология растений*, 1998, 45: 3, 382-389.

41. H. N. Rees, *Eur. J. Entomol.*, 1995, **92**: 1, 9–39.
42. Н. П. Тимофеев, *Бутлеровские сообщения*, 2006, **8**: 2, 7–34.
43. Ю. Д. Холодова, Г. В. Кляшторная, М. Б. Данильченко и др., *Химизация и агроэкология*, Киев, 1991, 9–17.
44. Y. Tanaka, *Eur. J. Entomol.*, 1995, **92**, 155–160.
45. T. Shibuya, T. Ario, S. Fukuda, *Composition*, US Patent 6,224,872, 2001, May 1.
46. G. Fekete, L. A. Polgar, M. Bathori et al., *Pest Manag Sci.*, 2004, **60**: 11, 1099–1104.
47. К. Странски, В. Немец, К. Слама, *Физиология растений*, 1998, **45**: 3, 390–396.
48. R. V. Hochberg, *Endocrine Reviews*, 1998, **19**: 3, 331–348.
49. В. Л. Тихонова, Т. Н. Кружалина, Е. В. Шугаева, *Раст. ресурсы*, 1997, **33**: 1, 68–74.
50. A. Arif, P. Vasanthi, I. A. Hansen et al., *J. Biol. Chem.*, 2004, **279**: 27, 28000–28008.
51. E. Oberdorster, M. A. Clay, D. M. Cottam et al., *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.*, 2001, **7**: 4–5, 229–238.
52. I. Jepson, A. Martinez, A. J. Greenland, *Gene switch*, US Patent 6,379,945, 2002, April 30.
53. V. Giguere, *Endocrine Reviews*, 1999, **20**: 5, 689–725.
54. М. М. Телитченко, С. А. Остроумов, *Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды*, М., Наука, 1990.
55. A. Skiba, Z. Weglard, *Horticulture, Landscape Architecture*, 1999, **20**, 19–25.
56. Н. П. Тимофеев, *Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты*, Сб. науч. трудов, М., РАЕН, 2002, **6**, 115–139.
57. Т. К. Головки, Е. В. Гармаш, С. В. Куренкова и др., *Рапонтик сафлоровидный в культуре на Европейском Северо-Востоке (Эколого-физиологические исследования)*, Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 1996.
58. М. С. Бореяша, Б. Я. Семенов, И. И. Чекалинская, *Маралий корень (рапонтикум сафлоровидный)*, Минск, Ураджай, 1985.
59. О. В. Рагажинскене, С. П. Римкене, Р. П. Венскутонис, *Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты*, Сб. науч. трудов, М., РАЕН, 2001, **5**, 231–239.
60. R. Yamada, H. Sonobe, *J. Biol. Chem.*, 2003, **278**: 29, 26365–26373.
61. H. Sonobe, R. Yamada, *Zoolog. Sci.*, 2004, **21**: 5, 503–516.
62. H. Takeuchi, J. H. Chen, D. R. O'Reilly et al., *J. Biol. Chem.*, 2001, **276**: 29, 26819–26828.
63. J. A. Russell, A. Latorre, B. Sabater-Muñoz et al., *J. Insect Science*, 2002, **2**: 17, 70.
64. N. A. Moran, C. Dale, H. Dunbar et al., *Ibid.*, 2002, **2**: 17.
65. D. R. Williams, J. H. Chen, M. J. Fisher, H. N. Rees, *J. Biol. Chem.*, 1997, **272**: 13, 8427–8432.
66. H. Takeuchi, D. J. Rigden, B. Ebrahimi et al., *Biochemical J.*, 2005, **389**: 3, 637–645.

**Ecological Relationship of the Agropopulations of Ecdysteroid-Containing Plants *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. with Insects-Phytophagans
Part 2. Variability of the Composition of Phytoecdysteroids in Agrocoenosis and their Role in Damageability of Plants by Pests**

N. P. TIMOFEEV

CF BIO; Koryazhma, Russia
E-mail: timfbio@atnet.ru

Accumulation and variability of ecdysteroids in the phytomass, which are analogs of the insect moulting hormones, were studied in ontogenesis of the agropopulations of *Rhaponticum carthamoides* (*Leuzea carthamoides* DC.) and *Serratula coronata*, with relation to the age and plant cultivation conditions. The physiological role of ecdysteroids in the ecological mutual relations with pests was evaluated.

It was revealed that the enhancement of the activity of phytophagans coincides with biochemical changes in the composition of ecdysteroids, possessing various kinds of physiological activity, and is accompanied by damage of reproductive organs. During the age-related changes in ontogenesis and seasonal development during the vegetative period, the individual share of physiologically active ecdysteroid 20-hydroxyecdysone decreases, while the low-activity ecdysteroids inokosterone and ecdysone are accumulated in generative sprouts.

Concentrating of the low-activity ecdysteroid ecdysone in the phytomass is affected by the ecological conditions of the environment and anthropogenic factors of cultivation. The factors promoting realization of the potential of affection by pests are the microclimate of the environment, accommodation of populations over the relief elements of the area, and the performed agrotechnical actions (intensity of phytomass removal, superfluous humidity in the rooting layer of populations).

The work was done under partial financial support granted by the administration of the Arkhangel'sk Region and the Russian Foundation for Basic Research (RFBR) NN 08-04-98840, 03-04-96147.

Keywords: *Rhaponticum carthamoides*, *Serratula coronata*, phytoecdysteroids, 20-hydroxyecdysone, ecdysone, insects-pests, cultivation conditions.