

СТАТЬИ И
ПУБЛИКАЦИИВход или
РегистрацияПОМОЩЬ В
ПАТЕНТОВАНИИ

НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКИЙ ФОРУМ

библиотека

Научно-техническая

SciTecLibrary

Статьи и Публикации ➔ Фауна ➔ Насекомые и паукообразные ➔ ЗАЩИЩАЮТ ЛИ ФИТОЭКДИЗОНЫ РАСТЕНИЯ ОТ НАСЕКОМЫХ?

ЗАЩИЩАЮТ ЛИ ФИТОЭКДИЗОНЫ РАСТЕНИЯ ОТ НАСЕКОМЫХ?

© Н.П.Тимофеев

КХ “БИО”, г.Коряжма, Россия;

Контакт с автором: timfbio@atnet.ru

Введение

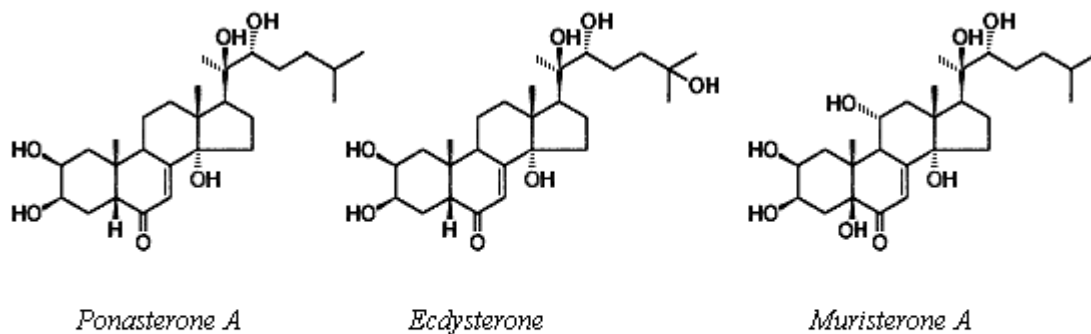
Экдистероиды (синоним: экдизоны) – малые липофильные молекулы, возникшие очень давно, еще несколько сот миллионов лет назад, приняли участие в сложном коэволюционном пути развития экосистем и адаптации их к окружающей среде. Присутствие экдистероидов характерно, наряду с цветковыми растениями, для таких древних организмов, как папоротники, грибы, мхи, водоросли, голосеменные растения. Считается, что появившиеся в сравнении с растениями на более поздних этапах эволюции насекомые стали использовать их в качестве гормонального фактора развития. Так как действие экдистероидов в качестве гормональных веществ проявляется в чрезвычайно низких концентрациях, предполагается, что повышенный синтез их у древних папоротников и голосеменных первоначально представлял защитный механизм от поедания насекомыми-фитофагами.

В свое время, 60-е годы прошлого века, обнаружение присутствия громадных количеств гормонов линьки в растениях, миллионы раз превышающей концентрацию их в насекомых, было большой научной сенсацией. Допускалось, что открытие позволит найти экологически безопасный и весьма эффективный метод управления численностью насекомых-вредителей. Учитывая экономическую и биологическую важность фитоэкдизонов, за последние три десятилетия были приложены значительные усилия по скринингу мировой флоры с целью выявления видов-сверхпродуцентов, идентификации наиболее активных составов и по изучению их вклада в эндокринологию членистоногих.

Гормоны линьки насекомых в растениях

Открытие экдизонов в растениях было случайным фактом, когда чехословацкий ученый Карел Слама выехал для научной работы в США и культивировал там на фильтровальной бумаге припочвенного насекомого, красноклопа бескрылого (*Pyrhocoris apterus* L.). Здесь его поджидал сюрприз – метаморфоз насекомого нарушался, и он не мог добиться окукливания на последней личиночной стадии. Секрет заключался в происхождении фильтровальной бумаги. В данном случае она была изготовлена из пихты бальзамической (*Abies balsamea*). С другими бумагами метаморфоз протекал нормально. В процессе экстракции был выделен структурный аналог ювенильного гормона ювабион, избирательно действующий именно на этого насекомого. При тестировании других, взятых наугад растений было установлено наличие в них множества соединений с гормональной активностью насекомых.

Сегодня известно строение около 300 молекул экдистероидов, в т.ч. у насекомых обнаружено около 50 структурных аналогов. Из всего разнообразия экдистероидных соединений наиболее активны и массово используются только три – *ponasterone A*, *muristerone A* и *ecdysterone* (b-*ecdysone*). Структурные формулы их различаются количеством и расположением гидроксильных ОН-групп (рис. 1). Первые два экдистероида не характерны для высших цветковых растений. *Ponasterone* встречается у отдельных представителей папоротникообразных (в т.ч. папоротник-орляк), грибов семейства *Paxillaceae* (свинушка толстая), а также выделен из реликтовых растений семейства подокарповых (*Podocarpaceae*) и тисовых (*Taxaceae*). *Muristerone A* является чрезвычайно редким и дорогим экдистероидом (\$135 за 1 мг), обнаружен у эндемичных видов р. *Ipomoea* (вьюнок пурпурный) сем. *Convolvulaceae*. *Ecdysterone*, хотя и несколько менее активен, но распространен массово среди цветковых растений.



**Рис. 1. Экдистероиды, нашедшие широкое
практическое применение в изолированном виде**

Различия в уровнях концентрации экдистероидов в растениях достигают огромных величин – 8-9 порядков (от 20-300 нг/кг до 20-30 г/кг). Обычное содержание их в растительных объектах составляет очень малую величину – тысячные и сотые доли процента от сухого веса. Но встречаются растения, у которых отдельные органы в узком возрастном и вегетационном диапазоне могут концентрировать значительные количества экдистероидов.

В среднем один вид-сверхконцентратор приходится на несколько тысяч других видов. К числу важнейших экдистероид содержащих растений, являющихся видами-сверхконцентраторами и служащими промышленными источниками получения экдистероидов, относятся *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. На эти виды возлагаются большие надежды в разработке новых, экологически безопасных средств борьбы с насекомыми-вредителями, используя отдельные изолированные экдистероиды, главным образом *ecdysterone*.

Активность фитоекдистероидов

Известна существенная регулирующая роль экдизонов для всех стадий развития насекомых. Они необходимы для инициации превращений, происходящих в ходе роста личинки через нескольких стадий до куколки, и затем до взрослого насекомого. Для нормального метаморфоза ювенильный гормон и гормоны линьки должны присутствовать в необходимом количестве и в нужный момент развития жизненного цикла. Ювенильный гормон способствует личиночному росту и препятствует метаморфозу. По мере роста личинок его концентрация падает. Периодические линьки вызваны волнами экдистероидов (рис. 2), синтезируемых в проторакальных железах под воздействием нейропептидов, вырабатываемых в мозге насекомых.

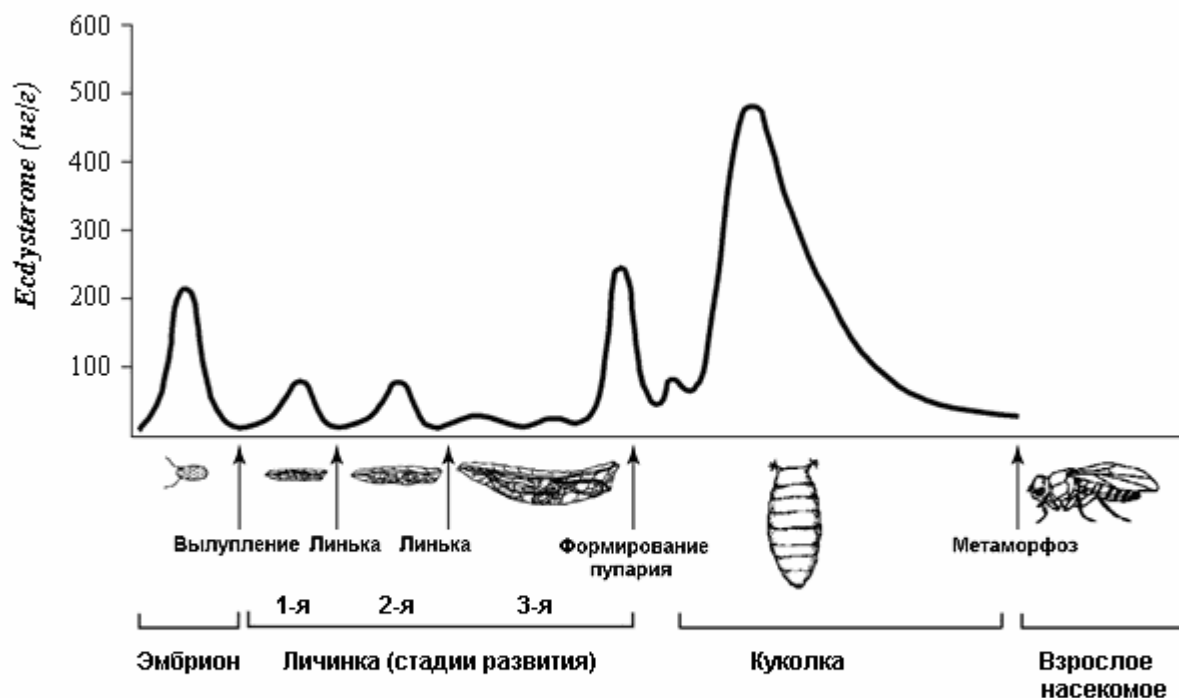


Рис. 2. Экдистероидный титр в развитии *Drosophila melanogaster* по (Kozlova и Thushnel, 2000) с изменениями

Идентичность фитоэкдистероидов гормону линьки членистоногих позволяет предполагать, что одна из биологических функций повышенной концентрации экдистероидов в отдельных органах растений состоит в защите их от насекомых-вредителей. Активность определяется путем биотестирования с клетками насекомых, содержащих естественные экдистероидные рецепторы. В биотесте могут использоваться следующие изоформы экдистероидных рецепторов насекомых (EcR): *Drosophila melanogaster* (DmEcR); *Plodia interpunctella* (PiEcR); *Bombix mori* (BmEcR); *Manduca sexta* (MsEcR); *Chironomus tentas* (CtEcR), *Heliothis virescens* (HvEcR); *Choristoneura fumifurani* (CfEcR); *Aedes aegypti* (AaEcR) и т.д. В зависимости от того, какой объект лежит в основе биотестирования, *ponasterone* и *muristerone* могут показывать преимущество в той или иной системе, но в целом первоначальная их активность примерно одинакова и лежит в пределах 10^{-8} ... 10^{-10} М. Активность *ecdysterone* на порядок меньше.

В лабораторных условиях добавка фитоэкдистероидов в искусственную питательную среду насекомых приводит к необратимым изменениям в развитии: гибели отродившихся гусениц, нарушениям процессов линьки и аномалиям, снижающих жизнеспособность особей – индуцированию сверхнормального количества личиночных линек, преждевременному окукливанию, появлению гусениц с несколькими головными капсулами (Arnault и Slama, 1986; Gu и др., 1988). Отмечена высокая токсичность экдистероидов против тлей – опрыскивание 0,05 % раствором *ecdysterone* вызывает гибель 85,4 % особей (Ахрем и Ковганко, 1989).

Исходя из потенциальной гормональной активности фитоэкдизонов, в Японии еще в начале 70-х годов был предложен метод для увеличения урожая и качества коконов тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) через изменение гормонального фактора (Okauchi и др., 1976). Управление развитием личинок шелкопряда заключалось в использовании диеты на основе экдистероидов, который должен был побуждать гусеницы заключительной возрастной стадии одновременно трансформироваться в куколки. Аналогично, в 80-е годы в СССР (Среднеазиатском НИИ шелководства) на основе *Rhaponticum carthamoides* был разработан препарат экдурон, с 30 % содержанием *ecdysterone* (Хаханов и др., 1986). Кроме шелководства, препарат рекомендовался также для обработки скоплений личинок комаров, против саранчи и тлей в виде концентрата эмульсии – в дозе 20-40 г/га *ecdysterone*.

Но экдистероиды в изолированном виде не могут быть использованы в производственных масштабах, так как чрезвычайно неустойчивы в окружающей среде: высоколабильны к температуре, кислороду, ультрафиолетовому облучению, микрофлоре. При действии УФ-облучения через три часа они полностью инактивируются (Ferrari и др., 1977). Поэтому длительное хранение их осуществляется в лиофилизированном виде, при температуре от -20° до -60° С. В последние годы предложено встраивать гены с видоизмененными рецепторами экдистероидов в трансгенные растения, чтобы через кратковременное внешнее воздействие химического лиганда, агониста фитоэкдизонов, управлять устойчивостью культурных растений против агрессии насекомых-вредителей (Crossland и др., 2002).

Защищает ли сверхконцентрация экдистероидов растения от фитофагов ?

Успешное внедрение в производственную практику новых для Европейского Севера растений-интродуцентов лекарственного назначения *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. в немалой мере зависит от способности последних противостоять к атакам насекомых-фитофагов. Концентрация *ecdysterone* в наиболее важных для жизнедеятельности органах растений составляет 0,8-2,3 % (0,2-0,5? 10^{-4} М), при действенной их активности в биотестах 10^{-9} М. Считается, что сверхконцентрация экдистероидов (свыше 0,1 %) способно отпугивать и предохранять такие виды от повреждения насекомыми-вредителями.

Однако, как показывает мониторинг естественных взаимоотношений между экдистероид содержащими растениями и насекомыми, результаты которого приведены ниже, сами по себе экдистероиды не способны создать эффективную защиту от фитофагов. В ценозе повреждаются именно те части растений, в которых наиболее высока концентрация, и наоборот, не уязвимы органы с низким содержанием экдистероидов:

- Агропопуляции *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (120 тыс. особей) в репродуктивном возрасте (4-13-й годы жизни) подвергались нападению жесткокрылых (*Coleoptera*) и полужесткокрылых (*Heteroptera*). Поражались только соцветия генеративных побегов (рис. 3) в фазе бутонизации или их отдельные части в фазе цветения. Содержание *ecdysterone*, определенная ФЭЖХ-методом, составляло 0,28-0,57 и 0,60-0,84 % соответственно. Сопутствующим фактором служила низкая влажность воздуха. Вегетативные побеги, представленные листьями и черешками, а также почки возобновления не повреждались (0,14-0,51 %). Не выявлено повреждений и на подземных органах (корни и корневища с содержанием 0,07-0,18 %).
- Представители семейства долгоносиков (клеверный стеблевой долгоносик – *Apin seniculus* Krby.) и щитников (щитник светло-зеленый – *Palomena prasina* L.) группировались в пределах молодых листьев обертки соцветий *Rhaponticum carthamoides*, их присутствие не сказывалось негативно на формировании и качестве семян. В сенильном возрасте популяции (13-й год) повреждения были обусловлены неидентифицированным крупным видом из семейства клопов-щитников (рис. 3), особи которых вгрызались в соцветия и выедали цветоложе.
- *Serratula coronata* L. (40 тыс. особей) в условиях повышенной атмосферной влажности очень сильно (до 100 % растений) поражается тлями (*Aphididae*). Колонии этих насекомых заселяют верхушечные части стеблей (рис. 4) генеративных побегов (содержание *ecdysterone* 1,2-1,6 %). Не было отмечено ни одного случая массовой или единичной гибели тлей, хотя поверхность их тела находилась в прямом контакте с выделяющимся и растекающимся по стеблю растения соком.
- Во второй половине лета в соцветиях *Serratula coronata* появляются личинки неидентифицированного вида из отряда чешуекрылых (*Lepidoptera*), развивающиеся в цветоложе и питающиеся семенами (рис. 5), начиная с фазы молочно-восковой спелости (при 0,9-1,2 % *ecdysterone*). Потери урожая семян достигают до 70-100 %. Сопутствующим фактором поражения служит отчуждение биомассы. В течение 11 лет наблюдений не зафиксировано повреждений стеблевых листьев и вегетативных побегов (при содержании *ecdysterone* 0,3-1,1 %).







Рис. 5. Повреждения насекомыми-фитофагами репродуктивных органов *Serratula coronata*

Заключение

Как показывают вышеуказанные факты, механизмы взаимодействия экистероид продуцирующих растений с насекомыми намного сложнее, чем простое воздействие экистероидов на членистоногие при поступлении через пищу или через кожные покровы. Во всех вышеназванных случаях сверхвысокие концентрации экистероидов не вызывали необратимых изменений у насекомых-вредителей. Ссылки на адаптированность их к сверхконцентрациям не объясняют, почему поражаются соцветия с более высокими, и ни разу не повреждались листовые органы со значительно низкими уровнями экистероидов.

Ключевую роль следует искать в различии химического состава листьев и семян растений по другим метаболитам, обуславливающих комплексную биологическую активность. Листовые органы *Rhaponticum carthamoides* синтезируют 2,0-3,9 % флавоноидов; 1,4-1,9 % водорастворимых производных фенольных кислот; 0,3 % каротиноидов; а также содержат до 34 % белковых веществ (Головки и др., 1996; Skiba, 1999, Тимофеев, 2002). Цветоложе соцветий и семена не содержат фенольных веществ, у них иной аминокислотный и витаминopodobный состав.

По всей видимости, активация экистероидных рецепторов с их лигандами происходит через последовательную цепь событий, где важную роль играют комплексы экистероидов с вышеназванными классами физиологически активных веществ. Известно, что растения являются источником множества других средств, которые могли бы взаимодействовать с экистероидным комплексом рецептора как агонисты или антагонисты. Например, было показано, что флавоны были способны значительно замедлять EcR-зависимую транскрипцию гена (Oberdorster и др.; 2001). Также вероятно, что фенольные и белковые вещества в листьях растений выступают в качестве эффективных активаторов гетеродимеризации экистероидного рецептора со вторым партнером (EcR/USP) на первом этапе взаимодействия, а на втором этапе являются кофактором, необходимым для запуска механизмов геной транскрипции.

Литература

1. Arnault C., Slama K. Dietary effects of phytoecdysones in the leek-moth, *Acrolepiopsis assectella* Zell. (Lepidoptera: Acrolepiidae) // J. chem. Ecol, 1986. – V. 12; N. 10. – P. 1979-1986.
2. Crossland L. D., Goff S. Juvenile hormone or one of its agonists as a chemical ligand to control gene expression in plants by receptor mediated transactivation. – US Patent 6,362,394. March 26, 2002.
3. Ferrari G., Canonica L., Danieli B. Method for the photostabilization of polyhydroxylated sterols and stabilized biological

- insecticidal product obtained thereby. – US Patent 4,045,555. August 30, 1977.
4. Gu S.H.; Iwashita Y.; Kawasaki H. Changes in the moulting character of "Sanminsho" of the silkworm and its endocrine events // J. sericult. Sc. Japan, 1988. – V. 57; N. 4. – P. 328-334.
 5. Oberdorster E., **Clay M.A.**, **Cottam D.M.**, **Wilmot F.A.**, **McLachlan J.A.**, **Milner M.J.** Common phytochemicals are ecdysteroid agonists and antagonists: a possible evolutionary link between vertebrate and invertebrate steroid hormones // J Steroid Biochem Mol Biol, 2001. – V. 7; N. 4-5. – P. 229-238.
 6. Okauchi T., Takamuku S., Tamura S., Chou S. Method for increasing yield of silkworm cocoons employing juvenile and moulting hormones. – US Patent 3,941,879. March 2, 1976.
 7. Skiba A., Weglard Z. Accumulation of the biomass and some polyphenolic compounds in *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin // Horticulture, Landscape Architecture, 1999; N. 20. – P. 19-25.
 8. Ахрем А.А., Ковганко В.В. Экдистероиды: Химия и биологическая активность. – Минск: Наука и техника, 1989. – 327 с.
 9. Головки Т.К., Гармаш Е.В., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н., Фролов Ю.М. Рапонтник сафлоровидный в культуре на Европейском Севере-Востоке (эколого-физиологические исследования) // Коми научный центр УрО РАН. – Сыктывкар, 1996. – 140 с.
 10. Тимофеев Н.П. Протеиновая ценность новых культур в условиях Севера (Теоретическое обоснование и практическая реализация) // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. Сб. научн. тр. Вып. 6. – М., РАЕН, 2002. – С. 115-139.
 11. Хаханов А.И., Хафизова Т., Зеленина О.Н., Садыкова М. Влияние препарата экдурон на скорость и синхронизацию окукливания тутового шелкопряда // Тр. САНИИШ - Среднеаз. НИИ шелководства, 1986; Т. 20. – С. 87-89.

Дата публикации: 3 марта 2003

Источник: SciTecLibrary.ru

[Назад](#)

[О проекте](#)

[Контакты](#)

[Архив старого сайта](#)

Copyright © SciTecLibrary © 2000-2017

Агентство научно-технической информации Научно-техническая библиотека SciTecLibrary. Свид. ФС77-20137 от 23.11.2004.