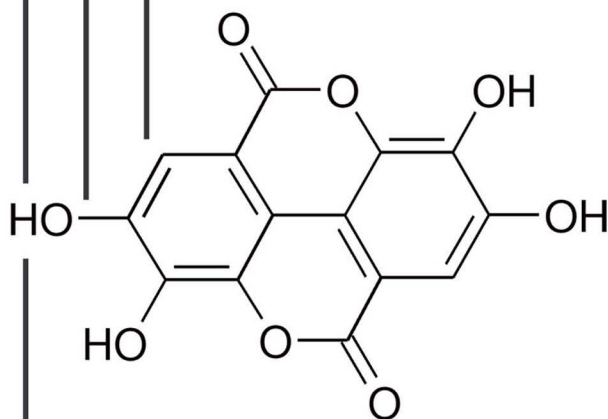




В. П. Шуканов
А. П. Волянец
С. Н. Полянская

ГОРМОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ РАСТЕНИЙ



Шуканов, В. П. Гормональная активность стероидных гликозидов растений / В. П. Шуканов, А. П. Волюнец, С. Н. Полянская. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 244 с. – ISBN 978-985-08-1432-6.

Монография посвящена изучению физиологического действия на растения стероидных гликозидов фуру- и спиростанолового ряда – группы природных соединений, широко распространенной в мире растений. На большом экспериментальном материале раскрываются особенности действия этих веществ на разные процессы роста, продолжительность цветения, плодообразование, накопление биомассы, зерновую продуктивность и устойчивость растений к грибной инфекции, а также последствия их на потомство, на основании чего сделан вывод о принадлежности стероидных гликозидов к новой группе фиторегуляторов роста гормонального типа со значительным защитным эффектом. Много внимания уделяется изучению природы взаимодействия растений и грибных патогенов в присутствии стероидных гликозидов. Установлено, что они по своей активности не уступают или даже превосходят известные фитогормоны, являясь важным дополнением комплекса известных эндогенных фиторегуляторов. Показаны перспективы широкого использования их в овощеводстве, кормопроизводстве, садоводстве, цветоводстве, селекции и защите растений.

Книга окажется полезной для широкого круга специалистов, интересующихся вопросами физиологии и биохимии природных биологически активных веществ, местом и ролью их в жизни растений, направленной регуляцией физиологических процессов и возможностью применения этих фиторегуляторов во многих областях, связанных с повышением устойчивости и продуктивности растений и качеством сельхозпродукции.

Табл. 81. Ил. 43. Библиогр.: 231 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

член-корреспондент НАН Беларуси,
доктор химических наук В. А. Хрипач,
кандидат сельскохозяйственных наук В. Д. Поликсенова

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Стероидные гликозиды растений	10
Общая характеристика стероидных гликозидов	10
Распространение и локализация стероидных гликозидов в растениях	14
Участие стероидных гликозидов в процессах роста и генеративного развития	21
Продуктивность растений в условиях обработки их стероидными гликозидами	26
Антигрибное действие стероидных гликозидов	29
Физиолого-биохимические особенности действия стероидных гликозидов на растения	32
Глава 2. Стероидные гликозиды и рост растений	37
Биологическая активность стероидных гликозидов	37
Гормональные эффекты стероидных гликозидов	53
Проращивание семян и начальный рост проростков в присутствии стероидных гликозидов	60
Рост вегетирующих растений под влиянием стероидных гликозидов	77
Особенности ауксинового действия стероидных гликозидов на рост растений клевера	85
Рост отдельных органов целого растения при воздействии стероидными гликозидами	88
Глава 3. Стероидные гликозиды, развитие и продуктивность растений	97
Влияние стероидных гликозидов на урожай зеленой массы растений	98
Действие стероидных гликозидов на генеративное развитие растений	101
Влияние стероидных гликозидов на продуктивность растений	106
Последствие стероидных гликозидов на растения	110

<i>Глава 4. Стероидные гликозиды и устойчивость растений</i>	115
Антибиотическая активность стероидных гликозидов	115
Влияние стероидных гликозидов на распространение и развитие грибных болезней	121
Физиолого-биохимические основы защитного действия стероидных гликозидов	128
<i>Глава 5. Физиолого-биохимические особенности ростостимулирующего действия стероидных гликозидов</i>	138
Влияние стероидных гликозидов на содержание и активность белковых веществ	140
Вымывание и содержание пигментов под влиянием стероидных гликозидов	146
Изменение содержания эндогенных регуляторов роста при воздействии стероидными гликозидами	152
<i>Глава 6. Некоторые аспекты практического применения стероидных гликозидов</i>	163
<i>Глава 7. Физиологическое действие эпибрассинолида и фенольных соединений на растения ячменя</i>	168
Влияние фиторегуляторов на устойчивость растений к грибным болезням	170
Продуктивность растений под влиянием фиторегуляторов роста	174
Аттрагирующая активность природных регуляторов роста	181
Последействие природных регуляторов роста на растения ячменя	186
Действие фиторегуляторов на физиолого-биохимические особенности растений	189
<i>Глава 8. Сравнительное действие стероидных гликозидов и фенольных соединений на физиологические процессы злаков</i>	197
Начальный рост злаков под влиянием фиторегуляторов	197
Рост вегетирующих злаков при воздействии фиторегуляторами	204
Влияние фиторегуляторов на устойчивость злаков к грибным болезням	211
Продуктивность злаков при обработке их фиторегуляторами	217
Изменение физиолого-биохимических особенностей злаков под влиянием фиторегуляторов	220
Заключение	228
Литература	233

ВВЕДЕНИЕ

Стероидные соединения широко распространены в тканях живых организмов. Они выполняют важные функции, являясь компонентами клеточных мембран и обладая гормональной активностью. Выяснены многие особенности механизма их действия и основные участки приложения стероидов к обмену веществ. В отличие от животных и человека стероидные соединения растений изучены слабо. В лучшем случае мы знаем об их присутствии в тканях многих видов растений, наличии у них ростовой и антимикробной активностей. Пристальное внимание к стероидным соединениям растений возникло только в конце XX века в связи с поиском новых ростовых, лекарственных и антимикробных веществ природного происхождения, имеющих известное преимущество перед синтетическими производными с подобным типом действия. Наиболее изученными среди большого многообразия стероидных соединений растений оказались brassinosteroids, обладающие высокой ростовой активностью, и стероидные гликозиды как потенциальные лекарственные средства. Что же касается стероидных гликозидов фурано- и спиростанолового ряда (далее сокращенно стероидные гликозиды), то имеющиеся сведения в этой области не могут пока еще идти ни в какое сравнение с обилием данных о других природных физиологически активных соединениях.

Наш интерес к стероидным гликозидам объясняется прежде всего принадлежностью их к природным соединениям. Присутствие и изменение содержания их в онтогенезе

растений не может быть случайным, а, скорее всего, связано с выполнением тех или других физиологических функций, что для физиолога является определяющим. С другой стороны, наличие у этих соединений фитобиологической активности предполагает участие их в процессах роста, формообразования и репродукции и, возможно, в выполнении разных функций одновременно.

Предстояло осмыслить схему изучения физиологического действия стероидных гликозидов, обратив особое внимание на взаимосвязь и последовательность физиологических процессов. Первым блоком в этой схеме значился рост в широком плане. Прежде всего, выбор был направлен на определение характера ростовой активности стероидных гликозидов. Лучшим объектом для этих целей могли служить биотесты, характерные для фитогормонов.

Следующим блоком в познании ростовой активности стероидных гликозидов было развитие целого растения от прорастания семян до формирования генеративных органов. Важным объектом при этом служили семена разных видов и сортов культурных злаков, что давало возможность оценить такие особенности действия на рост, как избирательность и регуляторная способность, т. е. выяснить специфику и амплитуду ростовой активности стероидных гликозидов. Наряду со сказанным проверялась сравнительная активность этих соединений в разных формах роста: линейного (рост в высоту), диаметрального (рост в толщину) и объемного (накопление биомассы). Такой комплексный подход к исследованию роста в присутствии стероидных гликозидов позволял дать не только развернутую характеристику ростовой активности этой группы веществ, но и определить место и роль их в системе гормональных и негормональных регуляторов роста целого растения.

С постепенным замедлением вегетативного роста начинается закладка и формирование генеративных органов, включающие и рост их отдельных элементов. Связывающими звеньями между вегетативными и генеративными органа-

ми выступают многие признаки. Необходимо было выбрать один – достаточно простой и удобный, который бы характеризовал перемещение центра развития от вегетативных органов к генеративным. Таким признаком, с нашей точки зрения, является аттрагирующая способность органов, обусловленная, как известно, комплексом фитогормонов. Наличие аттрагирующей активности у стероидных гликозидов было бы лучшим доказательством обоснованности причисления этих веществ к фиторегуляторам гормонального типа. Исходя из сказанного, становится совершенно очевидной необходимость изучения гормонального обмена растений в обычных условиях и при обработке их стероидными гликозидами.

Совершенно неожиданным, на первый взгляд, кажется включение в план исследований антибиотической активности стероидных гликозидов, влияние их на развитие грибной инфекции, образование и накопление защитных веществ фенольной природы. Однако не следует забывать, что инфицирование растений фитопатогенными грибами начинается и заканчивается в период их активного роста. Одновременное заражение и интенсификация роста растений означает, что в основе формирования естественного фитоиммунитета находятся в основном те же физиолого-биохимические механизмы, которые лежат и в основе процессов роста. Отсюда следует, что связь роста, развития и пассивного фитоиммунитета представляется вполне логичной, так же как и функциональная связь стероидных гликозидов с комплексом фитогормонов и фенольных соединений. Индуцирование фитопатогенными грибами активных защитных реакций – не что иное, как усиление процессов естественного фитоиммунитета или возникновение альтернативных путей метаболизма, приводящих к образованию специфических защитных веществ (фитоалексинов). Поэтому раскрытие физиолого-биохимических причин фитозащитного действия стероидных гликозидов нельзя рассматривать как что-то обособленное от процессов роста и функционирования комплекса

эндогенных регуляторов роста гормональной и негормональной природы.

Некоторый выход исследований за рамки намеченного плана (рост – развитие – устойчивость – продуктивность) диктовался необходимостью дать первое представление о физиолого-биохимической природе и механизме действия стероидных гликозидов на растения. Этому посвящено изучение таких дополнительных вопросов, как влияние стероидных гликозидов на накопление белковых веществ и активность ферментов, содержание и вымывание пигментов из тканей растений вместе с уже упоминавшимися вопросами определения содержания эндогенных регуляторов роста.

Давая обоснование и план будущих исследований, мы умышленно во введении не касались вопросов истории изучения стероидных соединений, накопленных в этой области сведений и результатов собственных исследований. Единственным исключением является сообщение о высокой оценке наших работ научной общественностью стран СНГ. За цикл работ, посвященный изучению места и роли стероидных гликозидов в фитоиммунитете злаков под названием «Функциональная роль эндогенных стероидных гликозидов в фитопатосистемах культурные растения – фитопатогенные грибы», сотрудники Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси (д. б. н. А. П. Волюнец, к. б. н. В. П. Шуканов, к. б. н. Л. А. Пшеничная) совместно с учеными АН Молдовы (д. х. н. П. К. Кинтя и д. х. н. В. А. Бобейко) награждены дипломом и премией Президентов НАН Украины, НАН Беларуси и АН Молдовы, а оригинальные результаты исследований рекомендованы к опубликованию в виде отдельной монографии.

Авторы отдают себе отчет, что инициаторами исследований фитобиологического действия стероидных гликозидов в странах СНГ были молдавские ученые – академик Г. В. Лазурьевский, д. х. н. П. К. Кинтя, д. х. н. В. А. Бобейко и др., которые обеспечили образцами стероидных гликозидов и нас, за что выражаем им большую благодарность.

Экспериментальные данные, описанные в главах 7 и 8, получены вместе с авторами в. н. с., к. б. н. Л. А. Пшеничной (фенольные соединения), с. н. с., к. б. н. Н. Е. Манжелесовой (брасиностероиды и фенольные соединения), м. н. с. Г. В. Морозик (фенольные соединения) и аспирантом Д. М. Прохором (стероидные гликозиды и фенольные соединения), м. н. с. Н. Н. Гончарик (глава 3: аттрагирующая способность и последствие стероидных гликозидов на растения пшеницы), которым выражаем благодарность.

Авторы надеются, что представленные в этой монографии данные окажутся полезными для широкого круга специалистов, работающих в области науки, образования и сельского хозяйства и интересующихся вопросами физиологии и биохимии природных соединений, механизма их действия, регуляции роста и метаболизма, фитоиммунитета и фитопатогенеза, фитопатологии и защиты растений.

СТЕРОИДНЫЕ ГЛИКОЗИДЫ РАСТЕНИЙ

Общая характеристика стероидных гликозидов

Стероидные соединения – многочисленная группа природных веществ, содержащая в молекуле четырехъядерный скелет циклопентанопергидрофенантрена (I). Нумерация углеродных атомов в молекуле (I) (рис. 1) принята обычная для холестерина [1].

К стероидным соединениям относятся стерины, витамин D, половые гормоны, гормоны надпочечников, желчные кислоты, экдистероиды (гормоны линьки и метаморфоза насекомых), сердечные гликозиды, сапонины, гликоалкалоиды и brassinosteroids. Большинство из этих физиологически активных веществ обнаружены в организмах как животных, так и растений [1, 2].

Актуальная проблема стероидных соединений – поиск новых веществ, выделение и установление их структуры, определение функций в живых организмах. К настоящему времени достигнуты существенные успехи в изучении стероидных соединений теплокровных и насекомых. Установлено, что они регулируют обмен веществ, рост и развитие у высших животных, человека и членистоногих, оказывают специфическое воздействие на сердечную мышцу и половой процесс, а также играют важную роль во взаимоотношениях разных организмов [1, 3–5]. Многие первоначально обнаруженные в организме теплокровных и насекомых стероидные соединения (холестерин, половые гормоны, экдистероиды и др.) оказались широко распространенными соединениями в растительном мире. Однако функции большинства

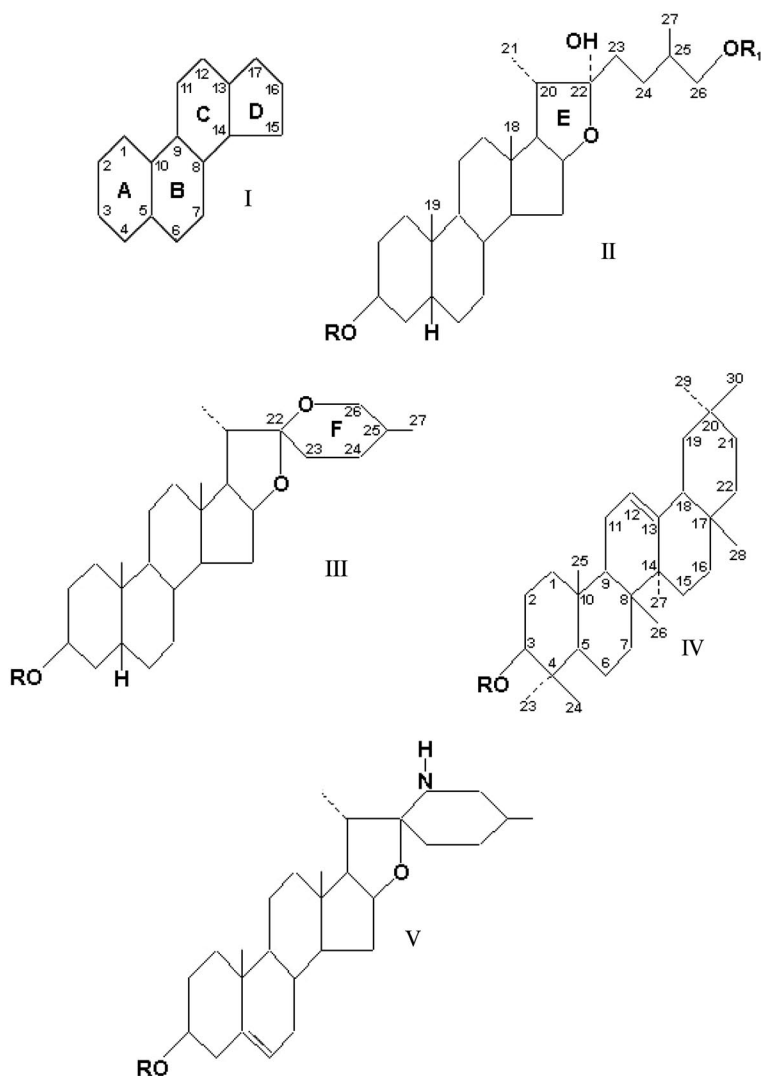


Рис. 1. Структура стероидных соединений: I – циклопентанопергидрофенантренный скелет; II – фураностаноловый гликозид (томатозид, R – галактозилдиглюкозил, R₁ – глюкозил); III – спиростаноловый гликозид (томатонин, R – галактозилдиглюкозил); IV – тритерпеновый гликозид (R – глюкозил); V – стероидный гликоалкалоид (α -томатин, R – галактозилдиглюкозилксилосил)

из них в растениях до сих пор не выяснены. По аналогии с насекомыми и животными предполагается, что стероидные соединения выполняют те же функции и в растениях, что, в частности, нашло подтверждение в последние годы в обнаружении стероидных гормонов растений – brassино-стероидов, исследования которых получают все более широкий размах [6].

Одной из важнейших групп растительных стероидов являются стероидные гликозиды. Как видно из названия, эти соединения состоят из двух компонентов: агликона (генина) и олигосахаридного фрагмента. Основу природного генина составляет тот же циклопентанопергидрофенантронный скелет с присоединенными к нему одной или двумя дополнительными кислородсодержащими структурами: 5-членной E и 6-членной F. В структуре этих генинов находится 27 углеродных атомов [7, 8].

По строению генинов обсуждаемые в настоящей книге стероидные гликозиды относятся к производным фуростанола или спиростанола. В свободной форме генины этих гликозидов в природе не встречаются. Агликон фуростаноловых гликозидов (II) состоит из 5 циклов (A, B, C, D, E), а агликон спиростаноловых гликозидов (III) (рис. 1) включает 6 циклов (дополнительный F). Фуростаноловые и спиростаноловые гликозиды по химическим свойствам и биологической активности отличаются друг от друга. Биогенетически взаимосвязь между спиростаноловыми и фуростаноловыми формами стероидных гликозидов не совсем ясна. Ранее предполагали, что фуростаноловые гликозиды являются предшественниками (промежуточной формой) при биосинтезе спиростаноловых гликозидов. Согласно этой общепринятой гипотезе, спиростаноловая форма образуется вторично после ферментативного гидролиза специфичной β -глюкозидазой фуростанолового гликозида, сопровождающегося отщеплением молекулы глюкозы от C_{26} со спонтанной циклизацией кольца F и образованием спирокетальной группировки [9].

Однако в последнее время в растениях *S. melongena*, синтезирующих стероидные гликозиды, была найдена специфичная УДФ-глюкозозависимая гликозилтрансфераза, эффективно гликозилирующая только свободные спиростанолы [10, 11], а ферментный препарат, полученный из корней *A. plumosus*, активно катализирующий гликозирование ямогенина, был не способен гликозировать его фурананалог у C₃ атома [10]. Авторы предполагают, что спиростанол-3-0-олигозиды могут служить предшественниками бисдесмозидных фуростаноловых гликозидов, при этом образование последних происходит путем гликозирования спиростаноловых гликозидов специфичной УДФ-глюкозозависимой гликозилтрансферазой, сопровождающегося открытием кольца F и присоединением в положении C₂₆ молекулы сапогенина D-глюкозы [12].

Олигосахаридный фрагмент стероидных гликозидов может включать от 1 до 7 моносахаридных остатков, соединенных в линейную или разветвленную цепочку. При кислотном гидролизе гликозидов обычно выделяются простые сахара: глюкоза, галактоза, рамноза, арабиноза, ксилоза и др.

Стероидные гликозиды фуро- и спиростанолового ряда входят в более обширную группу стероидных соединений, называемых сапонинами. Это название происходит от латинского слова *sapo*, что значит мыло [1], и связано со способностью этих соединений образовывать с водой стойкую пену. Кроме стероидных гликозидов, к группе сапонинов часто относят и тритерпеновые гликозиды (IV) и стероидные гликоалкалоиды (V) (см. рис. 1), т. е. соединения, приближенные по структуре к первым. Особенно это можно сказать о стероидных гликоалкалоидах, которые являются аналогами стероидных гликозидов и агликонов [7]. В современной научной литературе термин «сапонины» постепенно выходит из обихода. Это связано с тем, что наряду со стероидными гликозидами образовывать с водой стойкую пену способны и другие органические соединения. В то же время такое название ничего не говорит о структуре этих

веществ. Вместе с тем полное химическое название этих соединений отличается большой сложностью и громоздкостью. Поэтому для удобства пользуются тривиальными названиями этих веществ, образованных от видового или родового названия растения – источника его выделения с добавлением окончания «озид» для фураностаноловых (например, капсикозид – гликозид, выделенный из семян перца *Capsicum annuum*) и «ин» для спиростаноловых (капсикозин – получен из того же источника). При выделении из растительного источника ряда гликозидов к его названию добавляется буква латинского алфавита в последовательности, соответствующей их хроматографической подвижности. Так, из функии яйцевидной (*Funkia ovatus*) выделены функозиды А, В, С, D, E, F [7].

Распространение и локализация стероидных гликозидов в растениях

Стероидные гликозиды впервые были обнаружены и выделены из наперстянки пурпурной (*Digitalis purpurea*) [1]. Сегодня известно, что они широко распространены среди высших растений. Так, из 1730 обследованных видов флоры Средней Азии и Казахстана стероидные гликозиды обнаружены в 129, тогда как тритерпеновые гликозиды – в 629 видах [9]. Третья группа производных циклопентанопергидрофенантрена – стероидные гликоалкалоиды, хотя и выделены из более 250 видов растений, но относятся только к двум семействам Solanaceae и Liliaceae. **В то же время стероидные гликозиды** выявлены, по меньшей мере, в растениях 12 семейств [14], но наиболее богаты ими представители семейств Liliaceae (27 родов), Amarylidaceae (5 родов), Solanaceae (3 рода) и др. [4, 7, 8]. В середине 50-х годов в лаборатории Кавасаки из японского вида *Dioscorea septemloba* были выделены первые стероидные гликозиды спиростанолового ряда – диосцин и грацилин, которые представляли собой триозиды диосгенина [15]. К началу 70-х годов количество

выделенных гликозидов, структуру которых удалось установить, едва достигало 30 [16]. В последние десятилетия благодаря развитию хроматографии и инструментальных методов анализа природных соединений наметился существенный прогресс в выделении стероидных гликозидов и установлении их строения. В настоящее время известно более 200 гликозидов спиростанолового ряда и более 100 гликозидов фуростанолового ряда, число их с каждым годом увеличивается.

Стероидные гликозиды найдены практически во всех органах растений, но в максимальном количестве они накапливаются в корнях, клубнях и семенах. Суммарное содержание стероидных гликозидов колеблется в широких пределах: от десятых долей до многих процентов. Так, в семенах *Yucca brevifolia* их содержание может достигать 19 % от массы семян [17, 18].

Высокое содержание стероидных гликозидов отмечено в растениях и в культуре клеток диоскореи дельтовидной (*Dioscorea deltoidea*) [19]. Культура клеток ее оказалась очень удобным объектом при изучении регуляции содержания этих соединений. По имеющимся данным [19], накопление фуростаноловых и спиростаноловых гликозидов в культуре клеток диоскореи колебалось от 1,5 до 10 %. Главным фактором регуляции выступала смесь стимуляторов роста в среде культивирования, а не их концентрация. Характерно, что накопление стероидных гликозидов может существенно различаться в пределах одного рода. При обследовании 24 видов люцерны (*Medicago*) выделены формы с низким, средним, высоким и очень высоким содержанием сапонинов [20].

Состав и содержание стероидных гликозидов в растениях определяется многими факторами: местом и условиями произрастания, органом и фазой развития вида. А. Акахоги [21] нашел интересную зависимость между морфологическими признаками растений и содержанием сапогенина. Он проанализировал японские виды *Dioscorea* и заметил, что

виды с очередным расположением листьев, левосторонне выующимся стеблем и не имеющие воздушные клубни содержали диосгенин, в то время как в видах с супротивным расположением листьев, правосторонне выующимся стеблем и съедобными корнями сапогенины не были найдены. В корневищах юкки нитчатой (*Yucca filamentosa*), собранных на Черноморском побережье Кавказа, идентифицированы сарсасапогенин, тигогенин и гекогенин [22], а в листьях – смиллагенин, тигогенин и хлорогенин [23]. В корневищах растений этого же вида, но из Калифорнии был обнаружен лишь тигогенин [24]. В листьях *Yucca aloifolia* из Польши были обнаружены смиллагенин, тигогенин и гекогенин [25]. В то же время в листьях растений указанного вида из Египта – неотигогенин, тигогенин, сарсасапогенин и гекогенин [26]. Еще более существенные различия по составу тритерпеновых гликозидов выявлены в культуре клеток женьшеня (*Panax ginseng*) при выращивании их в среде с фитогормонами и без них [27]. В клетках, выращенных без гормонов, обнаружены 12 гликозидов, тогда как в клетках на питательной среде с гормонами – 20–21 гликозид. При этом максимальное количество гликозидов (17) индуцировали ауксины НУК и ИУК или сочетание ауксина и цитокинина (21 компонент), хотя один цитокинин (кинетин-рибозид) не оказывал существенного влияния на состав гликозидов (13 компонентов). Эти данные показывают, насколько важным для биосинтеза гликозидов является присутствие в среде ауксинов.

Обычно состав стероидных или тритерпеновых гликозидов в растениях не ограничивается одним-двумя компонентами. Выше уже отмечалось, что при тщательном исследовании в тканях фунгии яйцевидной обнаружено 8 стероидных гликозидов [7], а в каллюсной культуре женьшеня – 22 тритерпеновых гликозида [27]. Из тканей наперстянки пурпурной выделено 5 гликозидов: дигитоксин, гитолоксин, гитоксин, пурпуреагликозиды А и В [28], а из семян петунии гибридной (*Petunia hybrida*) изолировано 8 фуростаноловых и 8 спиростаноловых гликозидов [29]. Следовательно, мож-

но говорить об одновременном присутствии в тканях некоторых растений целого комплекса стероидных гликозидов. Не исключено, что при тщательной экстракции таких веществ в растениях могут быть обнаружены новые гликозиды.

Стероидным гликозидам, как и другим физиологически активным метаболитам растений [30], характерно изменение содержания в онтогенезе. На примере авенакозидов овса (*Avena*) показано, что накопление их почти не зависит от освещенности, но заметно изменяется с возрастом [31]. Согласно этим данным, максимальное количество стероидных гликозидов обнаружено в покоящихся семенах овса, по мере прорастания последних и формирования зеленых органов их содержание убывало, а с возраста четырех листьев опять начинало увеличиваться. Сказанное подтверждается исследованиями других авторов [32]. По мере старения растений овса накопление авенакозидов снижалось в листьях с 4,5 до 2,0 мг, а в корнях – с 1,0 до 0,06 мг/г. Сходная динамика накопления гликозидов отмечена в запасующих органах спаржи лекарственной (*Asparagus officinalis*), содержание которых сначала уменьшалось, а затем вновь возрастало [33].

Очень немного работ, выполненных на целых растениях и культуре клеток, позволили предположить, что в растениях стероидные гликозиды образуются в листьях в виде фураностаноловых производных, а при перетекании в подземные органы могут частично расщепляться до спиростаноловых гликозидов [34, 35].

Исследование стероидных соединений начиналось и продолжается в основном в дикорастущих и лекарственных растениях, что связано с поиском, выделением и испытанием лекарственных препаратов растительного происхождения. Некоторое исключение составляют люцерна, овес и томат, о чем частично говорилось выше. Интерес к стероидам в этих культурах связан с другими намерениями, а именно: с селекцией люцерны на кормовые цели [20] и защитой овса и томата от грибной инфекции [36, 37].

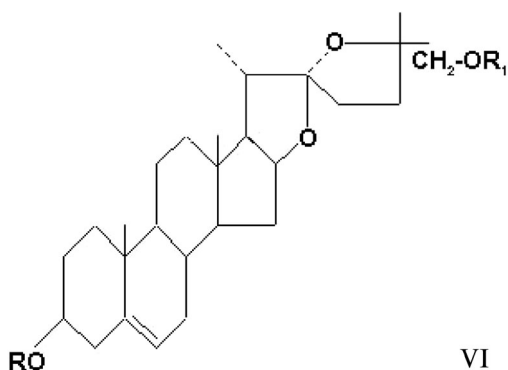


Рис. 2. Строение авенакозидов овса: авенакозид А: R=рамнозилдиглюкозил, R₁=глюкозил; авенакозид В: R=рамнозилтриглюкозил, R₁=глюкозил

Остановимся более подробно на изучении стероидных гликозидов культурных растений, так как это имеет прямое отношение к проблемам растениеводства, фитоиммунитета и поиска дешевого и удобного растительного сырья для выделения этих соединений. Приоритет в изучении стероидных гликозидов овса принадлежит немецким ученым. В 1969 г. был выделен из листьев овса авенакозид А [38], а в 1971 г. – авенакозид В [39]. Оба гликозида являются производными нуагигенина. В отличие от большинства агликонов у этого генина кольцо F пятичленное. Сами же гликозиды отличаются один от другого только количеством моносахаридов в углеводном фрагменте при C₃ (VI) (рис. 2). Позже были обнаружены и спиростановольные аналоги этих соединений: десглюкоавенакозиды А и В.

Другие злаковые культуры не подвергались изучению на присутствие стероидных гликозидов. Некоторое представление о стероидных соединениях злаков могут дать косвенные сведения о фитостеринах семян 12 видов злаковых трав. В семенах всех изученных видов обнаружены β-ситостерин, стигмастерин и кампестерин. В 10 видах нашли холестерин и два авенастерина [39].

Среди изученных культурных растений, содержащих стероидные гликозиды в значительных количествах, следует

назвать представителей родов *Lycopersicum*, *Capsicum* и *Solanum*. Еще в 1848 г. [40] был выделен из листьев дикорастущего томата (*L. pimpinellifolium*) стероидный гликоалкалоид α -томатин (V). Позже он был найден во всех органах культурного вида (*L. esculentum*), а также в других видах этого рода и у видов рода *Solanum* [41]. В отличие от листьев из семян томата было выделено горькое вещество, которое было идентифицировано, как фуростаноловый гликозид аналога неотигенина и названо томатозидом (II). Он содержал в углеводной цепи три остатка моносахаридов [41]. Вместе с ним был идентифицирован и спиростаноловый аналог этого соединения – томатонин (III) (см. рис. 1).

При переработке плодов томата накапливается большое количество семян или шрота (отходов от переработки семян), содержащих в своем составе высокий уровень стероидных гликозидов, что служит исходным сырьем для препаративного выделения этих соединений [7]. То же имеет место при переработке плодов сладкого перца (*Capsicum annuum*), из семян которого получены гликозиды гитогенина: капсикозид (VII) (рис. 3) и аналогичное ему производное ряда спиростана (VIII). Углеводный компонент их молекул состоит из пяти сахарных остатков [42]. Менее удобным объектом с практической точки зрения оказался баклажан (*Solanum melongena*). Семена его содержат трудноразделимую смесь гликозидов с двумя остатками D-глюкозы, но разными агликонами (тигогенин и диосгенин). В то же время баклажан является менее распространенной культурой, чем томат и перец [7].

К настоящему времени известно, что стероидные гликозиды, найденные в растениях, могут присутствовать в них в различных формах и могут быть локализованы в различных органах. При этом спиростаноловые гликозиды накапливаются преимущественно в запасующих органах (корневище, семенах), в то время как фуростаноловые гликозиды – в надземных ассимилирующих органах (стеблях, листьях) [16, 43].

Научное издание

Шуканов Владимир Петрович
Вольнец Александр Потапович
Полянская Светлана Николаевна

**ГОРМОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ
СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ РАСТЕНИЙ**

Редактор *Л. Л. Божко*
Художественный редактор *А. М. Гасова*
Технический редактор *М. В. Савицкая*
Компьютерная верстка *С. Н. Костюк*

Подписано в печать 25.06.2012. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 12,92. Уч.-изд. л. 12,4. Тираж 120 экз.
Заказ 121.

Издатель и полиграфическое исполнение:
Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом
«Беларуская навука». ЛИ № 02330/0494405 от 27.03.2009.
Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.