

РОЛЬ СТЕРОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ РАСТЕНИЙ И ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

Ж.В. УДАЛОВА

кандидат биологических наук

С.В. ЗИНОВЬЕВА

доктор биологических наук

Центр паразитологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН,
117071, Москва, Ленинский проспект, 33, e-mail: udalova.zh@rambler.ru.

Приведены литературные данные о стероидном метаболизме фитонематод и собственные исследования, касающиеся возможности регулирования численности патогенных нематод с помощью растительных стероидов. Показана возможность влияния, с одной стороны, на стероидный метаболизм нематоды, угнетая её развитие, лишая необходимых стероидов; с другой, – на мевалонатный путь в растениях, повышая его иммунные свойства. Анализ ряда стероидных соединений, выделенных из растений семейств пасленовых, диоскорейных и губоцветных, показал, что все исследованные соединения могут оказывать воздействие на развитие нематоды. В исследуемой системе томат *Solanum esculentum* Mill. – галловая нематода *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitwood наибольшей активностью среди стероидных гликоалкалоидов обладали α -томатин и α -чаконин, среди сапонинов – томатозид. При непосредственном воздействии стероидов на нематоду соединения в используемой концентрации обладали нематостатическим действием. На примере обработки растений томата α -томатином проведен анализ активности ингибиторов протеиназ – соединений, нарушающих процесс пищеварения у насекомых и нематод. Обработка растений томатином повышает активность ингибиторов трипсина в тканях томата, что позволяет предполагать наличие связи между обработкой растений α -томатином и степенью устойчивости томатов к нематодам.

Ключевые слова: растительные стероиды, метаболизм, *Solanum esculentum*, *Meloidogyne incognita*, нематостатическое действие.

Стероидные соединения (СС) – это необходимый компонент клеток, как растений, так и нематод. Наиболее известные и хорошо изученные стероиды – зоо- и фитостерины. Стерины являются предшественниками стероидных биорегуляторов и структурными компонентами клеточных мембран. Основной зоостерин – холестерин, в растениях – ситостерин.

Анализ пищевого предпочтения нематод показал необходимость присутствия стероидов в их рационе, что сопряжено с неспособностью нематод к биосинтезу стероидных соединений *de novo*. Для каждого вида нематод существуют свои особенности в потребностях стероидов, однако, наиболее важными для их роста и развития являются 4-десметилстерины, которые могут

непосредственно усваиваться нематодой из растения или синтезироваться из других стеринов [14]. В фитопаразитических нематодах идентифицировано свыше 60 стеринсодержащих соединений [16]. Благодаря биохимическим процессам, свойственным каждому виду нематод, происходит синтез новых СС. О стериновом метаболизме фитопаразитических нематод сведений немного в виду сложности их культивирования вне растений-хозяев. Известно, что, как правило, в основе биохимических превращений лежит: деалкилирование при C₂₄ атоме; образование двойных связей в C₇, C₂₃, и C₂₄₍₂₈₎ положениях; восстановление Δ⁵-, Δ²²-, и Δ²⁴-связей; изомеризация Δ⁷- в Δ⁸⁽¹⁴⁾-связей, этерификация жирными кислотами в положении C₃, метилирование в C₄ положении стеринового ядра и некоторые другие. Основным отличием растительных стеринов от стеринов животных является наличие алкильных групп в C₂₄ положении стерина [13], т. е. нематоды способны деалкилировать растительные стерины; насыщать двойные связи стеринового ядра, образуя станола, в растениях такие соединения если присутствуют, то в минимальных количествах [13]. О метаболизме фитостеринов у нематод подробно описано ранее [14, 16]

Возможность деалкилирования стеринов у C₂₄ атома фитопаразитическими нематодами показана в работе Cole and Krusberg [18]. Они сравнили стерины *Ditylenchus dipsaci* и каллюсной люцерны, на которой культивировали нематод. Было показано, что холестерин и латостерин являются основными стеринами нематод, тогда как в растительной ткани преобладали 24-этилхолеста-7,22-диенол и 24-этиллатостерин. Состав стеринов различных родов фитонематод существенно различается. Так, было показано, что у *Globodera tabacum solanacearum* [29], *Meloidogyne incognita* [17] преобладали станола, тогда как у *Heterodera zeaе* станола в тканях нематоды присутствовали в небольшом количестве [15]. Сравнение стеринового состава нематод одного рода – *M. incognita* и *M. arenaria* (исследовали яйца нематод, растение-хозяин – баклажан) выявило, что состав и количество стеринов у них практически совпадают. Идентичным был количественный и качественный состав стеринов нематод, принадлежащих разным расам *M. incognita*. Основными стеринами *M. incognita* и *M. arenaria*, выделенных из корней баклажан были 24-этилхолестерин, 24-этиолхолестанол, 24-метилхолестерол, 24-метилхолестанол, 24-этилхолеста-5,22(Е)-диенол, 24-этилхолест-22(Е)-енол, холестерин и холестанол. Поскольку в растениях семейства пасленовых (*Solanaceae*) холестерин может составлять существенную долю стеринов, трудно оценить наличие деалкилирования нематодой *Meloidogyne spp.* Однако, на основании наличия у галловых нематод большого количества станола, можно предположить, что данные нематоды в процессе биосинтеза способны насыщать ядро фитостеринов. При исследовании состава стеринов устойчивых и восприимчивых тканей корней хлопка и нематоды *M. incognita*, паразитирующей на них (анализировали яйца), наоборот, станола не выявлено ни в растениях, ни в нематоде [24]. Таким образом, стериновый метаболизм фитонематод зависит от многих факторов и, в том числе, от стероидного состава растения-хозяина.

СС играют огромную роль в регуляторных процессах, происходящих в нематодах. Экдистероиды управляют вылуплением личинок из яиц, линькой, ростом и воспроизводством. В модельном объекте, свободноживущей нематоды *Caenorhabditis elegans*, были обнаружены экдистероиды: экдизон, 20-гидроксиэкдизон и/или 20,26-дигидроксиэкдизон. Однако в растениях также могут присутствовать экдистероиды, следовательно, точно указать их происхождение в фитонематодах достаточно сложно [14].

Стерины фитонематод привлекают большое внимание исследователей. Во многом это определяется необходимостью создания биорациональных химических нематодов [14]. Показано, что 4-десметилстерины с *trans-A/B* кольцевой системой и негидроксилированным участком цепи могут удовле-

творить потребность нематод в стеринах [16]. Культивирование энтомонематоды *Neoplectana carpocapsae* на бактериисодержащей среде с добавлением стигмастерина приводит к замедлению роста, а присутствие ланостерина или 7-дегидрохолестерина тормозит рост и развитие нематоды [20]. Переключение метаболизма растения с необходимых для нематоды стеринах на другие соединения, например, фитоалексины, подавляет развитие патогенного организма [3]. Количественный и качественный составы стеринах растений лабильны. Как правило, повышение устойчивости растений ведет к изменению содержания стеринах, что отрицательно отражается на развитии нематоды [4]. Уменьшается общее количество и изменяется содержание основных для нематод стеринах. А изменение стеринах диеты фитонематод может отражаться на всех жизненных процессах организма.

В растениях содержится множество различных вторичных метаболитов, к числу которых относятся СС. Растения являются продуцентами практически всех классов СС. В их тканях синтезируются стероидные гликоалкалоиды, стероидные сапонины, фитоэктолины, стерины, сердечные гликозиды. Эти соединения обладают разнообразными свойствами и функциями в растениях, включая защитные [25].

Стероидные гликоалкалоиды (СГА) связаны с коммуникативными и защитными функциями растения, стимулируя защитные реакции организма к болезням и вредителям. СГА в основном встречаются в тканях растений семейства: пасленовых (*Solanaceae*), лилейных (*Liliaceae*) и рода чемерицы (сем. *Colchicaceae*). Эти соединения сочетают свойства алкалоидов и стероидных сапонинов. Подобно сапонинам, гидролизуются на сахар и агликон, обладают поверхностной и гемолитической активностью. Благодаря наличию атома азота в агликоне обладают основными свойствами. СГА (холестан C_{27} -производные) принадлежат к подгруппе псевдоалкалоидов (или изопреноидных алкалоидов), поскольку атом азота, содержащийся в их структуре, не является остатком аминокислоты. По химической структуре стероидные алкалоидные сапогенины подразделяют на два класса – соланиданы и спиросоланы. На сегодняшний день известно около 90 стероидных алкалоидов, выделенных из 350 видов растений семейства пасленовых [21]. Данные соединения характеризуются высокой физиологической активностью. Прежде всего, гликоалкалоиды – токсичные соединения. Их токсичность обусловлена способностью образовывать связи с 3β -гидрокси стеринами, входящими в состав мембран, тем самым, приводя к нарушению их функционирования, а также они являются ингибиторами ацетилхолинэстеразы. Некоторые соединения этого класса обладают антибактериальной, фунгицидной и инсектицидной активностями [12, 23, 26]. Фунгицидными свойствами обладают такие СГА как томатин и соланин, моллюскоцидными – томатин, соласонин, соламаргин, инсектицидными – демиссин, томатин, соланин, чаконин, лептины, соламаргин, соласонин. Инсектицидная активность обусловлена мембранолитическим действием или ингибированием ацетилхолинэстеразы. Большинство соединений этого класса обладают антифидантной активностью. Можно предположить, что подобное действие СГА в той или иной степени будет наблюдаться и в отношении фитонематод. В опытах *in vitro* установлено, что LD_{50} для α -чаконина в отношении свободноживущей нематоды, *Panagrellus redivivus*, составляет 50 мкг/мл и для α -томатина – 85 мкг/мл [10, 11]. Показано, что СГА картофеля – соланин и чаконин являются индукторами вылупления картофельной цистообразующей нематоды в концентрации 80 мкг/мл, что также можно использовать при регулировании численности нематод в отсутствие растения-хозяина [19]. Биологическая активность СГА существенно различается. Так, α -чаконин активнее (приблизительно в 3–10 раз), чем α -соланин; при совместном действии наблюдается явление синергизма [22]. По интенсивности биологической активности особенно выделяется томатин. Его активность превосходит активности чаконина, соланина, соламаргина и

соласонина и особенно это проявляется в низких концентрациях. Так, фунгицидные свойства томатина существенно превосходят активность его агликона томатидина [22]. Показано, что комплексообразование со стеринами у томатина выше, чем у гликоалкалоидов картофеля [30] и это связывают, в том числе, с наличием углеводного остатка ликотетраозы в структуре томатина. Однако его агликон томатидин был токсичнее для нематоды, чем сам томатин.

Что касается изменения состава СГА в самих растениях в ответ на внедрение или питание патогенов, изменение состава может происходить разнонаправлено в зависимости от патогена, культуры [21] и степени устойчивости растения к патогену. Например, между количеством томатина в корнях растений томата и их устойчивостью к галловой нематоды установлена прямая корреляция [28, 31]. Заражение нематодой приводит к значительному снижению томатина в корнях устойчивых гибридов томатов по сравнению с восприимчивыми. Проведённое нами исследование изопреноидного биосинтеза выявило значительное увеличение содержания томатина в корнях растений томатов при замачивании семян в растворе двух стероидных сапонинов – фураностаноловых гликозидов, являющихся индукторами устойчивости томатов к галловой нематоды [6]. Вместе с тем, заражение растений привело к заметному снижению томатина в корнях, особенно ярко выраженному в случае обработанных растений. Можно предположить, что увеличение содержания томатина в ответ на обработку сапонином связано с общей интенсификацией изопреноидного биосинтеза, который является характерной особенностью вторичного метаболизма всех растений семейства паслёновых [5]. Заражение галловой нематодой, по-видимому, вызывает переключение биосинтеза томатина на образование других соединений, имеющих общих предшественников, в частности – на образование фитоалексинов сесквитерпеноидной природы (ришитина), что было показано на той же модели [33].

Исследования стероидных гликозидов ограничиваются анализом непосредственного влияния соединений на нематоду. В нашей работе была проведена оценка системного действия стероидов и влияния их химической структуры на систему растение–нематода в целом [8, 9].

Исследования проводили на системе томаты (восприимчивые к нематоды гибриды F₁ Карлсон или Гамаюн, ИУ < 30 %) – галловая нематода, *M. incognita*. Для исследования были взяты α-чаконин (из ростков *Solanum tuberosum* L.), относящийся к классу соланиданов, а также соласонин и соламаргин (из листьев *S. laciniatum* Forst), относящиеся к спиросоламанам, отдельно исследовали томатин (табл. 1).

1. Стероидный и углеводный состав гликоалкалоидов

Соединение	Агликон	Углеводный остаток
α-чаконин	Соланидин	Чакотриоза: R-Gal<Rha/Rha
Соламаргин	Соласодин	Чакотриоза: R-Gal<Rha/Rha
Соласонин	Соласодин	Солатриоза: R-Gal<Rha/Glc
α-томатин	Томатидин	Ликотетраоза: R-Gal-Glu<Glu/Xyl

При замачивании семян томатов в 0,5 мг/мл растворах соласонина и соламаргина наблюдали раннее и дружное прорастание семян. Опрыскивание вегетирующих растений соламарином и соласонином позволило томатам раньше зацвести и образовать плоды.

Обработка растений соласонином и α-чаконином значительно снизила галлообразование томатов (табл. 2). При обработке соламарином балл заражения растений и число галлов/г корня при опрыскивании оказались на уровне контроля, хотя средний размер галлов был значительно ниже по сравнению с контролем. При сравнении размеров самок и среднего числа яиц в оотеках, все исследованные соединения проявили ингибирующее действие. Причём наиболее активным оказался α-чаконин, затем соламаргин и в мень-

шей степени соласонин. Разница в значениях морфо-физиологических показателей нематод между вариантами обработки не позволяет сделать четких выводов о влиянии структуры СГА. Однако можно предположить, что наличие чакотриозы в углеводной части предпочтительнее СГА на основе солатриозы. И подобная зависимость была выявлена при исследовании мембранолитической активности гликоалкалоидов на основе чакотриозы и солатриозы [21]. С другой стороны, чаконин, относящийся к соланиданам, гораздо активнее ингибировал развитие нематод по сравнению со спиросоановыми соединениями.

2. Действие СГА на заражение томатов и развитие галловой нематоды

Соединение и доза	Балл заражения*	Число галлов/г корня	Ср. размер галлов, мм _x мм	Ср. размер самок, мм _x мм	Число яиц/оотека
Опрыскивание вегетирующих растений					
Соламаргин (0,1 мг/мл)	3	226(90)	4,78(55)	0,282(86)	128(66)
Соласонин (0,1 мг/мл)	1	145(58)	4,81(67)	0,291(88)	140(77)
Чаконин (0,1 мг/мл)	1	196(78)	6,62(76)	0,257(78)	98(51)
Контроль (вода)	3	250(100)	8,74(100)	0,330(100)	193(100)
НСР (P = 0,05)	–	64,59	2,098	0,046	40,776
Замачивание семян					
Соламаргин (0,5 мг/мл)	2	160 (68)	3,265 (57)	0,056 (52)	–
Соласонин (0,5 мг/мл)	2	206 (88)	3,167 (56)	0,078 (72)	–
Контроль (вода)	3	135 (100)	5,691 (100)	0,108 (100)	–
НСР (P = 0,05)	–	55,2	1,555	0,0236	–

Примечание. В скобках приведены значения процента от контроля.

* – Удалова В.Б. Методические рекомендации по оценке на нематоустойчивость сортообразцов с/х культур и применение комплексного метода по борьбе с галловыми нематодами. – М., 1991. – С. 55–60.

Исследованные концентрации томатина в дозах от 0,5 до 25 мг/мл вызвали нематостатическое действие у эррантной нематоды *Dytilenchnus destructor* и седентарной – *M. incognita* (время экспозиции 2 ч). Анализ влияния обработки растений показал, что замачивание семян в растворе томатина не угнетает развития растений томатов, хотя томатин обладает фитотоксичностью в отношении некоторых видов растений. При обработке растений томатином снижалась зараженность корневой системы (табл. 3), сократилось число галлов и их размеры, а также существенно подавлялись процессы роста и развития фитогельминтов, что отразилось на морфо-физиологических (самки были гораздо мельче и, как следствие, многие из них имели оотеки без яиц) и популяционных показателях нематоды (небольшое число отложенных яиц).

3. Действие α-томатина на заражение томатов и развитие галловой нематоды

Вариант	Масса надзем. органов, г	Масса корней, г	Число галлов/г корня	Ср. размер галла, мм _x мм	Ср. размер самки, мм _x мм	Число яиц/оотека
Томатин (0,5 мг/мл)	58,2	11,4	4,2	3,79	0,273	29
Контроль	54	10,9	10,6	5,82	0,353	62
НСР (P = 0,05)	6,3	0,47	4,25	1,92	0,074	28

Известно, что в растениях индуцируются или конституционно присутствуют низкомолекулярные белки – ингибиторы протеиназ (ИП). Полагают, что их основное назначение – защита растений от вредителей [1]. Отмечено, что индуцируемые ингибиторы обладают более высокой активностью по отношению к питающимся на растениях насекомым. В настоящее время роль и механизм действия большинства ИП детально изучены и выделены соответствующие им гены. Известно, что ИП, включая ингибиторы трипсина, являются сильными противонематодными агентами [27, 32]. В этой связи были проведены исследования по обнаружению антитрипсиновой активности в листьях и корнях здоровых и инфицированных растений.

В таблице 4 приведены данные об изменениях в накоплении ингибиторов трипсина (Inh II) у зараженных нематодой и здоровых растений и обработки растений томатином в различных тканях томата.

4. Активность трипсина в листьях и корнях томатов, зараженных галловой нематодой при обработке томатином

Вариант	Удельная ингибиторная активность (и. ед./мл) в листьях		Удельная ингибиторная активность (и. ед./мл) в корнях	
	здоровые	зараженные	здоровые	зараженные
Томатин (0,5 мг/мл)	3,45	1,96	1,67	1,53
Контроль	2,07	0,8	0,7	0,88

Наши исследования показали, что заражение приводит к существенному снижению уровня активности ингибиторов трипсина в листьях томатов. С другой стороны, обработка растений томатином повышает активность ИП в тканях томата, что позволяет предположить о существовании связи между обработкой растений α -томатином и степенью устойчивости томатов к нематодам.

Структура СГА и *стероидных сапонинов* схожа. Различие между ними – атом кислорода в F-кольце сапогенина и стероидные сапонины не содержат азот. Стероидные сапонины присутствуют в растениях семейств Dioscoreaceae, Liliaceae, Solanaceae, Leguminosae, Amarylliaceae, Bromeliaceae и некоторых других. Стероидные сапонины в качестве сапогенинов содержат обычно производные спиростана или фуростана. Спиростаноловые сапогенины, в основном, содержат 27 атомов углерода. Углеводная часть молекулы стероидных сапонинов присоединяется к C₃-гидроксилу и может содержать от 1 до 6 различных сахарных остатков. Как правило, спиростаноловые гликозиды накапливаются в запасующих органах растения (корневищах, семенах), а фуростаноловые – в надземных органах (стеблях и листьях). Сапонины ряда фуростанола, как правило, содержат углеводную часть при C₃ и остаток D-глюкозы при C₂₆. Фуростаноловые гликозиды, в отличие от спиростаноловых, не осаждают холестерин, обладают повышенной гидрофильностью, у них слабее выражена фунгицидная активность, но обладают высокой антиоксидантной активностью; являются иммуномодуляторами и адаптогенами [2, 4, 7]. В наших исследованиях различных СС в системе томаты – галловая нематода было показано, что для проявления заметной нематодцидной активности необходимо наличие в молекуле стероида углеводной части и дополнительных гетероциклов в циклопентанопергидрофенантеновом ядре. В фуростаноловых гликозидах (томатозид, выделенный из семян томата, и протодиосцин + дельтозид, выделенные из культуры клеток *Dioscorea deltoidea* Wall.) этот гетероцикл представлен фуростаноловым кольцом [9]. При обработке зараженных томатов томатозидом, протодиосцином + дельтозидом наблюдали существенное снижение морфо-физиологических и популяционных показателей нематод, что, соответственно, сказывалось на галлообразовании

(табл. 5). Кроме того, отмечена высокая ростостимулирующая активность обоих соединений в отношении растений-хозяев.

5. Действие стероидных сапонинов на заражение томатов и развитие нематоды

Вариант	Балл заражения	Число галлов/г корня	Размер галлов, мм ²	Размер самок, мм ²
Томатозид (0,5 мг/мл)	1	140 (60)	2,061 (36)	0,057 (53)
Протодиосцин + дельтозид (2 : 3) (0,5 мг/мл)	2	178 (76)	3,812 (67)	0,070 (65)
Контроль (вода)	3	235	5,691	0,108
НСР (P = 0,05)	–	55,2	1,555	0,0236

Фитоэкдизоны – это вещества специализированного обмена растений, обладающие функциями экдистероидов. Как отмечалось выше, в развитии нематод экдистероиды играют ключевую регуляторную роль. Они безвредны для теплокровных, обладают высокой анаболической активностью и некоторые из них могут быть адаптогенами. Интересно, что в отдельных растениях их количество в сотни и тысячи раз больше, чем в самых крупных насекомых, а гормональная активность на порядок выше. Отмечено, что фитоэкдизоны могут действовать на некоторых паразитов (насекомых), питающихся на растениях, как мощные защитные агенты, нарушающие циклы развития, в том числе приводящие к стерильности, уродствам и в конечном итоге к гибели. По сути, в растении они являются аллелохимическими соединениями, защищающие его, не отравляя или отпугивая агрессора, а благодаря изменению нормального цикла развития патогена.

Нами исследована возможность действия фитоэкдизонов на нематоду в системе томаты – *M. incognita* [8, 9]. В эксперименте использовали 20-гидроксиэкдизон, выделенный из культуры клеток серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.). Полученные результаты значительно различались в зависимости от способа обработки растений и концентрации фитоэкдизона. Опрыскивание томатов раствором из расчета 0,1 мг/мл приводило к существенному угнетению паразита, на что указывали мелкие размеры самок (в 1,5 раза), снижение плодовитости (в 2,6 раза) и образование большого числа самцов.

При замачивании семян в растворе 0,5 мг/мл происходила стимуляция развития нематод. В этом варианте личинки быстрее развились в половозрелых самок, а самки, в свою очередь, раньше образовывали яйцевые мешки. По-видимому, обработка вегетирующих растений томатов фитоэкдизоном в концентрации 0,1 мг/мл способствует повышению иммунного потенциала растений. Возможно, действие экдизона обусловлено участием его в биосинтезе и метаболизме личинных и половых гормонов нематод, что и приводило к изменению их возрастно-половой структуры. Очевидно, что это соединение обладает очень высокой гормональной активностью так, что даже незначительное повышение концентрации ведет к прямо противоположному действию.

Поиск природных пестицидов/нематотоксинов является важным стимулом для исследования вторичных метаболитов с ещё непознанными свойствами. СС играют значительную роль во взаимоотношениях растений и фитопаразитических нематод. С одной стороны, растения являются основным поставщиком стероидов для стероидозависимых нематод, а с другой, растения содержат СС, которые обладают аллелохимическими свойствами, в том числе и в отношении нематод. Это могут быть токсичные стероидные гликоалкалоиды, соединения с антифидантными свойствами, гормоноподобные фитоэкдизоны. Некоторые стероиды, такие как сапонины и гликоалкалоиды, способны повышать иммунитет и обладают в растительном организме адаптогенными

свойствами. Используя разнообразные свойства растительных стероидов можно успешно регулировать численность патогенных нематод.

Литература

1. Valueva T.A., Mosolov V.V. Rol' ingibitorov proteoliticheskikh fer-mentov v zashhite rastenij // Uspehi biol. himii. – 2002. – T. 42. – S. 193–216.
2. Vasil'eva I.S., Paseshnichenko V.A. Steroidnye glikozidy rastenij iz kul'tury kletok dioskorei, ih metabolizm i biologicheskaja aktivnost' // Uspehi biol. himii. – 2000. – T. 40. – S. 153–204.
3. Zinov'eva S.V., Vasjukova N.I., Ozereckovskaja O.L. Rol' sterinov vo vzaimootnoshenijah rastenij i paraziticheskikh nematod // Dokl. AN SSSR. – 1989. – T. 309. – S. 1273–1275.
4. Zinov'eva S.V., Udalova Zh.V., Vasil'eva I.S. i dr. Rol' izoprenoidov v rastitel'noj adaptacii rastenij k biogennomu stressu, vyzvannomu paraziticheskimi nematodami // Prikl. biol. i mikrobiol. – 2001. – T. 37, № 5. – S. 533–541.
5. Kjach J. Fitoaleksiny pasljonovyh. «Fitoaleksiny» pod red. Dzh.A. Bejli i Dzh.V. Mansfilda. – Kiev: Naukova dumka, 1985. – С. 83–106.
6. Udalova Zh.V. Dejstvie steroidnyh glikozidov na vzaimootnoshenija rastenij i fitonematod i stressoustojchivost' rastenij: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – M., 2000. – 25 s.
7. Udalova Zh.V., Vasil'eva I.S., Zinov'eva S.V. Antistressovoe dejstvie furostanolovyh glikozidov – novogo klassa prirodnyh adaptogenov pri zarazhenii rastenij paraziticheskimi nematodami // Tr. Centra parazitol. RAN. – 2010. – T. 46. – S. 277–292.
8. Udalova Zh.V., Zinov'eva S.V., Vasil'eva I.S. i dr. Vlijanie obrabotki tomatov fitojekdizonom na gallovuju nematodu // Mater. dokl. nauch. konf. Vseros. o-va gel'mintol. «Teorija i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami». – 2003. – Vyp. 4. – S. 448–450.
9. Udalova Zh.V., Zinov'eva S.V., Vasil'eva I.S. i dr. Vzaimosvjaz' mezhdu stroeniem rastitel'nyh steroidov i ih dejstviem na fitonematod // Prikl. biol. i mikrobiol. – 2004. – T. 40, № 1. – S. 109–113.
10. Allen E.H., Feldmesser J. Nematicidal effect of alpha-tomatine on *Panagrellus redivivus* // Phytopathology. – 1970. – V. 60. – P. 1013.
11. Allen E.H., Feldmesser J. Nematicidal activity of α -chaconine: effect of hydrogenion concentration // J. Nematol. – 1971. – V. 3. – P. 58–61.
12. Beimen B.A., Meletzud D., Eichenlaub R. et al. Accumulation of phenolic compounds in leaves of tomato plants after infection with *Claviceps michiganense* spp. *michiganenses* strains differing in virulence // Z. Naturforsch. – 1992. – V. 47. – P. 898–909.
13. Chitwood D.J. Biosynthesis. The physiology and biochemistry of free-living and plant-parasitic nematodes. R.N. Perry and D.J. Wright, eds. CABI Publishing, Wallingford, UK. – 1998. – P. 303–330.
14. Chitwood D.J. Biochemistry and function of nematode steroids // Critical Rev. Biochem. and Molecular Biology. – 1999. – V. 34, № 4. – P. 273–284.
15. Chitwood D.J., Hutzell P.A., Lusby W.R. Sterol composition of the corn cyst nematode, *Heterodera zaeae*, and corn roots // J. Nematol. – 1985. – V. 17. – P. 64–68.
16. Chitwood D.J., Lusby W.R. Metabolism of plant sterols by nematodes // Lipids. – 1991. – V. 26. – P. 619–627.
17. Chitwood D.J., McClure M.A., Feldlaufer M.F. et al. Sterol composition and ecdysteroid content of eggs of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *M. arenaria* // J. Nematol. – 1987. – V. 19. – P. 352–60.
18. Cole R.J., Krusberg L. R. Sterol composition of the nematodes *Ditylenchus trifurmis* and *Ditylenchus dipsaci*, and host tissues // Experimental Parasitol. – 1967. – V. 21. – P. 232–239.

19. Devine K.J., Byrne J., Maher N. et al. 1996. Resolution of natural hatching factors for golden potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* // Ann. Appl. Biol. – 1996. – V. 129. – P. 323–334.
20. Dutky S.R., Robbins W.E., Thompson J.V. The demonstration of sterols as requirements for the growth, development, and reproduction of the DD-136 nematode // Nematologica. – 1967. – V. 13. – P. 140.
21. Friedman M., McDonald G.M. Steroidal glycoalkaloids. Naturally occurring glycosides: chemistry, distribution and biological properties Ikan R. ed.; Wiley: New-York. – 1999. – P. 311–342.
22. Friedman M. Tomato glycoalkaloids: role in the plant and in the diet // J. Agric Food Chem. – 2002. – V. 50, № 21. – P. 5751–5780.
23. Hazel W.J., Bean G.A., Goth R.W. Relationship of potato leaf sterols to development of potato late hight caused by *Phytophthora infestans* on U.S. potato clones and breeding lines // Plant Dis. – 1988. – V. 72. – P. 203–205.
24. Hedin P.A., Calahan F.E., Dolla D.A. et al. Total sterols in root-knot nematode *Meloidogyne incognita* infected cotton *Gossypium hirsutum* (L.) plant roots // Comp. Biochem. Physiol. – 1995. – V. 111B. – P. 447–455.
25. Hoagland R.E. Toxicity of tomatine and tomatidine on weeds, crops and phytopathogenic fungi // Allelopathy J. – 2009. – V. 23, № 2. – P. 425–436.
26. Lorenzen J.H., Balbyshev N.F., Lafta A.M., et al. Resistant potato selections contain leptine and inhibit development of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) // J. Econ. Entomol. – 2001. – V. 94. – P. 1260–1267.
27. Lozano J., Smart G. Molecular and physiological basis of nematode survival. Eds. By Perry R.N., Wharton D.A. CABI UK. – 2011. – P. 28–56.
28. Mian I. H., Akhter R., Islam M. N. Resistance of tomato and wild Solanumto *Meloidogyne incognita* // Bull. Inst. Trop. Agric. Kyushu Univ. – 1995. – V. 18. – P. 33–40.
29. Orcutt D.M., Fox J.A., Jake C.A. The sterol, fatty acid and hydrocarbon composition of *Globodera solanacearum* // J. Nematol. – 1978. – V. 10. – P. 264–270.
30. Roddick J.G. The steroidal glycoalkaloid α -tomatine // Phytochemistry. – 1974. – V. 13. – P. 9–25.
31. Sharma D.N., Bajaj K.L. Studies on tomatine content in tomato roots infected with root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood // Plant Dis. Res. – 1994. – V. 9. – P. 80–81.
32. Shingles J., Lilley C.J., Atkinson H.J. et al. *Meloidogyne incognita*: molecular and biochemical characterisation of a cathepsin L cysteine proteinase and the effect on parasitism following RNAi // Experimental Parasitol. – 2007. – V. 115. – P. 114–120.
33. Zinovieva S.V., Chalova L.I. Phytoalexins of potato and their role in the resistance to stem nematodes // Helminthologia. – 1987. – V. 24. – P. 303–309.

Role of steroid compounds in relationship of plants and parasitic nematodes

Zh.V. Udalova

PhD in biological sciences

S.V. Zinovieva

doctor of biological sciences

Center of Parasitology of Institute of Ecology and Evolution named after A.N. Sevetsov, RAS

17071, Moscow, Leninsky prospect, 33, e-mail: udalova.zh@rambler.ru.

Literature data on steroid metabolism of plant-parasitic nematodes and own research on the feasibility of regulating the number of pathogenic nematodes using plant steroids are presented. Steroidal compounds are essential components of cell membranes, play a significant role in the regulatory process and are signaling mo-

lecules. On one side it was shown possibility to affect the steroid metabolism of nematodes depressing their development, depriving necessary sterols; on other side to impact the mevalonate pathway in plants enhancing their immune properties. Analysis of a number of steroid compounds: glycoalkaloids, saponins and ecdysones extracted from plants of the Solanaceae, Labiatae and Dioscoreaceae, shows that all tested compounds to a greater or lesser degree can affect the development of the nematode. In examined tomato plant system *Solanum esculentum* Mill, root-knot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitwood, the highest activity among steroidal glycoalkaloids had α -tomatin and α -chaconine, among saponins - tomatozide. While observing the direct impact of steroids on nematodes, we can point out the nematostatic effect of compounds in applied concentrations. On the example of tomato plants treated with α -tomatin the activity of protease inhibitors, agents interrupting digestion of insects and nematodes, is analyzed. Treatment of plants with α -tomatin increases the activity of trypsin inhibitors in the tomato tissues that allows expecting the relation between the plant treatment with α -tomatin and degree of resistance of tomato to nematodes.

Keywords: plant-parasitic nematodes, root-knot nematodes, steroids.