

昆虫蜕皮物质,在生命活动中扮演什么角色?

邱明华 (中国科学院昆明植物研究所)

关键词 昆虫蜕皮物质 生命世界 作用 调节 更生诱导物质

昆虫蜕皮物质,是调控昆虫蜕皮过程的激素(ecdysone),它不但存在于昆虫蜕皮过程之中,也存在于昆虫的其他生理节律变化时期;而且在低等植物蕨类、裸子植物、被子植物等众多植物类群中也有存在,并且其含量远高于昆虫中;在哺乳动物甚至人类某些特殊情况下也发现了这类物质。昆虫蜕皮物质,在生命活动中起什么样的作用?在生物界是不是蕴藏着一些共同的生命活动信息,这是一个很有趣的问题,它们具有怎样的生物学意义,已有一些学者提出过不少的假说。我们试图分析昆虫蜕皮物质存在或作用的种种现象,以及发生的变化,探讨这类神奇的物质在生命活动中究竟扮演什么角色。为此提出它们是具有“更生诱导物质”(revive inducer)作用的假说,认为“更生诱导物质”有可能是几个类型的物质协同作用,共同起效的结果。但我们可以通过一些对 DNA 的合成和有丝分裂等生物体发育和生殖诱导起共同作用的蜕皮甾酮物质,在宏观上对在生命现象中起调控或诱导作用的物质基础进行了解。

生命活动是一个按生物自身节律有序调节和控制的新陈代谢和自我更新的过程,也是一个从产生、成长、壮大、繁衍后代、衰老直至死亡的过程。高等生物体不但需要进行能量的交换和化学物质的代谢,而且其生长发育过程还伴随着形态的变化,结构、功能的调整,最终完成全部生活史。生物结构的变化、功能的调整,或生理节律的更替,基本上以演替或置换的形式完成过渡。无论简单低级还是复杂高等的生命体,都包含了有序的增殖、退变和死亡全过程,但在高级复杂的生命体系中,其过程变得十分扑朔迷离。在相关的过程中,复杂的调控机制,除了生物体宏观变化过程中众多的生物大小分子作用和变化参与调控之外,生物中大大小小的各种各样的物质还往往蕴藏着许多生命活动的信息。

1 昆虫蜕皮激素的发现及其在生物界的分布^[1-3]

昆虫的生长、发育、变态,自古以来让人类困惑而着迷,是一直想解开的难题。1917 年 Polish 提出了昆虫蜕皮的机制,之后许多学者认为昆虫的变态过程是由激素类化学物质控制。1954 年,Butenandt 和 Karlson 从 500 kg 家蚕蛹中分离出 25 mg 蜕皮甾酮(α -蜕皮甾酮,ecdysone),含量虽微,作用却也惊人,仅 0.007 5 μg 就可以使结扎的丽蝇腹部化蛹;之后又分离到 2.5 mg 20-羟基蜕皮甾酮(β -蜕皮甾酮, 20-hydroxy-ecdysone),其蜕皮活性在丽蝇上比前者强 100 倍,这些化合物被证实是控制昆虫蜕皮的物质基础。经过许多科学家十余年的努力,

不断用化学方法和重原子 X-Ray 衍射法测定,蜕皮甾酮的化学结构被确定为 $2\beta, 3\beta, 14\alpha, 22R, 25$ -五羟基- 5β -胆甾-7-烯-6-酮。后来许多学者人工合成了该物质并证实其化学结构,同时从节肢动物、棘皮动物、软体动物和环节动物中也发现了蜕皮激素和许多蜕皮甾醇类化合物。据 Rees 1989 年统计,从 80 种动物中发现了 61 种动物蜕皮甾醇。由此可见,昆虫中调控蜕皮过程的物质有一些共同点,也有很多在化学结构上具有多样性。

1966 年美国哥伦比亚大学的 Nakanishi 报道了从台湾产民间抗肿瘤药用植物百日青(*Podocarpus neriifolius*)的叶子中得到的 4 个昆虫蜕皮甾酮类物质,同样具有蜕皮活性,而百日青甾酮的活性与 20-羟基蜕皮甾酮大致相当。随后在乔形罗汉松(*Podocarpus elatus*),紫杉(*Taxus baccata*),欧亚水龙骨(*Polypodium vulgare*),向阳牛漆(*Achyranthes faurie*)等植物中都发现了昆虫蜕皮甾酮类物质,主要成分为 20-羟基蜕皮甾酮,其化学结构如图 1 所示。今并采用生物活性试验的方法,对 186 个科、738 属、1 056 种植物进行了筛选,结果表明:在 80 个科植物中存在这类物质,包括从蕨类,到裸子、被子植物门,遍及高等植物的主要类群。迄今还不断地在植物界发现昆虫蜕皮甾酮类物质(phytoecdysone),这类植物源蜕皮甾酮已近 160 个。面对令人眼花缭乱的众多物质,1996 年 Lafont 和 Horn 提出称为蜕皮甾酮的物质,其必备条件是:①A 环和 B 环具有顺式稠合的骨架;②具有 7-烯-6-酮的结构片段;③具有 14α -羟基。符合这一结构条件的,动物源的蜕皮甾酮有 6 种,植物源的蜕皮甾酮近 50 种。动物界分布最广泛的是 α -

蜕皮甾酮,而植物界分布最为广泛的则为蜕皮活性最强的 20-羟基蜕皮甾酮^[4]。

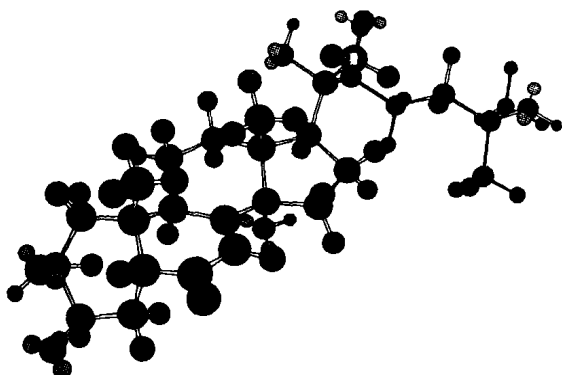


图 1 20-羟基蜕皮甾酮的立体化学结构

植物界发现的蜕皮甾酮不仅种类多,而且含量也非常高,1 g 百日青干树皮所含的蜕皮甾酮竟比 1 t 小龙虾中的含量还要高。象麻花头(*Serratula inermis*)花序中,20-羟基蜕皮甾酮含量达干重的 2%。最为神奇的是,中国科学院昆明植物研究所聂瑞麟发现云南中部常见的植物露水草(*Cyanotis arachnoidea* C. B. Clarke)(图 2)根部含 20-羟基蜕皮甾酮的量达干重的 2.9%,全草中的含量达干重的 1.2%,该资源的发现使我国成为世界上第一个工业化生产昆虫蜕皮甾酮物质的国家,目前产品仍在供应世界商家的需求^[5]。在大量植物中存在如此高含量的控制昆虫发育变态的物质,这些植物对昆虫的生存,有怎样的影响,20-羟基蜕皮甾酮在生态系统中究



图 2 20-羟基蜕皮甾酮的资源植物露水草

竟是起什么作用的物质,一直成为许多学者希望揭开的奥秘!

后来在哺乳动物包括人类中也发现了蜕皮甾酮类物质^[6],由此可见,昆虫蜕皮甾酮是遍布生物界的一类物质,而后来许多学者研究发现蜕皮甾酮的作用也不仅仅局限于参与和控制昆虫蜕皮变态的过程,还有许多其他的生理活性,起着各种各样关键的作用。

2 蜕皮甾酮的生物作用^[1-3]

在昆虫的幼虫体内,前胸腺或同类腺体,是合成蜕皮甾酮的部位。当昆虫受到生理物质的诱导之后,脑部释放出刺激前胸腺分泌蜕皮甾酮的脑激素(PTTH),前胸腺分泌蜕皮甾酮进入血淋巴。产生昆虫蜕皮变态的激素并不在腺体内贮存,而被转化为 20-羟基蜕皮甾酮。昆虫体内随着蜕皮激素和保幼激素水平的交替变化,昆虫幼虫呈现一次次蜕皮的变态现象。幼虫变态的发生和形成性成熟的成虫发生的一系列发育过程中,主要是由蜕皮甾酮及其活性代谢物 20-羟基蜕皮甾酮和保幼激素协调控制的。而蜕皮甾酮在昆虫的前胸腺中的生物合成步骤或过程,至今也未十分清楚。Lafont 等在 1995 年推测了从 7-脱氢胆甾醇到 14 α -羟基-5 β -胆甾-7-烯-3,6-二酮之间的暗箱中的几个合成步骤,但仍然有许多问题悬而未决。对天然甾族化合物来说,绝大多数是具有 A 环和 B 环反式稠和的较为稳定的化学结构,而蜕皮甾酮的特点在于均有 A 环和 B 环顺式稠和的 5 β 的结构类型,这也可能是这类物质特殊生物活性的关键之处,5 β -还原酶的存在和作用就成为解开 5 α 和 5 β 两类甾族化合物的生物学意义的一把钥匙。

蜕皮甾酮不仅仅调控蜕皮,也参与基因程序的启动。在幼虫时保幼激素水平抑制昆虫体内蜕皮甾酮的升高,到末龄幼虫时,保幼激素水平降低,蜕皮甾酮的升高,发生诱导变态。在昆虫每次蜕皮周期中,20-羟基蜕皮甾酮在血淋巴中含量最高,激素水平与皮层溶离和蜕皮过程中表皮层的分泌有关。然而,皮细胞不是蜕皮甾酮的唯一靶点,昆虫中的许多组织也受其调控。在烟草天蚕蛾中,外源 20-羟基蜕皮甾酮可以阻止 D-IV 神经元和靶标肌肉的衰亡。推迟注射时间,可以阻止运动神经元的死亡,表明变态中的神经系统随着其功能的变化而变化,新的神经的分化同时造成一些神经元的死亡。大芭蕉卷叶弄蝶化蛹时,20-羟基蜕皮甾酮可以关闭马氏管细胞的分泌,开始细胞重建;在其脂肪体中可以看到组织自体吞噬,一些成熟的卵母细胞也在这时候产生组织的自体吞噬。

蜕皮甾酮在成虫体内的出现,则与蜕皮无关,而与生殖有关。Bells 认为:卵壳发生受 20-羟基蜕皮甾酮的诱导,在蜚蠊中发现并保留了这种原始功能。还有许多研究表明,蜕皮甾酮对卵巢发育的作用主要是触发卵母细胞的成熟和启动有丝分裂。在烟草天蛾的末龄幼虫中连续注射高剂量的 20-羟基蜕皮甾酮($10\text{ }\mu\text{g}/\text{头}$),其脂肪体中诱导出卵黄蛋白的基因转录,表明卵黄蛋白的发生受 20-羟基蜕皮甾酮的调控,但与其含量水平关系不大。

Leeb 等发现,烟蚜夜蛾雄蛾精巢内的蜕皮甾酮引导精子释放,并与精子的成熟有联系。许多研究结果证明蜕皮甾酮与精子的发生有关。离体条件下,20-羟基蜕皮甾酮在飞蝗的精原细胞发生周期内抑制有丝分裂中的 DNA 合成(G2 期)^[2]。

蜕皮甾酮与细胞分化的关系也十分密切,其作用是控制靶组织的细胞增殖和分化。许多证据表明:昆虫化蛹前蜕皮甾酮的水平,诱导皮细胞产生有丝分裂,启动 DNA 的合成,而当蜕皮甾酮的含量达顶峰时, DNA 的合成和有丝分裂也随之终止。Riddiford 认为虽然 20-羟基蜕皮甾酮参与控制这些过程与否不完全清楚,但大量实验事实证明蜕皮甾酮触发 DNA 的合成和进行有丝分裂是十分肯定的^[2]。在昆虫蜕皮的每一个周期中,前胸腺内细胞要分化,蛋白 S6 磷酸化作用使脑激素(PTTH)诱导产生蜕皮甾酮,这一过程与有丝分裂有关。

最近 Ogai 等研究表明,20-羟基蜕皮甾酮可以诱导鳞翅目蛹翅中细胞死亡和细胞更新。在有或没有 20-羟基蜕皮甾酮的情形下培养家蚕蛹,用 TUNEL 方法分析区域特异性,用 5-溴脱氧尿苷标记法分析细胞增殖。培养 5 天之后观察发现:20-羟基蜕皮甾酮诱导细胞程序死亡,仅仅发生在蛹翅间隙边缘附近的区域^[7]。

从文献[1,2]可以了解,蜕皮甾酮在昆虫中的作用决不仅仅局限于昆虫的蜕皮过程,其作用是多种多样的,但总的说来基本上与发育和生殖紧密相关。

3 蜕皮甾酮物质在生物界的意义^[1-3]

昆虫蜕皮甾酮作为调控昆虫这一庞大的生命群体的变态和发育的物质,首先却发现在家蚕蛹中。蜕皮激素的作用在不同的昆虫的微观作用机制上仍会存在一些细节上模糊,但总体的调控作用可以说十分明确。蜕皮甾酮在昆虫的器官发育,卵子、精子的发生,各种细胞的分化, DNA 合成和有丝分裂的诱导等方面起的作用非常多,这一领域的研究也十分热门,特别是近几年来深入微观分子水平的受体和蛋白的研究,使蜕皮甾酮的

作用机制和过程越来越清楚。

在植物界从蕨类,到裸子、被子植物门,遍及高等植物的主要类型,在次生代谢产物研究中,至今仍有蜕皮甾酮类物质发现,这类物质已近 160 个。该物质的生物合成途径早期有过一些研究^[8],但迄今为止植物体内合成蜕皮甾酮的部位或组织仍然不清楚,许多植物不同部位含有的蜕皮甾酮的量相差明显。麻花头(*Serratula inermis*)花和果中的 20-羟基蜕皮甾酮含量达干重的 2%,而叶中只有 0.25%,茎中只有 0.01%,根中则检测不到。植物界中蜕皮甾酮,对植物体本身或生态系统的作用和意义,引起许多学者的兴趣,现在还有一些学者在研究共生或内生微生物的协同进化关系,但至今没有结论性假说。曹梅讯在探讨植物源蜕皮甾酮时认为:①目前植物蜕皮甾酮对植物本身的生理功能,尚不清楚,但植物蜕皮甾酮决不单是贮存物;②植物蜕皮甾酮可能有“种间”感应化合物性质,以及蜕皮甾酮有保护植物抵抗食叶昆虫的功能。本文作者所在的研究组长期进行植物源蜕皮甾酮的开发应用研究,也在密切关注昆虫蜕皮甾酮的分布和生物学意义。我们同意曹梅讯先生的第一个观点,认为植物体中的蜕皮甾酮,不是次生代谢产物的积累,而是在植物的生长发育中起着重要的作用;但不同意第二个观点。植物中的蜕皮甾酮物质,在一定意义上可能是植物防卫素(phytoalexin),起阻止植食性昆虫危害的作用。但是许多多食性的昆虫具有分解消化道中蜕皮甾酮的脱毒机制,很容易保护自己,在高剂量的情况下,食用含蜕皮甾酮的植物也照常生长。植物中的蜕皮甾酮,作为生态物质为昆虫提供外源激素,就更难成立了,因为昆虫发育变态需要的蜕皮甾酮均在前胸腺或具有同样功能的组织中合成产生。

由此可见,在植物界如此广泛地存在一个在化学结构上呈 A 环和 B 环顺式耦合的蜕皮甾酮,决不会是毫无意义的代谢产物。在认真分析归纳总结前人大量研究成果的基础上,我们推测蜕皮甾酮在生物中所起的作用和它们的生物学意义,提出一个假说:蜕皮甾酮是生物界比较普遍存在的,是较为高级的生物体发育和生殖等一些特殊阶段相关的诱导物质,我们称之为“更生诱导物质”,这类物质是在其他一些信息物质的作用下,诱导一些与发育阶段或生殖等相关的 DNA 合成和有丝分裂。蜕皮甾酮物质,在复杂高级一点的生物中广泛存在,从植物包括蕨类、裸子植物、被子植物,到无脊椎动物、脊椎动物,到哺乳动物甚至人类中都发现了这类物质^[6]。

蜕皮甾酮对昆虫的各种作用也了解得最为清楚,在昆虫的发育变态和繁衍中所起的关键作用,也是清楚

的。而在哺乳动物和人类中,蜕皮甾酮物质都在胎盘中首先发现。产生胎盘是哺乳动物和人类完成繁衍生命或遗传更替的关键阶段,有承上启下为下一个生命个体奠定物质基础的作用,这恰恰说明了这类物质的更生活诱导作用。我们推测,哺乳动物和人类这些高等生物的生命活动中,由于高度进化,许多的生长发育阶段,有可能不单是由蜕皮甾酮这类比较原始的更生活诱导物质诱导,而有作用更明确更广泛的类似的新型诱导物质。这可能是哺乳动物和人类体内甾族化合物的种类繁多、含量更微、代谢太快,而没有在与发育和生殖相关的各个阶段被发现,却更多的在原始的生物胎盘中发现。在哺乳动物和人类的生命活动中,甾族化合物起的关键作用已被清楚意识到了,只是绝大多数的甾族物质都是 5α -H构型的;而蜕皮甾酮却是A环和B环顺式稠和(5β -H)的化合物。在合成或代谢甾族化合物时,体内酶系统的结构差别也可能不太大,但本质上有区别,可以推测这类物质的出现,与生命活动中一个不寻常的节律或阶段密切相关。

在研究20-羟基蜕皮甾酮在动物中代谢时发现¹⁾:在20-羟基蜕皮甾酮大剂量2000 mg/kg灌胃给小鼠时,胃肠道吸收迅速,血药浓度到达峰值时间仅为45 min,消除半衰期为76.4 min。到达峰值时肺、肝、肾、胃、肠等组织中测定到20-羟基蜕皮甾酮存在,4 h后所有组织中的含量明显下降。20-羟基蜕皮甾酮原型排泄就占给药总量54%,可见代谢之快,而排泄物中有8种代谢物质,尿和胆汁中有4种代谢物。小鼠、猎狗口服20-羟基蜕皮甾酮,在动物体内的代谢存在性别差别。由此也可以看出,昆虫蜕皮甾酮应该是与性别或生殖相关联的物质,而快速的分解代谢和体内甾族物质的复杂多样在微量状况下已非常难以检测。也有观点认为:哺乳类和其他无脊椎动物处于广泛存在于无脊椎动物和植物体内的蜕皮甾酮环境中,脊椎动物含有微量却是恒定的蜕皮甾酮,可能是来自于所摄取的食物或体内寄生物分泌的,但这也恰恰证明蜕皮甾酮在脊椎动物中也是必需的物质。大量研究表明:20-羟基蜕皮甾酮对脊椎动物具有多种生物活性,包括降血脂、降血糖、抗心率不齐、促进血管内壁细胞更新、促进胶原蛋白的合成、抗衰老等一系列生理活性。由于20-羟基蜕皮甾酮的多种生物活性,其作用机制以及受体、靶点的研究和开发应用成为热点。这也说明了这类物质与生物界的各种功能系统有着十分密切的关系^[1]。

目前植物界的昆虫蜕皮甾酮物质,在植物中的作用

却几乎还没有被阐明。一些生态学家推测这些物质是对有害昆虫起阻止摄食作用的防卫素,但杂食性昆虫具有消化道的脱毒机制,难以阻止昆虫摄食,从而否定了这一说法。如果植物界的昆虫蜕皮甾酮物质是对昆虫的生态利他素,则含量之高远远超过了昆虫的需要,而昆虫自身也可以分泌产生这些物质。我们可以将在植物界广泛存在的这类物质,理解为互利素,它们对植物本身的生物学意义应该更为重要。昆虫蜕皮甾酮在植物的一些特殊发育和生殖阶段起诱导作用,还缺少充分的实验事实证实。在已经建立的许多能产生次生代谢物的体外植物细胞培养系统,都还没有能够发现产生预期含量的蜕皮甾酮培养细胞系。这一事实可以从反面证明植物中蜕皮甾酮的作用与生殖等发育阶段有密切关系,因为目前实验生物学已肯定植物中的一些次生代谢物质,是可以通过调控细胞培养系统,短期内产生大量的代谢物质,如紫草素(*shikonin*)、黄连素(*berberine*)悬浮细胞培养。植物中蜕皮甾酮细胞培养的失败,恰恰说明这些物质是与植物的生殖等生物学相关,利用无性繁殖方式培养细胞,要产生大量“更生活诱导物质”就可能十分困难。但植物中的蜕皮甾酮含量很高,且同一植物中不同部位含量有很大差异,以上提到的麻花头花序中20-羟基蜕皮甾酮含量达2%、露水草中则在根中含量达2.9%,这是什么原因造成的呢?在植物中起“更生活诱导物质”作用的蜕皮甾酮需要量不是很大,而这些植物中由于缺少代谢蜕皮甾酮的一些酶系统,如 5β -脱氢酶等,或在植物的某些部位能够很好地积累这些物质,使局部或植物整体中蜕皮甾酮积累含量较高。而一些植物中由于代谢分解十分迅速,残存的较少,含量就低一些,但当植物体需要这些诱导物质时,能够很快合成产生,以供生命活动之需。

近年来,一些后表达的转基因植物,用地塞米松作为受体的分子开关较为常见。由于地塞米松属于甾体药物,大量使用将对脊椎动物产生较大负面影响,因而应用受到限制。使用蜕皮激素受体开关,可作为甾体分子开关的替代系统,调节转基因植物中后转录系统的基因表达。用Muristerone A诱导土壤杆菌转导的转基因烟草,比未受诱导的对照活性高400倍。这一实例,也说明植物中蜕皮激素受体是可以非常有效利用的功能性分子开关。植物中蜕皮激素受体的意义,也间接说明这些物质在植物中可能是作为某种分子开关,诱导或启动植物比较关键的基因,调控植物的发育和繁殖。从目前发现的植物中蜕皮甾酮物质分布的状况看,可能是比较普遍存在的物质,特别是裸子植物中更是广泛。也可能一些植物中的确没有这类物质,由其他一些化合物起

1) 作者研究资料

“更生诱导物质”的作用。这在众多植物中也是比较自然的。由于生存竞争,生态变化,地质变迁,优势物种的兴盛,都可能导致植物本身能够控制和合成的物质来发挥“更生诱导物质”的作用。甚至是有蜕皮甾酮物质存在的植物中,仍有另类物质起同一作用,但这些现象并不影响蜕皮甾酮物质在植物中起诱导 DNA 合成和有丝分裂这些过程。

本文仅仅是从宏观生物学的角度,归纳总结前人大量的研究成果,探讨昆虫蜕皮甾酮物质在生物界生命活动中的意义。我们提出了蜕皮甾酮在生物界具有“更生诱导物质”的作用这一假说,从宏观生物学角度的论述也仅限于使用归纳法,所有物种上要加以实验证实实在是工程浩大而渺茫。地球上生命现象是如此复杂,不但在植物、昆虫、无脊椎动物、脊椎动物,每一类甚至是每一种生物体的发育和生殖等一些特殊发育阶段相关的诱导物质,就是我们称之为“更生诱导物质”的化合物,有可能是几个类型的物质协同作用,共同起效的结果。但我们可以从一些对 DNA 的合成和有丝分裂等生物体发育和生殖诱导起共同作用的蜕皮甾酮物质,对生命现象在宏观上进一步了解其调控或诱导的物质基础。Witzmann 博士将甾族化合物称之为“生命的钥匙”,作为甾族化合物中重要的一类,蜕皮甾酮广泛分布于动植物,其关键作用可想而知。但对每一生物体,都有极为复杂的生命现象或过程,也许每一个生命现象之门,都有很多密锁,蜕皮甾酮可能只是其中的一把钥匙,不可能打开所有的生命之门,而每一道门需要一串独特的钥匙,这可能也就是众多不同的生命现象多样而斑斓的根本。可是我们也有理由相信,作为生命现象而言,有其共性,就有可能存在共同的物质基础。

本文工作得到中国科学院国家知识创新工程基金,国家知识创新工程重要领域方向,云南省自然科学重点项目基金(No.99C0010Z),中国科学院西部之光联合学

者计划等的资助。本文主要参考了曹梅讯,蒋容静先生的“蜕皮甾体的结构与功能及其应用研究进展”一文,王荫长先生主编《昆虫生物化学》中第 13 章(昆虫的蜕皮激素)。聂瑞麟先生作为作者多年的导师,提出许多有益的建议,并给予仔细修改。在此一并表示衷心感谢!

(2004 年 12 月 24 日收到)

邱明华 博士,研究员,博士生导师,中国科学院昆明植物研究所,昆明 650204

- 1 曹梅讯,蒋容静. 蜕皮甾体的结构与功能及其应用研究进展. 甾体化学进展. 北京: 科学出版社, 2002
- 2 王荫长主编. 昆虫生物化学. 北京: 中国农业出版社, 2001
- 3 邱明华, 聂瑞麟. 植物蜕皮激素的开发利用. 自然资源, 1989, (3): 42-49
- 4 Lafont R., Wilson I.D. The Ecdysone Handbook, second edition. Nottingham: The Chromatographic Society, 1996
- 5 聂瑞麟, 许祥誉, 何敏等. 露水草植物中蜕皮激素的分离和鉴定. 化学学报, 1978, 36: 137-141
- 6 Franke S., Kauser G. In Koolman J. (ed.): Ecdysone. From Chemistry to Mode of Action. Stuttgart: George Thieme Verlag, 1989: 296-307
- 7 Ogai S., Suyama E., Lobbia S., et al. Ecdysteroid Induced Cell Death and Cell Proliferation in Pupa of Lepidoptera. Greece: XV International Ecdysone Workshop, www. insect-science. org/2.16, 2002: 39-63
- 8 邱明华, 聂瑞麟. 植源性蜕皮激素的结构相关性及其在植物体中的生物合成途径. 云南植物研究, 1987, 9 (1): 119-128

Ecdysones, What Role do They Play in Life World?

Qiu Ming-hua

Ph. D., Professor, Supervisor of Ph. D., Kunming Institute of Botany, CAS, Kunming 650204

Key words ecdysones, life world, function, regulate, revive inducer

《自然杂志》入选“中国科技论文统计源期刊”

《自然杂志》由国家科技部中国科学技术信息研究所专家委员会评议推荐,自 2004 年 1 月第一期起,被收录为“中国科技论文统计源期刊”(中国科技核心期刊)。此前,《自然杂志》是北京大学图书馆审定的自然科学总论类国家中文核心期刊。今年 1 月,《自然杂志》被正式选入经《中国知识资源总库》专家委员会根据近 10 年引文(《自然杂志》的影响因子为 0.54)和综合分析审核的 500 种“中国科技期刊精品数据库”。