

## БИОХИМИЧЕСКИЕ ФЕНОТИПЫ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В СВЯЗИ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ЛИСТОГРЫЗУЩИМ НАСЕКОМЫМ И ЕСТЕСТВЕННЫМ ОТБОРОМ

Устойчивость древесных растений к повреждению листьев различными видами филофагов рассматривается во многих исследованиях с привлечением в качестве маркеров веществ вторичного обмена [6, 7]. В листьях дуба черешчатого (*Quercus robur*) синтезируются разнообразные вторичные метаболиты – флавонолы, конденсированные танины, гидролизуемые танины [3]. Содержание этих групп веществ, дополненное определением общего содержания белка, определяли при изучении 55-летней культуры дуба черешчатого, в составе которой отмечено около 15% суховершинных деревьев, и произрастающего на той же территории многовекового НАСАЖДЕНИЯ (возраст деревьев 200–300 лет, Святогорский национальный природный парк). Основная цель работы изучить биохимическое разнообразие деревьев обоих насаждений, участие в формировании структуры популяции, связь с активностью повреждения листьев разными видами насекомых.

### Материалы и методы

Листья для анализа отбирали с нижних побегов южной экспозиции – 6 листьев по возможности неповрежденных болезнями или насекомыми, то-есть системные листья дерева. Листья фиксировали в кипящем этаноле и после высушивания использовали для биохимического анализа. Энтомологическое обследование проводилось на следующий день после сбора образцов. Содержание белка (Б) определяли после осаждения амидо-черным [2]. Содержание флавонолов (ФЛ) по реакции с ALCL3 [1]; гидролизуемые танины (ГТ) по реакции с ферроцианид комплексом [4]; содержание конденсированных танинов определяли как сумму фракций – свободных и связанных с клеточными структурами компонентов [5].

### Результаты и обсуждение

Анализы показали, что между многовековым насаждением и созданной из семян деревьев этого насаждения культуры (посадка 1957 г.) имеются различия, которые были ДОС-товерны для содержания в листьях Б, ГТ и КТ.

По содержанию ФЛ оба насаждения достоверно не различались (табл. 1).

Из наиболее существенных отличий между данными насаждениями можно отметить на 15% более высокий уровень содержания Б и на 220% более высокий уровень содержания КТ в листьях многовековых деревьев. Энтомологическое обследование также показало существенные различия между насаждениями по степени повреждения листьев листогрызущими насекомыми, доминирующими из которых были два вида – *Altica quercetorum* (блошак дубовый) и *Erannis defoliaria* (пяденица обдира-ло обычная), из патогенов – *Microsphaeras alphitoides* (мучнистая роса) (табл. 2).

Данные табл. 2 показывают, что листья молодой культуры намного активнее повреждаются доминирующими в насаждениях видами насекомых и инфекцией. Одной из причин этого может быть намного менее активный синтез КТ (табл. 1) в листьях молодой культуры. Именно эта группа компонентов рассматривается во многих работах как негативно влияющая на показатели развития (масса, скорость роста) личинок насекомых [6, 7]. Следующая особенность, характерная для обоих насаждений – это устойчивая негативная корреляция между содержанием в листьях Б и ГТ (табл. 3)

Данные, приведенные в таблице 3, дополнены показателями корреляции для 100-летней культуры из Харьковской области и ювенильных популяций – 2-х летняя культура и полусибовое потомство 600-летнего дерева. Материалы показывают, что в молодых культурах и ювенильной популяции коэффициенты корреляции относятся к слабому уровню, в то время, как в 100- и 300-летних насаждениях уровень корреляций достоверно средний. Во всех случаях определения корреляции этих признаков (Б-ГТ), как слабого, так и среднего уровня, имеют устойчивую негативную направленность с усилением связи в насаждениях дуба старшего возраста. То есть, вероятно, со временем происходит постепенная

элиминация особей с несбалансированным корреляционной структурой уровнем содержания данных групп веществ.

С учетом негативной корреляционной связи в каждом насаждении можно выделить три биохимических фенотипа: 1-й – содержание Б выше среднего для насаждения уровня, а содержание ГТ – соответственно ниже; 2-й фенотип – содержание Б ниже среднего уровня, а содержание ГТ, напротив, выше; 3-й фенотип – сбалансированность по негативной корреляции нарушена и повышенному содержанию Б соответствует повышенный уровень ГТ и наоборот. В каждой популяции (насаждении) достаточно четко выявляются данные фенотипы, численность которых может быть подсчитана и соответственно отражено их участие в структуре насаждения.

На рис. 1 можно отметить отличие биохимических показателей между 1-м и 2-м фенотипами в соответствии с корреляционной негативной структурой признаков. Обращает на себя внимание то, что численность особей с несбалансированным соотношением синтеза Б и ГТ (3-й фенотип) заметно выше в популяциях ювенильных. По мере действия естественного отбора (культура 55 лет, в которой не проводятся рубки ухода, и 300-летнее насаждение,

рис. 1, -3, 4), численность несбалансированных по корреляции особей падает и все насаждение представляет собой примерно равные пропорции всех биохимических фенотипов – около 30% каждый. Наблюдаемая тенденция снижения с возрастом численности деревьев 3-го биохимического фенотипа позволяет предположить, что это, вероятно, наиболее уязвимый биохимический вариант с точки зрения устойчивости к разнообразным внешним воздействиям. С другой стороны, наличие 3-го биохимического фенотипа объясняет поддержание в насаждениях старшего возраста корреляции Б – ГТ на среднем уровне. Если рассчитать корреляцию только для деревьев 1-го и 2-го фенотипов, она поднимается до уровня - 0,875. Однако, при наличии только двух фенотипов биохимическое разнообразие насаждения было бы снижено.

Повышенная уязвимость 3-го биохимического фенотипа выявилась более определенно, когда 55-летняя культура и многовековое насаждение были рассмотрены с позиций степени повреждения листьев каждого фенотипа доминирующими видами листогрызущих насекомых – *A. quercetorum* и *E. defoliaria* (рис. 2).

Таблица 1 Биохимическая характеристика листьев деревьев 300- и 55-летнего возраста состоянием на 26.06.2012 г. (% к сухой массе, под чертой CV%)

Характеристика деревьев	Б	ГТ	ФЛ	КТ
возраст 200–300 лет (16 особей)	9,83 ± 0,15 11,4	1,14 ± 0,07 48,9	0,54 ± 0,03 44,0	0,48 ± 0,029 64,0
возраст 55 лет (24 особи)	9,30 ± 0,12 11,4	1,41 ± 0,07 49,0	0,49 ± 0,024 49,3	0,21 ± 0,007 33,7
t st	2,95*	3,15*	1,5	9,0*

Таблица 2. Степень повреждения листьев дуба в насаждениях разного возраста (%)

Возраст насаждения	<i>A. quercetorum</i>	<i>E. defoliaria</i>	<i>M. alphitoides</i>
200–300 лет	6,6 ± 1,26**	0,9 ± 0,42**	2,05 ± 1,11**
55 лет	13,5 ± 2,18	5,4 ± 1,24	4,63 ± 2,0

Примечание: \*\* P < 0,01.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции признаков содержания Б – ГТ

Возрастная группа	Б – ГТ
200–300 лет	- 0,389*
100–120 лет	- 0,352*
55-летняя культура	- 0,110
2-х летняя культура	-0,158
полусибовое потомство, 6 месяцев	- 0,127

Примечание: \* P < 0,05.

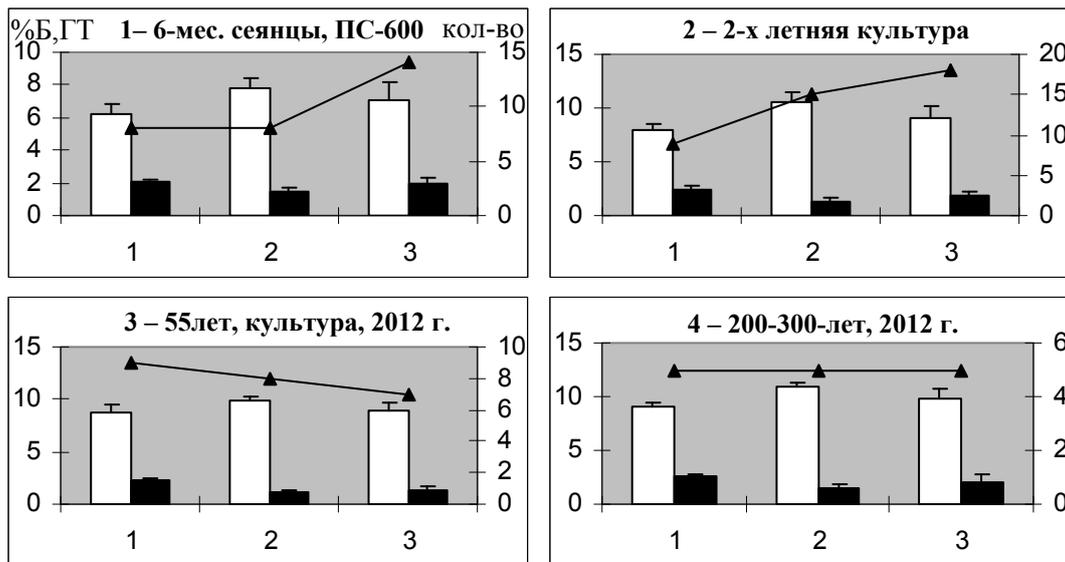


Рис. 1. Биохимические фенотипы (1–3) и их численность в популяциях дуба черешчатого разного возраста. 1-й фенотип – содержание Б максимально, содержание ГТ – минимально; 2-й фенотип – пропорции противоположные; 3-й фенотип – пропорции веществ смешанного характера. Б (масштаб 1:2) – белые столбцы; ГТ – черные. Линиями отмечена численность фенотипов в анализируемой выборке

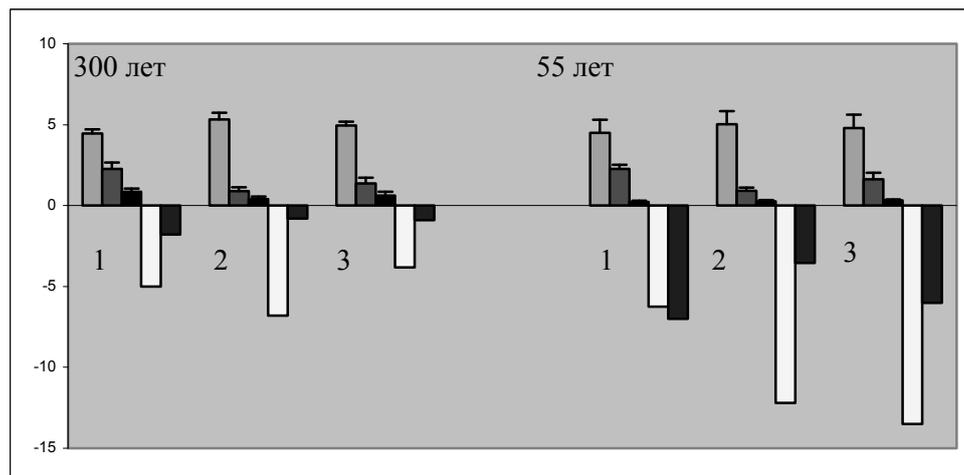


Рис. 2. Степень повреждения листьев насекомыми *A. quercetorum* (нижний белый столбец) и *E. defoliaria* (нижний черный). Биохимические фенотипы деревьев (те же, что на рис. 1) отражают содержание трех групп веществ – Б (масштаб 1:2), ГТ (%) и КТ (%)

Биохимические фенотипы многолетнего насаждения и культуры (рис. 2), для сбалансированных по корреляционной структуре 1-го и 2-го фенотипов показывают заметную связь с активностью повреждения разными видами листогрызущих насекомых. 1-й фенотип – низкое содержание Б и высокое ГТ по сравнению с двумя другими фенотипами наиболее активно поврежден *E. defoliaria*, как среди многовековых деревьев так и деревьев культуры. Это указывает на то, что данный вид приспособился эволюционно к использованию в качестве растения-хозяина деревьев с высоким

уровнем ГТ. Деревья 2-го биохимического фенотипа повреждаются преимущественно видом *A. quercetorum*, что указывает на определяющее значение для его расселения содержания Б в листьях растения-хозяина. 3-й фенотип (отсутствие сбалансированности) активно повреждают оба вида насекомых. Что касается деревьев 55-летней культуры, то рис. 2 наглядно показывает более активное повреждение насекомыми всех биохимических фенотипов по сравнению с 300-летними деревьями. Наиболее уязвимым является 3-й фенотип, листья деревьев которого значительно

повреждены как *E. defoliaria*, так и *A. quercetorum*. Дополнительный анализ раздельно групп суховершинных и здоровых деревьев культуры показал, что суховершинные деревья 3-го фенотипа отличаются одновременно повышенным содержанием как Б так и ГТ. То есть, по биохимическим показателям эти деревья привлекательны в качестве деревьев-хозяев для обоих видов листогрызущих насекомых. Повышенный уровень повреждения листьев снижает площадь листовой поверхности, способной синтезировать необходимые для жизнедеятельности метаболиты. В результате у таких деревьев постепенно развивается суховершинность – от 30–40% побегов в кроне до 80–90%, что ведет к их постепенному усыханию.

#### Выводы

Полученные данные показывают, что в формировании устойчивого многолетнего насаждения дуба черешчатого существенную роль может играть свойственный каждому дереву биохимический фенотип. Устойчивость насаждений и отдельных деревьев имеет многофакторную основу. Тем не менее, параллельное рассмотрение биохимических фенотипов по негативно коррелируемым признакам первичного и вторичного обмена и степени повреждения листьев разными видами насекомых позволяет отметить определенные тенденции в аспекте восприимчивости к

повреждениям, а также в формировании определенной структуры насаждения в возрастном аспекте.

Это позволяют сказать, что расселение насекомых на деревьях насаждений дуба не является хаотичным, а связано в значительной степени с биохимическим фенотипом дерева-хозяина, к которому в процессе эволюции приспособился данный вид. Наличие разнообразных фенотипов позволяет снизить конкуренцию между разными видами насекомых. Биохимические фенотипы с несбалансированными негативной корреляционной структурой сочетанием признаков таких групп веществ как Б и ГТ являются наиболее уязвимыми. В ювенильных растениях такие фенотипы численно доминирует, составляя около 45% выборки, однако вследствие привлекательности для разных видов насекомых, в дальнейшем это проявляется в более активном повреждении листьев и ослаблении деревьев. Последний фактор может быть одной из причин частичного элиминирования таких фенотипов в процессе естественного отбора. Однако около 30% деревьев с несбалансированным корреляционной структурой соотношением Б и ГТ сохраняются, расширяя при этом биохимическое разнообразие насаждения и снижая энтомологическую нагрузку на разные деревья.

#### Литература

1. Беликов В.В. Оценка содержания флавононол-производных в плодах *Silybum marianum* (L.) Gaerth. // Раст. рес. – 1985. – Вып. 3. – С. 350–358.
2. Бузун Г.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф. Определение белка в растениях с помощью амидо-черного // Физиол. раст. – 1982. – 29. – С. 350–358.
3. Полякова Л.В., Журова П.Т. Фенольные соединения материнских деревьев и сеянцев полусибового потомства дуба черешчатого // Биологический вестник. – 2007. – 11. – С. 61–66.
4. Butler L., Bandyopahyay R., Mughogho L. Polyphenol concentration in grain, leaf and callus tissues of mold-susceptible and mold-resistant Sorghum cultivars // J. Agric. Food Chem. – 1986. – 34. – P. 425–429.
5. Julkunen-Tiitto R. Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics // J. Agric. Food Chem. – 1985. – 33. – P. 213–217.
6. Kitamura M., Nakamura T., Hattoti K., Ishida T., Shibata S., Sato H., Kimura M. Among-tree variation in leaf traits and herbivore attacks in deciduous oak, *Quercus dentata* // Scand. J. Forest research. – 2007. – 22. – P. 211–218.
7. Lill J., Marques R. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies // Oecologia. – 2001. – 126. – P. 23–29.

**POLYAKOVA L.V., HAMAYUNOVA S.H., JUROVA P.T.**

*Ukrainian institute of Forest research and agroforestmelioration,  
Ukraine, 31024, Kharkiv, Pushkinska str., 86, e-mail: polyakova\_lv@mail.ru*

#### **BIOCHEMICAL PECULIARITIES OF COMMON OAK TREES IN CONNECTION WITH TOLERANCE TO HERBIVORES AND NATURE SELECTION**

**Aims.** Biochemical properties of common oak (*Quercus robur* L.) many centuries trees (200–300 years old)

and trees of young culture (55 years old) were studied. **Methods.** The contents of protein (PR) and some groups of second metabolites in leaves were determined. The main species of herbivores were *Altica quercetorum* and *Erannis defoliaria*. **Results.** The contents of PR and condensed tannins (CT) in leaves of centuries trees were more higher. Correlations between PR content and hydrolysable tannins (HT) in all cases of determinations were negative. According these correlations all trees of each forest stand were divided on three biochemical phenotypes. **Conclusions.** Each biochemical phenotype of tree was optimal as host-tree for different herbivore species. Correlation PR–HT was much higher for many-centuries trees. Young culture characterized with low level of this correlation. It is possible to speculate that trees with some deviation in these correlations can be more ease eliminated from forest trees stand during nature selection.  
*Key words:* *Quercus robur*, biochemical phenotypes, herbivores.

УДК 631.528. 2.23.582.28

ЭЙГЕС Н.С., ВОЛЧЕНКО Г.А., ВОЛЧЕНКО С.Г.

ФГБУН Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля,

Россия, 119334, г. Москва, Косыгина, 4, e-mail: volchenkos@mail.ru

### ТОЛЕРАНТНОСТЬ К НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОМУ ФИТОПАТОГЕНУ, ПОЛУЧЕННАЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Получить устойчивость к сапрофитным фитопатогенам, коими в наших исследованиях являются снежная плесень, тифулез (низкотемпературные фитопатогены) и к корневым гнилям трудно, применяя только традиционные методы селекции труднее, чем получить устойчивость к облигатным фитопатогенам [1]. Например, в России нет сортов озимой пшеницы, устойчивых к снежной плесени. При наличии провокационных условий, данное заболевание, как правило, проявляется. Это наблюдается в значительной части регионов России. Особенно благоприятными для развития снежной плесени условиями служат тяжелые глинистые почвы в Центральном регионе России и условия, связанные с выпадением снега на теплую мокрую землю осенью, что особенно губительно. В средней полосе России чаще развивается фузариозная снежная плесень. При массовом, сильном поражении – до 100% – это заболевание может унести значительную часть урожая, вплоть до его уничтожения. Например, в прошлом веке в США в год эпифитотии снежной плесени и широкого распространения этого сапрофита погибли почти все посевы озимой пшеницы в фермерских хозяйствах. Массовое распространение снежной плесени продолжалось в разные годы. Это побудило специалистов селекционным путём попытаться получить линии, устойчивые к этому патогену. В виде доноров были привлечены дикие сородичи пшеницы. В результате многочисленных скрещиваний и получения многих

линий в потомстве этих скрещиваний было выделено всего 2 устойчивые линии. Они явились источником устойчивых сортов и проблема устойчивости к снежной плесени была в Америке решена.

#### Материалы и методы

На толерантность и устойчивость к фузариозной снежной плесени испытывался ряд сортов и перспективных образцов озимой пшеницы, полученных с использованием метода химического мутагенеза И.А. Рапопорта. Исследования проводили только на естественных провокационных инфекционных фонах как в модельных экспериментах, так и в условиях хозяйств разных районов Московской области. В ряде случаев фон был комплексным и состоял из разных неблагоприятных факторов внешней среды.

#### Результаты и обсуждения

В России пока нет устойчивых сортов. Однако были получены линии, поражение которых не бывает столь велико и составляет в среднем в разные годы 30–40%. Такие линии отрастают, восстанавливаются и не теряют в урожае. Данные линии были получены в наших исследованиях при использовании метода химического мутагенеза. Они дали в последующих поколениях сорта менее восприимчивые в условиях эпифитотий к снежной плесени в сравнении с другими сортами, созданными при использовании только традиционных методов селекции, вне метода химического мутагенеза. Это, к примеру, хемомутантные сорта: Сибирская нива (включен