

УДК 630*160

Л. В. ПОЛЯКОВА¹, С. Г. ГАМАЮНОВА¹, П. Т. ЖУРОВА^{2*}
АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ МЕЖДУ БИОХИМИЧЕСКИМИ, БИОМЕТРИЧЕСКИМИ
ПАРАМЕТРАМИ И УСТОЙЧИВОСТЬЮ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО
В КУЛЬТУРАХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

1. Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации

им. Г. Н. Высоцкого

2. НПП «Святые Горы», г. Святогорск

На основании устойчивой отрицательной корреляции между содержанием в листьях дуба белка и гидролизуемых танинов выделили три фенотипа. В 1-м и 2-м фенотипах содержание этих веществ сбалансировано негативной корреляционной структурой, в 3-м фенотипе сбалансированность синтеза этих групп веществ нарушена. Оказалось, что определенное селективное преимущество в плане повышенной устойчивости к филлофагам и ростовой активности к возрасту 50 лет имеют деревья 1-го биохимического фенотипа. Наиболее восприимчивыми к повреждению листогрызущими насекомыми были деревья с несбалансированной корреляционной структурой данных биохимических признаков – 3-го фенотипа.

К л ю ч е в ы е с л о в а : дуб черешчатый, устойчивость, биохимические показатели.

Введение. В лесостепной части Украины отмечается изменение структуры дубовых насаждений под воздействием антропогенных факторов [4]. В лесах центральной Европы преждевременное усыхание деревьев дуба в результате дефолиации филлофагами рассматривается как угрожающая ситуация [15]. Изучение устойчивости деревьев разных видов дуба к листогрызущим насекомым часто основано на исследовании роли веществ вторичного обмена, которые могут связываться с протеинами клетки листа, энзимами насекомых, снижать переваримость белка. В ряде работ введены термины – «плохие» (bad trees) и «хорошие» (good trees) деревья в зависимости от высокого или низкого уровня содержания в листьях таких веществ, как гидролизуемые или конденсированные танины [5, 8]. Листья деревьев дуба могут служить источником питания для многих видов насекомых (около 250 видов) [7]. Исследования ведутся, как правило, с каким-либо одним из наиболее агрессивных видов – *Tortrix viridana* (на *Quercus robur*), *Psilocorsis quercicella* (на *Quercus alba*), *Epirrita autumnata* (на *Betula pubescens*) [8, 10, 12]. Значительное количество работ учитывает не только степень потери листовой поверхности [5, 7], но и интенсивность активность развития личинок вредителей, которых экспериментально изучают при питании листьями «хороших» и «плохих» деревьев. Как правило, отмечается отрицательная корреляция между массой личинок, с одной стороны, и уровнем накопления в листьях гидролизуемых, и особенно конденсированных, танинов, с другой [8, 12].

Генетическое разнообразие, основанное на биохимических особенностях разных деревьев, связано, как правило, с высоким видовым разнообразием насекомых, питающихся их листьями. При этом показано, что вторичные метаболиты играют основную роль в выборе насекомыми определенного растения-хозяина [5, 7, 13, 14].

Многолетнее изучение взрослых и ювенильных популяций дуба черешчатого по содержанию в листьях веществ вторичного обмена и общего содержания белка выявило высокую вариабельность содержания вторичных метаболитов (30–60 % CV) и среднюю вариабельность содержания белка (9–15 %). Оказалось также, что между показателями содержания количественно ведущей группы вторичных веществ – гидролизуемых танинов – и общего содержания белка существует устойчивая негативная корреляция [3]. Изучение биохимических особенностей деревьев, дополненное биометрическими показателями (высотой, диаметром), а также степенью повреждения листьев фито- и филлофагами позволило рассмотреть эти показатели в их взаимосвязи.

Цель данной работы – оценить значение биохимических признаков в распределении деревьев культур дуба разного возраста по ростовым показателям и устойчивости к фито- и филлофагам.

* © Л. В. Полякова, С. Г. Гамаюнова, П. Т. Журова, 2014

Матеріали і методи. Матеріалом для аналізу служили листя дерев'яв культур дуба чепешчатого різного віку. 2-хлітня культура (30 дерев'яв) виростає в Южному лісництві Данилівського опытного гослесхоза (ДОГЛХ) (D₂, 10Д), 17-літня – в Липецькому лісництві ДОГЛХ (36 дерев'яв, С₃, 10Д); 54-літня культура – в Святогорському національному природному парку (СНПП) (30 дерев'яв, С₃ 8Д2Яс), дерева 200–300-літнього віку – в СНПП (16 дерев'яв). В якості материнських дерев'яв (МД) для отримання однолітнього полусибового потомства (ПС) використовували жемуді дерев'яв СНПП – 600-літнє і одне тріхсотлітнє, означене як 300-1. Рубки ухода в изучаемых культурах не проводились.

Методи определения разных групп веществ. Общее содержание белка (Б) определяли по реакции с амидо-черным [2], содержание группы флавонолов (ФЛ) – по реакции с AlCl₃ [1]. Определение суммы гидролизуемых танинов (ГТ) проводили по окрашиванию ферроцианид-комплексом [6]. Степень повреждения листьев листогрызущими насекомыми оценивали в процентах (%) потери листовой поверхности [5]. Матеріалом для аналізу служили листя сеянцев или дерев'яв культур різного віку. С каждого дерева для аналізу отбирали по 4–6 листьев, не поврежденных насекомыми, то есть системных листьев. Поражение мучнистой росой МД и их ПС-потомства оценивалось в баллах: очень сильное – 6 баллов; сильное – 5; среднее – 4; слабое – 3; очень слабое – 1; отсутствие инфекции – 0.

Статистическая обработка данных осуществлялась в программе MS Excel.

В основу изучения структуры популяций дуба было положено общее свойство насаждений любого возраста – устойчивая отрицательная корреляция между содержанием в листьях Б и ГТ. В табл. 1 для сравнения приведены аналогичные данные для групп Б – ФЛ.

Таблица 1

Парные коэффициенты корреляции признаков в насаждениях дуба черешчатого

| Насаждение | Б – ГТ | Б – ФЛ |
|--|---------|--------|
| ПС-600, 42 сеянца | -0,330* | 0,304* |
| 1-літня культура, 2010 г., 24 сеянца | -0,197 | 0,117 |
| 2-х літня культура, 30 растений, 2012 г. | -0,158 | -0,046 |
| 17-літня культура, 36 дерев'яв, 2012 г. | -0,028 | 0,021 |
| 54-літня культура, 30 дерев'яв, 2011 г. | -0,295* | 0,143 |
| 300 лет, СНПП, 16 дерев'яв, 2012 г. | -0,389* | 0,282 |
| 300 лет, СНПП, 15 дерев'яв, 2013 г. | -0,352* | 0,060 |

* $P < 0,05$

Между первичными метаболитами – общим содержанием белка (Б) и количественно ведущей группой вторичных веществ – гидролизуемых танинов (ГТ) – во всех случаях сравнения прослеживается устойчивая негативная корреляция (см. табл. 1). Усиление корреляции Б – ГТ до среднего уровня наблюдается в насаждениях старшего возраста (200–300 лет). Для другой важной в плане адаптации к среде обитания группы веществ – флавонолов – корреляции преимущественно незначительные и могут иметь как позитивную так и негативную направленность. Поэтому для изучения особенностей структуры популяции в дальнейшем использовали определяемое негативной корреляцией соотношение веществ Б – ГТ.

Негативная корреляция позволяет достаточно просто разделить всю анализируемую выборку дерев'яв (или сеянцев) на три группы с учетом средних популяционных значений обоих признаков. Для 1-й группы характерны содержание Б ниже среднего уровня, а содержание ГТ выше. Во 2-ю группу вошли особи с содержанием Б выше среднего уровня, а ГТ – ниже, то есть с противоположными пропорциями этих групп веществ. В 3-ю группу вошли особи, в которых пропорции синтеза Б и ГТ нарушены – то есть при высоком уровне Б отмечается высокий уровень ГТ или оба показателя ниже средних популяционных

значений (для сохранения статистически значимой выборки дополнительное разделение деревьев 3-й группы на подгруппы не проводилось). Эти группы названы биохимическими фенотипами. В 1-м и 2-м биохимических фенотипах соотношения двух групп веществ сбалансированы их негативной корреляционной структурой, а в 3-м фенотипе сбалансированность синтеза этих групп веществ нарушена. Иллюстрирует разделение 16 проанализированных деревьев 200–300-летнего древостоя (2012 г., СНПП) на три фенотипа рис.1, а.

Можно отметить, что все биохимические фенотипы представлены примерно равной численностью деревьев (около 33 % каждый), что указывает на способность к выживанию каждого фенотипа в процессе стабилизирующего природного отбора. Примерно равная численность фенотипов позволяет объяснить, почему корреляция Б – ГТ стабилизированного насаждения находится на уровне $-0,3 \pm 0,4$. Это объясняется присутствием 3-го фенотипа (около 30 % деревьев с несбалансированной негативной корреляцией синтезом Б и ГТ). В случае полной сбалансированности признаков коэффициенты корреляции поднялись бы до уровня $-0,785$ (2012 г.) или $-0,872$ (2013 г.), как показали расчеты только для групп деревьев 1-го и 2-го фенотипов (200–300 лет). Однако в этом случае генетическое разнообразие по данным биохимическим признакам, важным в плане поддержания устойчивости к повреждению листьев филлофагами, значительно бы снизилось.

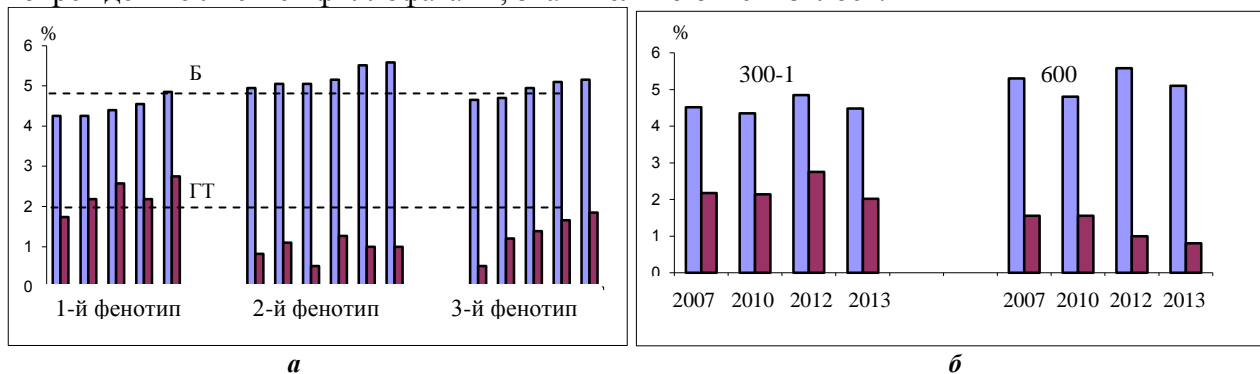


Рис. 1 – Биохимические фенотипы деревьев:
 а – 200–300-летнего насаждения (2012 г. СНПП);

б – фенотипы деревьев 300-1 и 600-летнего возраста в разные годы анализа листьев
 - белок (Б, 1 : 2); - гидролизующие танины (ГТ); ---- линии среднего значения Б, ГТ

На рис. 1, а представлены биохимические фенотипы 16 проанализированных деревьев. Линии среднего значения каждого признака достаточно четко разделяет всю выборку на три биохимических фенотипа. На рис. 1, б представлены фенотипы двух деревьев из этого насаждения, биохимический анализ которых проводился в течение нескольких лет. Это дерево 300-1 и 600-летнее. Соответствующие уровни накопления Б и ГТ в листьях показывают, что – дерево 300-1 относится к 1-му биохимическому фенотипу, а 600-летнее – ко 2-му. Рис. 1, б показывает также, что в разные годы уровень накопления веществ может меняться, но пропорции их накопления остаются неизменными. Очевидно, что соотношение уровня накопления этих групп веществ сохраняется постоянно и характеризует генотипическую особенность каждого дерева.

Поскольку деревья оценивались по некоторым биометрическим параметрам (высота, диаметр) и степени поражения листьев мучнистой росой, либо повреждения филлофагами, оказалось возможным рассмотреть все факторы во взаимосвязи. Для этого все особи популяции или культуры по биометрическим признакам делили на группы в соответствии с их разной ролью в формировании популяции. В этом случае вся выборка разделялась на четыре группы: I – доминантная – ростовые показатели превышают значение $(X+1\sigma)$; II – кодоминантная группа – показатели находятся в пределах значений $(X+1\sigma)$; III-я группа – подчиненная – показатели в пределах $(X-1\sigma)$; IV-я группа – угнетенная – показатели ниже значений $(X-1\sigma)$ (табл. 2) [9].

Структура популяцій дуба черешчатого в метамерних показателях

| Возраст культур | Угнетенная группа | Подчиненная группа | Кодоминантная группа | Доминантная группа |
|-----------------|-------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
| 2-летние | 0 | 17 | 8 | 5 |
| 17-летние | 9 | 12 | 10 | 5 |
| 54-летние | 8 | 6 | 9 | 7 |

Примечание. 2-летняя культура в показателях высоты; 17-ти и 54-летние культуры в показателях диаметра деревьев.

Каждая популяция имеет собственную структуру распределения по биометрическим признакам, при этом в 2- и 17-летних культурах численно преобладают деревья подчиненной группы (см. табл. 2). С позиций структуры популяции были рассмотрены три участка культур дуба, при создании которых использованы общие сборы семян (т. е. их можно рассматривать как панмиктичные популяции) (рис. 2).

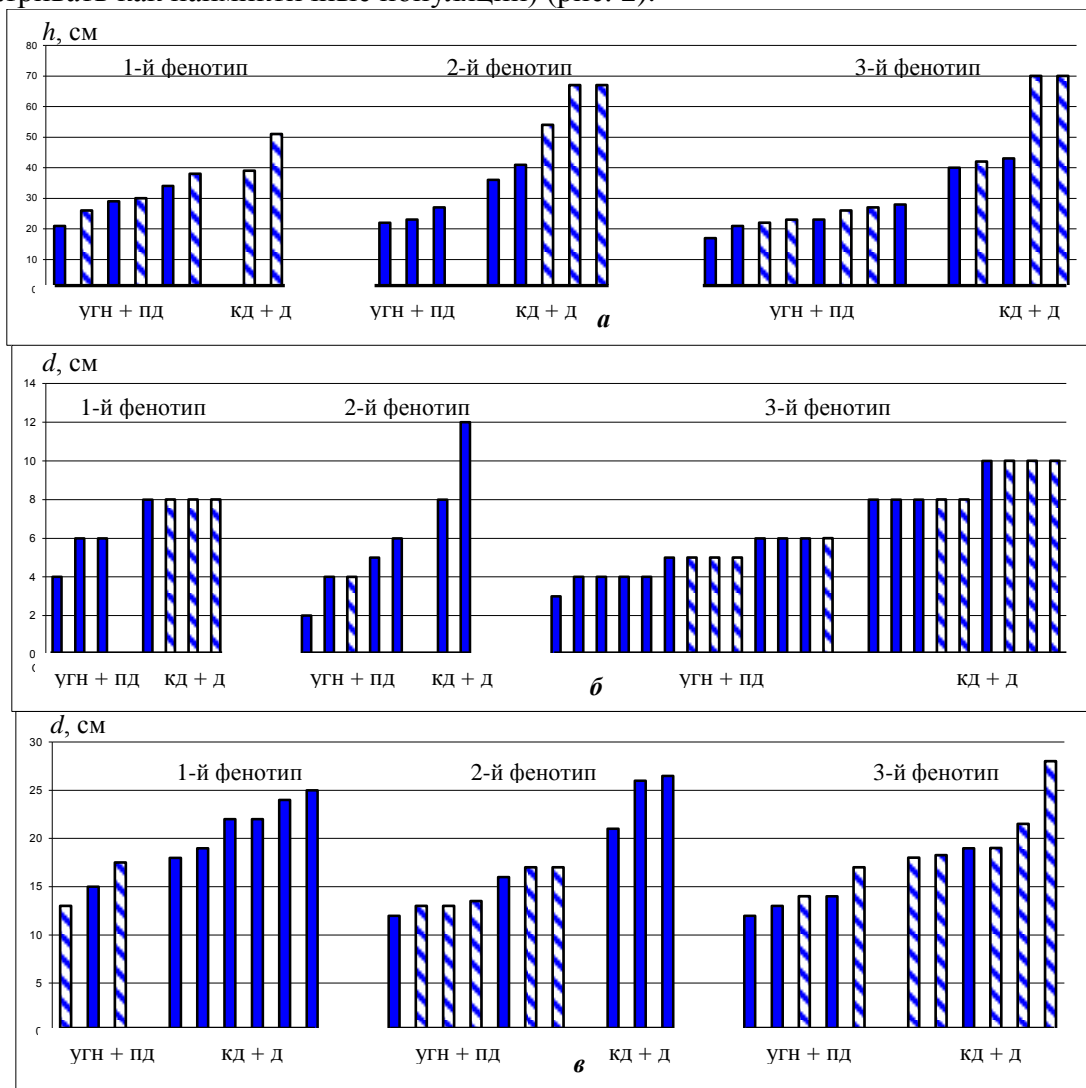


Рис. 2 – Культуры дуба черешчатого разного возраста в показателях высоты – а (2-х летняя культура), диаметра – б, в (17-и 54-летнего возраста) при их разделении на биохимические фенотипы. В каждом фенотипе выделены группы, относящиеся по биометрическим признакам к группам: угн + пд (угнетенной + подчиненной) и кд + д (кодоминантной + доминантной). Ослабленные деревья выделены светлым фоном (сильное инфицирование мучнистой росой – 2-х летняя культура; повреждение листьев филлофагами выше среднего для популяции уровня – 17-летняя культура; сушевершинные деревья – 54-летняя культура. ■ - здоровые деревья; □ - ослабленные деревья

На рис. 2, *а* представлена 2-летняя культура (Южное лесничество ДОГЛХ). Структура каждого фенотипа позволяет отметить, что наибольшее количество инфицированных растений характерно для 1-го и 3-го биохимических фенотипов. Наибольшее количество деревьев угнетенной и подчиненной групп характерны для 3-го фенотипа, этот же фенотип численно доминирует в культуре (43,3 %). Практически все особи трех фенотипов, относящиеся к кодоминантным и доминантным по высоте, инфицированы мучнистой росой.

На рис. 2, *б* представлена 17-летняя культура дуба (Липецкое лесничество, ДОГЛХ). Можно отметить, что среди биохимических фенотипов численно также преобладает 3-й (61,1 %), здесь же отмечается наиболее многочисленная группа деревьев не только угнетенных и подчиненных, но и доминантных по величине диаметра. Дополнительный фактор – устойчивость к листогрызущим насекомым – отражен светлой окраской столбцов. По этому признаку также выделяется 3-й биохимический фенотип как наименее устойчивый к повреждающему действию филлофагов.

На рис. 2, *в* представлена 54-летняя культура дуба, в которой было отмечено появление суховершинных деревьев (СНПП, 2011 г.). Принадлежность к разным биохимическим фенотипам включает помимо значений размерности (диаметра) также количество суховершинных деревьев в каждом фенотипе. Можно отметить, что наибольшее количество таких деревьев относится ко 2-му и 3-му биохимическим фенотипам. Наиболее устойчивыми оказались деревья 1-го фенотипа, при этом размерные показатели большинства деревьев здесь также оказались выше среднего уровня. То есть в данном сопоставлении прослеживается четкое селективное преимущество деревьев 1-го биохимического фенотипа (как по низкой численности суховершинных деревьев, так и по размерному признаку – диаметру). Во 2-м и особенно 3-м фенотипах сосредоточено основное количество суховершинных деревьев всей выборки.

Несмотря на различие ТЛУ сравниваемых культур, можно отметить одну общую особенность – снижение численности деревьев 3-го биохимического фенотипа от молодых культур к более старым. В молодых 2-летней и 17-летней культурах среди биохимических фенотипов численно преобладают деревья 3-го фенотипа (43 % и 61 % соответственно). С возрастом (54 года) количество деревьев 3-го фенотипа снижается, а к возрасту наиболее полной стабилизации в среде обитания (200–300 лет) численно сравнивается с 1-м и 2-м биохимическими фенотипами (см. рис. 1, *а*). Рис. 2 показывает еще одну особенность деревьев 3-го фенотипа – они оказались более уязвимыми как в отношении поражения мучнистой росой, повреждения филлофагами, так и появления суховершинных деревьев. Следовательно, снижение численности деревьев 3-го фенотипа с возрастом объясняется их более высокой уязвимостью к повреждающим факторам среды, вследствие чего их количество с возрастом культур падает до 33 % в 200–300-летнем насаждении.

Возможность оценить формирование биохимического разнообразия деревьев позволяют ювенильные популяции дуба – полусибовое потомство отдельных деревьев, полученное при свободном опылении. Материнскими деревьями служили 300-1 и 600-летнее деревья, фенотипы которых отражены на рис. 1, *б* (табл. 3).

Таблица 3

Биохимическая характеристика и степень поражения листьев мучнистой росой (в баллах) МД и их ПС потомства (2011 г.)

| Вариант | Б | ГТ | ФЛ | М. р. *, баллы |
|----------|---------------|---------------|---------------|----------------|
| МД-600 | 9,62 ± 0,24** | 1,56 ± 0,05** | 0,36 ± 0,02** | 2,1 ± 0,49** |
| МД-300-1 | 8,65 ± 0,25 | 2,14 ± 0,02 | 0,57 ± 0,06 | 6,25 ± 0,41 |
| ПС-600 | 9,34 ± 0,22** | 1,62 ± 0,09** | 0,68 ± 0,06 | 2,91 ± 0,28** |
| ПС-300-1 | 8,7 ± 0,31 | 1,96 ± 0,11 | 0,64 ± 0,09 | 4,59 ± 0,32 |

* М. р. – мучнистая роса.

** $P < 0,05$.

Располагая биохимическими данными МД и их потомства, оказалось возможным рассчитать наследуемость основных биохимических признаков (наследуемость в узком смысле). Для определения коэффициента наследуемости использовали примененную финскими исследователями технику расчета для вторичных веществ в листьях березы пушистой [8]. В данном случае генетическая вариация представлена расчетом изменчивости признака в кроне МД, а фенотипическая – изменчивостью признака в листьях семянцев ПС (табл. 4).

Таблица 4

Наследование ряда признаков материнских деревьев их полусибовым потомством

| Вариант | Б | | | ГТ | | | Мучнистая роса | | |
|----------|--------------|--------------|-------|--------------|--------------|-------|----------------|--------------|-------|
| | CV генет. | CV фенот. | h^2 | CV генет. | CV фенот. | h^2 | CV генет. | CV фенот. | h^2 |
| МД-600 | 0,091 | – | – | 0,217 | – | – | 0,70 | – | – |
| МД-300-1 | 0,110 | – | – | 0,138 | – | – | 0,23 | – | – |
| ПС-600 | – | 0,142 | 0,40 | – | 0,268 | 0,65 | – | 0,67 | 1,00 |
| ПС-300-1 | – | 0,179 | 0,38 | – | 0,220 | 0,395 | – | 0,35 | 0,42 |

Примечание. CV дано без перевода в %. Для расчета наследуемости используются значения CV^2 . Наследуемость может превышать 1,0 (расчет по мучнистой росе для ПС-600 составил 1,08), но в таблицах эти величины приравниваются к значению 1,0 [8].

По уровню синтеза Б и ГТ полусибовое потомство каждого дерева преимущественно сохраняет количественные пропорции веществ, характерные для их МД (см. табл. 3). То же проявляется и в характере распространения среди семянцев инфекции мучнистой росы. ПС-600 оказались, как и их МД, менее восприимчивыми к инфекции мучнистой росой по сравнению с МД-300-1 и его потомством. Наследуемость данных признаков приведена в табл. 4. Расчет для группы ФЛ не приведен, но значения находятся на уровне 0,03; 0,09 (соответственно ПС-600, ПС-300-1).

Данные табл. 4 показывают средние уровни наследуемости для общего содержания Б и несколько более высокого уровня – наследование ГТ. Согласно данным [11, 14], показатели наследуемости в узком смысле на уровне 0,2–0,5 относятся к средним и сильным по значимости. Контролируемая большим числом генов устойчивость к мучнистой росе показывает высокий уровень наследуемости потомствами обоих деревьев.

Так как выборка ПС-600 была наиболее многочисленной – 63 семеница, то оказалось возможным рассмотреть состояние семянцев в возрасте 2 и 6 месяцев в их дифференциации не только по фенотипам и высоте, но и по числу усохших в результате инфекции (рис. 3). Во всей выборке по высоте численно преобладают семеницы кодоминантной и подчиненной групп (II и III) (рис. 3, а). При разделении на фенотипы оказывается, что наибольшее количество доминантных семянцев (I) характерно для 2-го фенотипа, соответствующего материнскому дереву этих ПС (рис. 3, в). Наибольшее количество кодоминантных (II) семянцев относится к 3-му фенотипу. Если рассмотреть численность семянцев, усохших в результате инфицирования мучнистой росой, то наибольшее их число находится среди семянцев 3-го фенотипа, как среди кодоминантной, так и угнетенной групп (рис. 3, г, II, IV).

Таким образом, в результате свободного опыления полусибовое потомство 600-летнего дерева представлено семеницами трех биохимических фенотипов, из которых численно преобладает 3-й фенотип. В этом фенотипе сосредоточено заметное количество особей доминантных и кодоминантных по высоте, и одновременно присутствует наибольшее число особей, ослабленных биохимически за счет несбалансированности синтеза Б и ГТ в листьях, так как 37 % семянцев этого фенотипа погибли после инфицирования листьев мучнистой росой.

Эти данные показывают, что, как и в более старшем возрасте, одной из наиболее уязвимых групп любой совокупности семянцев и деревьев являются особи 3-го биохимического фенотипа. Можно отметить, что среди потомства ПС-300-1 также

присутствуют сеянцы трех биохимических фенотипов, при этом сохранность сеянцев после инфицирования мучнистой росой наиболее высокой оказалась среди особей, соответствующих фенотипу материнского дерева, как среди ПС-600 (2011 г.), так и ПС-300-1 (2011–2013 гг.) (табл. 5).

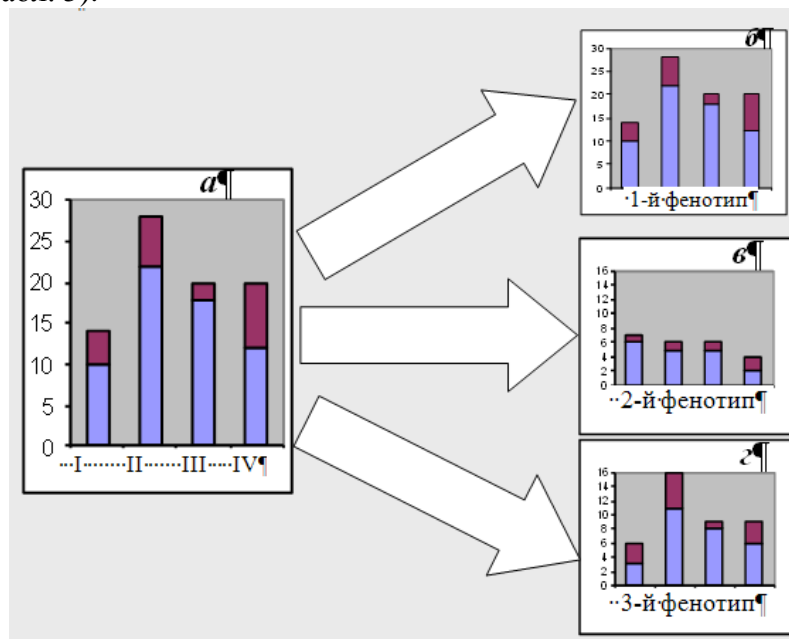


Рис. 3 – а – структура популяции 2-месячных сеянцев ПС-600 по высоте: общая выборка 63 сеянца. I группа – доминантные особи; II – кодоминантные; III – подчиненные; IV – угнетенные. Отражено количество 2-месячных сеянцев в каждой группе и количество погибших в результате инфицирования мучнистой росой к 6-месячному возрасту (верхняя часть столбца); **б, в, г** – те же показатели для биохимических фенотипов потомства.
■ – здоровые сеянцы; ■ – усохшие сеянцы

Таблица 5

Численность сеянцев ПС потомства разных фенотипов в возрасте 2 месяца и их сохранность после инфицирования листьев мучнистой росой (под чертой)

| Сеянцы | Возраст 2 месяца | | | Возраст 6 месяцев Сохранность, % | | |
|----------------------|------------------|-------------|-------------|-------------------------------------|---------------------|---------------------|
| | 1-й фенотип | 2-й фенотип | 3-й фенотип | 1-й фенотип | 2-й фенотип | 3-й фенотип |
| ПС-600, 2011 г. | 16 | 18 | 29 | $\frac{11}{68,7\%}$ | $\frac{13}{72,2\%}$ | $\frac{18}{62,0\%}$ |
| ПС-300-1, 2011 г. | 11 | 11 | 10 | $\frac{10}{90,5\%}$ | $\frac{7}{63,6\%}$ | $\frac{7}{70,0\%}$ |
| ПС-300-1, 2013 г. | 7 | 7 | 8 | $\frac{7}{100\%}$ | $\frac{1}{14,2\%}$ | $\frac{6}{75,0\%}$ |

Сохранность сеянцев после инфицирования мучнистой росой, как правило, выше во 2-м биохимическом фенотипе для ПС-600 и в 1-м – для ПС-300 в оба года проведения анализа (см. табл. 5). То есть в тех случаях, когда уровни накопления в листьях потомства Б и ГТ соответствуют генотипу материнского дерева.

Сравнение выборки сеянцев и деревьев в насаждениях дуба разного возраста с учетом распределения по биохимическим фенотипам показывает, что численно в ювенильных и молодых культурах преобладают особи 3-го биохимического фенотипа. Для этого фенотипа характерно повышенное количество наиболее развитых по параметрам высоты или диаметра сеянцев и деревьев и одновременно наибольшее количество особей, восприимчивых к мучнистой росе, либо интенсивно повреждаемых филлофагами.

Полученные данные позволяют сделать дополнительный анализ в отношении возможного вклада разных фенотипов в семенное потомство культур дуба. Если рассмотреть 17-летнюю культуру (рис. 4), в относительных показателях продуктивности деревьев (диаметр), то можно отметить, что наименьший процент повреждения листьев (потеря листовой поверхности) характерен для деревьев угнетенных (1-я группа). Доля деревьев с максимальным для культуры уровнем повреждения листьев характерна для деревьев с диаметрами ствола выше на 24 % (2-я группа) и на 61,5 % (3-я группа) от среднего для культуры уровня. Эта тенденция подтверждает данные о предпочтительном выборе насекомыми деревьев повышенной ростовой активности [5]. Тем не менее, из 15 деревьев 2-й и 3-й групп (наиболее восприимчивых к повреждению филлофагами) 56,5 % относятся к деревьям 3-го биохимического фенотипа (№ 16–18, 22, 24, 29–32). Учитывая повышенную продуктивность и достаточно высокую наследуемость биохимических признаков и восприимчивости к мучнистой росе полусибовым потомством, можно ожидать, что их вклад в семенное потомство культуры будет более весомым, чем деревьев других фенотипов.

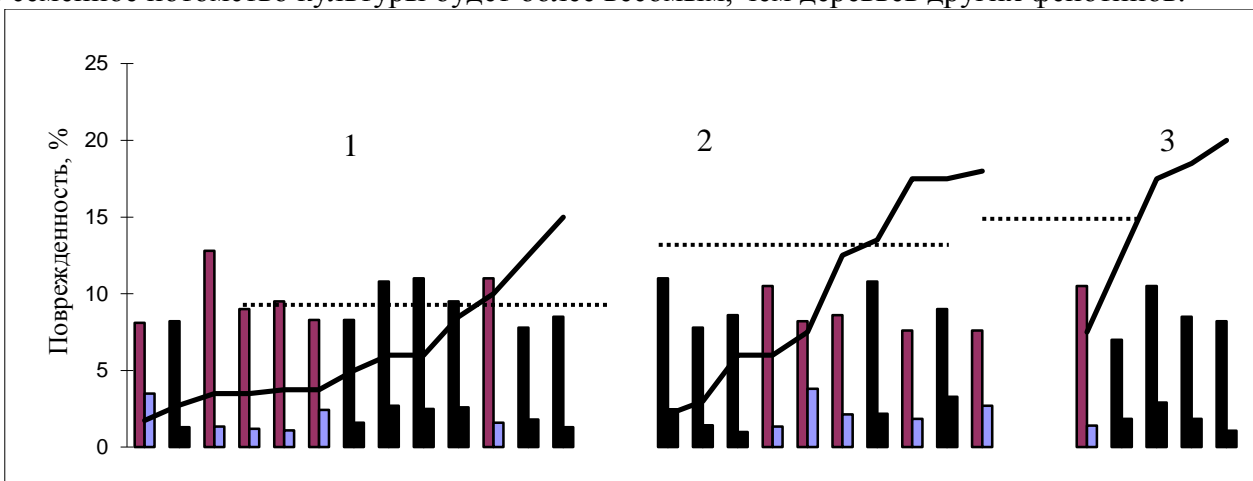


Рис.4 – Деревья 17-летней культуры, сгруппированные по величине диаметра – ниже среднего (6,44 см) для выборки уровня группа № 1 (4,07 см) и выше – группа № 2 (8,0 см) и группа № 3 (10,4 см). 3-й биохимический фенотип на гистрограмме выделен столбцами черного цвета. Линия графика отражает степень повреждения листьев насекомыми в %; ---- - линии средней величины диаметра группы

Аналогичная ситуация отмечается при рассмотрении культуры дуба из СНПП за три года проведения анализов (74 дерева, табл. 6). Можно отметить, что общий вклад деревьев 3-го фенотипа в культуре составил 38 %, в то время как 2-го – 32 %, а 1-го – 30 %. В то же время восприимчивость к поражению насекомыми листьев суховершинных деревьев 3-го фенотипа была на 78 % выше по сравнению с листьями деревьев 1-го фенотипа. Численное превосходство таких деревьев в культуре может определить их более весомый вклад в семенное потомство. Более высокая степень поражения листьев филлофагами, связанная с биохимическими особенностями, которые могут наследоваться полусибовым потомством, может в дальнейшем проявиться в ухудшении качества семенного материала культуры.

Таблица 6

Характеристика 56-летней культуры (данные за три года, 74 дерева) в показателях численности деревьев разных биохимических фенотипов и степени повреждения листьев филлофагами (%). Под чертой показатели 2-го и 3-го фенотипов по отношению к 1-му

| Показатель | Здоровые деревья, фенотип | | | Суховершинные деревья, фенотип | | |
|---------------|---------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| Численность | 14 | 11 | 12 | 8 | 13 | 16 |
| % повреждения | <u>10,07 ± ,46</u> 1 | <u>10,14 ± 1,38</u> 1,01 | <u>9,58 ± 1,30</u> 0,96 | <u>10,6 ± 2,68*</u> 1 | <u>15,00 ± 2,74</u> 1,42 | <u>18,82 ± 2,4*</u> 1,78 |

* $P < 0,05$.

Устойчивость к любым внешним факторам носит многофункциональный характер. Например, установлено, что в устойчивости деревьев березы пушистой к повреждению *Epirrita autumnata* значительная роль принадлежит присутствию в листьях токоферола, а также повышенной активности полифенолоксидазы [12]. Рассмотрение отдельных деревьев по уровню содержания разных групп фенольных соединений и степени повреждения листьев насекомыми часто носит хаотичный характер, не позволяя отметить четких закономерностей в их взаимосвязи [5]. Четкая связь просматривается в опытах по искусственному выращиванию личинок вредителей на листьях деревьев с высоким уровнем ГТ («плохие» деревья) или с низким («хорошие» деревья) [10, 12]. В этих случаях практически всегда удается обнаружить выраженную негативную корреляцию активности развития личинок, их массы с содержанием конденсированных танинов и менее четкую связь – с содержанием ГТ.

Рассмотрение деревьев по признаку сбалансированности синтеза в листьях двух количественно важных групп веществ – Б и ГТ – дает возможность изучать совокупности деревьев в более широком сочетании разнообразных признаков. В частности, заметно более высокая устойчивость деревьев 1-го и 2-го фенотипов в 17- и 54-летней культурах одновременно с повышенными ростовыми характеристиками показывает, что это частично может быть результатом сбалансированности синтеза Б – ГТ. Последнее, вероятно, способствует поддержанию более стабильного общего метаболизма клетки. В деревьях 3-го фенотипа регуляторная функция синтеза этих веществ нарушена, но при этом могут получить преимущество другие компоненты метаболизма, например, регуляция ростовых процессов, так как именно в 3-м фенотипе отмечено наибольшее число особей доминантной и кодоминантной групп по параметрам высоты и диаметра. Наиболее высокая численность особей 3-го фенотипа характерна для молодых насаждений (2–17 лет, 40–60 % общей выборки). Повышенная восприимчивость к инфицированию мучнистой росой, уязвимость в отношении повреждения филлофагами приводит к элиминации значительной части таких особей из состава насаждения в процессе природного отбора и повышению относительной численности деревьев 1-го и 2-го биохимических фенотипов. В стабилизированном насаждении примерно в равной пропорции присутствуют все три биохимических фенотипа, обеспечивая генетическое разнообразие деревьев.

Выводы:

1. Определенное селективное преимущество по признакам устойчивости к филлофагам и появлению суховершинности оказалось характерным для деревьев 1-го биохимического фенотипа (пониженный уровень белка и повышенный – гидролизуемых танинов). Промежуточное положение занимает 2-й фенотип (повышенный уровень белка и пониженный – гидролизуемых танинов). Наиболее уязвимыми являются деревья 3-го биохимического фенотипа (отсутствие сбалансированности Б – ГТ). В ювенильных и молодых популяциях 3-й биохимический фенотип численно преобладает – 40–60 % всей выборки. Однако в результате частичной элиминации из состава древостоя в процессе природного отбора численность таких деревьев падает и к возрасту максимальной стабилизации (200–300 лет) составляет 30–33 % популяции. Адаптированное в своей среде насаждение дуба черешчатого представлено примерно равной численностью трех биохимических фенотипов. Такое равновесное состояние обеспечивает гомеостатичность насаждения и является показателем оптимального генетического разнообразия.

2. По параметрам ростовой активности (высота, диаметр) в молодых насаждениях (2-х–17-летние культуры) могут численно преобладать деревья 3-го биохимического фенотипа. Превосходство таких деревьев по ростовым показателям приводит к тому, что во время рубок ухода эти деревья сохраняются как лучшие в насаждении. Сохранение деревьев высокой ростовой активности, многие из которых относятся к 3-му биохимическому фенотипу, может привести к тому, что при опылении эти деревья дадут наиболее многочисленное потомство. Достаточно высокая наследуемость признаков содержания белка

и гидролизующих танинов, а также уровня устойчивости к мучнистой росе может проявиться в семенном потомстве повышенной уязвимостью к внешним воздействиям.

3 Одним из путей повышения качества семенного потомства может быть учет степени повреждения листьев разнообразными фито- и филлофагами деревьев, отбираемых для удаления в процессе рубок ухода. Удаление наиболее пораженных деревьев, даже повышенной ростовой активности, вероятно, может оздоровить насаждение в целом, а также получаемое в дальнейшем от свободного опыления потомство.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Беликов В. В. Оценка содержания флаванолол-производных в плодах *Silybum marianum* (L.) / В. В. Беликов // Растительные ресурсы. – 1985. – № 3. – С. 350–358.
2. Бузун Г. А. Определение белка в растениях с помощью амидо-черного / Г. А. Бузун, К. М. Джемухадзе, Л. Ф. Милешко // Физиология растений. – 1982. – Т. 29. – С. 198–204.
3. Полякова Л. В. Анализ структуры популяции в насаждениях дуба черешчатого с помощью вторичного биохимического признака / Полякова Л. В. // Лісівництво і агролісомеліорація. – 2011. – Вип. 119. – С. 76–83.
4. Суслова О. П. Биомаркеры стану дібров на південному сході України / О. П. Суслова, С. А. Приходьмо // Промышленная ботаника. – 2011. – Вып. 11. – С. 112–116.
5. Among-tree variation in leaf traits and herbivore attacks in a deciduous oak, *Quercus dentata* / M. Kittamura, T. Nakamura, K. Hattori et al. // Scand. J. For. Res. – 2007. – V. 22. – P. 211–218.
6. Butler L. Polyphenol concentration in grain, leaf and callus tissues of mold-susceptible and mold-resistant *Sorghum* cultivars / L. Butler, R. Bandyopadhyay, L. Mughogho // J. Agric. Food Chem. – 1986. – V. 34. – P. 425–429.
7. Forkner R. Uneven-aged logging alter foliar phenolics of oak trees in forested habitat matrix / R. Forkner, R. Marquis // Forest Ecology and Management. – 2004. – V. 199. – P. 21–37.
8. Genetic and Environmental Factors Foliar Chemistry of the Mature Mountain Birch / S. Haviola, S. Neuvonen, J. Markus et al. // J. Chem. Ecol. – 2012. – V. 38. – P. 902–913.
9. Genetic variation in responses of *Pinus sylvestris* trees to natural infection by *Gremmeniella abietina* / J. Sonesson, G. Swedjemark, C. Almqvist et al. // Scand. J. For. Res. – 2007. – V. 22. – P. 290–298.
10. Lill J. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies / J. Lill, R. Marquis // Oecologia. – 2001. – V. 126. – P. 418–428.
11. Marker-based genetics in the wild?: The heritability and genetic correlation of chemical defenses in eucalyptus / R. L. Andrew, R. Peakall, I. R. Wallis et al. // Genetics. – 2005. – V. 171. – P. 1989–1998.
12. Multiplicity of biochemical factors determining quality of growing birch leaves / A. Kauser, V. Ossypov, E. Haukioja et al. // Oecologia. – 1999. – V. 120. – P. 102–112.
13. Plant Genetics Predicts Intra-annual Variation Phytochemistry and Arthropod Community Structure / G. M. Wing, R. Wooley, K. Bandgert et al. // Mol. Ecol. – 2007. – V. 16. – P. 5057–5069.
14. Strauss S. H. Limitations of molecular-marker-aided selection in forest tree breeding / S. H. Strauss, R. Lande, G. Namkoong // Can. J. For. Res. – 1992. – V. 22. – P. 1050–1061.
15. Tree-insect interaction – defence response against herbivorous insects / H. Schroeder, A. Ghirardo, J.-P. Schnitzler, M. Fladung // BMC Proceedings. – 2011. – V. 5 (Suppl. 7). – P. 101.

Polyakova L. V.¹, Gamayunova S. G.¹, Jurova P. T.²

ANALYSIS OF CORRELATIONS BETWEEN BIOCHEMICAL TRAITS, BIOMETRICAL PARAMETERS AND RESISTANCE FOR *QUERCUS ROBUR* L. TREES IN THE CULTURES OF DIFFERENT AGE

1. Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after G. M. Vysotsky

2. National Natural Park "Svyati Gory"

Oak trees (*Quercus robur* L.) from different years old cultures were examined on biochemical traits (content of protein – PR, hydrolysable tannins – HD), biometrical parameters (diameter, height) and stability to phytophagous organisms. According to negative correlation between PR and HT there were three biochemical phenotypes established. The 1-st and 2-nd phenotypes are characterized with balanced content of both PR and HT (in agreement with their negative correlation structure). The 3-rd phenotype is determined as break of these correlation structure. The trees of the 1-st biochemical phenotype appeared to be the more resistant to phytophagous damage. The most vulnerable were the trees of the 3-d biochemical phenotype.

Key words: oak (*Quercus robur* L.), resistance, biochemical indices.

Полякова Л. В.¹, Гамаюнова С. Г.¹, Журова П. Т.²

АНАЛІЗ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ МІЖ БІОХІМІЧНИМИ, БІОМЕТРИЧНИМИ ПАРАМЕТРАМИ ТА СТІЙКІСТЮ ДЕРЕВ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО В КУЛЬТУРАХ РІЗНОГО ВІКУ

1. Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

2. НПП «Святі Гори», м. Святогірськ

Дерева дуба звичайного (*Quercus robur* L.) різного віку розглядали у показниках біохімічних (вміст білку Б і гідролізуємих танинів ГТ), метамерних (висота, діаметр) та стійкості до фіто- та філофагів. На основі стійкої негативної кореляції між вмістом Б і ГТ було виділено три біохімічних фенотипи. У 1-му і 2-му фенотипах вміст Б і ГТ був збалансованим їхньою негативною кореляцією, у 3-му фенотипі збалансованість синтезу цих груп сполук була порушеною. Виявилось, що значну селективну перевагу щодо підвищеної стійкості до філофагів та ростової активності у віці близько 50 років мають дерева 1-го біохімічного фенотипу. Найбільш уразливими до пошкоджень листогризами виявилися дерева з незбалансованим кореляційною структурою вмістом Б і ГТ (3-й фенотип).

Ключові слова: дуб звичайний, стійкість, біохімічні показники.

E-mail: polyakova_lv@mail.ru

Одержано редколегією 09.09.2014