

ВЗАИМОСВЯЗЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ДУБА ОБЫКНОВЕННОГО (*QUERCUS ROBUR L.*)

Л. В. ПОЛЯКОВА, д-р биол. наук
Украинский НИИ лесного хозяйства
и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого

Вещества первичного и вторичного метаболизма в листьях дуба связаны устойчивыми корреляционными связями позитивного или негативного характера. Анализ природной популяции показал, что структура корреляций реализуется разными биохимическими генотипами деревьев, что влияет на видовой состав патогенов и насекомых, заселяющих деревья.

Ключевые слова: природная популяция, структура корреляций, коадаптивные комплексы, полусибсовое потомство.

Новый аспект в понимании роли генетического разнообразия для сохранения устойчивости насаждений отражен в работе, посвященной изучению природной и гибридной популяций тополя узколистного [14]. Было установлено, что расселение разнообразных видов вредителей на листьях деревьев не является хаотичным, а носит вполне предсказуемый характер, связанный с генетически контролируемым составом вторичных метаболитов.

Вторичные метаболиты (фенольные соединения) относятся к компонентам неспецифической защиты растений от разнообразных патогенов и вредителей, что связано с их значительной антиоксидантной активностью [11]. В лаборатории защиты леса УкрНИИЛХА в течение последних лет изучалась связь накопления различных групп фенольных соединений с устойчивостью дуба к мучнистой росе (*Microspheera alphitoides*). Вследствие повышенной вариабельности веществ вторичного обмена в дальнейшем в анализ были включены группы первичных метаболитов, что расширило возможности интерпретации взаимосвязи веществ в

устойчивых и восприимчивых к заболеванию деревьях и сеянцах [8]. Выполненный корреляционный анализ позволил улучшить понимание основ формирования биохимических коадаптивных комплексов, наследуемых деревьями [1, 4, 13].

Цель работы – изучить структуру корреляционных отношений первичных и вторичных метаболитов деревьев популяций, чтобы составить представление: о сбалансированности обменных процессов в природной популяции; о значении первичных и вторичных метаболитов в формировании генотипов, обладающих разной устойчивостью к вредителям.

Материалом для анализа служили листья деревьев и сеянцев. Как правило [14], для биохимического анализа используется выборка из 5–15 листьев дерева. Листья собирали с нижних побегов южной экспозиции кроны. В анализ включено 8–16 листьев каждого дерева. Листья собраны в первой половине июля, когда листовые пластины полностью сформированы даже у поздно распускающихся форм (07.07.2010 г.). Проанализированы образцы из насаждения лесопарковой зоны ЛП г. Харькова. В такое же время были собраны листья многовековых дубов в НПП «Святые горы» – 600-летнего, двух 300-летних и 100-летнего. Начальный уровень накопления метаболитов в распускающихся листьях, не испытавших длительного воздействия погодных условий, проанализировали в 50-летнем насаждении дуба пушистого (*Quercus pubescens L.*) (21.05.2009 г., Крым). Видовой состав вредителей и патогенов определен сотрудниками лаборатории защиты леса [7].

Содержание белка (далее Б) определяли методом осаждения амидо-черным [3], хлорофилла (далее ХЛ) – в ацетоновой вытяжке листьев [5], флавонолов (ФЛ) – по реакции с $AlCl_3$ [2], конденсированных танинов (КТ) – по реакции с ванилин- HCl [10], проантоцианидинов (ПА) – по методу [10], содержание гидролизуемых танинов (ГТ) – с ис-

Таблица 1

Корреляционная структура признаков первичного и вторичного обмена в популяциях дуба черешчатого и дуба пушистого

Популяция	ХЛ – Б	ХЛ – ФЛ	ХЛ – ГТ	ХЛ – К	Б – ГТ	Б – К
НПП «Святые горы», 64 образца, 2007–2009 гг.	0,53*	0,75*	-0,50*	-0,67*	-0,39*	-0,29*
ЛП, 64 образца, 2007–2010 гг.	0,69*	0,28*	-0,14	-0,54*	-0,34*	-0,33*
Дуб пушистый, 50 лет, май 2009 г.	0,60*	0,43*	-0,13	–	-0,38*	–
Восприимчивая группа, 36 образцов	0,40*	0,36*	0,13	–	-0,15	–
Устойчивая группа, 24 образца	0,65*	0,89*	-0,57*	–	-0,55*	–

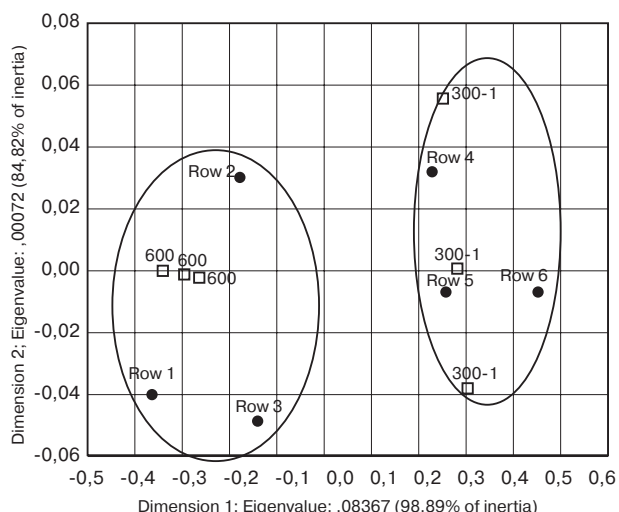


Рис. 1 – Результаты анализа соответствия биохимических фенотипов листьев 600- и 300-летних деревьев дуба черешчатого (Row1 – хлорофилл, Row2 – белок, Row3 – флавонолы, Row4 – проантоцианидины, Row5 – конденсированные танины, Row6 – гидролизуемые танины)

пользованием хроматографического метода [6]. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программ MS Excel.

В качестве стабилизированных природных популяций рассматривали насаждение дуба обыкновенного (возраст около 100 лет) лесопарковой зоны г. Харькова, где рубки ухода не проводили, многовековые деревья в НПП «Святые горы» и популяцию дуба пушистого (табл. 1)

Материалы табл. 1 показывают, что связь между содержанием отдельных первичных метаболитов ХЛ-Б, а также ХЛ и группы вторичных (ФЛ) в стабилизированных популяциях носит всегда позитивный характер на уровне значений ($r = 0,6 - 0,8$). Устойчивая отрицательная корреляция характерна для веществ первичного обмена и групп гидролизуемых (ГТ) и конденсированных (КТ) танинов ($r = -0,3 - 0,6$). Наиболее высокие значения коэффициентов корреляции всех исследованных пар компонентов оказа-

лись характерными для устойчивой к зеленой дубовой листовертке (*Tortrix viridana* L.) группы 50-летних деревьев дуба пушистого. Восприимчивая к вредителю группа отличалась более хаотичным уровнем накопления разных групп веществ, что проявилось в заметно более низких значениях коэффициента корреляции между признаками.

Деревья лесопарковой зоны г. Харькова характеризуются более низкими коэффициентами корреляции по сравнению с группой долгоживущих деревьев НПП «Святые горы». Это может указывать на то, что, чем дольше живет популяция, тем лучше сохранившиеся деревья приспособлены к среде обитания. Анализ одних и тех же деревьев в течение нескольких лет показывает, что биохимические отличия носят устойчивый характер, то есть имеют генетическую основу (рис. 1).

Как видно из рис. 1, по значениям биохимических признаков 600- и 300-летние деревья занимают разные положения в функциональном поле, концентрируясь в собственной зоне матрицы различия-сходства. Так как в данном анализе визуализируется не только сходство по заданным переменным, но и их варьирование, то наблюдаемое различие закреплено, вероятно, на генетическом уровне [9, 11]. Биохимическая характеристика деревьев лесопарковой зоны и многовековых деревьев представлена в табл. 2.

Значительные отличия уровней накопления всех групп компонентов в разных деревьях и группах хорошо укладываются в существующую корреляционную структуру признаков, в соответствии с которой, если в листьях дерева уровень первичных метаболитов выше среднего для популяции, то ему соответствует пониженный уровень вторичных метаболитов, и наоборот. Анализ природной популяции лесопарковой зоны показал, что подобие генотипов разных групп деревьев генотипу 600- или 300-летнего дерева может указывать на наличие разных коадаптивных комплексов сочетания первичных и вторичных метаболитов. Наиболее часто встречаются пропорции, свойственные устойчивым многовековым деревьям. Промежуточные варианты имеют значительные отклонения от оптимального характера взаимосвязи признаков.

Таблица 2

Содержание веществ первичного и вторичного обмена в листьях дуба черешчатого

Варианты	ХЛ	Б	ФЛ	ГТ
Генотип 600-летнего дерева – 5 деревьев	2,2 ± 0,2	8,2 ± 1,1	0,67 ± 0,04	1,43 ± 0,16
Генотип 300-летнего дерева – 7 деревьев	1,5 ± 0,05	7,2 ± 0,24	0,7 ± 0,06	1,78 ± 0,09
tst	2,6*	2,0*	–	2,1*
Промежуточный вариант – 4 дерева	1,66 ± 0,08	8,1 ± 0,86	0,63 ± 0,05	1,15 ± 0,09
600-летнее дерево	1,7 ± 0,07	9,6 ± 0,4	0,79 ± 0,03	1,62 ± 0,1
300-летнее дерево	1,26 ± 0,06	8,6 ± 0,11	0,68 ± 0,03	2,0 ± 0,12
t st	4,7**	2,4*	–	4,1**

Примечания: * – достоверно при $P < 0,05$; ** – достоверно при $P < 0,01$.

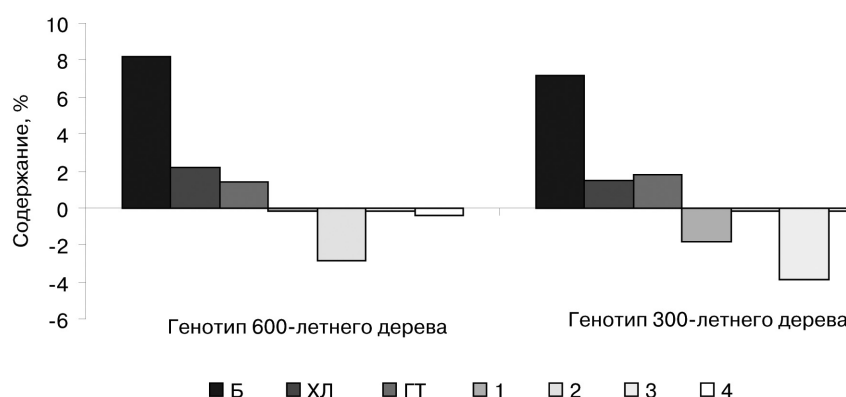


Рис. 2 – Содержание первичных (Б, ХЛ) и вторичных (ГТ) метаболитов в листьях деревьев дуба черешчатого (лесопарковая зона), характеризующихся доминированием разных видов патогенов и вредителей: 1 – мучнистая роса; 2 – сажистый грибок (*Ariosporum* sp.); 3 – пяденица обдирало (*Erannis* sp.); 4 – другие виды: орехотворка шишковидная (*Andricus foecundatrix* Fouzl.), монетовидная (*Neroterus numismalis* Hart.), войлочный клещик (*Eriophyes quercinum* Can.), скелетирующий долгоносик (*Curculio pyrrhoceras* Marsh.), листовертка боярышниковая (*Archips crataegana* Hbr.) и некоторые др.

Наблюдаемые биохимические отличия оказались связанными с разным характером биотических повреждений деревьев каждой группы (рис. 2).

Данные, представленные на рис. 2, свидетельствуют о существенных различиях групп деревьев по содержанию отдельных метаболитов и характеру повреждений патогенами и вредителями, распространенными в насаждении летом 2010 г. Деревья с повышенным уровнем накопления первичных метаболитов и пониженным – вторичных, поражались преимущественно сажистым грибком и слабо мучнистой росой. Деревья с низким уровнем первичных веществ и повышенным вторичных активно поражались мучнистой росой и были объединены пяденицей-обдирало. Деревья промежуточного типа (нарушены пропорции ХЛ и Б (табл. 2) были поражены одновременно несколькими видами патогенов и вредителей. Следовательно, корреляционная структура признаков связана с определенной сбалансированностью между синтезом веществ первичного и вторичного обмена, а образуемые ими коадаптивные комплексы влияют на видовой состав патогенов и вредителей отдельных деревьев. Вследствие вариабельности биохимических признаков, составляющей от 13 до 30%, каж-

дое дерево имеет свои уровни накопления всех групп веществ, то есть свой генотип, для которого главной характеристикой является сохранение корреляционной структуры в соотношении первичных и вторичных веществ.

Выполненный нами ранее анализ полусибсового (ПС) потомства 600- и 300-летнего деревьев [6] показал, что большая часть потомства повторяет особенности материнского дерева в плане повышенного уровня содержания первичных либо вторичных метаболитов. В последующие годы это было подтверждено (табл. 3).

Данные табл. 3 показывают, что полусибсовое потомство разных деревьев существенно отличается уровнем накопления основных групп веществ, давая представление о реальном наследовании определенных пропорций первичных и вторичных метаболитов (коадаптивных комплексов) материнских деревьев. Так как потомство каждого дерева в насаждении можно отнести к полусибсам, то оказывается, что, чем выше корреляционно сбалансированное генотипическое разнообразие деревьев, тем выше этот показатель у потомства и выше его потенциальная устойчивость к патогенам и вредителям [14].

Таблица 3

Содержание веществ первичного и вторичного обмена в листьях материнских деревьев и их полусибсового потомства (июль 2008 г.)

Варианты	ХЛ	Б	ФЛ	ГТ
600-летнее дерево	2,06 ± 0,03	10,7 ± 0,34	0,36 ± 0,03	2,2 ± 0,15
300-летнее дерево	1,6 ± 0,06	8,4 ± 0,35	0,33 ± 0,03	3,4 ± 0,18
t st	4,2**	4,7*	–	5,2**
Полусибсовое потомство 600-летнего дерева	2,9 ± 0,08	14,0 ± 0,78	0,73 ± 0,11	1,6 ± 0,1
Полусибсовое потомство 300-летнего дерева	2,7 ± 0,07	12,1 ± 0,42	0,68 ± 0,04	2,6 ± 0,14
t st	2,0*	2,2*	–	5,7**

ВИВОДИ

Сбалансированность обменных процессов в стабилизированной природной популяции определяется корреляционной структурой признаков первичного и вторичного обмена. Более тесная связь признаков выше в многовековых деревьях и деревьях насаждений, устойчивых к вредителям. Разные уровни накопления веществ в рамках корреляционной структуры образуют коадаптивные комплексы, лежащие в основе генотипических различий деревьев. Разные биохимические генотипы повреждаются, как правило, разными группами патогенов и вредителей. Источником наиболее сбалансированного накопления первичных и вторичных метаболитов в семенном потомстве, а также сохранения генетического разнообразия могут быть долгоживущие популяции вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Алтухов Ю. П.** Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов // М.: Наука, 1989. – 329 с.
2. **Беликов В. В.** Оценка содержания флавонолпроизводных в плодах *Silybum marianum* (L.) Gaerth. / В. В. Беликов // Раст. рес. – 1985. – Вып. 3. – С. 350 – 358.
3. **Бузун Г. А.** Определение белка в растениях с помощью амидо-черного / Г. А. Бузун, К. М. Джемухадзе, Л. Ф. Милешко // Физиол. раст. – 1982. – Т. 29. – С. 350 – 358.
4. **Голиков А. М.** Рост и формовая структура потомства ели европейской в зависимости от гетерогенности деревьев и условий произрастания / А. М. Голиков // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 51 – 58.
5. **Карначук Р. А.** Об активности фотосинтетического аппарата некоторых видов *Sedum* L., адаптированных к свету разного качества / Р. А. Карначук, Е. И. Венгеровская, В. М. Постовалова, Т. А. Ревина // Физиол. раст. – 1981. – Т. 28. – С. 59 – 66.
6. **Полякова Л. В.** Фенольные соединения листьев материнских деревьев и сеянцев полусибирского потомства дуба черешчатого / Л. В. Полякова, П. Т. Журова // Биологический вестник. – 2007. – Т. 11. – № 2. – С. 61 – 66.
7. **Полякова Л. В.** Биохимическое изучение дуба черешчатого в связи с разнообразием листогрызущих насекомых и патогенов, повреждающих листья / Л. В. Полякова, П. Т. Журова, Ю. А. Болтенков, С. Г. Гамаюнова // Наукова конф., присвячена 80-річчю від дня заснування УкрНДІЛГА. – Х.: УкрНДІЛГА, 2010. – С. 203 – 204.
8. **Полякова Л. В.** Биохимическая характеристика сеянцев дуба черешчатого, используемых для размножения *in vitro* / Л. В. Полякова, Е. А. Губин // Матеріали міжнар. конф. «Фактори експериментальної еволюції організмів». – К.: Логос, 2008. – Т. 5. – С. 314 – 317.
9. **Andrew R.** Marker-based Quantitative Genetics in Wild? The Heritability and Genetic correlation of Chemical Defences in *Eucalyptus* / R. Andrew, R. Peacall, J. R. Wallis, J. T. Wood, E. J. Knight, W. J. Foley // Genetics. – 2005. – V. 171. – P. 1989 – 1998.
10. **Julkunen-Tiitto R.** Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics / R. Julkunen-Tiitto // J. Agric. Food Chem. – 1985. – V. 33. – P. 213 – 217.
11. **Haviola S.** Additive genetic variation of secondary and primary metabolites in mountain birch / S. Haviola, J. Saloniemi, V. Ossypov, E. Haukioja // OIKOS. – 2006. – V. 112. – P. 382 – 391.
12. **Namkoong G.** Maintaining Genetic Diversity in Breeding for Resistance in Forest Trees / G. Namkoong // Ann. Rev. Phytopatol. – 1991. – V. 29. – P. 325 – 342.
13. **Silander J. A.** The Genetic Basis of Ecological Amplitude of *Spartina patens*. Variance and Correlation analysis / J. A. Silander // Evolution. – 1985. – V. 39, N. 5. – P. 1034 – 1052.
14. **Wing G. M.** Plant Genetics Predicts Intra-annual Variation Phytochemistry and Arthropod Community Structure / G. M. Wing, R. Wooley, K. Bandgert, R. Yung, G. Martinsen, P. Keim, B. Rehill, J. Lindroth, T. Witham // Molecular Ecology. – 2007. – V. 16. – P. 5057 – 5069.

RELATIONS OF BIOCHEMICAL TRAITS AS INDEX OF RESISTANCE OF NATURAL POPULATIONS OF QUERCUS ROBUR L.

L. V. POLYAKOVA, Dr Habil

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

Relations between content of first and second metabolites was determined with the help of Pearson's correlation. Considerable positive correlation was found between the content of different primary metabolites (chlorophyll, protein) and negative one between primary and secondary metabolites.

Analysis of old trees and natural populations show, that correlation structure is realized by different genotypes of trees. It has influence on peculiarities of foliage colonization by pathogens and insect pests. It shows, that species composition of insects and pathogens in the crowns depends on biochemical genotype of each tree.

Key words: natural population, correlation structure, co-adaptive complexes, half-sib progeny.

ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК БІОХІМІЧНИХ ОЗНАК ЯК ПОКАЗНИК СТІЙКОСТІ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО

Л. В. ПОЛЯКОВА, д-р біол. наук

Український НДІ лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

У листі дуба аналізували вміст первинних (хлорофіл, білок) і вторинних (флавоноли, таніни) груп сполук. На популяційному рівні визначали кореляції між вмістом цих метаболітів. Виявилось, що між вмістом окремих груп первинних сполук завжди існує позитивна кореляція ($r = 0,6 - 0,8$), між різними групами сполук – негативна ($r = -0,3 - 0,6$). Аналіз багатовікових дерев і природних популяцій свідчить, що кореляційна структура реалізується у деревостані різними генотипами дерев. Генотипове різноманіття у насадженні пов'язане з особливостями розселення патогенів і шкідливих комах на листі. Це свідчить, що склад патогенів і шкідників на деревах не є випадковим, а залежить від біохімічного генотипу кожного дерева.

Ключові слова: природна популяція, структура кореляцій, коадаптивні комплекси, полусибове потомство.