

УДК 581.135:582.475

ЛЕТУЧИЕ ВЕЩЕСТВА В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ С РАЗНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ В УСЛОВИЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР¹

© 2020 г. С. Р. Кузьмин^{a, b, *}, А. А. Анискина^a, Г. В. Пермякова^a

^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

^bСибирский федеральный университет, пр. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

*E-mail: skr_7@mail.ru

Поступила в редакцию 01.08.2017 г.

После доработки 01.04.2019 г.

Принята к публикации 29.01.2020 г.

Исследован качественный и количественный состав летучих веществ в хвое у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярском крае, выделенных в разные группы по степени поражения в период эпифитотий, вызванных снежным шютте в 8-летнем и ценангиевым некрозом в 23–25-летнем возрасте. Выделенные группы условно названы “устойчивые” и “неустойчивые” к данным грибным патогенам. Исследование летучих соединений в хвое у климатипов сосны проводилось в 40-летнем возрасте. Выявлено, что группа “неустойчивых” климатипов, которые по своему географическому происхождению являются южными, в здоровом состоянии отличается от “устойчивых” северных достоверно большими значениями относительных концентраций ряда летучих веществ, среди которых наибольшее содержание имеют Δ^3 -карен и камфен. Северные климатипы отличаются от южных более высоким содержанием вещества с наибольшей относительной концентрацией – α -пинена, а также других веществ: кариофиллена, лимонена и α -куббена. По компонентному составу в газовой фазе выделяется самый северный климатип – печенгский, у 40% деревьев которого обнаружено редко встречаемое в эксперименте вещество – β -фарнезен. Исследование эфирного масла в хвое показало наименьшее количество веществ у “неустойчивого” сузунского климатипа, а наибольшее разнообразие выявлено у кандалакшского и долонского, представляющих разные группы устойчивости.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, географические культуры, грибные патогены, устойчивость, летучие вещества, хвоя.

DOI: 10.31857/S0024114820030079

В исследованиях, посвященных летучим соединениям, выделяемым хвойными растениями, большое внимание уделяется оценке совместного влияния экологической и генетической составляющей на состав и концентрацию компонентов (Полтавченко, Рудаков, 1973; Чудный, 1979; Пентегова и др., 1987; Manninen et al., 2002; Tammela et al., 2003; Li et al., 2008). Высокая географическая изменчивость содержания компонентов показана при исследовании количественного состава терпентинных масел сосны обыкновенной в географических культурах на территории Московской области (Чудный, Проказин, 1973). Исследования летучих веществ в хвое сосны обыкновенной

в разных природных лесорастительных условиях в Сибири позволили установить высокую индивидуальную изменчивость соотношения монотерпеновых углеводородов (Степень, 2000) и достоверные межпопуляционные различия по качественному и количественному составу терпеноидов (Тихонова и др., 2012; Тихонова и др., 2014). По литературным данным, летучие вещества, выделяемые хвоей деревьев, связаны с их устойчивостью к грибным патогенам. У деревьев, пораженных грибными патогенами, отмечается увеличение содержания в хвое Δ^3 -карена и мирцена (Чернодубов, Дерюжкин, 1990; Nerg et al., 1994). На связь между содержанием летучих веществ в составе терпентинных масел и усыханием деревьев в результате воздействия корневой губки указывают исследования В.В. Тараканова с соавт. (2012). Ранее по исследованиям естественных на-

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (16-05-00496) и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности (16-44-243031).

саждений и плюсовых деревьев сосны обыкновенной в Финляндии (Muona et al., 1986) сделан вывод, что состав монотерпенов в хвое и древесине находится под строгим генетическим контролем. Проводились сравнительные исследования монотерпенов в хвое и древесине у семи происхождений из Финляндии и двух — из Эстонии, произрастающих на одном участке (Manninen et al., 2002). Они уже приблизились к тестированию происхождений, но не имели широкого географического охвата. Оценка эмиссии летучих веществ, проводимая по широтному градиенту (van Meeningen et al., 2016), показала, что для понимания влияния генетической изменчивости и экологических факторов на модель эмиссии исследований в настоящее время недостаточно.

В связи с этим изучение особенностей компонентного состава летучих веществ у климатических экотипов (далее — климатипов или происхождений) сосны обыкновенной в географических культурах в Средней Сибири представляет особый интерес, так как позволяет оценить их генетическую реакцию на воздействие экологических факторов, в том числе биотического характера, что является актуальным при отборе перспективных климатипов для лесовыращивания. Эпифитотии, вызываемые грибными патогенами, являются экологическим стрессом, влияющим на рост и сохранность деревьев.

Целью данной работы послужило выявление особенностей качественного и количественного состава летучих веществ у климатипов сосны обыкновенной, тестируемых в географических культурах в Богучанском лесничестве Красноярского края, в связи с разной устойчивостью к грибным патогенам, выявленной в период эпифитотий.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Регулярный фитопатологический мониторинг географических культур сосны обыкновенной в Богучанском лесничестве Красноярского края позволил выявить климатипы с разной степенью поражения хвои в результате возникших естественным путем заболеваний, вызванных снежным шютте (*Phacidium infestans* Karst.) и ценангиевым некрозом (*Cenangium abietis* [Pers] Rehm.). Снежное шютте наблюдалось в возрасте 8 лет (1982 г.), ценангиевый некроз — в 23–25-летнем возрасте (1997–1999 гг.) На основании степени поражения хвои и доли поврежденных деревьев были выделены группы климатипов, условно названные “устойчивые” и “неустойчивые” к данным грибным патогенам. Далее в тексте климатипы сосны, относящиеся к разным группам, называются устойчивыми и неустойчивыми. Критерием определения климатипов в группу устойчивых было наличие менее 10% сильно поврежденных деревьев в

результате снежного шютте и ценангиевого некроза в период эпифитотии. К сильно поврежденным деревьям относили те, у которых было поражено более 50% хвои и почек в кроне. Среднее повреждение охватывало от 20 до 50% хвои, слабое — менее 20% хвои в кроне дерева. Степень повреждения хвои у климатипов сосны и морфология хвои подробно описаны ранее (Kuzmina, Kuzmin, 2008; Кузьмина, Кузьмин, 2009; Кузьмин, Кузьмина, 2015). Результаты исследований фитопатологического состояния сосны в географических культурах в период перенесенных эпифитотий послужили моделью для оценки состава и концентраций летучих веществ у климатипов сосны, рассматриваемых в наших исследованиях как условно устойчивые и неустойчивые в период возможных в будущем эпифитотий.

Исследования летучих соединений в хвое сосны в географических культурах проводились в 40-летнем возрасте (2016 г.). В качестве устойчивых климатипов были взяты: печенгский и кандалакшский из Мурманской области, пинежский из Архангельской области, богучанский и енисейский из Красноярского края и усть-кутский из Иркутской области. В качестве неустойчивых отобраны: долонский из Семипалатинской области Казахстана, чемальский из республики Алтай, боровлянский из Алтайского края, балгазынский из Тывы и сузунский из Новосибирской области. Характеристика мест происхождения и сведения о степени повреждений снежным шютте и ценангиевым некрозом представлены в табл. 1.

Сбор образцов хвои для анализа летучих веществ, выделяемых твердой хвоей (газовая фаза), проводился 25 июня 2016 г. Собиралась 2–3-летняя хвоя со всех сторон побега первого порядка нижней части кроны с юго-западной стороны дерева. Особенностью методики сбора является моментальное помещение нарезанной хвои в герметически закрываемые виалы в полевых условиях, что позволяет минимизировать потерю качества и искажение получаемых результатов. На момент сбора образцов хвои географические культуры были в здоровом состоянии. Общее число исследованных деревьев для группы устойчивых климатипов составило 55, для неустойчивых — 60 шт. Средняя выборка для климатипа составила 10 деревьев. Отбор проводился с деревьев, имеющих средние для каждого климатипа морфологические характеристики и находящихся в средних рядах с одинаковыми условиями освещенности и площадью питания. Для получения эфирного масла хвоя отбиралась в тот же день, что и для газового анализа. В этом случае сбор 2–4-летней хвои со всех ветвей разного порядка из 1–2 мутков из нижней части кроны осуществлялся с 50 деревьев у каждого из семи климатипов: кандалакшского, пинежского, богучанского, енисейского, сузунского, чемальского и долонского. Согласно литературным

Таблица 1. Характеристика мест происхождения и доля деревьев у климатипов, поврежденных снежным шютте и ценангиевым некрозом, в географических культурах в Богучанском лесничестве Красноярского края

Название климатипа	Северная широта, °	Лесорастительный пояс (Коротков, 1994)	Доля деревьев, с повреждениями разной степени тяжести, %			
			снежное шютте		ценангиевый некроз	
			сильная	средняя и слабая	сильная	средняя
Устойчивые к патогенам						
Печенгский	69.67	Лесотундра	0	25	1	79
Кандалакшский	67.00	Северная тайга	1	17	2	39
Пинежский	64.75	Северная тайга	1	56	5	10
Богучанский	58.65	Южная тайга	2	33	8	19
Енисейский	58.33	Южная тайга	1	14	0	8
Усть-Кутский	56.83	Подтайга	3	11	2	8
Неустойчивые к патогенам						
Сузунский	53.83	Лесостепь	19	58	36	23
Боровлянский	52.70	Лесостепь	54	36	39	31
Чемальский	51.47	Подтайга	49	42	60	15
Балгазынский	51.00	Горная тайга	7	28	59	27
Долонский	50.67	Степь	62	19	53	32

данным (Ефремов, Зыкова, 2013), сезонная динамика содержания эфирного масла в древесной зелени сосны и других видов хвойных показала снижение его доли к абсолютно сухой массе в июне–июле. Поэтому при сравнении данных между климатипами в период минимальной концентрации масла мы учитывали этот факт.

Качественное и количественное определение компонентного состава летучих соединений в образцах хвои проводилось на хромато-масс-спектрометре “Agilent 5975C-7890A” (США). Хромато-масс-спектрометрическое исследование выполнено на базе КРЦКП ФИЦ КНЦ СО РАН. Подробное описание технической части прибора, метода работы с твердыми образцами хвои и метода идентификации компонентов приведены в работе И.В. Тихоновой с соавт. (2012). При работе с жидкими образцами использовался автоматический пробоотборник “Agilent 7683”. Основные характеристики сходны с методом для твердых образцов. Подъем температуры с 200 до 280°C проводился со скоростью 20°C мин⁻¹. Объем вводимой пробы – 0.2 мкл. Достоверность различий оценивалась дисперсионным анализом с применением апостериорного теста Тьюки для неодинаковых выборок, также использовался непараметрический критерий Манна–Уитни. Для оценки коэффициента корреляции использовалась двусторонняя значимость. Статистическая обработка проведена с использованием пакета программ STATISTICA 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование компонентного состава летучих веществ в хвое климатипов сосны выявило 64 вещества: 60 обнаружены в газовой фазе, 49 – в эфирном масле. Из них по 18 веществам, обнаруженным в газовой фазе, установлены значимые различия между устойчивыми и неустойчивыми климатипами, поэтому только они представлены в табл. 2. Большая часть этих веществ имеет небольшую концентрацию, менее 1%. Эти вещества у некоторых климатипов в эфирном масле не встречаются. Различия между группами климатипов с разной устойчивостью отмечаются в эфирном масле по двум летучим соединениям. По относительным концентрациям кариофиллена и лимонена устойчивые климатипы имеют достоверно большие значения. Одним из нестабильно встречающихся веществ у климатипов является фитол. В газовой фазе он обнаружен у единичных деревьев неустойчивых климатипов – чемальского и у половины исследуемых деревьев балгазынского. Значительно чаще фитол с более высокими концентрациями, чем у вышеназванных происхождений, встречается у 60–73% деревьев печенгского и кандалакшского климатипов, выделенных в группу устойчивых.

Самым бедным по разнообразию веществ в эфирном масле оказался неустойчивый сузунский климатип: у него отсутствует 18 из 49 выявленных веществ. Самыми богатыми по составу

Таблица 2. Различия между группами климатипов по концентрации летучих веществ

Вещество	Устойчивые климатипы				Неустойчивые климатипы			
	газовая фаза		эфирное масло		газовая фаза		эфирное масло	
	x_{cp}	<i>C.V.</i>	x_{cp}	<i>C.V.</i>	x_{cp}	<i>C.V.</i>	x_{cp}	<i>C.V.</i>
α -пинен	52.59*	19	27.27	8	40.55	31	25.82	20
Δ^3 -карен	4.751	144	4.395	48	13.18*	63	8.729	27
Камфен	4.672	28	2.780	14	5.713*	29	2.955	23
Кариофиллен	1.797**	45	4.772*	10	1.482	47	3.266	27
β -мирцен	1.445	34	0.913	7	1.727*	24	0.863	27
Трициклен	1.292	30	0.646	15	1.536*	28	0.727	17
Терпинолен	0.610	96	0.446	32	1.299*	52	н	н
Лимонен	1.199**	51	1.256**	28	0.966	33	0.782	35
α -кубебен	0.093**	56	0.444	15	0.074	64	0.395	8
Сабинен	0.135	160	н	н	0.414*	72	0.200	25
β -бурбонен	0.113	60	0.317	20	0.154**	55	0.332	21
Δ -кадиол	0.034	71	0.304	11	0.047**	70	н	н
Борнеол	0.111	94	н	н	0.208**	91	н	н
τ -терпинен	0.086	80	н	н	0.183*	49	н	н
α -туйен	0.110	79	н	н	0.147*	46	н	н
α -терпинен	0.056	91	н	н	0.122*	51	н	н
α -фелландрен	0.027	63	н	н	0.047*	38	н	н
2-ундеканон	0.021	100	н	н	0.032**	93	н	н

* Высокий уровень значимости достоверно более высоких значений ($p < 0.001$). ** Низкий уровень значимости достоверно более высоких значений ($p < 0.05$). Примечание. x_{cp} — средние концентрации летучих веществ; *C.V.* — коэффициент вариации, %; н — не обнаружено у одного или нескольких климатипов в группе.

являются контрастные по географическому происхождению климатипы — кандалакшский и долонский, у которых отсутствуют только по четыре вещества. Редко встречаемыми веществами являются эвкалиптол, обнаруженный в газовой фазе у одного дерева енисейского климатипа (0.027%), и β -фарнезен, обнаруженный в газовой фазе у 40% исследуемых деревьев самого северного — печенгского климатипа; концентрации этого вещества по деревьям варьируют от 0.024 до 0.053%. Камфора — терпеноид, который полностью отсутствует у печенгского климатипа, а также у некоторых деревьев остальных климатипов, за исключением боровлянского, у которого концентрация камфоры по деревьям варьирует от 0.036 до 0.058%. Предполагаем, что выявленные различия по встречаемости веществ у климатипов связаны в первую очередь с их генетическими особенностями, сформированными в местах происхождения климатипов сосны.

Исследование концентраций монотерпенов, по которым отмечаются различия между группой устойчивых и неустойчивых климатипов, показало наибольшую относительную концентрацию от общего количества веществ у α -пинена и Δ^3 -каре-

на (табл. 2). Анализ концентраций этих веществ в связи с географическим местом происхождения климатипов (широтой) выявил, что у южных происхождений отмечается увеличение концентрации Δ^3 -карена и уменьшение концентрации α -пинена относительно северных климатипов. Согласно фитопатологическому мониторингу в период эпифитотий, примерно 15 и 30 лет назад, все северные климатипы по степени повреждения хвои в кроне деревьев были выделены в группу устойчивых, а все южные — в группу неустойчивых. На рисунке 1 климатипы расположены в порядке уменьшения географической широты и возрастания суммы температур $>10^\circ\text{C}$ в местах их происхождения. С этим климатическим параметром отмечаются противоположные по знаку корреляционные связи средней концентрации α -пинена ($r = -0.77$; $p < 0.001$) и Δ^3 -карена ($r = 0.76$; $p < 0.001$). Уменьшение концентрации Δ^3 -карена и увеличение концентрации α -пинена у климатипов, расположенных на рис. 1 постепенно с севера на юг (по результатам нашего анализа), подтверждают исследования летучих веществ в хвое и древесине, проведенные ранее другими исследователями в естественных условиях в географических культу-

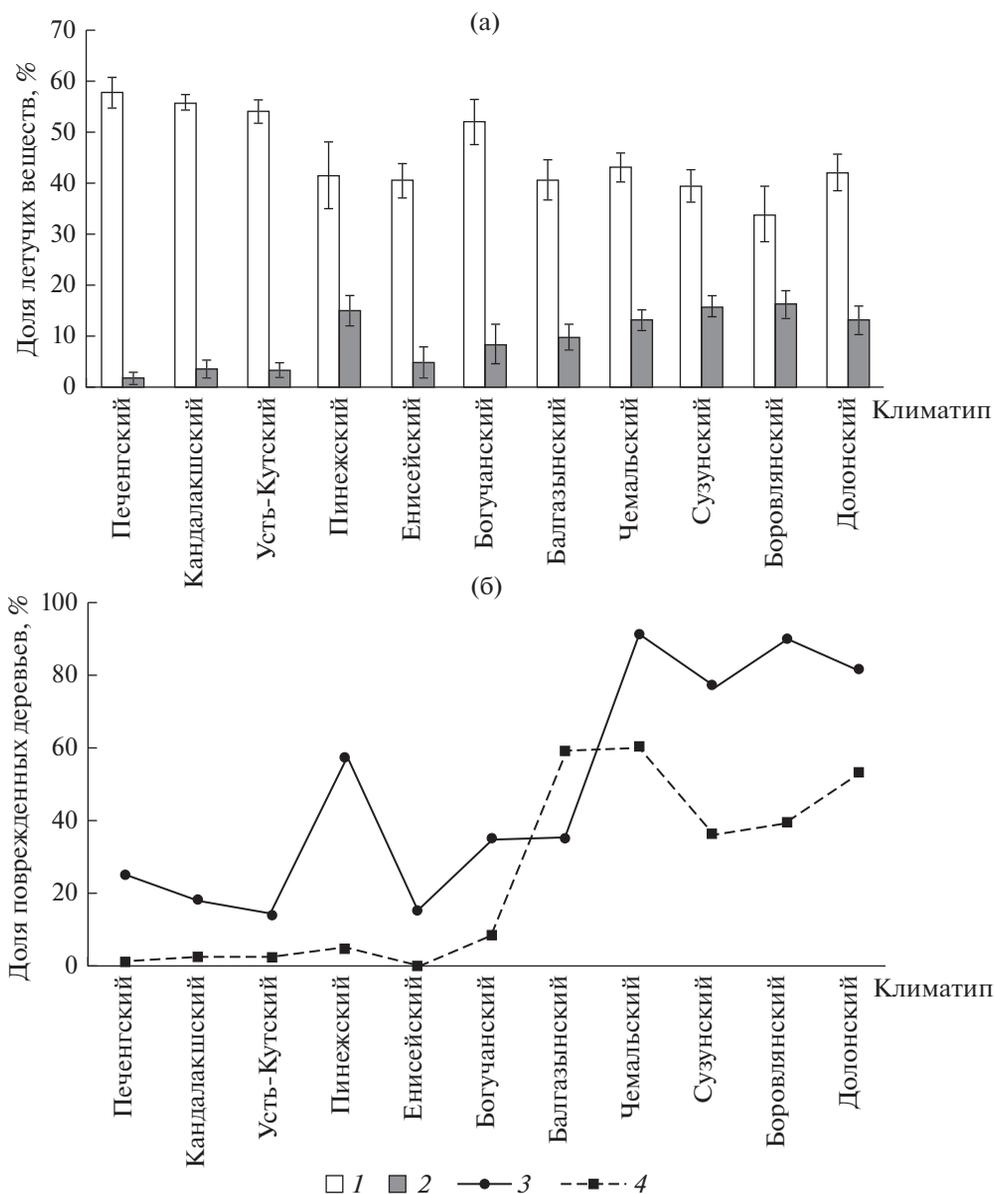


Рис. 1. Доля (%) α -пинена (1) и Δ^3 -карена (2) от общего количества летучих веществ в хвое (а), и общая доля поврежденных деревьев в результате снежного шютте (3) и доля сильно поврежденных деревьев в результате ценангиевого некроза (4) (б) у климатипов (сумма температур места происхождения $>10^\circ\text{C}$: печенгского – 680, кандалакшского – 1094, усть-кутского – 1168, пинежского – 1242, енисейского – 1508, богучанского – 1593, балгазынского – 1784, чемальского – 1975, сузунского – 1986, боровлянского – 2368, долонского – 2570; планки погрешностей – стандартная ошибка).

рах и тестовых объектах в европейской части ареала сосны обыкновенной (Чудный, Проказин, 1973; Nerg et al., 1994; Manninen et al., 2002).

В ходе работы проведен корреляционный анализ между разной степенью поражения грибными патогенами у климатипов сосны и выявленными относительными концентрациями летучих веществ. В анализе использованы общая доля поврежденных деревьев по каждому заболеванию и доля деревьев с сильной степенью поражения хвои в кроне от снежного шютте и ценангиевого некроза.

Такой подход позволил получить дополнительную информацию для сравнительного анализа устойчивых и неустойчивых климатипов с учетом внутрипопуляционной изменчивости степени повреждения ассимиляционного аппарата и концентрации летучих веществ у сосны в географических культурах.

Наиболее тесная связь обнаружена между общей долей деревьев, поврежденных в результате снежного шютте, и концентрациями летучих веществ. Самые высокие и достоверные значения

($p < 0.001$) коэффициентов корреляции у этого заболевания выявлены с монотерпенами: τ -терпином, сабиненом, α -терпином, α -фелландреном и терпиноленом ($r = 0.86-0.93$), с меньшим уровнем значимости ($p < 0.01-0.05$) отмечается связь этих летучих веществ с долей деревьев, сильно поврежденных ценангиевым некрозом ($r = 0.63-0.82$). Достоверные корреляции выявлены между общей долей поврежденных деревьев в результате снежного шютте и средней концентрацией α -пинена и Δ^3 -карена: для α -пинена связь отрицательная ($r = -0.67$; $p < 0.05$), а для Δ^3 -карена она положительная ($r = 0.90$; $p < 0.001$). Достоверные связи отмечаются по этим монотерпенам и с долей сильно поврежденных деревьев в результате ценангиевого некроза ($r = -0.60$; $p < 0.05$ и $r = 0.78$; $p < 0.001$ соответственно) (рис. 1).

Таким образом, полученные достоверные корреляции показывают, что выявленные концентрации проанализированных летучих веществ могут быть косвенно связаны с устойчивостью климатипов к рассматриваемым в работе грибным патогенам. К этой категории можно отнести и монотерпеновый спирт – борнеол, имеющий значимую корреляцию с долей сильно поврежденных деревьев снежным шютте ($r = 0.79$; $p < 0.01$) и ценангиевым некрозом ($r = 0.68$; $p < 0.05$) (рис. 2). Различия по средней концентрации τ -терпинена между группой устойчивых и неустойчивых климатипов значимы как по дисперсионному анализу, так и по критерию Манна–Уитни ($p < 0.001$): в среднем у деревьев неустойчивых климатипов относительные концентрации этого монотерпена в два раза выше по сравнению с устойчивыми.

В ходе анализа выявлены вещества, у которых связь отмечается с двумя заболеваниями, но большие значения коэффициента корреляции отмечаются с ценангиевым некрозом. Например, между долей деревьев с сильной степенью повреждения снежным шютте и ценангиевым некрозом с одной стороны, и концентрациями камфена, трициклена и β -мирцена с другой, связь выражается коэффициентами корреляции, составляющими в первом случае $r = 0.68-0.69$, а во втором $r = 0.70-0.81$ ($p < 0.05-0.01$) (рис. 3). По остальным веществам достоверные корреляционные связи отмечаются только с одним из видов заболевания. Так, доля сильно поврежденных снежным шютте деревьев имеет значимую положительную корреляцию с концентрациями α -туйена и борнилацетата ($r = 0.69-0.76$ при $p < 0.05-0.01$). Доля сильно поврежденных деревьев в результате ценангиевого некроза имеет существенную корреляцию с концентрациями 2-ундеканона и кадин-3,5-диена ($r = 0.61-0.65$; $p < 0.05$).

Среди выявленных летучих веществ выделяются некоторые сесквитерпены, концентрации которых имеют значимые корреляционные связи

с долей поврежденных деревьев сильной и средней степени тяжести в результате ценангиевого некроза. К ним относятся: α -кубебен ($r = -0.85$; $p < 0.001$), α -копаен, аромандрен и эудесма-4(14),11-диен ($r = -0.64...-0.69$; $p < 0.05$). Самые устойчивые к этому патогену – енисейский и усть-кутский, эти климатипы отличаются от остальных достоверно ($p < 0.05$) наибольшими значениями концентраций по этим сесквитерпенам. Например, по α -кубебену усть-кутский климатип имеет достоверно большие концентрации, чем кандалакшский и балгазынский, по α -копаену енисейский климатип имеет большие концентрации, чем кандалакшский, печенгский, чемальский, балгазынский и долонский, по аромандрену и эудесма-4(14),11-диену енисейский климатип отличается от кандалакшского, печенгского и балгазынского. Вероятно, что высокие значения концентрации целой группы сесквитерпенов у усть-кутского и енисейского климатипов способствовали повышению их устойчивости к ценангиевому некрозу (табл. 1). У северных климатипов – кандалакшского и печенгского меньшие значения концентраций целого ряда сесквитерпенов компенсируются наибольшими значениями концентраций α -пинена.

Причиной различий между климатипами, принадлежащими к одной группе по устойчивости к патогенам, могут быть генетические особенности климатических экотипов, обусловленные климатическими и экологическими факторами в местах их происхождения. Например, по терпинолену пинежский климатип из северной тайги Архангельской области достоверно отличается от печенгского климатипа из лесотундры Мурманской области большим значением концентрации. Эти данные дополняются и результатами повышенной концентрации Δ^3 -карена в масле у пинежского климатипа (7.104%) по сравнению с остальными устойчивыми климатипами (2.204–4.894%). При участии пинежского климатипа в выборке по эфирному маслу различие между устойчивыми и неустойчивыми климатипами отсутствует, однако при исключении данных по пинежскому климатипу неустойчивые климатипы достоверно отличаются большим средним значением содержания Δ^3 -карена в эфирном масле по сравнению с устойчивыми. Объяснением этого может быть то, что у пинежского относительно других устойчивых климатипов отмечается наибольшая доля (56%) деревьев с повреждениями хвои слабой и средней тяжести в результате снежного шютте (табл. 1). В пределах кроны деревьев повреждения хвои носили слабый характер, что выражалось в пожелтении около 20% хвои. Сильных повреждений у печенгского климатипа не отмечалось, поэтому он был отнесен к группе устойчивых. В связи с этим можно отметить, что даже слабая степень повреждения хвои снежным

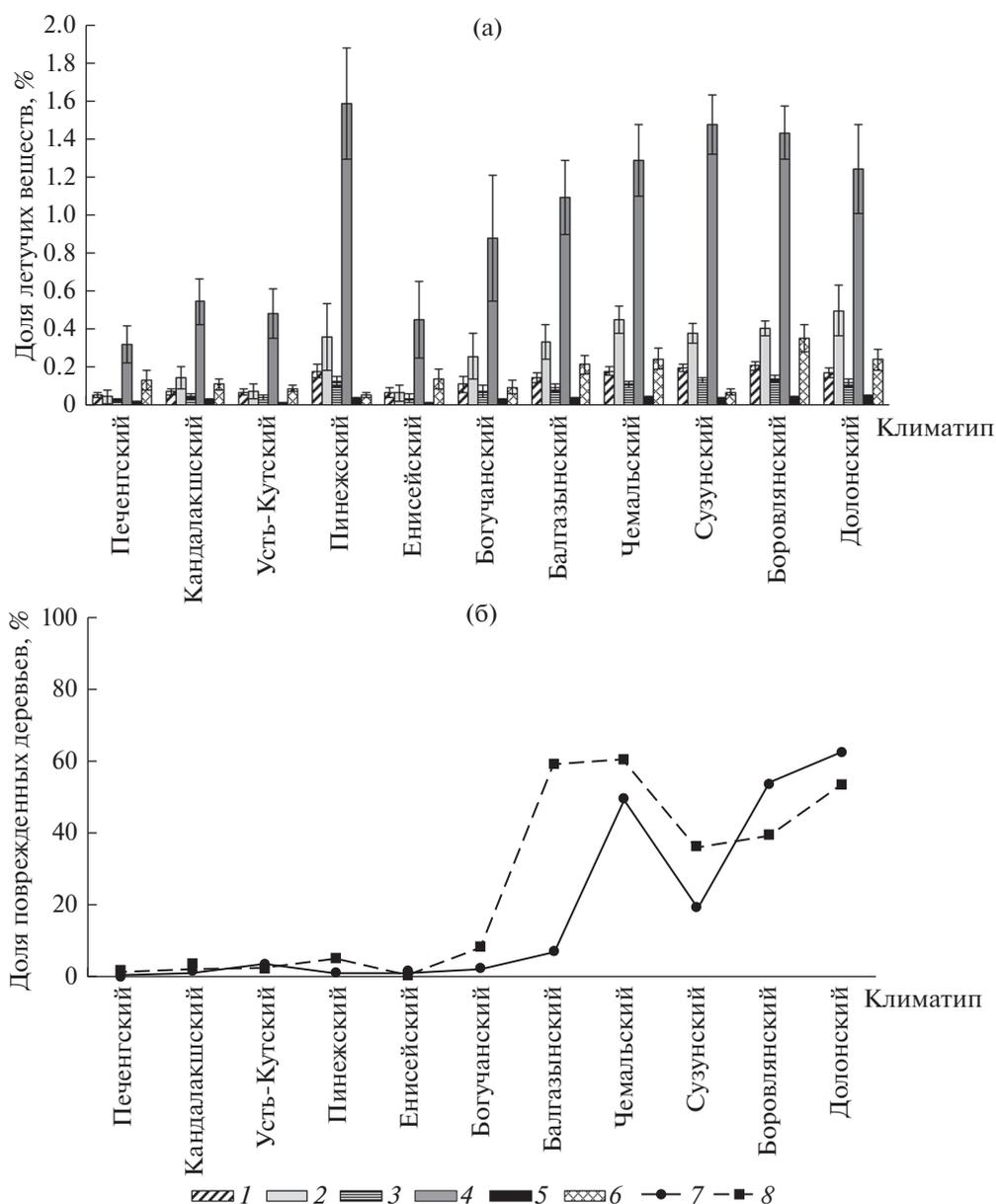


Рис. 2. Доля (%) τ -терпинена (1), сабинена (2), α -терпинена (3), терпинолена (4), α -фелландрена (5) и борнеола (6) от общего количества летучих веществ в хвое (а), и доля сильно поврежденных деревьев в результате снежного шюitte (7) и ценангиевого некроза (8) (б) у климатипов.

шюitte отличает климатип от неповрежденных деревьев увеличением концентрации некоторых летучих соединений. Например, в группе неустойчивых сузунский климатип, имея низкую долю деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом (59%) по сравнению с остальными неустойчивыми (70–86%), достоверно отличается меньшими концентрациями камфена, борнилацетата, трициклена от других представителей группы – балгазынского и долонского.

Кластерный анализ, проведенный методом Варда по 16 летучим веществам с концентрациями по деревьям 0.008–7%, по которым были получены достоверные различия между группами при анализе в газовой фазе, показал разделение климатипов на два кластера. В первый вошли четыре неустойчивых климатипа (балгазынский, долонский, чемальский, боровлянский). Все они с юга ареала сосны и представляют сосну “кулундинскую” по Л.Ф. Правдину (1964). Во втором кластере представлены устойчивые климатипы и сузунский климатип. Как отмечалось выше, сре-

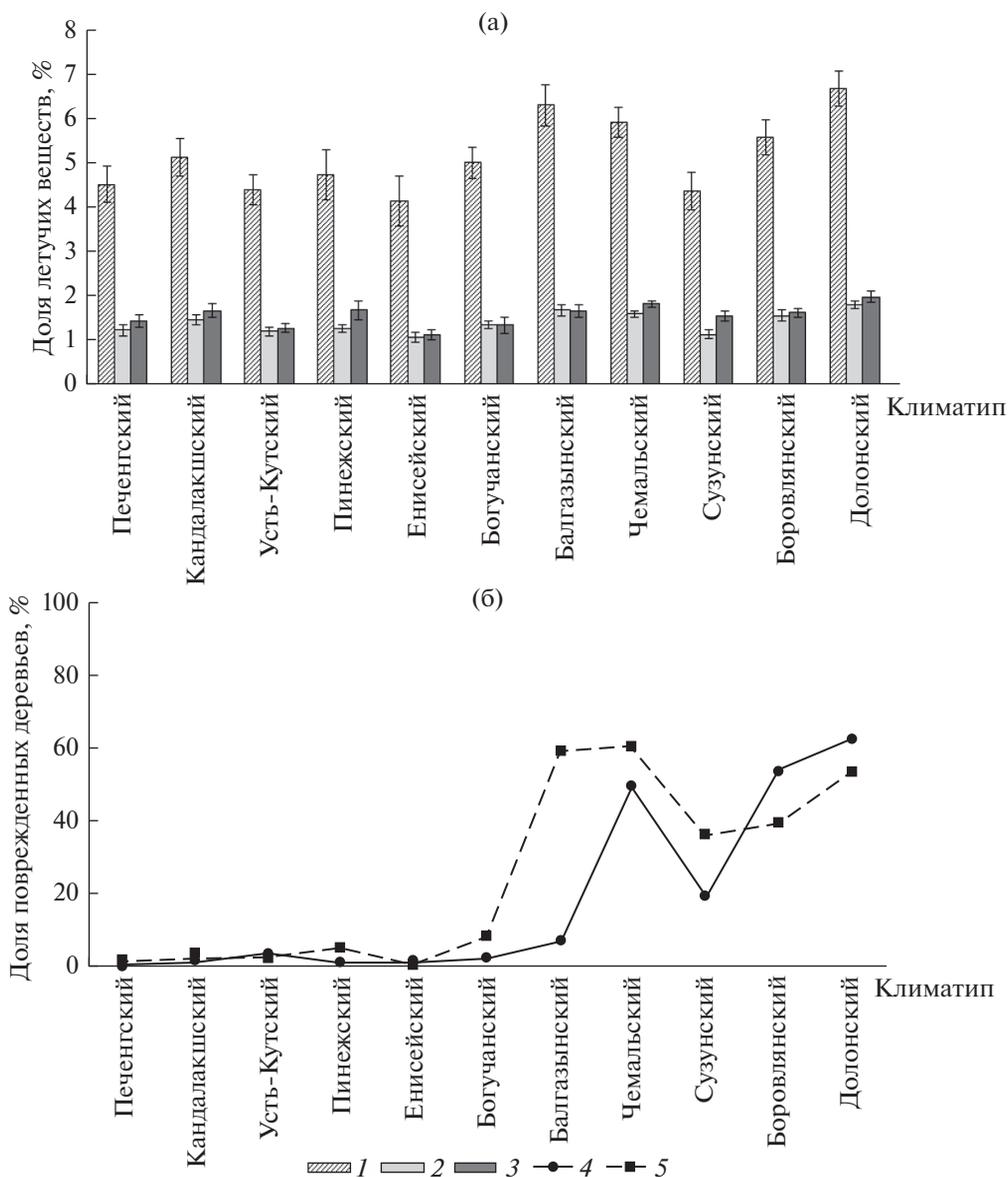


Рис. 3. Доля (%) камфена (1), трициклена (2) и β-мирцена (3) от общего количества летучих веществ в хвое (а), и доля сильно поврежденных деревьев в результате снежного шотте (4) и цанангиевого некроза (5) у климатипов (б).

ди неустойчивых климатипов сузунский отличается наименьшей повреждаемостью цанангиевым некрозом (табл. 1). Кластерный анализ подтверждает наличие отличительных особенностей по концентрации летучих соединений у климатипов сосны обыкновенной, различающихся географическим местом происхождения и устойчивостью к снежному шотте и цанангиевому некрозу.

Таким образом, результаты исследований показывают, что выявленные разные концентрации летучих веществ у северных и южных климатипов являются их генетическими особенностями и могут быть показателями устойчивости к грибным патогенам. Относительно высокая концентрация Δ³-карена, выявленная у южных климатипов, и

α-пинена – у северных, согласуется с литературными данными, указывающими на подобное соотношение α-пинена и Δ³-карена у контрастных по географическому происхождению популяций и наследование этого соотношения (Nerg et al., 1994). Разная устойчивость климатипов сосны к снежному шотте и цанангиевому некрозу, помимо их химических особенностей, определяется и другими биологическими свойствами, генетически закрепленными у потомств каждого климатипа в местах происхождения (в материнских насаждениях) и разной их реакцией на климатические и экологические факторы в пункте испытания (в Богучанском лесничестве). Важное значение в период развития и распространения болезней имеют

физиологические, фенологические и морфолого-анатомические особенности климатипов, показанные ранее при исследовании хвои (Пахарькова и др., 2014; Кузьмин, Кузьмина, 2015). По всем этим показателям климатипы из северных районов ареала сосны имеют преимущество перед климатипами из южных. Северные климатипы отличаются меньшей глубиной физиологического покоя, более ранним (на 7–10 дней) формированием хвои и более выгодными с точки зрения защитных функций ее морфолого-анатомическими показателями. Относительно высокие концентрации Δ^3 -карена и других веществ, выявленные в эксперименте у южных климатипов, вероятно компенсируют их более уязвимые особенности ассимиляционного аппарата (большая поверхность хвои с большим числом устьиц на единицу длины и др.). В связи с этим можно отметить, что при оценке потенциальной устойчивости сосны, особенно в искусственных насаждениях, помимо концентрации летучих веществ необходимо учитывать место происхождения и другие биологические характеристики.

Заключение. Выявленные в хвое в газовой фазе различия между климатипами по компонентному составу летучих веществ связаны с их разным географическим происхождением и устойчивостью к грибным патогенам. Устойчивые к снежному шютте и ценангиевому некрозу северные климатипы — кандалакшский из северной тайги и печенгский из лесотундры в пункте испытания отличаются большей встречаемостью фитола и наличием у печенгского β -фарнезена. Исследование эфирного масла показало наименьшее количество летучих веществ у сузунского климатипа из лесостепной зоны Западной Сибири. Наибольшее разнообразие веществ выявлено у кандалакшского и долонского климатипов, представляющих противоположные по географическому и климатическому факторам условия происхождения.

Определение концентрации летучих веществ в газовой фазе выявило достоверные различия по 18 из них между устойчивыми и неустойчивыми климатипами. Значительные различия отмечаются по двум веществам с наибольшими концентрациями — α -пинену и Δ^3 -карену. Северные устойчивые климатипы сосны отличаются относительно большим содержанием α -пинена и меньшим — Δ^3 -карена, их соотношение в среднем составляет 11 : 1. Концентрация α -пинена у южных неустойчивых климатипов по отношению к устойчивым значительно меньше, но содержание Δ^3 -карена увеличивается, и их соотношение составляет 3 : 1. Выявленное соотношение концентраций у северных устойчивых и южных неустойчивых климатипов к грибным патогенам в пределах пункта испытания является наследственной особенностью этих климатипов.

Анализ концентрации летучих веществ у климатипов сосны, в зависимости от предполагаемых поражений грибными инфекциями в период возможных эпифитотий, показал, что климатипы с сильной степенью и большой долей пораженных растений имеют относительно более высокие концентрации только у половины летучих веществ, выявленных в газовой фазе: Δ^3 -карена, камфена, α -терпинена, τ -терпинена, сабинена, терпинолена, α -феландрена, трициклена, β -мирцена.

Высокие значения концентраций значительной группы сесквитерпенов, обнаруженных у усть-кутского и енисейского климатипов из южной тайги Сибири, способствовали повышению их устойчивости к ценангиевому некрозу. При этом меньшие значения концентраций целого ряда сесквитерпенов у самых северных климатипов — печенгского из лесотундры и кандалакшского из сверной тайги компенсируются наибольшими значениями концентраций α -пинена.

Компонентный и количественный состав летучих соединений климатипов сосны обыкновенной связан с их генетическими особенностями, сформированными под действием климатических и экологических факторов в местах происхождения, и оказывающими влияние на устойчивость климатипов сосны к грибным патогенам в пункте испытания. Выявленные концентрации летучих веществ у климатипов сосны могут являться дополнительными показателями их устойчивости к снежному шютте и ценангиевому некрозу. Результаты исследований будут использованы при отборе перспективных климатипов в географических и испытательных культурах сосны обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ефремов А.А., Зыкова И.Д. Компонентный состав эфирных масел хвойных растений Сибири. Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2013. 132 с.
- Коротков И.А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР / Углерод в экосистемах лесов и болот России: под ред. Алексеева В.А. и Бердси Р.А. Красноярск: Изд-во ВЦ СО РАН, 1994. С. 12–47.
- Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. Морфологические особенности хвои у сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным болезням // Экология. 2015. № 2. С. 156–160.
- Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р. Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI. № 1. С. 76–81.
- Пахарькова Н.В., Кузьмина Н.А., Кузьмин С.Р., Ефремов А.А. Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах // Сибирский экологический журнал. 2014. № 1. С. 107–113.

- Пентегова В.А., Дубовенко Ж.В., Ралдугин В.А., Шмидт Э.Н. Терпеноиды хвойных растений. Новосибирск: Наука, 1987. 97 с.
- Полтавченко Ю.А., Рудаков Г.А. Эволюция биосинтеза монотерпенов в сем. Сосновых // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 4. С. 481–493.
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Степень Р.А. Хемотипы красноярской популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Сибирский экологический журн. 2000. № 6. С. 705–709.
- Тараканов В.В., Ткачев А.В., Кальченко Л.И., Ефимов В.М., Роговцев Р.В. Изменчивость состава терпентинных масел хвои и устойчивость клоновых плантаций и географических культур сосны в Западной Сибири // Интер-экспо ГЕО-Сибирь. 2012. Т. 4. С. 115–122.
- Тихонова И.В., Анискина А.А., Лоскутов С.Р. Коррелированность содержания легколетучих соединений хвои в популяционных выборках сосны обыкновенной на юге Сибири // Экология. 2014. № 4. С. 257–264.
- Тихонова И.В., Анискина А.А., Мухортова Л.В., Лоскутов С.Р. Индивидуальная изменчивость состава летучих выделений хвои сосны обыкновенной в популяциях Хакасии и Тувы // Сибирский экологический журн. 2012. № 3. С. 397–404.
- Чернодубов А.И., Дерюжкин Р.И. Эфирные масла сосны: состав, получение, использование. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1990. 112 с.
- Чудный А.В. Структура популяций сосны обыкновенной в разных экологических условиях (на примере биосинтеза монотерпенов) // Экология. 1979. № 1. С. 37–42.
- Чудный А.В., Проказин Е.П. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 4. С. 481–493.
- Kuzmina N.A., Kuzmin S.R. Intraspecific response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to pathogens in a provenance trial in Middle Siberia // Eurasian J. Forest Research. 2008. V. 11. Issue 2. P. 51–59.
- Li D.W., Shi Y., He X.Y., Chen W., Chen X. Volatile organic compound emissions from urban trees in Shenyang, China // Botanical Studies. 2008. № 49. P. 67–72.
- Manninen A.M., Tarhanen S., Vuorinen M., Kainulainen P. Comparing the variation of needle and wood terpenoids in Scots pine provenances // J. Chemical Ecology. 2002. № 28. P. 211–228.
- Muona O., Hiltunen R., Shaw D.V., Moren E. Analysis of monoterpene variation in natural stands and plantations of *Pinus sylvestris* in Finland // Silva Fennica. 1986. V. 20. № 1. P. 1–8.
- Nerg A., Kainulainen P., Vuorinen M., Hanso M., Holopainen J.K., Kurkela T. Seasonal and geographical variation of terpenes, resin acids and total phenolics in nursery grown seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // New Phytologist. 1994. V. 128. P. 703–713.
- Tammela P., Nygren M., Laakso I., Hopia A., Vuorela H., Hiltunen R. Volatile compound analysis of ageing *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) seeds // Flavour and Fragrance J. 2003. № 18. P. 290–295.
- van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T. BVOC emissions from English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along a latitudinal gradient // Biogeosciences. 2016. № 13. P. 6067–6080.

Volatile Substances in the Needles of Scots Pine with Varying Resistance to Fungal Pathogens in the Provenance Trial

S. R. Kuzmin^{1,2,*}, A. A. Aniskina¹, and G. V. Permyakova¹

¹Sukachev Institute of Forest SB RAS (SIF SB RAS),
Akademgorodok, 50, bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

²Siberian Federal University, Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*E-mail: skr_7@mail.ru

Qualitative and quantitative composition of the volatile substances was performed in needles of different Scots pine climatypes in geographic cultures of Krasnoyarsk Krai, divided into several groups based on how much they were affected by epiphytoses of the snow blight at the age of 8 years and cenangium dieback at the age of 23–25. Based on that, the groups were named “resistant” and “nonresistant” to the aforementioned pathogenic fungi. Volatile substances analysis was carried out on 40-years old trees. It was discovered that the “nonresistant” climatypes that geographically come from the southern regions, while healthy differ from the “resistant” northern ones by having distinctively bigger relative concentrations of some volatile substances, mostly the Δ^3 -carene and camphene. Northern climatypes differ also by having higher relative concentrations of α -pinene, cariofillene, limonene and α -cubeben. Based on the component structure of the gas phase the northernmost climatype – pechenganian – was distinguished, that possesses a substance rarely found during the experiment in 40% of specimens – β -farnesene. Volatile oil studies in pine needles have shown that the smallest number of substances can be found in “nonresistant” suzunian climatype, and the largest in kandalakshian and dolonian climatypes that belong to different resistance groups.

Keywords: Scots pine, provenance trial, pathogenic fungi, resistance, volatile substances, pine needles.

Acknowledgements: This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (16-05-00496) and Krasnoyarsk Krai Foundation for Science and Technics. (16-44-243031).

REFERENCES

- Chernodubov A.I., Deryuzhkin R.I., *Efirnye masla sosny: sostav, poluchenie, ispol'zovanie* (Pine essential oil: composition, production, use), Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta, 1990, 112 p.
- Chudnyi A.V., Prokazin E.P., Geograficheskaya izmenchivost' sostava terpentinnyykh masel sosny obyknovЕННОй na territorii SSSR (Geographical variation in the composition of turpentine oils of Scots pine in the USSR), *Rastitel'nye resursy*, 1973, Vol. 9, No. 4, pp. 481–493.
- Chudnyi A.V., Struktura populyatsii sosny obyknovЕННОй v raznykh ekologicheskikh usloviyakh (na primere biosinteza monoterpenov) (Population structure of Scots pine in different environmental conditions (the case of monoterpenes biosynthesis)), *Ekologiya*, 1979, No. 1, pp. 37–42.
- Efremov A.A., Zytkova I.D., *Komponentnyi sostav efirnykh masel khvoinykh rastenii Sibiri* (The composition of essential oils of conifers of Siberia), Krasnoyarsk: Sibirskii federal'nyi universitet, 2013, 132 p.
- Korotkov I.A., Lesorastitel'noe raionirovanie Rossii i republik byvshego SSSR (Forest site regionalization of Russia and the former republics of the USSR), In: *Uglerod v ekosistemakh lesov i bolot Rossii (Carbon in ecosystems of forests and peatlands of Russia)*, Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, North-eastern research station USFS, 1994, pp. 29–47 (170 p.).
- Kuz'min S.R., Kuz'mina N.A., Morphological distinctions of needles in Scots pine with various resistance levels to fungal diseases, *Russian J. Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 2, pp. 209–212.
- Kuz'mina N.A., Kuz'min S.R., Intraspecific response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to pathogens in a provenance trial in Middle Siberia, *Eurasian J. Forest Research*, 2008, Vol. 11, No. 2, pp. 51–59.
- Kuz'mina N.A., Kuz'min S.R., Seleksiya sosny obyknovЕННОй po ustoichivosti k gribnym patogenam v geograficheskikh kul'turakh (The fungal pathogen resistibility selection of Scots pine in the provenance trial plantations), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2009, Vol. 29, No. 1, pp. 76–81.
- Li D.W., Shi Y., He X.Y., Chen W., Chen X., Volatile organic compound emissions from urban trees in Shenyang, China, *Botanical Studies*, 2008, No. 49, pp. 67–72.
- Muona O., Hiltunen R., Shaw D.V., Moren E., Analysis of monoterpene variation in natural stands and plustrees of *Pinus sylvestris* in Finland, *Silva Fennica*, 1986, Vol. 20, No. 1, pp. 1–8.
- Nerg A., Kainulainen P., Vuorinen M., Hanso M., Holopainen J.K., Kurkela T., Seasonal and geographical variation of terpenes, resin acids and total phenolics in nursery grown seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), *New Phytologist*, 1994, Vol. 128, pp. 703–713.
- Pakhar'kova N.V., Kuz'mina N.A., Kuz'min S.R., Efremov A.A., Morphophysiological traits of needles in different climatotypes of Scots pine in provenance trial, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 1, pp. 84–89.
- Pentegova V.A., Dubovenko Zh.V., Raldugin V.A., Shmidt E.N., *Terpenoidy khvoinykh rastenii* (Conifers terpenoids), Novosibirsk: Nauka, 1987, 97 p.
- Poltavchenko Y.A., Rudakov G.A., Evolyutsiya biosinteza monoterpenov v semeistve sosnovykh (Evolution of monoterpene biosynthesis in the Pine family), *Rastitel'nye resursy*, 1973, Vol. 9, No. 4, pp. 481–493.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovennaya: izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i seleksiya* (Scots pine: variability, intraspecific systematics and selection), M.: Nauka, 1964, 191 p.
- Stepen' R.A., Khemotipy krasnoyarskoi populyatsii sosny obyknovЕННОй (*Pinus sylvestris* L.) (Hemotypes of the Krasnoyarsk population of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2000, No. 6, pp. 705–709.
- Tammela P., Nygren M., Laakso I., Hopia A., Vuorela H., Hiltunen R., Volatile compound analysis of ageing *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) seeds, *Flavour and Fragrance J.*, 2003, No. 18, pp. 290–295.
- Tarakanov V.V., Tkachev A.V., Kal'chenko L.I., Efimov V.M., Rogovtsev R.V., *Izmenchivost' sostava terpentinnyykh masel khvoi i ustoichivost' klonovykh plantatsii i geograficheskikh kul'tur sosny v Zapadnoi Sibiri* (Variability of maintenance of α -pinene and Δ^3 -carene in structure of needles ether oils and the resistance seed orchards and provenance trials of scots pine in Western Siberia), *Interesko GEO-Sibir'*, 2012, Vol. 4, pp. 115–122.
- Tikhonova I.V., Aniskina A.A., Loskutov S.R., Correlations between the contents of volatile compounds in needle samples from Scots pine populations of southern Siberia, *Russian J. Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 4, pp. 256–262.
- Tikhonova I.V., Aniskina A.A., Mukhortova L.V., Loskutov S.R., Individual variability in the composition of volatile secretions of scots pine needles in populations of Khakassia and Tuva, *Contemporary Problems of Ecology*, 2012, Vol. 5, No. 3, pp. 292–299.
- van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T., BVOC emissions from English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along a latitudinal gradient, *Biogeosciences*, 2016, No. 13, pp. 6067–6080.