

Индивидуальная изменчивость состава летучих выделений хвой сосны обыкновенной в популяциях Хакасии и Тувы

И. В. ТИХОНОВА, А. А. АНИСКИНА, Л. В. МУХОРТОВА, С. Р. ЛОСКУТОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28
E-mail: selection@ksc.krasn.ru

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты исследования качественного состава и относительного содержания легколетучих соединений хвой в двух природных популяциях сосны, расположенных в лесостепной зоне на юге Средней Сибири. Всего выделено 89 компонентов. Проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости 31 терпеноида (моно- и сесквитерпеновой фракций). Проанализирована пространственная структура дисперсии признаков. Отмечены достоверные межпопуляционные различия по содержанию большей части соединений. Установлено, что с ухудшением условий произрастания внутри популяций увеличивается массовая доля более легких соединений монотерпенов, особенно α -пинена, снижается качественное разнообразие компонентов эфирных масел. Выделены группы терпеноидов, относительное содержание которых в разной степени связано с межпопуляционными различиями и разнообразием условий произрастания деревьев внутри популяций.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, состав терпеноидов, индивидуальная изменчивость.

В последние годы большое внимание уделяется изучению состава вторичных метаболитов хвойных растений, в том числе летучих эфирных веществ, выделяемых хвоей. Интерес этот объясняется не только их практической значимостью, но и корреляциями качественного состава относительно содержания терпеноидов с устойчивостью деревьев к негативным воздействиям окружающей среды [1–7]. Так как содержание эфирных масел характеризуется высокой географической изменчивостью, а некоторые компоненты являются высоконаследуемыми признаками [5, 8–11], эта группа метаболитов используется в качестве генетических маркеров полиморфизма как внутривидового, так и более высоких таксономических рангов [12, 13].

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – одна из основных лесообразующих пород

хвойных лесов Сибири, но в этой части ареала она мало изучена в отношении качественного состава и относительного содержания терпенов в отличие от европейской части [14, 15]. Изучение изменчивости состава эфирных масел в сибирских популяциях сосны представляет большой интерес в связи с проблемами сохранения генетического разнообразия и повышения устойчивости вида к различным повреждающим факторам, в том числе к меняющимся климатическим условиям, к новым инвазийным видам вредителей и болезней.

Цель настоящей работы – исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости качественного состава и относительного содержания легколетучих выделений хвой сосны, произрастающей в условиях недостаточного увлажнения в лесостепной зоне на юге Средней Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в двух популяциях сосны обыкновенной: в ширинской (Хакасия) и балгазынской (Тыве) (табл. 1). В каждой популяции заложили по 3 пробные площади. Для оценки неоднородности почвенно-фитоценологических условий в популяциях на каждой из шести пробных площадей выкопали почвенный разрез, сделали описание геоботанических и почвенных горизонтов, провели агрохимический анализ механического состава почв, содержания подвижных форм Р и К, а также общего N и Са (табл. 2). Содержание общего азота определяли согласно ГОСТ 26107-84, обменного кальция – по ГОСТ 26487-85, подвижных соединений фосфора и калия – по Кирсанову в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26207-91). Углерод гумуса почвы определяли после отбора растительных остатков из почвенного образца микрохромовым методом Тюрина [16]. Механический состав почвы определяли по рекомендациям работы [17].

Образцы хвои отбирали в начале октября 2008 г. с 10–20 побегов текущего года роста в средней части по всему периметру крон деревьев. Хвою немедленно помещали в герметично закрытые пробирки. До проведения измерений пробирки хранили в холодильнике. Выборка для каждой пробной площади составила 20 30-летних деревьев. Время сбора образцов выбрано согласно работам [8, 18], когда у сосны стабилизируется состав эфирных масел.

Определение качественного компонентного состава образцов выполняли на хромато-масс-спектрометре “Agilent 5975С-7890А” (США) с использованием парофазного пробоотборника HeadSpace Sampler G1888. Применяли 30-метровую кварцевую колонку НР-5 (сополимер 5 %-дифенил-95 %-диметилсилоксан) с внутренним диаметром 0,25 мм. Газ-носитель – гелий с постоянным потоком 1,1 мл/мин. Температура колонки: начальный изотермический участок 50 °С (10 мин), подъем температуры со скоростью 4 °С/мин от 50 до 200 °С. Параметры парофазного пробоотборника: температура термостата – 100 °С, петли – 110 °С, HS-интерфейса – 115 °С, время выдержки образца в термостате пробоотборника – 7 мин. Температура испарителя – 280 °С, ионизационной камеры – 170 °С, энергия ионизации – 70 эВ. Метод обеспечивает высокое соответствие компонентного состава соединений в воздушных пробах и в образцах хвои [19].

Идентификацию компонентов проводили методом сравнения исследуемых образцов со стандартными образцами “Базы данных стандартных образцов” из масс-спектральной библиотеки “NIST05a. L” по наличию и соотношению характерных ионов-фрагментов. Для каждого компонента определяли его процентное содержание в образце.

Использовали корреляционный и иерархический дисперсионный анализ со случайными эффектами (популяции; пробные площади) для равномерных комплексов [20]. Досто-

Т а б л и ц а 1

Характеристика популяций и пробных площадей

Номер пробной площади	Географические координаты		Высота над ур. м., м	Тип леса	Состав	Густота, шт · га ⁻¹
	с. ш.	в. д.				
<i>Ширинская популяция</i>						
1				С. каменисто-лишайниковый	7С2Б1Л	900
2	54°24′	89°59′	350–400	С. разнотравно-злаковый	8С2Л	600
3				С. мохово-лишайниковый и мертвопокровный	10С	150
<i>Балгазынская популяция</i>						
1				С. остепненный	10С	400
2	51°10′	95°5′	850–900	С. злаково-осочковый	10С	700
3				С. мертвопокровный	10С	250

**Характеристика почвенно-ценотических условий произрастания сосны на пробных площадях
Ширинского и Балгазынского боров**

Номер пробной площади	Тип почв/ <i>подстилающая порода</i>	Глуби- на, см	Гумус (С, %)	N _{общ} , %	Са, ммоль/100 г	P ₂ O ₅ K ₂ O	
						мг/кг	
<i>Ширинский бор</i>							
1	Подзол иллювиально- гумусовый / <i>гранит</i>	1,0–7,0	11,53	0,518	16,90	158	201
		7,1–33,0	6,99	0,129	8,82	147	79
2	Дерново-подбур иллювиаль- но-железистый / <i>гранит</i>	2,0–4,0	12,20	0,268	2,70	36	130
		4,1–7,0	7,72	0,312	4,41	33	89
		7,0–40,0	2,80	0,173	2,51	48	54
3	Литозем серогумусовый/ <i>гранит</i>	1,0–6,0	4,78	0,130	3,42	47	88
		6,1–15,0	4,86	0,031	0,99	46	28
<i>Балгазынский бор</i>							
1	Чернозем текстурно-кар- бонатный/ <i>песок</i>	1,0–44,0	1,59	0,109	6,11	122	49
		44,1–67,0	0,24	0,028	3,03	46	28
		67,1–120,0	0,06	0,009	2,01	57	23
2	Подзол иллювиально-гу- мусовый / <i>песок</i>	1,0–32,0	0,39	0,045	2,74	223	24
		32,1–57,0	0,13	0,016	1,72	121	34
		57,1–97,0	0,60	0,044	5,01	162	80
3	Песчаные дюны	97,1–120,0	0,29	0,031	3,82	7	25
		2,0–82,0	0,08	0,009	2,22	130	26

П р и м е ч а н и е. Курсивом выделена подстилающая порода; почва на п/п № 2 в Балгазынском бору содержит погребенный гумусовый горизонт.

верность различий оценивали с помощью *t*-критерия, достоверность влияния факторов – *F*-критерия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного анализа состава легколетучих соединений хвои сосны выделено 89 компонентов (в интервале времен удержания 0,188–43,843 мин), в том числе идентифицировано 31 (табл. 3). В обеих популяциях основными, с содержанием более 1 %, были: α и β пинены, Δ^3 -карен, камфен, кариофиллен, β -кадинен, гермакрен, τ -муролен, трициклен, мирцен и лимонен. Набор моно- и сесквитерпенов у деревьев балгазынской популяции оказался более широким ($P < 0,01$) по сравнению с популяцией из Хакасии: соответственно 79 и 68 компонентов. По большинству компонентов (19 из 31) выявлены достоверные межпопуляционные различия их относительного содержания

в образцах, в том числе общего содержания моно- и сесквитерпенов.

Относительное содержание самого весомого компонента – α -пинена в ширинской популяции существенно выше, чем в балгазынской, что подтверждает отмеченный некоторыми исследователями рост относительного содержания α -пинена в популяциях сосны с увеличением географической широты [15, 21]. Однако обратная корреляция между содержанием α -пинена и Δ^3 -карена, установленная в наших выборках на внутривидовом уровне ($r = -0,84$ и $-0,68$ соответственно), на межпопуляционном не проявилась. Одним из факторов, приведших к несколько неожиданному, отличному от [22, 15], соотношению среднего содержания α -пинена и Δ^3 -карена в популяциях, может быть компенсационное влияние высотных различий в размещении популяций над уровнем моря на содержание Δ^3 -карена. Более южная балгазынская популяция расположена на

Компонентный состав и среднее содержание легколетучих выделений хвои в популяциях сосны, %

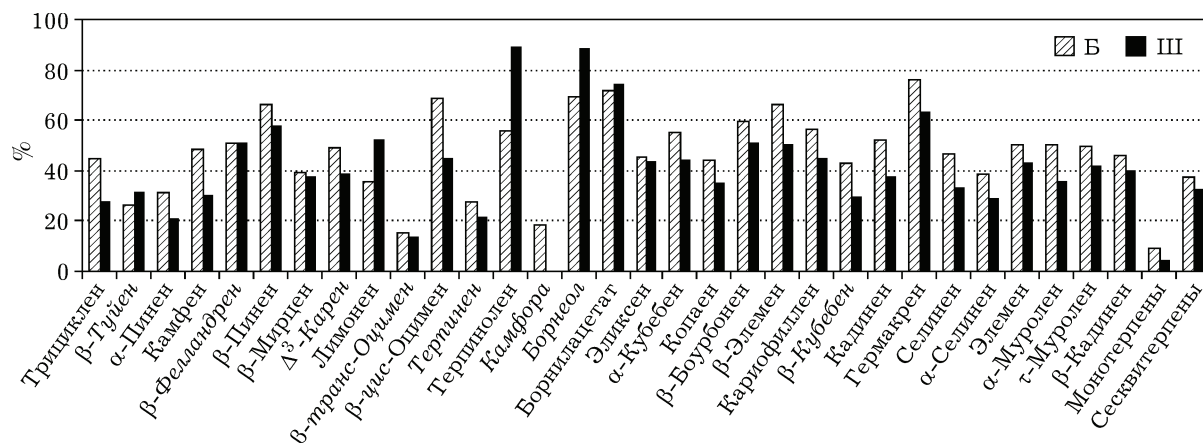
Соединение	Ш		Б		Соединение	Ш		Б	
	Монотерпены					Сесквитерпены			
Трициклен*	1,397 ± 0,045	1,557 ± 0,071	Эликсен*	0,201 ± 0,014	0,307 ± 0,015				
<i>β-Туйен</i>	0,228 ± 0,020	0,233 ± 0,012	<i>α-Кубебен</i>	0,191 ± 0,014	0,208 ± 0,017				
<i>α-Пинен*</i>	60,670 ± 1,470	47,137 ± 1,483	Кобаен*	0,314 ± 0,014	0,481 ± 0,025				
Камфен	4,797 ± 0,169	4,758 ± 0,233	<i>β-Боурбонен</i>	0,232 ± 0,021	0,265 ± 0,025				
<i>β-Фелландрен*</i>	0,409 ± 0,042	0,370 ± 0,027	<i>β-Элемен*</i>	0,440 ± 0,027	0,849 ± 0,058				
<i>β-Пинен</i>	3,320 ± 0,225	3,872 ± 0,026	Кариофиллен*	2,066 ± 0,111	3,178 ± 0,185				
Мирцен	1,639 ± 0,072	1,531 ± 0,062	<i>β-Кубебен*</i>	0,123 ± 0,008	0,203 ± 0,014				
<i>Δ³-Карен*</i>	20,383 ± 1,476	15,318 ± 0,885	Кадинен*	0,359 ± 0,018	0,661 ± 0,035				
Лимонен*	1,827 ± 0,112	1,104 ± 0,040	Гермакрен*	1,172 ± 0,087	2,615 ± 0,204				
<i>β-транс-Оцимен</i>	0,123 ± 0,004	0,141 ± 0,006	Селинен*	0,377 ± 0,016	0,606 ± 0,030				
<i>β-цис-Оцимен</i>	0,587 ± 0,033	0,666 ± 0,050	<i>α-Селинен*</i>	0,394 ± 0,021	0,731 ± 0,035				
<i>Терпинен</i>	0,277 ± 0,014	0,238 ± 0,011	Элемен*	0,812 ± 0,041	1,162 ± 0,059				
Терпинолен*	0,906 ± 0,102	1,174 ± 0,070	<i>α-Муролен*</i>	0,416 ± 0,018	0,794 ± 0,041				
<i>Камфора</i> (к)	–	0,115 ± 0,015	<i>τ-Муролен*</i>	1,327 ± 0,066	2,509 ± 0,127				
<i>Борнеол</i> (к)	0,593 ± 0,262	0,477 ± 0,072	<i>β-Кадинен*</i>	2,442 ± 0,115	4,629 ± 0,215				
Борнилацетат (к)	0,589 ± 0,059	0,469 ± 0,044							
Всего:			Всего:						
монотерпенов*	88,42 ± 0,442	79,79 ± 0,753	сесквитерпенов*	10,68 ± 0,410	19,82 ± 0,755				

П р и м е ч а н и е. *Достоверные межпопуляционные различия ($P < 0,05-0,001$); Ш – ширинская, Б – балгазынская популяции; *курсивом* выделены более редко встречаемые компоненты с высокой индивидуальной изменчивостью; (к) – кислородосодержащие соединения.

500 м выше над ур. м. Если предположение верно, то на юге ареала сосны можно ожидать большего популяционного разнообразия в пропорциональном соотношении двух основных монотерпенов хвои по сравнению с популяциями более высоких широт, так как диапазон высот на юге Сибири, в пределах которых встречается сосна, выше и составляет около 1500 м. Однако надо иметь в виду, что на соотношение этих компонентов в популяциях могут влиять и другие факторы, например пожары [15], которые в южных широтах случаются с большей частотой, чем в северных. Влияние пожаров может сказываться на составе летучих выделений не только в связи с состоянием деревьев, подвергшихся обгоранию, но и опосредованно через “отбор” семян (оставшихся в подстилке или вновь произведенных более устойчивыми к пожарам деревьями).

В связи с тем что внутривидовой полиморфизм представляет основу для естественного отбора и обеспечивает адаптацию

популяций к варьирующим условиям среды, большое значение приобретает оценка индивидуальной изменчивости компонентного состава и относительного содержания терпеноидов в хвое деревьев. Высокой изменчивостью относительного содержания в образцах (с коэффициентом вариации выше 40 %) отличались следующие компоненты: *β-фелландрен*, *β-пинен*, *Δ³-карен*, лимонен, терпинолен, *β-цис-оцимен* и все сесквитерпены (см. рисунок). Индивидуальные различия между деревьями по числу выделенных летучих веществ составили от 9 (в том числе 8 идентифицированных) до 49 компонентов (31 соответственно). Высокоизменчивыми по наличию/отсутствию в образцах были все редко встречаемые соединения, отмеченные курсивом в табл. 3. При этом в балгазынской популяции из Тувы число деревьев, в эфирных маслах которых присутствовали *Δ³-карен*, *β-фелландрен*, терпинен, борнеол, эликсен, *β-кубебен* и *α-селинен*, было в 2–2,5 раза выше, чем в ширинской популяции из



Индивидуальная изменчивость (CV, %) относительного содержания моно- и сесквитерпенов в популяциях сосны обыкновенной (Б – балгазынской, III – ширинской)

Хакасии. Интересно, что ранее в этой популяции нами отмечена более высокая встречаемость генотипов с редкими аллелями по сравнению с другими популяциями вида [23].

Согласно приведенной в табл. 2 характеристике пробных площадей, наиболее контрастные условия в обеих популяциях существуют между пробными площадками № 2 и 3. От участков № 2 к участкам № 3 (наименее обеспеченным элементами минерального питания и с очень низким содержанием гумуса и влаги в почве) число летучих компонентов эфирных масел достоверно ($P < 0,001$) уменьшается на 4 (Б) и 9,5 (III). Однако, учитывая характер межпопуляционных различий в богатстве почв и разнообразии компонентного состава эфирных выделений хвои (в ширинской популяции богатство почв выше, но разнообразие эфирных соединений меньше), а также то, что сосна отличается низкой требовательностью к почвенному плодородию, можно предположить, что почвы оказывают, скорее, опосредованное влияние на компонентный состав эфирных масел хвои через изменение водного режима деревьев. Последний в ширинской популяции более жесткий.

Таким образом, внутри популяций с повышением дефицита влаги и в меньшей степени с ухудшением условий питания наблюдается существенное сокращение числа компонентов эфирных выделений хвои, возрастает доля более легких монотерпенов, особенно α -пинена. Отметим, что сходные процессы наблюдаются в целом комплексе фи-

зиологических реакций растений на разные виды стресса: усиление гидролиза высокомолекулярных соединений и накопление/синтез низкомолекулярных [24–28]. По-видимому, вышеперечисленные изменения, в том числе в составе терпеноидов, можно отнести к неспецифической реакции растений на стресс, повышающей их устойчивость.

Для оценки вклада различий как межпопуляционных, так и между выборками пробных площадей в общую дисперсию признаков проведен иерархический дисперсионный анализ со случайными эффектами. В анализ включены 25 чаще встречаемых соединений, а также отношение α -пинена к Δ^3 -карену, суммарное содержание моно- и сесквитерпенов, общее число выделенных (и отдельно – идентифицированных) соединений, всего 30 признаков. Структура компонентов дисперсии признаков была следующей:

1) дисперсия между популяциями $NS_i = \sigma_r^2 + 20\sigma_k^2 + 60\sigma_i^2$;

2) дисперсия между пробными площадками $NS_k = \sigma_r^2 + 20\sigma_k^2$;

3) остаточная (индивидуальная дисперсия) $NS_r = \sigma_r^2$, где i – число популяций, k – число пробных площадей, r – выборка внутри площадок.

Прежде чем приступить к обсуждению результатов анализа, необходимо обратить внимание на то, что фактор “популяции” включает в себя не только климатическую (географическую), но и генетическую составляющую. Правда, по-видимому, влияние пер-

Вклад факторов “популяции” (NS_i) и “пробные площади” (NS_k) в суммарную дисперсию содержания легколетучих соединений

Признак	Суммарная дисперсия	Доля влияния факторов, %		
		NS_i	NS_k	NS_r
Трициклен	0,333	0,0	46,1***	53,9
α -Пинен	297,602	33,7*	5,1*	61,1
Камфен	4,095	0,0	47,6***	52,4
β -Фелландрен	0,042	2,1	28,3***	69,6
β -Пинен	5,337	0,0	2,0	98,0
Мирцен	0,408	0,0	35,6***	64,4
Δ^3 -Карен	121,291	6,9	3,0	90,1
Лимонен	0,527	37,8***	1,6	60,6
β -цис-оцимен	0,199	0,0	1,7	98,3
Терпинен	0,017	0,0	15,1***	84,9
Терпинолен	0,705	9,0	2,2	88,7
Борнилацетат	0,241	0,0	27,2***	72,8
Эликсен	0,031	31,1***	2,1	66,7
Копаен	0,058	26,2*	2,8	71,0
β -Элемен	0,220	35,7***	1,1	63,2
Кариофиллен	3,332	35,1	2,8	62,1
β -Кубебен	0,010	7,4*	0,0	92,6
Кадинен	0,155	43,0*	13,1***	43,9
Гермакрен	4,172	30,2*	6,2*	63,6
Селинен	0,475	32,2**	1,1	66,6
α -Селинен	0,162	32,3***	0,2	67,5
Элемен	0,288	14,8	15,4***	69,8
α -Муролен	0,211	40,5	23,2***	36,3
τ -Муролен	1,890	43,7*	11,4***	44,9
β -Кадинен	5,804	46,2*	14,8***	39,0
α -Пинен/ Δ^3 -карен	5574,827	0,0	2,5	97,5
Всего монотерпенов	84,252	50,3*	13,2***	36,5
Всего сесквитерпенов	89,266	54,9*	11,9***	33,3
Общее число компонентов	43,993	0,0	48,0***	52,0
Число известных компонентов	14,750	0,0	35,1***	64,9

П р и м е ч а н и е. *—*** уровни достоверности влияния факторов ($P < 0,05-0,001$).

вой более существенно из-за сбалансированной генетической структуры по разнообразию аллелей и генотипов сосны и невысоких межпопуляционных различий внутри вида, отмечаемых многими исследователями [30, 31]. Наибольшее влияние генотипа на состав и содержание эфирных выделений хвои может быть заключено в остаточной (внутри выборок) дисперсии признаков, так как она включает в себя индивидуальную компоненту дисперсии, обусловленную, главным образом, генотипическими и возрастными раз-

личиями между деревьями, а также влиянием других неучтенных факторов. Фактор “пробные площади” связан с влиянием неоднородности экологических условий произрастания деревьев в биогеоценозе, т. е. с комплексом эдафоценологических условий произрастания деревьев на участке. Поскольку сигнал в каждом из факторов в разной степени смешанный (эколого-генетический), в данной части исследования мы можем сформулировать только предположительные выводы.

По результатам анализа из общего списка можно выделить несколько групп признаков по отношению к исследуемым факторам: соединения, для которых большее значение имеет фактор “популяции”; соединения, массовая доля которых в большей степени связана с почвенно-фитоценоотическими условиями произрастания деревьев; терпеноиды, содержание которых определяется в основном индивидуальными характеристиками деревьев (табл. 4).

Надо отметить существенный вес индивидуальной компоненты, на долю которой приходится от 36,6 до 98,0 % общей дисперсии признаков. Наиболее высокой индивидуальной изменчивостью (с остаточной дисперсией более 70 %) характеризуются: Δ^3 -карен, β -пинен, β -цис-оцимен, терпинен, терпинолен, борнилацетат, копаен, β -кубебен, отношение α -пинен/ Δ^3 -карен.

Влиянию неоднородности экологических условий внутри популяций больше подвержено содержание таких монотерпенов, как трициклен, камфен, мирцен, β -фелландрен, борнилацетат, и сесквитерпенов (элемен, α -муролен). Участие этого фактора в соотношении массовых долей моно- и сесквитерпенов также существенно, но примерно в 4–5 раз ниже, чем влияние первого фактора “популяции”. Сюда же вошел признак общее число выделенных компонентов. По-видимому, соединения с преобладающим влиянием фактора “пробные площади” характеризуются весьма широкой нормой реакции деревьев в популяционных выборках и принимают участие в их адаптации к условиям биотопа.

В первую группу с наибольшими межпопуляционными различиями вошли следующие легколетучие соединения: α -пинен, лимонен, кариофиллен, гермакрен, τ -муролен и β -кадинен (часто встречаемые, с большими массовыми долями), эликсен, β -элемен, селинен, α -селинен, копаен, кадинен (более редкие, с меньшими массовыми долями). Наиболее высокое влияние климатогеографических условий произрастания популяций на исследуемой территории установлено для общего содержания моно- и сесквитерпенов в эфирном масле хвои деревьев.

Особо надо выделить 5 соединений, которые достоверно откликнулись на влияние

обоих факторов: α -пинен, кадинен, гермакрен, τ -муролен и β -кадинен. Если учесть выдвинутое ранее предположение о возможном участии Δ^3 -карена в адаптации вида к высотному градиенту условий произрастания, то вышеперечисленные соединения вместе с Δ^3 -кареном могут послужить кандидатами для дальнейшего исследования их участия в климатических адаптациях вида. Для получения более надежных выводов планируется провести наблюдения за межсезонным варьированием легколетучих соединений хвои на одних и тех же выборках деревьев, сравнить их относительное содержание в материнских древостоях и в условиях интродукции (например, в географических культурах) путем сопоставления с оценками климатических различий между местами происхождения и культивирования сосны.

ВЫВОДЫ

В исследуемых популяциях сосны на юге Средней Сибири выделено 89 компонентов легколетучих соединений хвои, из них 31 идентифицирован. Установлены достоверные межпопуляционные различия по разнообразию состава соединений, по относительному содержанию большинства компонентов, в том числе по суммарному содержанию моно- и сесквитерпенов. Набор моно- и сесквитерпенов у деревьев балгазынской популяции оказался более широким ($P < 0,01$) по сравнению с популяцией из Хакасии: 79 и 68 компонентов соответственно.

Исследована индивидуальная изменчивость качественного состава и относительного содержания терпеноидов. Индивидуальные наборы летучих веществ изменялись от 9 до 49 компонентов. Популяционная норма реакции в 1,5–2,0 раза перекрывает норму деревьев с максимальными наборами летучих соединений. Высокоизменчивыми по наличию/отсутствию в образцах были: β -туйен, β -фелландрен, Δ^3 -карен, β -транс-оцимен, терпинен, камфора, борнеол и β -кубебен. В балгазынской популяции из Тувы число деревьев с более редкими фенотипами, в эфирных маслах которых присутствовали Δ^3 -карен, β -фелландрен, терпинен, борнеол, эликсен, β -кубебен и α -селинен, было в 2–2,5 раза

выше, чем в ширинской популяции из Хакасии. Причинами таких различий могут быть отмеченная нами ранее более высокая встречаемость редких генотипов в балгазынской популяции и ее реликтовый характер.

Установлено, что с ухудшением условий произрастания как внутри, так и на межпопуляционном уровне наблюдается существенное сокращение числа компонентов эфирных выделений хвои, возрастает доля более легких монотерпенов, особенно α -пинена. По-видимому, вышеперечисленные реакции количественного состава и относительного содержания терпеноидов можно отнести к неспецифической реакции вида на стресс. Поэтому качественный и количественный состав летучих терпеноидов эфирных масел хвои может быть использован не только для характеристики химической гетерогенности популяций сосны, но и для оценки их физиологического состояния.

Исследована пространственная структура изменчивости признаков. Выявлены соединения, содержание которых высокодостоверно коррелирует как с фактором "популяция", так и с фактором "местообитание". Именно эти соединения, не исключая, однако, соединений с высоким весом компоненты индивидуальной дисперсии, могут послужить основой для дальнейшего отбора в качестве маркеров генетически обусловленной устойчивости деревьев к различным экологическим стрессам. По-видимому, соединения с преобладающим влиянием фактора "местообитание" характеризуются широкой нормой реакции большинства деревьев в популяционных выборках и полигенным наследованием.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 11-04-98008-р_сибирь_а и № 11-04-92226_монголия_а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-сть, 1983. 174 с.
2. Blanche C. A., Lorio P. L., Sommers R. A. et al. Seasonal cambial growth and development of loblolly pine: xylem formation, inner bark chemistry, resin ducts and resin flow // *Forest Ecology and Management*. 1992. Vol. 49. P. 151–165.
3. Полтавченко Ю. А., Рудаков Г. А. Эволюция биосинтеза монотерпенов в семействе сосновых // *Растит. ресурсы*. 1973. Т. 9, вып. 4. С. 481–493.
4. Чудный А. В. Структура популяций сосны обыкновенной в разных экологических условиях (на примере биосинтеза монотерпенов) // *Экология*. 1979. № 1. С. 37–42.
5. Squillage A. E., Wells O. O. Geographic variation of monoterpenes in cortical oleoresin of Loblolly pine // *Silvae genetica*. 1981. Vol. 30, N 4–5. P. 127–135.
6. Пентягова В. А., Дубовенко Ж. В., Ралдугин В. А., Шмидт Э. Н. Терпеноиды хвойных растений. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1987. 97 с.
7. Чернодубов А. И., Дерюжкин Р. И. Эфирные масла сосны: получение, использование. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1990. 112 с.
8. Meier R. J., Goggans J. F. Heritabilities and correlations of the cortical monoterpenes of Virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.) // *Silvae genetica*. 1978. Vol. 27, N 2. P. 79–84.
9. Forrest G. I. Genotypic variation among native Scots pine populations in Scotland based on monoterpene analyses // *Forestry*. 1980. Vol. 53. P. 101–120.
10. Yazdani R., Rudin D., Alden T. et al. Inheritance pattern of five monoterpenes of Scots pine // *Heredity*. 1982. Vol. 97. P. 261–272.
11. Fady B., Arbez M., Marpean A. Geographic variability of terpen composition in *Abies cephalonica* and *Abies species* around the Aegean: Hypothesis for their possible phylogeny from the Miocene // *Trees*. 1992. N 6. P. 162–171.
12. Скворцов А. К. Хемосистематика и основные понятия систематики // *Биохимические аспекты филогении высших растений*. М.: Наука, 1981. С. 12–27.
13. Ламоткин С. А., Шпак С. И., Скаковский Е. Д. и др. Анализ состава эфирных масел хвои сосен различных видов // *Биополимеры, биосистемы и биомедицинские объекты*. Москва; Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 2008. С. 120–121.
14. Степень Р. А. Хемотипы Красноярской популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // *Сиб. экол. журн*. 2000. № 6. С. 705–709.
15. Тараканов В. В., Самсонова А. Е., Ильичев Ю. Н. Влияние естественных и антропогенных факторов на генетическую изменчивость сосны в Приобье: состав терпентинных масел хвои // *Лесоведение*. 2004. № 5. С. 50–57.
16. Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
17. Качинский Н. А. Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 190 с.
18. Степень Р. А. Экологическая и ресурсная значимость летучих терпеноидов сосняков в Средней Сибири // *Химия растительного сырья*. 1999. № 2. С. 125–129.
19. Пляшечник М. А., Анискина А. А., Лоскутов С. Р. Сезонное изменение соотношения монотерпенов хвои *Picea obovata* (Pinaceae) // *Растит. ресурсы*. 2011. Т. 47, № 1. С. 80–86.
20. Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии / пер. с англ. М.: Прогресс, 1976. 496 с.
21. Чудный А. В., Проказин Е. П. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР // *Растит. ресурсы*. 1973. Т. 9, № 4. С. 494–503.
22. Ворончихин Н. З. Варьирование некоторых морфологических и химических признаков сосны обыкновенной

- новенной, произрастающей на севере Пермской области // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1974. С. 67–70.
23. Тихонова И. В., Семериков В. Л. Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири // Экология. 2010. № 5. С. 330–335.
 24. Hodges J. D., Lorio P. L. Carbohydrate and nitrogen fractions of the inner bark of loblolly pine under moisture stress // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1651–1657.
 25. Stewart G.R., Larher F. Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress // The Biochemistry of Plants. 1980. Vol. 5. P. 609–635.
 26. Кулаева О. Н., Микулович Т. П., Хохлова В. А. Стрессовые белки растений // Современные проблемы биохимии. М.: Наука, 1991. С. 174–190.
 27. Bohnert H., Nelson D., Jensen R. G. Adaptation to Environmental Stresses // Plant. Cell. 1995. Vol. 7. P. 1099–1111.
 28. Судаchkova Н. Е., Шейн И. В., Романова Л. И. и др. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1997. 176 с.
 29. Фуксман И. Л., Пойкалайнен Я., Шредер С. М. и др. Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи с воздействием промышленных поллютантов // Экология. 1997. № 3. С. 213–217.
 30. Санников С. Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Там же. 1993. № 1. С. 4–11.
 31. Семериков В. Л., Подогас А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Там же. 1993. № 1. С. 18–25.

Individual Variability of the Composition of Volatile Emissions of Needles of *Pinus sylvestris* in Populations in Khakasiya and Tuva

I. V. TIKHONOVA, A. A. ANISKINA, L. V. MUKHORTOVA, S. R. LOSKUTOV

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50, build. 28
E-mail: selection@ksc.krasn.ru*

Results of the investigation of qualitative composition and relative concentrations of readily volatile compounds of needles in two natural pine populations situated in the forest-steppe zone in the south of Middle Siberia are presented. The number of components distinguished is 89. Analysis of intra- and interpopulation variability of 31 terpenoids (of mono- and sesquiterpene fractions) was carried out. The spatial structure of the dispersion of signs was analyzed. Reliable interpopulation differences in the concentrations of the majority of compounds were marked. It was established that worsening of growth conditions inside populations causes an increase in the mass concentration of light-weight monoterpene compounds, especially α -pinene, a decrease in the qualitative diversity of the components of volatile oils. Groups of terpenoids with relative content connected to different extents with interpopulation differences and diversity of conditions for tree growth inside populations were distinguished.

Key words: *Pinus sylvestris*, terpenoid composition, individual variability.