

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630* 232.11

**РОЛЬ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В УСТОЙЧИВОСТИ
ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

© 2012 г. Л. В. Полякова¹, П. Т. Журова²

¹Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации, 61024 Украина, Харьков, ул. Пушкинская, 86
E-mail: polyakova_lv@mail.ru

²Национальный природный парк “Святые горы”

Поступила в редакцию 24.08.2009 г.

Изучали связь между накоплением в хвое сосны обыкновенной проантоцианидинов (группа фенольных соединений) и устойчивостью к заболеванию шютте обыкновенным, а также ростовыми показателями деревьев разных географических культур в разных местообитаниях. Показаны участие этих веществ в формировании ростовой структуры популяции, возможность выделения деревьев и культур с потенциально повышенной устойчивостью к действию биотических и абиотических факторов.

Сосна обыкновенная, фенольные соединения, проантоцианидины, структура популяции.

В условиях изменения климата, которое некоторые специалисты рассматривают как глобальное потепление, увеличиваются физиологические стрессы на растения, в том числе древесные [7, 9]. Возрастает интерес к изучению механизмов устойчивости на биохимическом уровне, включающем особенности накопления разнообразных групп веществ первичного и вторичного обмена [4, 14, 16]. Вещества вторичного обмена (фенольные соединения (ФС) постоянно используются в исследованиях устойчивости деревьев к патогенам, вредителям, абиогенным стрессам. Как правило, удается обнаружить существенную изменчивость вторичного биохимического признака, вызванную влиянием биотического либо абиотического фактора [9, 10]. При изучении устойчивости хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к заражению шютте обыкновенным (*Lophodermium seeditiosum*), вызвавшему массовое поражение географических культур в 1998 г. (Изюмский р-н, Харьковская обл.), нами показано, что достоверные различия в связи с устойчивостью или восприимчивостью деревьев сосны к патогену оказались характерными для веществ структуры проантоцианидинов, причем преимущественно не в свободной, а связанной с клеточными структурами форме [5]. Проанализированы и другие географические культуры, созданные в Изюмском гослесхозе в разные годы и в разных местообитаниях. Цель работы – проследить стра-

тегию развития вторичного биохимического признака в географических культурах, испытывающих разнообразные биотические и абиотические стрессы, и оценить особенности формирования структуры популяций по основному показателю продуктивности деревьев – высоте – с учетом накопления в хвое и других тканях фенольных соединений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на базе географических культур F₁ поколения, созданных в Изюмском гослесхозе в 1975 и 1991 гг. Образцы хвои или луба в зависимости от состояния культуры отбирали с 25–40 деревьев в рядах протяженностью 30–50 м. Обмеры деревьев, одновременно со сбором образцов, делали для каждого 2-го дерева в ряду или для всех деревьев подряд. Образцы хвои для анализа фиксировали в кипящем спирте. При необходимости побеги разделяли на перидерму и луб. Анализировали содержание флавонолов, проантоцианидинов, белка.

Содержание веществ структуры проантоцианидинов в свободной и связанной формах определяли по [11]; флавонолов – по методу В.В. Беликова [1]; белка – по методу Г.А. Бузун с соавт. [2]. Вариационная статистика и корреляции [6] выполнены с использованием программы Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 1996 г. были проанализированы культуры, созданные из семян разного географического происхождения и произрастающие в контрастных для сосны обыкновенной местообитаниях – В₂ и А₁. Содержание флавонолов и суммы проантоцианидинов (свободная и связанная формы) определяли в хвое, перидерме и лубе побегов 5- и 21-летних культур (табл. 1).

Данные табл. 1 показывают, что содержание белка в хвое деревьев из разных местообитаний меняется незначительно, подтверждая жесткую генетическую детерминацию этого признака. Содержание фенольных соединений на этом фоне менялось существенно. Сравнение велось с местной культурой, произрастающей в оптимальных для сосны обыкновенной условиях В₂. Можно отметить, что изменение оптимума обитания В₂ на более сухие и бедные условия А₁ для местной популяции или изменение среды обитания для значительно отличающегося по происхождению северозападного климатипа (культура из Литвы) сопровождалось заметным снижением основных ростовых показателей (высоты, диаметра) как в 5- так и в 21-летнем возрасте. Содержание фенольных соединений при этом практически во всех случаях заметно возрастало, что позволяет рассматривать их, как выполняющих определенную защитную функцию в условиях, неблагоприятных для произрастания. Содержание группы флавонолов в хвое и перидерме побегов местной 5-летней культуры в условиях А₁ возросло по сравнению с оптимумом обитания В₂ на

68 и 34%, соответственно ($p < 0.05$), в перидерме побегов северозападного климатипа превышение составило 94% ($p < 0.01$) при практически равном содержании в хвое. В 21-летних культурах содержание флавонолов в хвое всех культур было практически одинаковым. Существенно возросло содержание проантоцианидинов в лубе во всех случаях сравнения с местной культурой: на 20 и 41% в 5-летних культурах ($p < 0.05$) и на 30 и 47% в 21-летних ($p < 0.05$). Таким образом, в стрессовых условиях обитания может несколько снизиться синтез первичных метаболитов (на 11% по сравнению с контролем, 21-летние культуры), но при этом заметно увеличивается уровень накопления веществ вторичного обмена.

Сравнение содержания проантоцианидинов в хвое 5-летних культур местного (изюмского), северного (Коми) и восточного (Казахстан) климатипов в условиях В₂ провели по уровню содержания этой группы веществ, разделенной на фракции свободной и связанной с клеточными стенками [5] форм (рис. 1А, 1Б).

Сравнение биохимических фенотипов показывает, что по содержанию свободных проантоцианидинов зимняя хвоя трех культур (декабрь, 1996) отличается незначительно (рис. 1А). По содержанию связанной формы проантоцианидинов северный и восточный климатипы значительно уступают местному, причем содержание этих веществ ниже в обоих интродуцированных культурах более чем в три раза ($p \leq 0.01$). Позднее, летом 1998 г., когда наблюдалось массовое поражение хвои шютте обыкновенным (рис. 1Б),

Таблица 1. Содержание белка и фенольных соединений в тканях деревьев географических культур сосны обыкновенной (август, 1996 г.) (% от сухой массы ткани)

Культура	Белок	ФЛ, хвоя	ПА, хвоя	ФЛ, перидерма	ПА, перидерма	ПА, луб
5лет, В ₂ , Изюм Н = 1.64 + 0.07	7.52±0.11	0.19±0.01	0.77±0.08	0.73±0.08	1.05±0.06	0.8±0.05
В ₂ , Литва Н = 1.3 + 0.07	<u>7.8±0.18</u> 104	<u>0.18±0.03</u> 95	<u>0.93±0.09</u> 121	<u>1.42±0.1**</u> 194	<u>1.85±0.14*</u> 176	<u>1.13±0.15*</u> 141
А ₁ , Изюм Н = 0.97 + 0.1	<u>7.62±0.12</u> 102	<u>0.32±0.02*</u> 168	<u>0.74±0.04</u> 96	<u>0.98±0.11*</u> 134	<u>1.23±0.08</u> 117	<u>0.96±0.07*</u> 120
21год, В ₂ , Изюм D = 16.0 + 0.6	6.6±0.18	0.24±0.03	1.04±0.06	–	–	1.32±0.05
В ₂ , Литва D = 12.5 + 1.2	<u>5.89±0.26</u> 89	<u>0.26±0.03</u> 108	<u>1.28±0.06*</u> 123	–	–	<u>1.72±0.06*</u> 130
А ₁ , Изюм D = 7.6 + 0.4	<u>5.68±0.25</u> 89	<u>0.26±0.02</u> 108	<u>0.91±0.07</u> 87	–	–	<u>1.95±0.08*</u> 147

Примечание. ФЛ – вещества структуры флавонолов; ПА – вещества структуры проантоцианидинов; Н – средняя высота, м; D – диаметр, см. * $p \leq 0.05$ (достоверность различий при вероятности 0.05) ** $p \leq 0.01$ (табл. 1–4); прочерк – не определяли. В знаменателе – процент по отношению к аналогичному показателю изюмской культуры соответствующего возраста в условиях В₂.

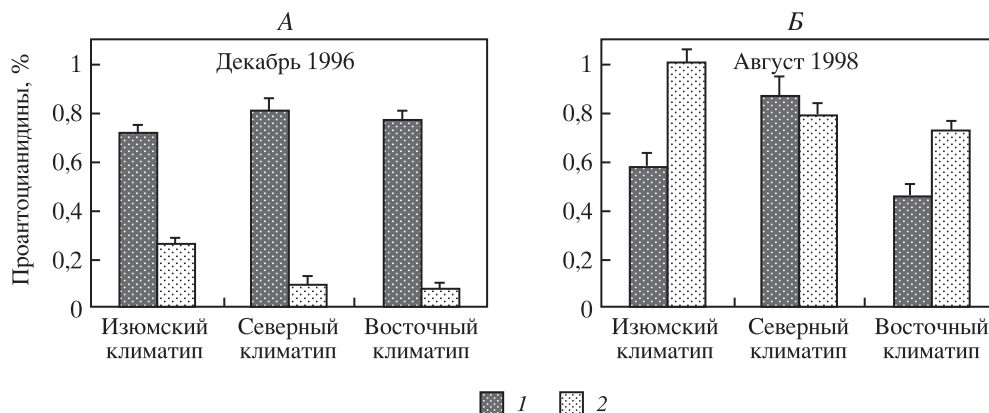


Рис. 1. Содержание свободных (1) и связанных (2) форм проантоцианидинов в хвое географических культур сосны обыкновенной в условиях отсутствия инфекции (А) и в условиях заражения шютте обыкновенным (Б): А – декабрь 1996 г., Б – те же культуры в августе 1998 г. Степень поражения культур: изюмской 10%, коми 50%, казахстанской 60%.

данные культуры были вновь проанализированы на содержание свободной и связанной форм проантоцианидинов. Так как на поврежденных деревьях отсутствовала хвоя последнего года, все анализы выполняли на образцах прошлой годней хвои. Биохимические фенотипы показывают, что устойчивая изюмская культура сосны (10% повреждения деревьев) отличалась наиболее высоким уровнем содержания связанной формы проантоцианидинов как в период отсутствия каких-либо заболеваний (рис. 1А), так и в условиях инфекции (рис. 1Б). Северный и восточный климатипы в оба периода сравнения содержали заметно меньшее количество связанной формы проантоцианидинов в хвое ($p < 0.05$), а их восприимчивость составила 50% деревьев для культуры из Коми и 60% для культуры из Казахстана. Можно отметить, что несмотря на повышенный

уровень свободных проантоцианидинов в хвое северного климатипа, он оказался среди восприимчивых к заболеванию культур. Таким образом, более тесная связь с устойчивостью была характерна преимущественно для связанной формы проантоцианидинов. Существенно, что данный показатель потенциальной устойчивости может быть определен в условиях отсутствия инфекции путем сравнения интродуцированных географических культур с местной хорошо адаптированной популяцией.

Выполненный ранее [5] хроматографический анализ продуктов гидролиза образцов хвои позволил установить, что комплекс проантоцианидинов представлен производными процианидина и прodelьфинидина. Сравнение свободной и связанной форм этих компонентов в хвое здоровых и пораженных заболеванием деревьев сосны восточного климатипа (общее поражение культуры 60%) представлено в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что наиболее существенное отличие в содержании проантоцианидинов затрагивает не свободные, а связанные формы прodelьфинидина и процианидина, причем наибольшее различие проявляется на количественном уровне связанного процианидина.

Аналогичные результаты были получены при сравнении групп здоровых и поврежденных на 60–90% сосновым шелкопрядом (*Dendrolimus pini*) деревьев в условиях массового распространения вредителя в 1998 г. Была проанализирована большая выборка 23-летней культуры местной (изюмской) популяции из условий В₂ (табл. 3).

Как показывают данные табл. 3, содержание связанных форм проантоцианидинов было выше в хвое устойчивых деревьев, причем более заметно на уровне связанного процианидина ($p \leq 0.05$).

Таблица 2. Содержание свободной и связанной форм проантоцианидинов в хвое устойчивых и восприимчивых к заболеванию шютте деревьев 7-летней казахстанской географической культуры (мг/г⁻¹)

Показатель	Группа деревьев	
	здоровые	пораженные шютте
Свободная форма прodelьфинидина	3.4 ± 0.3	2.9 ± 0.7
	117%	
процианидина	1.1 ± 0.3	1.4 ± 0.4
	78%	
Связанная форма прodelьфинидина	6.8 ± 0.4	$4.9 \pm 0.4^*$
	139%	
процианидина	1.6 ± 0.1	$0.9 \pm 0.2^*$
	178%	

Примечание. В знаменателе – отношение уровня проантоцианидинов в хвое здоровых деревьев к поврежденным, %.

Полученные материалы совпадают с литературными данными о важной роли в устойчивости деревьев ко многим видам биотических повреждений именно связанной с клеточными структурами формой как проантоцианидинов, так и других групп фенольных соединений [4, 10].

Так как все изучавшиеся географические культуры относятся к F₁ поколению, их различие по содержанию свободных и связанных форм проантоцианидинов отражает, вероятно, эволюционно закрепленный уровень этих веществ в адаптированных к своему локальному местообитанию материнских насаждениях, то есть является закрепленным на генетическом уровне. Аналогичный вывод был сделан группой исследователей при работе с популяциями *Pinus brutia* var. *brutia* [12]. Применяв дискриминантный анализ при сравнении уровня содержания флавонолов и проантоцианидинов в хвое деревьев из 6 различных популяций вида, авторы пришли к выводу, что эти группы веществ можно рассматривать как генетические маркеры популяций, произрастающих в разных местообитаниях. Иными словами, в культурах F₁ поколения сохраняются генетические особенности материнских насаждений, адаптированных к другим климатическим условиям и обладающих коадаптивными комплексами генов, обеспечивающими устойчивость в своих природных местообитаниях [3]. Несоответствие таких комплексов новым условиям обитания проявляется на биохимическом уровне и может быть выявлено сравнением с местной популяцией вида.

Рассматривая участие разных групп фенольных соединений в условиях действия как абиотических факторов (табл. 1), так и биоповреждений (табл. 2, 3), следует учитывать, что синтез фенольных соединений относится к метаболически затратным для растения [13]. Как правило, имеет место обратная связь между ростом (продуктивностью) деревьев и образованием вторичных метаболитов [8, 13], поэтому в дальнейшем были определены коэффициенты корреляции между

Таблица 3. Содержание связанных форм продельфинидина и процианидина в хвое сосны обыкновенной, пораженной сосновым шелкопрядом (мг/г⁻¹ сухой массы)

Показатель	Здоровые деревья (16 особей)	Деревья с 60–90% повреждением хвои (32 особи)
Связанная форма продельфинидина	$\frac{5.7+0.2}{104}$	5.5+0.16
Связанная форма процианидина	$\frac{2.2+0.2^*}{129}$	1.7+0.12*

Примечание. В знаменателе – отношение уровня проантоцианидов в хвое здоровых деревьев к уровню их содержания в хвое деревьев, поврежденных шелкопрядом, %.

основным количественным параметром деревьев – высотой – и содержанием в хвое проантоцианидинов (табл. 4).

Данные табл. 4 показывают, что в большинстве случаев корреляция отрицательная. В случае значительного несоответствия условий произрастания исходной культуры (северный климатип в B₂, изюмский климатип в A₁) корреляция стремится к нулю.

Так как в большинстве случаев значения корреляции находятся на уровне –0.20 и –0.40, негативный характер отношений между признаками высоты деревьев и содержанием проантоцианидинов может быть отображен графически. Для этого по признаку высоты все деревья местной 5-летней культуры были разбиты на четыре группы согласно стандартному отклонению от среднего значения для выборки: I группа – высота деревьев выше значений ($\bar{x} + 1\sigma$); II группа – в пределах значений ($\bar{x} + 1\sigma$); III группа – в пределах ($\bar{x} - 1\sigma$); IV группа – ниже значений ($\bar{x} - 1\sigma$). Согласно терминологии, использованной в аналогичном случае при работе с сосной обыкновенной [15], данные группы можно обозначить как: I – доминантная группа; II – кодоминантная, III – подчиненная, IV – угнетенная. Содержание проантоцианидинов (сумма) представлено как

Таблица 4. Парные коэффициенты корреляции показателей высоты деревьев и содержания в хвое проантоцианидинов в географических культурах разного возраста и происхождения

Культура	5 лет, B ₂ , Изюм	5 лет, B ₂ , Воронеж	5 лет, B ₂ , Кокчетав	5 лет, B ₂ , Коми	6 лет, B ₂ , Изюм, полусибсы	21 год, B ₂ , Изюм	21 год, A ₁ , Изюм
<i>n</i>	36	35	35	27	42	25	35
<i>r</i>	-0.22	-0.21	-0.45**	0.03	-0.44**	-0.32	-0.1

Примечание. В культурах не проводятся рубки ухода, все культуры проанализированы в условиях отсутствия повреждений от патогенов либо вредителей, *n* – численность выборки деревьев, *r* – коэффициент корреляции.

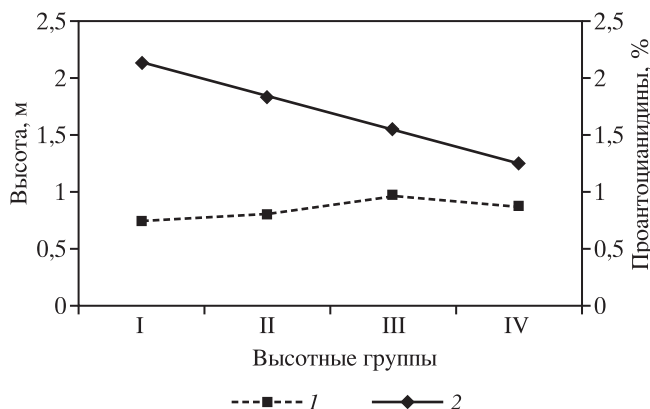


Рис. 2. Содержание проантоцианидинов (1) в хвое 5-летней местной культуры сосны обыкновенной в условиях B_2 в зависимости от высоты деревьев (2). Все деревья разделены на 4 группы по высоте в соответствии с вариационным распределением признака: I – доминантная, II – кодоминантная, III – подчиненная, IV – угнетенная.

среднее значение для деревьев каждой группы (рис. 2).

График на рис. 2 показывает, что в 5-летней культуре доминантная группа деревьев (I) характеризуется самым низким уровнем содержания проантоцианидинов, в подчиненной и угнетенной группах деревьев (III, IV) содержание этих веществ выше.

Отсутствие рубок ухода в опытных географических культурах позволило выявить каким образом распределяются по численности (% от общей выборки) деревья разной ростовой активности с учетом содержания в хвое связанной формы проантоцианидинов. Для этого в каждой группе деревьев учитывались особи с содержанием проантоцианидинов выше среднего для популяции уровня, как показателя потенциально повышенной устойчивости таких деревьев к действию разнообразных факторов среды. Структуры популяций 5- и 21-летних культур местного экотипа из условий B_2 и A_1 , а также северо-западного климатипа из условий A_1 приведены на рис. 3.

Рис. 3 свидетельствует, что в оптимальной среде обитания B_2 в 5-летней культуре численность кодоминантной и подчиненной групп деревьев практически совпадают и намного превосходят численности доминантной и угнетенной групп. В 21-летней культуре в условиях B_2 наибольшее численное значение приобретает кодоминантная по высоте группа, обеспечивающая высокую жизнеспособность популяции.

На рис. 3Б отражена структура популяций того же климатипа в условиях произрастания – A_1 . В этих условиях в популяциях количественно

преобладает группа подчиненных деревьев, заметно уменьшаются группы доминантных и кодоминантных деревьев (особенно в 21-летней культуре). Это может указывать на более сильную приспособительную функцию к неблагоприятным условиям произрастания деревьев III и IV групп. Численное смещение в сторону более высокой приспособительной функции подчиненной и угнетенной групп деревьев было характерным и для культур северо-западного климатипа в условиях A_1 (рис. 3В).

Вследствие отрицательной корреляционной связи слабой и средней силы между ростовыми показателями и содержанием проантоцианидинов, в каждой группе деревьев присутствует некоторое число потенциально более устойчивых особей с содержанием связанной формы проантоцианидинов выше среднего для популяции уровня. Однако, если в 5-летнем возрасте в условиях B_2 численность таких особей выше в подчиненной и угнетенной группах деревьев, то к 21-летнему возрасту потенциально устойчивых деревьев становится больше в кодоминантной группе (рис. 3А). В условиях, менее благоприятных для роста сосны, A_1 (рис. 3В) – ситуация меняется. В обеих возрастных группах преобладают деревья подчиненной и угнетенной групп, обладающих, соответственно, более высоким уровнем потенциальной биохимической устойчивости согласно связанной форме проантоцианидинов.

В культуре северо-западного климатипа в экстремальных для него условиях A_1 (рис. 3В) также отмечается повышенная потенциальная устойчивость деревьев подчиненной и угнетенной групп, согласно процентному участию деревьев с повышенным уровнем связанных проантоцианидинов в хвое.

Интерес к изучению биохимических изменений в деревьях под действием биотических и абиотических факторов основывается на повсеместно отмечаемом ухудшении состояния лесов [7]. Некоторые авторы предлагают более широко вводить биоиндикацию состояния насаждений путем изучения ряда биохимических параметров, таких как компоненты системы фотосинтеза, антиоксиданты и фенольные соединения [13, 16]. Несмотря на то, что механизм защиты растений представляет комплекс разнообразных ответных реакций, наши данные показывают возможность определения одного из компонентов биохимической защиты – уровня накопления в тканях свободной и связанной форм проантоцианидинов. При этом потенциально повышенная устойчивость либо восприимчивость могут быть отмечены

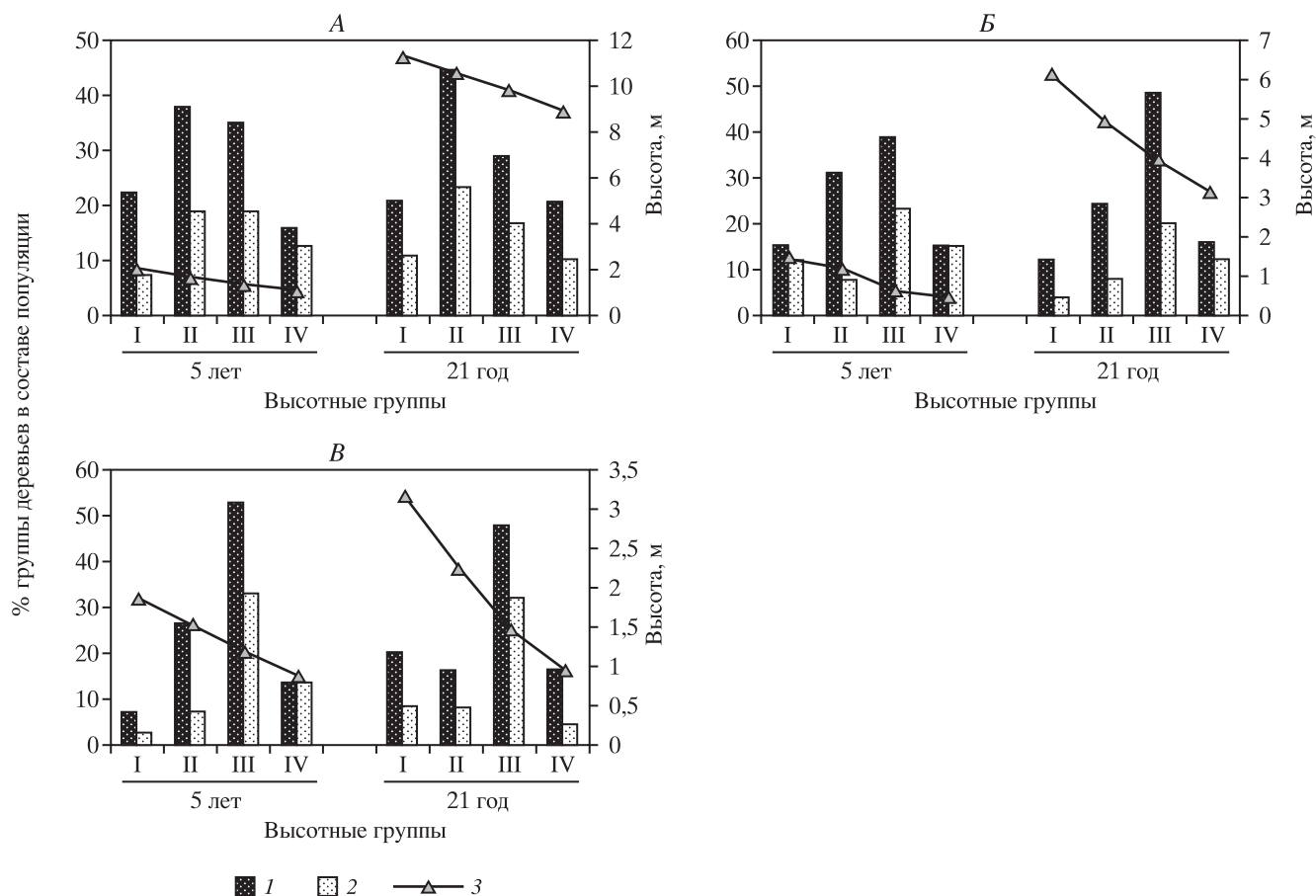


Рис. 3. Структура популяций 5- и 21-летней культур сосны обыкновенной изюмского климатипа в условиях В₂ (А), А₁ (Б), северо-западного климатипа в А₁ (В) согласно участию (%) в выборке групп деревьев: доминантных (I), кодоминантных (II), подчиненных (III), угнетенных (IV). Для каждой группы отражена доля (%) присутствия деревьев, обладающих содержанием связанных проантоцианидинов выше среднего для популяции уровня: 1 – высота деревьев (% группы в составе популяции), 2 – содержание в группе связанных проантоцианидинов выше среднего для популяции уровня, 3 – средняя высота группы (Н, м).

ны до появления внешних признаков воздействия на деревья.

Заключение. Полученные результаты свидетельствуют о сложном характере связи размерных параметров деревьев, представляющих наибольший интерес для ведения лесокультурных работ – высоты и диаметра, и такого показателя вторичного обмена веществ, как содержание проантоцианидинов. Оказалось, что повышенный уровень этой группы соединений, особенно в связанной форме, способен принимать участие в формировании потенциальной биохимической устойчивости деревьев в условиях массового поражения заболеванием шютте обыкновенным или повреждения сосновым шелкопрядом. Повышается уровень проантоцианидинов и в тканях сосны в неблагоприятных для произрастания местообитаниях.

Существующая отрицательная (слабой и средней силы) корреляция признаков высоты деревьев

и содержания проантоцианидинов с одной стороны определяет повышенное присутствие потенциально более устойчивых (по связанной форме проантоцианидинов) деревьев в подчиненной и угнетенной группах, но с другой стороны, обеспечивает некоторое присутствие их в доминантной и кодоминантной группах. Однако в результате рубок ухода, которые удаляют из культур прежде всего подчиненные и угнетенные деревья, в целом можно ожидать снижение биохимического потенциала устойчивости культуры в дальнейшем.

Поскольку согласно литературным и полученным нами данным группа проантоцианидинов может служить генетическим маркером популяций, указывающим на потенциально повышенную или пониженную устойчивость в условиях действия стрессовых внешних факторов, вероятно, может иметь положительное значение биохимическая проверка семенных плантаций разного происхождения на такой признак, как содержание связан-

ной формы проантоцианидинов в лубе или хвое деревьев. Данный признак может оказаться также полезным при выборе материнских деревьев для селекционных работ. Предпочтение следует отдавать популяциям и деревьям, характеризующимся повышенным уровнем содержания проантоцианидинов, особенно в связанной форме, что может оказаться полезным в плане обеспечения более высокой потенциальной устойчивости к биоповреждениям в будущем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Беликов В.В.* Оценка содержания флаванолол-производных в плодах *Silybum marianum* (L.) // Растительные ресурсы. 1985. № 3. С. 350–358.
2. *Бузун Г.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф.* Определение белка в растениях с помощью амидо-черного // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 198–204.
3. *Голиков А.М.* Рост и формовая структура потомства ели европейской в зависимости от гетерозиготности деревьев и условий произрастания // Лесоведение. 2007. № 4. С. 51–58.
4. *Полякова Г.Г., Ветрова В.П., Пашенова Н.В., Осипов В.И.* Участие проантоцианидинов и лигнина в защитной реакции пихты на инфицирование микромицетами // Физиология растений. 1995. Т. 42. С. 622–628.
5. *Полякова Л.В., Журова П.Т.* Захисна функція фенольних сполук сосни звичайної на популяційному рівні // Лісівництво і агролісомеліорація. 2006. В. 110. С. 261–266.
6. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: “Вышэйшая школа”. 1974. 466 с.
7. *Селочник Н.Н.* Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.
8. *Andrew R.L., Peakall R., Wallis I.R., Wood J.T., Knight E.J., Foley W.J.* Marker-based genetics in the wild?: The heritability and genetic correlation of chemical defenses in eucalyptus // Genetics. 2005. V. 171. P. 1989–1998.
9. *Aspinwall M.* Physiology, biochemistry, and biomass production in genetically improved loblolly pine // Plant Pathology. 2007. V. 42. P. 203–211.
10. *Cvirkova M., Mala J., Hrubcova M., Eder J.* Soluble and cell wall-bound phenolics and lignin in *Ascochyta blight* infected Norway spruces // Plant Science. 2006. V. 170. P. 563–570.
11. *Julkunen-Tiitto R.* Phenolic constituents in leaves of northern willows: methods for the analysis of certain phenolics // Joun. Agricultural and Food Chemistry. 1985. V. 33. P. 213–217.
12. *Kaundum S.S., Lebreton Ph., Fady B.* Genetic variation in needle flavonoid composition of *Pinus brutia* var. *brutia* populations // Biochemical Systematics and Ecology. 1998. V. 26. P. 485–494.
13. *Keski-Saari S.* Phenolic compounds in birch seedlings during early ontogeny: regulation of biosynthesis and accumulation in response to nutrient availability and uv-b radiation // Joensuu, PhD Dissertations in Biology, University of Joensuu. 2005. P. 1457–2486.
14. *Lahtinen M., Kapari L., Ossipov V., Salminen J.-P., Haukioja E., Pihlaja K.* Biochemical transformation of birch leaf phenolics in larvae of six species of sawflies // Chemoecology. 2005. V. 15. № 3. P. 153–159.
15. *Sonesson J., Swedjemark G., Almqvist C., Jansson G., Hannrup B., Rosvall O., Kroon J.* Genetic variation in responses of *Pinus sylvestris* trees to natural infection by *Gremmeniella abietina* // Scandinavian Journ. of Forestry Reseach. 2007. V. 22. P. 290–298.
16. *Tausz M., Jimenes M.S., Grill D.* Antioxidative defence and photoprotection in pine needles under field conditions. A multivariate approach to evaluate patterns of physiological responses of natural sites // Physiologia Plantarum. 1998. V. 104. № 4. P. 760–764.

Phenol Compounds in Formation of Population Structure in Norway Spruce Provenance Trials

L. V. Polyakova, P. T. Zhurova

The relations between the anthocyanidin (group of phenol compounds) accumulation in Norway spruce needles and resistance of spruce to ordinary schotte disease and growth indices of trees from provenance trials in different sites were studied. The participation of these compounds in forming the growth structure of populations and the possibility to select trees and cultures with potentially elevated resistance to the influence of biotic and abiotic factors are shown.