

АНАЛИЗ БИОХИМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ

© 2022

Сауткина М.Ю.

Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
(г. Воронеж, Российская Федерация)

Аннотация. В статье представлены результаты исследований биохимического разнообразия деревьев дуба черешчатого, произрастающего в пологих защитных лесных полосах лесостепной зоны Центрально-Черноземного региона. Описываются особенности накопления различных групп веществ вторичного метаболизма фенольной природы в листьях модельных деревьев дуба в сезонной динамике. Рассматривается роль вторичных метаболитов в формировании адаптационных механизмов устойчивости особей к неблагоприятным факторам среды. Доказано, что содержание веществ вторичного обмена фенольной природы и их сочетание может служить критерием потенциальной биохимической устойчивости деревьев при произрастании в неблагоприятных экологических условиях. Определение содержания веществ вторичного метаболизма проводили на образцах листьев дуба в начале июня и августа. Выявлено, что количественно ведущей группой веществ вторичного метаболизма являются флавонолы. Установлено, что в начале вегетационного сезона в молодых листовых пластинках дуба происходят наиболее существенные колебания уровней накопления веществ вторичного метаболизма, а к концу сезона вегетации их содержание стабилизируется. Выявлены высокие показатели коэффициентов вариации, которые позволяют обеспечивать биохимическое разнообразие в популяции и достаточный размах адаптивности признаков. Показано, что наиболее однородными являются выборки контрольных и опытных деревьев по флавонолам.

Ключевые слова: биохимическое разнообразие; вещества вторичного метаболизма; лесостепная зона; лесные полосы; дуб черешчатый; фенольные соединения; плакор; склон.

THE ANALYSIS OF THE BIOCHEMICAL DIVERSITY OF THE ENGLISH OAK VEGETATIVE SPHERE IN THE FOREST-STEPPE ZONE

© 2022

Sautkina M.Yu.

All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology (Voronezh, Russian Federation)

Abstract. The paper studies the biochemical diversity of the English oak trees growing in the protective forest strips of the forest-steppe zone in the Central Chernozem region. The features of accumulation of various groups of substances of secondary metabolism of phenolic nature in the leaves of model oak trees in seasonal dynamics are described. The role of secondary metabolites in the formation of adaptive mechanisms of resistance of individuals to adverse environmental factors is considered. It is proved that the content of substances of secondary metabolism of phenolic nature and their combination can serve as a criterion for the potential biochemical stability of trees when growing in unfavorable environmental conditions. The content of secondary metabolism substances was determined on oak leaf samples in early June and August. It was revealed that the quantitatively leading group of substances of secondary metabolism are flavonols. It was found that at the beginning of the growing season, the most significant fluctuations in the levels of accumulation of secondary metabolism substances occur in young oak leaf blades, and by the end of the growing season their content stabilizes. High rates of variation coefficients have been identified, which make it possible to ensure biochemical diversity in the population and a sufficient range of adaptability of traits. It is shown that the samples of control and experimental trees for flavonols are the most homogeneous.

Keywords: biochemical diversity; substances of secondary metabolism; forest-steppe zone; forest strips; English oak; phenolic compounds; plakor; slope.

Введение

В настоящее время остро стоит проблема деградации дубрав в России, странах Европы, Средней Азии и США. По всему ареалу вида наблюдается неуклонное снижение доли высокоствольных насаждений [1, с. 23–25]. По мнению Н.А. Харченко, одной из главных причин деградационных процессов в дубовых лесах является целенаправленное изъятие человеком на протяжении многих веков лучших по росту и развитию деревьев без обеспечения соответствующего лесовосстановления, что в свою очередь привело к снижению общей биологической устойчи-

вости дуба [2, с. 29]. К концу XIX столетия широко-масштабное сведение дубрав стало одной из причин изменения гидрологического режима в лесостепной и степной зонах Европейской части России, что впоследствии привело к череде сильнейших засух. После засухи 1891 г. по инициативе В.В. Докучаева была организована «Особая экспедиция Лесного департамента по испытанию и учету различных способов и приемов лесного и водного хозяйства в степях южной России» и была третьей комплексной экспедицией под его руководством. В Каменной Степи были начаты работы по лесовосстановлению, которые спус-

тя 125 лет на практике доказали правильность тех научных заключений и предложенных мер по борьбе с засухами. Создана система полезащитных лесных полос с участием дуба черешчатого. Однако лесоводами отмечено, что к 85–90-летнему возрасту лесополосы достигают зрелости и начинаются процессы деградации. Лесные полосы с преобладанием дуба в перспективе станут либо иными по составу пород, либо погибнут [3, с. 11–12]. В связи с этим необходимы длительные мониторинговые работы по исследованию состояния дуба черешчатого в составе насаждений. Известно, что в листьях дуба выявлено большое количество различных групп веществ вторичного метаболизма фенольной природы, которые могут служить критериями оценки устойчивости деревьев к неблагоприятным факторам среды.

Целью исследований являлась оценка сезонной динамики накопления веществ вторичного метаболизма в листьях 70-летних модельных деревьев дуба черешчатого, произрастающих в контрастных условиях рельефа лесной полосы № 133 Каменной Степи.

Объекты исследований

В качестве объектов исследований были выбраны деревья дуба черешчатого, произрастающего в полезащитной лесной полосе № 133 (1950 г. посадки) агролесомелиоративного комплекса «Каменная Степь». Каменная Степь находится на юго-востоке Воронежской области, на Битюжско-Хоперском междуречье. Она располагается в переходной части от Калачской возвышенности к Окско-Донской низменности, что и определяет общий уклон местности в северном направлении. Лесополоса № 133 направлена с запада на восток и располагается на водоразделе. Она состоит из 3 литер: *а*, *б* и *в*. В литерах *а* и *б*, расположенных на плакорном и междуречном недренированном типах местности, отобраны 20 деревьев дуба черешчатого (контрольная группа). В литере *в*, расположенном на склоне, выбраны 20 деревьев дуба опытной группы. Ранее нами было показано, что биометрические показатели деревьев дуба зависят от условий местопроизрастания – мезорельефа лесостепной зоны. Доказано, что на плакоре дуб находится в более благоприятных лесорастительных условиях и превосходит по диаметру и высоте деревья, произрастающие на склоне и претерпевающие негативное влияние рельефа [4, с. 78].

Материалы и методы исследований

Сбор растительных образцов производили дважды в течение вегетационного сезона: в середине июня и во второй декаде августа 2020 г. Отбирали по 4 системных листа с каждого дерева и фиксировали в кипящем этаноле. Для определения веществ вторичного метаболизма экстрагировали растительный материал в 96, 70 и 50%-ном этиловом спирте. В 96%-ном экстракте производили определение низкомолекулярных катехинов (НК) (по реакции с ванилиновым реактивом) [5, р. 213] и флавонолов (ФЛ) (по реакции с $ALCL_3$) [6, с. 351]; в 50%-ном экстракте – конденсированных танинов (КТ) (по реакции с ванилиновым реактивом) [5, р. 213] и общую сумму фенольных соединений (ФС) [7, с. 398]; в 70%-ном экс-

тракте – проантоцианидины (ПА) [8, с. 622]. Сумму гидролизуемых танинов в листьях дуба оценивали по разнице между содержанием ФС и КТ.

Результаты исследований и их обсуждение

Произведена оценка биохимического разнообразия в сезонной динамике вегетативной сферы контрольных и опытных деревьев дуба черешчатого, произрастающих в контрастных условиях рельефа полезащитной лесной полосы № 133 Каменной Степи. В результате анализа выявлены отличия в уровне синтеза веществ вторичного метаболизма как между контрольной и опытной группами деревьев, так и в сезонной динамике. Показано, что в июне 2020 г., как и в предыдущие годы исследований, максимальный уровень накопления фенольных соединений характерен для флавонолов. Так, в листьях контрольных деревьев среднее содержание данной группы фенольных соединений составляет $3,16 \pm 0,11\%$ сухой массы (с.м.) (табл. 1). При этом значения варьируют в пределах 2,43–3,82% с.м. Можно предположить, такой высокий их уровень у контрольных деревьев обуславливает способность дуба противостоять влиянию болезней и вредителей, что подтверждается данными энтомо-фитопатологической оценки в сезонной динамике. В листьях опытных деревьев средний уровень накопления флавонолов ниже на 11,1% – $2,81 \pm 0,18\%$ с.м. (табл. 2). Амплитуда изменения признака составляет 2,09%. Максимальные значения достигают 4,12% с.м. Однако следует отметить: в целом содержание этих соединений в листьях модельных деревьев дуба в 2020 г. ниже, чем в предыдущие годы исследований: $4,42 \pm 0,17$ и $3,73 \pm 0,33\%$ с.м. (2019 г.) и $4,68 \pm 0,23$ и $3,25 \pm 0,28\%$ с.м. (2018 г.) соответственно для контрольных и опытных деревьев [9, с. 179; 10, с. 162]. Вероятно, данное явление можно объяснить тем, что в мае 2020 г., месяце, предшествующем отбору растительных образцов, выпало 162% нормы осадков, что привело к снижению уровня накопления флавонолов в листьях модельных деревьев дуба. Как известно, флавонолы обладают очень сильными антиоксидантными свойствами защиты фотосинтетического аппарата растений от гидротермического стресса во время засухи и повышенной УФ-радиации [11, с. 61; 12, р. 67].

К середине августа 2020 г. уровень накопления флавонолов снизился в листьях обеих групп деревьев дуба. Так, в листьях контрольных деревьев их содержание стало ниже на 20,2% (2,63% с.м.), а в листьях опытных деревьев – на 29,5% (1,98% с.м.) (табл. 1, 2).

Уровень накопления флавонолов может служить генетическим индикатором потенциальной устойчивости деревьев дуба черешчатого к внешнему воздействию различных стрессовых факторов, таких как атмосферная засуха, повышенная УФ-радиация, повреждения филлофагами и болезнями. Таким образом, при отборе материнских деревьев дуба для последующих селекционных работ целесообразна их биохимическая проверка на содержание флавонолов в листьях [13, с. 253; 14, с. 315].

Таблица 1 – Содержание веществ вторичного метаболизма в листьях контрольных модельных деревьев дуба черешчатого (лесная полоса № 133 (плакор), Каменная Степь), % с.м.

Группа вторичных метаболитов	Июнь					Август				
	X + Sx	Min	Max	R	Cv	X + Sx	Min	Max	R	Cv, %
НК	2,13 ± 0,29	0,42	3,97	3,55	56,41	2,32 ± 0,40	0,70	7,79	7,09	68,93
КТ	1,44 ± 0,17	0,37	2,50	2,12	47,32	1,86 ± 0,21	0,45	3,23	2,78	36,50
ФС	2,61 ± 0,13	1,41	3,30	1,89	20,34	3,10 ± 0,62	0,74	9,19	8,46	79,72
ГТ	1,17 ± 0,16	0,30	2,59	2,29	56,12	1,24 ± 0,52	0,02	6,80	6,78	86,33
ФЛ	3,16 ± 0,11	2,43	3,82	1,39	14,83	2,63 ± 0,17	0,86	3,68	2,82	26,31
ПА	1,36 ± 0,23	0,34	4,10	3,76	69,74	1,65 ± 0,31	0,81	5,18	4,38	75,12

Примечание. НК – низкомолекулярные катехины, КТ – конденсированные танины, ГТ – гидролизуемые танины, ФС – общая сумма фенольных соединений, ФЛ – флавонолы, ПА – проантоцианидины.

Таблица 2 – Содержание веществ вторичного метаболизма в листьях опытных модельных деревьев дуба черешчатого (лесная полоса № 133 (склон), Каменная Степь), % с.м.

Группа вторичных метаболитов	Июнь					Август				
	X + Sx	Min	Max	R	Cv	X + Sx	Min	Max	R	Cv, %
НК	3,00 ± 0,36	0,29	5,74	5,46	46,63	2,53 ± 0,41	0,70	6,42	5,73	61,90
КТ	1,78 ± 0,24	0,28	3,19	2,91	52,92	1,53 ± 0,17	0,28	2,41	2,13	43,81
ФС	3,10 ± 0,24	1,77	5,10	3,34	30,90	2,51 ± 0,12	1,55	3,63	2,08	17,82
ГТ	1,24 ± 0,16	0,08	2,32	2,25	49,22	0,98 ± 0,17	0,14	2,30	2,16	67,10
ФЛ	2,81 ± 0,18	2,03	4,12	2,09	24,84	1,98 ± 0,12	1,01	2,62	1,61	23,24
ПА	1,40 ± 0,18	0,49	2,91	2,42	49,31	1,27 ± 0,12	0,26	1,96	1,70	35,30

В результате детального физиолого-биохимического анализа показано наличие в тканях листьев модельных деревьев дуба черешчатого низкомолекулярных катехинов (НК). Данная группа фенольных соединений обладает значительными антиоксидантными свойствами. Выявлено в сезонной динамике, что в листьях опытных деревьев дуба уровень накопления НК существенно выше, чем в листьях контрольных деревьев. Так, в июне 2020 г. среднее содержание в листьях опытных деревьев дуба, произрастающих на склоне, равно $3,00 \pm 0,36\%$ с.м., что на 29% выше, чем в листьях деревьев дуба, произрастающих на плакоре (контроль) (табл. 1, 2). При этом амплитуда изменения признака у опытных деревьев составляет 5,46% с.м. Максимальные значения достигают 5,74% с.м. В контрольных деревьях амплитуда уже и составляет 3,55% с.м. при максимальном значении признака 3,97% с.м. К середине августа уровень накопления НК несколько выровнялся у обеих групп модельных деревьев: $2,31 \pm 0,40$ и $2,53 \pm 0,41\%$ с.м. Амплитуда изменчивости признака у опытных деревьев составляет 5,73% с.м., максимальные значения достигают 6,42% с.м. Для деревьев контрольной группы характерно варьирование значений признака от 0,70 до 7,79% с.м. Аналогичная тенденция характера динамики накопления НК наблюдалась и в предыдущие годы исследований. Так, в июне 2019 г. содержание НК в листьях деревьев на склоне составляло $2,17 \pm 0,31\%$ с.м., а в листьях контрольных деревьев – $1,32 \pm 0,19\%$ с.м. Ко второй декаде августа содержание НК сравнялось в листьях обеих групп исследуемых деревьев: $1,25 \pm 0,25$ и $1,36 \pm 0,27\%$ с.м. для контроля и опыта соответственно. Существенные отличия по содержанию НК между контрольными и опытными деревьями дуба позволяет рассматривать данные соединения как вы-

полняющие определенную защитную функцию в неблагоприятных для произрастания условиях.

К важным компонентам комплекса адаптации растений к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам относятся конденсированные танины (КТ). Физиолого-биохимический анализ количественного определения вторичных метаболитов показал наличие определенных различий в уровнях накопления в листьях модельных деревьев дуба черешчатого КТ. Выявлена тенденция накопления данных соединений, аналогичная 2019 г. исследований. Так, в результате анализа сбора растительного материала в июне выявлено, что в 2020 г. в листьях деревьев дуба опытной группы уровень накопления КТ равен $1,78 \pm 0,24\%$ с.м., что на 19,1% выше, чем у контрольных деревьев – $1,43 \pm 0,17\%$ с.м. (табл. 1, 2). Размах изменчивости признака в листьях контрольных деревьев составляет 2,12% с.м. при варьировании значений от 0,37 до 2,50% с.м. Амплитуда изменчивости признака в листьях деревьев дуба опытной группы составляет 2,91% с.м. Повышенное содержание данной группы вторичных метаболитов может быть связано с индуцированным синтезом веществ в ответ на повреждение вегетативной сферы патогенными инфекциями и вредителями. Так, во время энтомо-фитопатологической оценки (июнь 2020 г.) было показано, что листья опытных деревьев дуба, произрастающих на склоне в неблагоприятных экологических условиях, наиболее подвержены поражению мучнистой росой и филлофагами относительно контрольных деревьев. Однако в результате анализа растительного материала августовского сбора выявлено, что в листьях контрольных деревьев произошло повышение среднего уровня накопления КТ на 29,2% до $1,86 \pm 0,21\%$ с.м., а в листьях опытных деревьев, наоборот, снижение до $1,53 \pm 0,17\%$ с.м. При

этом в листьях деревьев контрольной группы значения варьируют от 0,45 до 3,23% с.м., а в листьях опытной – от 0,28 до 2,41% с.м. В течение двух лет исследований выявлена определенная закономерность между 2 группами веществ вторичного метаболизма, обеспечивающими защитные функции – ФЛ и КТ. Так, отмечено, что в 2020 г. в листьях контрольных деревьев в сезонной динамике происходит снижение уровня накопления ФЛ от $3,16 \pm 0,11$ до $2,63 \pm 0,17\%$ с.м., а уровень накопления КТ, наоборот, повышается от $1,44 \pm 0,17$ до $1,86 \pm 0,21\%$ с.м. (табл. 1). В листьях опытных деревьев выявлена противоположная тенденция. Таким образом, ежегодный анализ выборки деревьев дуба полезащитной лесополосы № 133 показал устойчивую негативную корреляцию оценок уровней накопления ФЛ и КТ. Кроме того, полученные соотношения содержания данных групп вторичных метаболитов в листьях опытных и контрольных деревьев и результаты энтомо-фитопатологической оценки подтверждаются данными визуальной оценки жизненного состояния деревьев дуба, произрастающих в контрастных экологических условиях (плакор и склон лесополосы).

В результате анализа биохимического разнообразия вегетативной сферы дуба черешчатого показано наличие гидролизуемых танинов (ГТ). Средний уровень накопления ГТ в 2020 г. в обеих выборках в целом выше, чем в предыдущем году исследований. Так, в июне 2020 г. содержание ГТ в листьях контрольных и опытных деревьев составляет соответственно $1,17 \pm 0,16$ и $1,24 \pm 0,16\%$ с.м. (табл. 1, 2). При этом для июня 2019 г. характерен существенно более низкий уровень накопления данной группы вторичных метаболитов: $0,89 \pm 0,13\%$ с.м. (контроль) и $0,76 \pm 0,18\%$ с.м. (опыт). К августу 2020 г. выявлено незначительное варьирование содержания ГТ в листьях анализируемых деревьев. Так, в листьях контрольных деревьев уровень накопления ГТ повысился на 5,7% (табл. 1). В листьях опытных деревьев, наоборот, отмечено снижение содержания ГТ на 20,3% (табл. 2). Однако, несмотря на более низкие показатели содержания ГТ в листьях в предыдущие годы исследований, можно отметить в целом ежегодный повторяющийся характер сезонной динамики накопления данных веществ вторичного метаболизма. Известно, что гидролизуемые танины являются физиологически токсичными веществами для многих филофагов. В связи с этим данные вещества относятся к одному из компонентов адаптационного механизма защиты растений от патогенов и вредителей – индуцированному. Данный механизм заключается в том, что в ответ на повреждение листьев филофагами в них дополнительно индуцируются ГТ. Л.В. Поляковой выделено 2 механизма защиты растений от воздействия неблагоприятных абиотических и биотических факторов: 1) системный механизм защиты, который характеризуется начальным уровнем накопления вторичных метаболитов до начала распространения инфекции; 2) индуцированный механизм защиты, характеризующийся уровнем содержания веществ вторичного метаболизма после распространения патогена по листовой поверхности. Однако наиболее важное значение имеет системный механизм [13, с. 253].

Физиолого-биохимический анализ показал различие в содержании проантоцианидинов (ПА) в листь-

ях исследуемых деревьев как на количественном уровне, так и в характере сезонной динамики. Наблюдается тенденция, подобная предыдущему году исследований, вероятно отражая видовые особенности сезонной динамики. Так, отмечено, что в начале вегетационного сезона уровни накопления ПА в листьях опытных и контрольных деревьев практически равны и составляют $1,45 \pm 0,18\%$ с.м. и $1,36 \pm 0,23\%$ с.м. (табл. 1, 2). Однако к середине августа содержание ПА в зрелых листьях контрольных деревьев дуба повысилось на 17,9% до $1,65 \pm 0,31\%$ с.м., а в листьях опытных деревьев, наоборот, количество ПА снизилось на 15% до $1,27 \pm 0,12\%$ с.м. (табл. 1, 2). Таким образом, увеличение уровня накопления ПА в листьях контрольных деревьев может быть связано с проявлением индуцированного механизма защиты в ответ на поражение патогенами или вредителями, который приводит к дополнительному синтезу вторичных метаболитов [13, с. 254]. Известно, что проантоцианидины обладают высокими антиоксидантными свойствами. Согласно литературным данным, уровень накопления проантоцианидинов может служить генетическим маркером исследуемых популяций, который может указывать на потенциальную устойчивость в условиях средового стресса [15, с. 29].

В результате статистической обработки выявлена существенная дифференциация анализируемых деревьев дуба черешчатого контрольной и опытной групп по показателям вторичного метаболизма. Полученные коэффициенты вариации cv показывают, что выборки контрольных и опытных деревьев по содержанию вторичных метаболитов являются очень неоднородными. Выявлено, что аналогично предыдущему году исследований наиболее неоднородна выборка контрольных деревьев по ГТ (август 2020 г.). Коэффициент вариации равен 86,3% (табл. 1). В целом наиболее высокая вариативность основных показателей вторичного метаболизма на уровне 60–70% характерна для выборки контрольных деревьев дуба. Такие высокие показатели коэффициентов вариации позволяют обеспечивать биохимическое разнообразие в популяции и достаточный размах адаптивности признаков. Выявлено, что в 2020 г., как и в предыдущие годы исследований, наиболее однородными являются выборки контрольных и опытных деревьев по ФЛ. Так, коэффициенты вариации в начале вегетационного сезона составляют 14,8 и 24,8% соответственно для контрольных и опытных деревьев, а к концу вегетации – 26,3 и 23,2% соответственно (табл. 1, 2). Вероятно, содержание ФЛ в листьях дуба черешчатого отражает закрепленный на генетическом уровне этих веществ. Тенденция сохранения низких коэффициентов вариации указывает на устойчивое сохранение особенностей структуры ФЛ в популяции дуба черешчатого.

Выводы

Таким образом, результаты физиолого-биохимического анализа показали наличие существенного биохимического разнообразия в листьях исследуемых деревьев дуба черешчатого контрольной и опытной групп в полезащитной лесной полосе № 133 Каменной Степи. Выявлено, что количественно ведущей группой веществ вторичного метаболизма являются флавонолы. В начале вегетационного сезона в молодых листовых пластинках дуба происходят

наиболее значительные колебания уровней накопления веществ вторичного метаболизма, а к концу сезона вегетации их содержание стабилизируется. Показано, что повышенный уровень содержания различных групп веществ вторичного метаболизма принимает участие в формировании потенциальной биохимической устойчивости деревьев при произрастании в неблагоприятных экологических условиях. При этом следует отметить, что устойчивость растений к средовому стрессу под влиянием абиотических и биотических факторов определяется не только уровнем накопления различных групп фенольных соединений, но и их сочетанием. Образуются определенные коадаптивные комплексы разных по характеру действия групп вторичных веществ в различные временные периоды вегетационного сезона, которые обладают высоким уровнем наследуемости. При подборе древесных пород для создания защитных лесных полос необходимо использовать породы, в которых синтезируется достаточное количество вторичных метаболитов для формирования устойчивости к болезням и вредителям [16, с. 143]. Также при выборе материнских деревьев для селекционных работ следует выбирать особи с повышенным уровнем накопления определенных групп веществ вторичного метаболизма.

Список литературы:

1. Калинин Н.П. Дубравы России. М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 536 с.
2. Харченко Н.А., Харченко Н.Н. К вопросу о деградации порослевых дубрав Центрального Черноземья // Лесной вестник. 2007. № 4. С. 29–31.
3. Каменная Степь: лесоаграрные ландшафты / под ред. Ф.Н. Милькова. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1992. 224 с.
4. Сауткина М.Ю., Кузнецова Н.Ф., Тунякин В.Д. Современное состояние защитных лесных полос с преобладанием дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Каменной Степи // Лесохозяйственная информация. 2018. № 1. С. 78–89.
5. Titto R.S. Phenolic constituents in the leaves of northern willows: Methods for analysis of certain phenolics // Journal of Agricultural Food Chemistry. 1985. Vol. 33. P. 213–217.
6. Беликов В.В. Оценка содержания флавонол-производных в плодах *Silybin maianum* (L.) Gaerth // Растительные ресурсы. 1985. № 3. С. 350–358.

7. Полякова Л.В., Литвиненко В.И. Регуляция синтеза некоторых групп фенольных соединений в листьях дуба черешчатого в условиях повреждения патогенной инфекцией и насекомыми // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: мат-лы IX междунар. симп. 20–25 апреля 2015 г., г. Москва, Российская Федерация / отв. ред. Н.В. Загоскина. М.: ИФР РАН, 2015. С. 396–403.

8. 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. Вып. 42. С. 622–628.

9. Сауткина М.Ю. Вторичные биохимические признаки как показатели устойчивости насаждений дуба черешчатого в Каменной Степи // Труды КубГАУ. 2019. № 81. С. 178–182.

10. Сауткина М.Ю. Особенности содержания веществ вторичного метаболизма в листьях дуба черешчатого Каменной Степи // Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов: межрегион. сб. науч. работ. Воронеж: ВГУ, 2020. С. 160–164.

11. Полякова Л.В. Фенольные соединения листьев материнских деревьев и сеянцев полусибирского потомства дуба черешчатого // Биологический вестник. 2007. Т. 11. С. 61–66.

12. Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids an antioxidants in plants: location and functional significance // Plant Science. 2012. Vol. 196. P. 67–76.

13. Полякова Л.В. Сезонная изменчивость фенольных соединений в листьях деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur*) и красного (*Quercus rubra*), устойчивых и восприимчивых к мучнистой росе (*Microsphaera alphitoides*) // Лесоводство и агролесомелиорация. 2008. Вып. 113. С. 252–259.

14. Полякова Л.В., Губин Е.А. Биохимическая характеристика сеянцев дуба черешчатого, используемых для размножения *in vitro* // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сб. науч. тр. Т. 5. К.: Логос, 2008. С. 314–317.

15. Полякова Л.В., Журова П.Т. Роль фенольных соединений в устойчивости географических культур сосны обыкновенной // Лесоведение. 2012. № 1. С. 27–33.

16. Полякова Л.В., Кузнецова Н.Ф. Повышение устойчивости лесозащитных полос с участием сосны обыкновенной на основе изучения особенностей метаболизма веществ вторичного обмена // Бюллетень ГНБС. 2020. Вып. 136. С. 140–147.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
Сауткина Марина Юрьевна, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории экологической генетики; Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии (г. Воронеж, Российская Федерация). E-mail: sautmar@mail.ru.	Sautkina Marina Yurievna, candidate of agricultural sciences, researcher of Ecological Genetics Laboratory; All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology (Voronezh, Russian Federation). E-mail: sautmar@mail.ru.

Для цитирования:

Сауткина М.Ю. Анализ биохимического разнообразия вегетативной сферы дуба черешчатого лесостепной зоны // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11, № 1. С. 114–118. DOI: 10.55355/snv2022111114.