

УДК 595.78

С.И. Денисова

Динамика содержания вторичных метаболитов в листьях кормовых растений чешуекрылых

Проблема формирования трофических адаптаций у насекомых-фитофагов издавна привлекает внимание биологов [1–4].

Питание насекомых-фитофагов – сложный динамический процесс, связывающий воедино физиологические требования, выживание, рост, размножение и распространение фитофагов с экологическими особенностями среды обитания [2, 5, 6].

Растения содержат не только собственные питательные вещества (белки, жиры, углеводы, аминокислоты), но и множество промежуточных и конечных продуктов вторичного обмена. Начиная с классических работ Г. Френкеля [7], исследователи приписывают ряду групп растительных метаболитов ведущее место в функционировании системы *растение – фитофаги*. Экологически активные соединения – аллелохимики – имеются в каждом растении, и с ними сталкивается любой консумент. В настоящее время известно более 10 тыс. вторичных метаболитов растений, однако считается, что общее их количество превышает 400000 [8].

К одному из крайне перспективных для практического применения направлений изучения химических взаимоотношений в природе относится исследование аллелохимических взаимодействий фитофагов и их кормовых растений.

Известно, что продуцируемые растениями аллелохимики могут служить аттрактантами во взаимодействии с одними организмами и репеллентами при контакте с другими. Синигрин стимулирует питание капустной тли, но препятствует сосанию другого вида тли. Многие вторичные вещества лежат в основе защитных систем растений против фитотрофных насекомых. Они играют в основном роль антифидантов, пищевых детергентов и фитотоксикантов. Роль пищевых детергентов могут играть таннины, алкалоиды, флавоноиды [9].

Установлено, что гидролизуемые таннины, содержащиеся в дубе красном, снижают плодовитость непарного шелкопряда [10].

Изучено влияние возраста растений на состав вторичных метаболитов и влияние последних на усвоение пищи *Daphnis nerii*. Предполагается, что биодоступность пищи блокируется вторичными метаболитами, такими, как фенолы и цианогенные глюкозиды, появляющиеся в старых листьях [11].

Ряд авторов считает, что сам факт повреждения растений фитофагами индуцирует химическую защиту у растений. Так, листья картофеля инфицированы *Myzus persicae*, что приводило с течением времени к увеличению продукции гликоалкалоидов в листьях, что повышало уровень индивидуальной эндогенной защиты растения против насекомых-вредителей.

Химическая защита растений от насекомых-вредителей определяется не только веществами качественного действия (алкалоидами), но и веществами количественного действия – таннинами.

Таким образом, хемотаксис является важным средством для экологических исследований взаимодействий в системе *растение – насекомое*. Процесс выбора растения насекомыми определяется взаимодействием репеллентов и аттрактантов. Важно отметить, что специализированные насекомые моно- и олигофаги способны быстрее или более точно идентифицировать кормовое растение по сравнению с генералистами или полифагами.

Следует отметить, что современным теориям эволюции защитных систем растений не достает экспериментальных данных о временной (сезонной) и пространственной (в пределах растения) динамике содержания аллелохимиков в тканях разных древесных пород. Накопление фактического материала в данном направлении поможет также в разработке основных положений трофической теории динамики численности хвое- и листогрызущих насекомых.

Но пока исследования такого типа не многочисленны, и полученные нами данные о сезонной динамике некоторых вторичных метаболитов в листьях дуба черешчатого, березы повислой, ивы корзиночной как кормовых растений дендрофильных чешуекрылых разной трофической специализации актуальны и позволяют несколько восполнить имеющуюся нехватку экспериментального материала.

В связи с вышеизложенным целью настоящей работы явилось изучение влияния трофической специализации дендрофильных чешуекрылых на эффективность питания ряда чешуекрылых-консортов отдельных древесных пород.

Исследования проводились на базе биологических стационаров «Придвижье», «Щитовка» и в лабораториях биологического факультета Витебского государственного университета имени П.М. Машерова.

Кормовыми растениями китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G.-M. (Attacidae)), непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L. (Lymantriidae)), березового шелкопряда (*Endromis versicolora* L. (Endromididae)) служили дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), черемуха обыкновенная (*Rubus avium* Mill.). Для сравнения особенностей питания и роста гусениц отдельных видов воспитывали с момента от рождения на тестируемой породе.

В листьях определялось содержание фенолов, гидролизуемых и конденсируемых таннинов, алкалоидов, пирогаллола, пирокатехина [12], цианогенных глюкозидов [13].

Полученные данные обрабатывались статистическими методами.

Анализ полученных данных, приведенных в таблице, показал, что в листьях дуба черешчатого суммарное количество фенолов и алкалоидов увеличивается, причем возрастание содержания алкалоидов происходит более быстрыми темпами. Если к концу августа количество фенолов возросло по сравнению с июнем на 16,1%, то количество алкалоидов увеличилось за тот же период почти в 10 раз. Содержание гидролизуемых таннинов также возросло за тот же период почти в 3 раза, а количество конденсированных таннинов в 2,5 раза.

Что касается флавоноидных соединений пирогаллола и пирокатехина, то содержание пирокатехина практически не изменилось на протяжении вегетации, а концентрация пирогаллола возросла очень существенно, почти в 10 раз. Таким образом, важнейшие группы аллелохемиков (фенолы, таннины, алкалоиды), оказывающие, согласно данным многих авторов, значительное влияние на процессы питания насекомых-фитофагов, присутствуют в листьях дуба черешчатого и накапливаются к концу вегетативного периода различными темпами.

Быстрее всех идет накопление алкалоидов, медленнее – таннинов, а количество фенолов отличается более высокой концентрацией (их примерно в три раза больше по сравнению с таннинами и алкалоидами, на протяжении всего периода вегетации) и незначительным увеличением содержания к концу вегетационного периода. Сходные данные динамики фенолов, таннинов и алкалоидов у других видов растений получены рядом авторов [14].

Исследование содержания вторичных метаболитов в листьях березы бородавчатой показало, что фенолов в листьях березы меньше, чем в листьях дуба в среднем за исследуемый период в 2 раза, но тенденция к их возрастанию к концу лета также четко выражена, как и у дуба. Но увеличение концентрации фенолов происходит несколько интенсивнее. К концу лета, в августе, количество фенолов в листьях березы увеличивается на 29,2%, а в листьях дуба, как уже указывалось, лишь на 16,1%.

Алкалоидов в листьях березы также меньше, чем в листьях дуба на протяжении всех летних месяцев. Причем июньский лист, как березы, так и дуба, содержит минимальное количество алкалоидов, но в листьях березы их меньше в 3,5 раза. Июльский лист березы содержит алкалоидов в 16 раз меньше, чем у дуба, а августовский – в 10 раз меньше. И скорость накопления их у березы меньше, чем у дуба. В листьях березы концентрация алка-

лоидов к концу августа увеличивается примерно в 3 раза, а в листьях дуба – в 10 раз. Что касается содержания гидролизуемых и конденсированных таннинов в листьях березы, то их концентрация к концу вегетации медленно, но закономерно возрастает.

Сравнение данных показателей с аналогичными листа дуба показало, что гидролизуемых таннинов в листьях дуба больше, чем в листьях березы: в июне примерно в 3 раза, в июле – в 3,5 раза, а в августе – в 6 раз. Конденсированных таннинов также больше в листьях дуба, чем в листьях березы: в июне – в 2,5 раза, в июле – почти в 3 раза, в августе – в 4 раза.

Пирогаллола в листьях березы намного меньше, чем у дуба: примерно в 1,5–2 раза в июне и июле и в 6 раз меньше – в августе. Концентрация пирокатехина у листа березы увеличивается в течение вегетации в 2,5 раза, а у листа дуба содержание пирокатехина сохраняется приблизительно на одном уровне весь вегетационный период. Следует указать на такое различие, если в июне пирокатехина у листа дуба было больше, чем у листа березы, в 2 раза, то к августу его содержание стало примерно одинаковым.

Что касается цианогенных глюкозидов, то нами они не обнаружены ни в листьях дуба, ни в листьях березы, хотя в литературных источниках имеются указания на то, что стареющие листья растений могут накапливать цианогенные глюкозиды [12].

Таким образом, лист березы по сравнению с листом дуба характеризуется меньшим содержанием фенольных соединений, алкалоидов и таннинов.

Изучение содержания аллелохемиков в листьях ивы корзиночной в течение вегетации показало, что лист ивы имеет фенолов больше, чем лист березы, но меньше, чем лист дуба. К концу вегетации концентрация фенольных соединений ивы возрастает, так же как и у других исследуемых пород, и становится почти равной с содержанием фенолов в листьях дуба, превышая количество данных соединений в листьях березы примерно в 1,5 раза. Сумма алкалоидов у листа ивы возрастает в течение вегетации в три раза, но общее содержание алкалоидов в листьях ивы меньше, чем у дуба, примерно в 1,5 раза в июне, в 5 раз – в июле и 4 раза – в августе. Сравнение данного показателя с аналогичным показателем листа березы указывает на промежуточное положение листа ивы, т.е. лист ивы содержит алкалоидов меньше, чем лист дуба, но больше, чем лист березы (таблица).

За тот же период наблюдений гидролизуемых таннинов в листьях ивы также меньше, чем в листьях дуба. Это различие сохраняется на протяжении всех трех месяцев и в среднем выражается цифрой – в 2–2,5 раза меньше. При сравнении содержания гидролизуемых таннинов листа ивы с листом березы можно констатировать, что лист ивы по этому показателю превышает лист березы по всем месяцам примерно в 2 раза, т.е. и по содержанию гидролизуемых таннинов лист ивы занимает промежуточное положение между листом дуба и листом березы, аналогично содержанию алкалоидов.

Конденсированные таннины по содержанию в листьях ивы приближаются к значениям этого же показателя в листьях дуба (имеются незначительные отличия на протяжении всего периода вегетации), т.е. концентрации конденсированных таннинов в листьях дуба и ивы примерно равны.

Сравнение этого показателя с аналогичным в листьях березы указывает на то, что конденсированных таннинов в листьях ивы больше, чем в листьях березы за весь период вегетации в 2–3 раза (таблица).

Таблица

Содержание вторичных метаболитов в листьях кормовых растений шелкопрядов на протяжении вегетации

Месяц	Содержание, % абсолютно сухого вещества								Мг. %	
	Влаж-ность	Золь-ность	Сумма фенолов	NXP-силуфол	Гидропи-зируемые танины	200 ^U Пирогал-пол	200 ^U Пирока-техин	Конденси-рованные танины	Сумма алкало-идов	Цианоген-ные глю-козиды
Дуб черешчатый										
Июнь	11,8± 0,25	14,3± 0,21	1,24± 0,03	28	0,36± 0,03	0,16± 0,01	0,12± 0,01	0,56± 0,01	0,14± 0,01	—
Июль	12,1± 0,28	17,3± 0,16	1,32± 0,01	32	0,52± 0,04	0,24± 0,01	0,16± 0,01	0,69± 0,002	0,81± 0,007	—
Август	11,9± 0,26	19,2± 0,12	1,44± 0,04	34	1,14± 0,55	1,13± 0,61	0,14± 0,02	1,20± 0,001	1,1± 0,005	—
Береза бородавчатая										
Июнь	12,4± 0,32	11,3± 0,21	0,65± 0,01	26	0,12± 0,003	0,09± 0,001	0,06± 0,0001	0,24± 0,003	0,04± 0,0001	—
Июль	12,3± 0,15	12,1± 0,15	0,72± 0,025	26	0,16± 0,001	0,16± 0,001	0,11± 0,0001	0,26± 0,002	0,05± 0,0001	—
Август	12,4± 0,17	14,7± 0,09	0,84± 0,005	26	0,18± 0,001	0,17± 0,002	0,16± 0,001	0,29± 0,001	0,12± 0,001	—
Ива корзиночная										
Июнь	11,7± 0,11	16,1± 0,15	0,96± 0,01	23	0,21± 0,001	0,12± 0,001	1,0± 0,03	0,45± 0,001	0,09± 0,0001	1,0± 0,05
Июль	12,1± 0,12	16,9± 0,12	1,25± 0,01	23	0,28± 0,02	0,16± 0,001	1,26± 0,01	0,65± 0,003	0,15± 0,001	1,13± 0,04
Август	12,6± 0,10	17,8± 0,13	1,37± 0,04	23	0,38± 0,001	0,18± 0,001	1,26± 0,03	0,93± 0,005	0,29± 0,002	1,26± 0,01

Содержание пирогаллола и пирокатехина в листьях ивы незначительно, но возрастает с течением вегетации, а общий уровень пирогаллола сопоставим с таковым у листа березы, но резко отличается от уровня этого соединения в листьях дуба, особенно в августе, т.е. скорость накопления пирогаллола к концу вегетации в листьях ивы в отличие от листа дуба невелика. Так, количество пирогаллола в листьях ивы увеличивается в августе лишь в 1,5 раза по сравнению с июнем, в листьях дуба – в 6 раз, в листьях березы – в 2 раза.

Пирокатехин в листьях ивы сохраняет стабильность концентрации так же, как и в листьях дуба, но превышает его содержание в листьях дуба примерно в 8 раз в июне, в 10 раз – в июле и августе. То есть лист ивы отличается от листа дуба и березы очень высоким содержанием пирокатехина, метаболита из группы флавоноидов. В листьях ивы обнаружены цианогенные глюкозиды в незначительных количествах, но их содержание увеличивается к концу вегетационного периода.

Таким образом, лист ивы содержит довольно значительное количество фенолов, алкалоидов, конденсированных таннинов, самое большое среди исследуемых растений количество пирокатехина, а также характеризуется присутствием цианогенных глюкозидов в минимальных концентрациях.

Обобщая все вышесказанное, отметим, что самые высокие концентрации фенолов, алкалоидов и таннинов характерны для листа дуба на протяжении всего периода вегетации, самые низкие – у березы, а лист ивы занимает промежуточное положение по концентрации вышеуказанных аллелохемиков. Кроме этих количественных изменений содержания основных аллелохемиков, лист каждого растения характеризуется своими видоспецифическими чертами. У дуба черешчатого лист отличается стабильным содержанием флавоноида пирокатехина на протяжении всего вегетационного периода и самым высоким содержанием пирогаллола. Лист березы бородавчатой содержит минимальное количество пирокатехина и пирогаллола, а лист ивы корзиночной – максимальное количество пирокатехина и цианогенные глюкозиды. Выявленная нами динамика концентрации вторичных соединений листа кормовых растений непарного, дубового и березового шелкопрядов в течение вегетации имеет значение для изучения влияния вторичных метаболитов на процессы питания гусениц шелкопрядов разной трофической специализации.

Работа выполнена при поддержке Фонда фундаментальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Кожанчиков И.В.** Биологические особенности европейских видов *Galerucella* и условия образования биологических форм у *Galerucella lineola* // Тр. ин-та / Зоол. ин-т АН СССР, 1958. – Т. 24. – С. 271–322.
2. **Баранчиков Ю.Н.** Трофическая специализация чешуекрылых. – Красноярск, 1987. – 170 с.
3. **Суховольский В.Г., Овчинникова Т.М., Вшивкова Т.А.** Насекомое как потребитель: модель эффективного поведения // Докл. РАН, 2000. – Т. 373, № 3. – С. 424–426.
4. **Вшивкова Т.А.** Расходование энергии корма непарным шелкопрядом *Lymabtria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) на разных этапах онтогенеза // Известия РАН, сер. биол., 2003, № 5. – С. 575–581.
5. **Радкевич В.А.** Экология листогрызущих насекомых. – Мн., 1980. – 239 с.
6. **Исаев А.С.** Системный анализ взаимодействия древесных растений и насекомых-фитофагов // Материалы междунар. симпозиума ИЮФРО/МАБ. – Красноярск, 1983. – С. 15–33.
7. **Fraenkel G.** The raison d'etre of secondary plant substances // Science, 1959. – V. 129, № 3361. – P. 1466–1470.
8. **Swain T.** Secondary compounds as protective agents // Ann. Rev. Plant Physiol., 1977. – V. 28. – P. 479–501.
9. **Гудвин Т., Мерсер Э.** Введение в биохимию растений / Под ред. **В.Л. Кретовича**. В 2 т. – М., 1986. – 731 с.

10. **Foster M.A., Schultz J.C., Hunter M.D.** Modelling gypsy moth-virus-leaf chemistry interactions: Implications of plant quality for pest and pathogen dynamics // *J. Anim. Ecol.*, 1992. – 61, № 3. – P. 509–520.
11. **Babu R., Kumar N. Senthil, Jeyabalan D., Sivaramakrishnan S., Kavitha R., Murugan K.** Effect of host plant secondary chemicals on food utilization of *Daphnis nerii* L. (Lepidoptera: Sphingidae) // *Utar Pradesh. J. Zool.*, 1996. – 16, № 3. – P. 133–136.
12. **Гринкевич Н.И., Сафронич Л.Н.** Химический анализ лекарственных растений. – М., 1983. – 175 с.
13. **Ермаков А.И.** Методы биохимического исследования растений. – Л., 1972. – 455 с.
14. **Азапова М.В., Селянинова Г.А., Грайфер А.Л.** К вопросу об активности фенольных и терпеноидных ингибиторов роста у различных по степени морозоустойчивости сортов яблони // В сб.: Рост, развитие и адаптация растений к экстремальным факторам. – Пермь, 1987. – С. 4–13.

S U M M A R Y

The Qercus robur leaves are notable for the highest content of pyrogallol. The Betula pendula Roth. contains the minimal quantity of pyrocatechin and pyrogallol while the leaves of Salix viminalis L. contain the maximum of pyrocatechin and cyanogenetic glucosides.

Поступила в редакцию 6.04.2004