

А. С. Исаев, Т. С. Рыжкова

Состав и динамика эфирных соединений в лубе лиственницы сибирской и их роль в защитной реакции дерева

(Институт леса и древесины СО АН СССР)

Устойчивость хвойных пород к насекомым—вредителям в значительной степени обусловлена эффективностью смоловыделительной системы. Интенсивность смоловыделения оказывает существенное влияние на развитие вредителей побегов и хвоегрызущих насекомых [5, 12]. Наиболее отчетливо воздействие смоловыделительных реакций проявляется при контакте дерева с насекомыми-ксилофагами. Смолистые вещества играют первостепенную роль при отражении нападения стволовых вредителей. При этом действие смол проявляется не только путем механической защиты, но и прямым репеллентным или токсическим воздействием [7, 16]. С другой стороны, ряд соединений, входящих в состав смолистых веществ, при определенной концентрации выступают как аттрактанты, привлекающие насекомых на деревья с пониженной жизнеспособностью [13, 15 и др.]. Действие смолистых веществ лежит в основе механизмов устойчивости дерева — его привлекательности и эффективности сопротивления. Поэтому изучение состава и динамики этих соединений представляет большой интерес для понимания взаимодействия дерева и насекомых-вредителей. Исследования выполнены в 1964—1966 г. в горных лиственничниках Тувинской АССР, поврежденных пожарами и сибирским шелкопрядом.

Репеллентное и токсическое воздействие терпенов на стволовых вредителей

Химические вещества, образующие живицу хвойных деревьев, имеют сложную структуру и разделяются на две ос-

новые группы: эфирные масла, состоящие преимущественно из терпенов, и смолистые соединения, включающие жирные и смоляные кислоты. Эфирные масла в высоких концентрациях обладают свойствами контактных и фумигантных ядов. В их составе наиболее токсичны монотерпы и сесквитерпы. Токсичность дитерпенов значительно слабее (табл. 1—2).

При внесении терпеновых соединений в чистом виде в ходы продолговатого короеда (по 10 мл на каждое гнездо) смертность молодых жуков в зависимости от состава терпенов составляла 24—78% (табл. 1), причем максимальная эффективность обнаруживалась у монотерпеновой группы.

Таблица 1
Эффективность действия терпеновых соединений на молодых жуков продолговатого короеда (*Ips subelongatus* Motsch) в местах развития

Соединение	Смертность, %	<i>m</i>	<i>v</i>	<i>P</i>
	М			
Монотерпены	78,3	±4,2	26,4	5,4
Сесквитерпены	50,0	±6,9	28,2	5,7
Дитерпены	24,5	±5,3	24,7	5,2

Степень токсичности терпеновых соединений неравнозначна для отдельных видовксилофагов (табл. 2). Насекомые, развивающиеся в живом лубе (лиственничная златка, тонкоусый еловый усач), более устойчивы к терпенам, чем вредители производных группировок (серый длинноусый усач). Повышенная чувствительность серого длинноусого усача к терпеновым соединениям определяет его поселение на участках отмирающего луба.

Таблица 2
Эффективность контактного действия терпеновых соединений на личинок стволовых вредителей (время гибели, мин.)

Наименование вредителя	Терпеновые соединения					
	монотерпены		сесквитерпены		дитерпены	
Лиственничная златка (<i>Phaenops guttulata</i> Gebl.)	8,8	±0,7	55,4	±4,0	—	—
Тонкоусый еловый усач (<i>Tetropium gracilicorne</i> Rtt.)	12,9	±1,5	45,4	±5,7	134	±14,7
Серый длинноусый усач (<i>Acanthocinus carinulatus</i> Gebl.)	6,1	±0,6	13,7	±1,0	96	±6,3

Повышенная токсичность монотерпенов указывает на присутствие в их составе защитных соединений, эффективных противксилофагов. Опытная проверка показала, что по

степени токсичности эти соединения близки между собой и размещаются в следующей последовательности (табл. 3).

Таблица 3
Эффективность контактного действия различных монотерпенов
на личинок продолговатого короеда (время гибели, мин.)

Монотерпеновые соединения	Время гибели, мин.	m	v	P
	M			
Δ ³ карен	10	±0,3	14,2	2,5
α-пинен	13	±0,3	13,1	2,3
β-пинен	12	±0,3	14,2	2,5
β-фелландрен	15	±0,7	28,7	4,7
п-цимол	19	±1,3	42,1	6,8

Фумигация насыщенными парами монотерпенов в течение часа вызывает 67—79% смертность личинок продолговатого короеда (табл. 4). Присутствие терпеновых соединений в тканях дерева существенно влияет на возможность проникновения вредителей под корковый слой.

Таблица 4
Эффективность фумигантного действия паров монотерпеновых соединений на личинок продолговатого короеда (смертность, % в течение часа)

Монотерпеновые соединения	Δ ³ карен	α-пинен	β-пинен	β-фелландрен	п-цимол	Контроль
Смертность, %	79,4	77,4	67,7	66,1	71,0	16,1

Состав эфирных соединений в лубе лиственницы

Качественный и количественный состав эфирных масел в лубе лиственниц различного физиологического состояния устанавливался путем отгонки летучих фракций с паром и последующим анализом образцов методом газо-жидкостной хроматографии. Эфирные масла отгонялись из навесок луба (1—2 кг), взятых с трех деревьев каждого варианта: 1) здоровых, 2) обесхвоенных гусеницами сибирского шелкопряда, 3) заселенных стволовыми вредителями. Для определения содержания эфирных масел в различных участках ствола отбор образцов проводился на 1,3 м, 1/2 и 3/4 высоты дерева. Это позволило установить не только сезонную динамику летучих веществ в лубе лиственницы, но и проследить изменение их состава по высоте дерева. Газово-хрома-

тографический анализ образцов выполнен в Институте органической химии СО АН СССР.

Качественный состав эфирных масел

Хроматографический анализ, проведенный на газо-жидкостном хроматографе «Хром. 1», показал, что в каждом из образцов содержится не менее 33 соединений, причем качественный состав образцов одинаков. Судя по хроматограммам, эти соединения отчетливо распадаются на две группы. Первая группа — монотерпены (15 соединений) выходят с хорошим разделением в течение 30 мин. при температуре 60°. Удовлетворительные хроматограммы соединений 16—33 получаются при температуре 135°. В соответствии с этим анализ каждого образца состоял из двух частей: анализа терпеновой фракции (при 64°) и анализа высококипящей фракции (при 135°). Основное внимание уделялось монотерпенам, т. к. содержание высококипящей фракции в каждой пробе не превышало 5% весовых.

Качественный анализ монотерпенов проводился двумя методами: а) добавкой в смесь заведомо индивидуальных соединений и б) методом графической корреляции [2]. Качественный анализ высококипящей фракции не выполнялся из-за низкого содержания в пробе и отсутствия заведомо известных соединений.

Таблица 5
Качественный состав эфирного масла из луба лиственницы

№ соединения	Наименование соединений	Относительное время ¹ удерживания (t°—64°С)
1	Неидентифицировано	0,63
2	Неидентифицировано	0,86
3	α -пинен	1,00
4	Неидентифицировано	1,20
5	Камфен	1,34
6	β -пинен	1,71
7	Δ^3 карен	2,21
8	α -фелландрен	2,72
9	Лимонен	3,14
	Дипентен	3,32
10	α -терпинен	
11	Неидентифицировано	3,50
12	β -фелландрен	3,66
13	γ -терпинен	4,15
14	Терпинолен	4,77
15	π -цимол	6,40

¹ Рассчитано по отношению ко времени удерживания α -пинена (5 мин.).

Качественный состав монотерпенов, содержащихся в лубе лиственницы сибирской, приводится в таблице 5. Соединения 9—10 надежно идентифицировать не удалось. Судя по литературным данным, это лимонен, дипентан и α -терпипен [2].

Наличие в эфирных маслах 15 различных компонентов монотерпенов указывает на сложный состав низкокипящих фракций летучих соединений, выделенных из луба. Близкий по составу комплекс монотерпенов обнаруживается в эфирных маслах, выделенных из хвои и побегов [2]. В живице лиственницы, полученной из «смоляных карманов» содержится преимущественно α -пинен, β -пинен, Δ^3 карен, β -фелландрен и смесь лимонена с дитерпеном [10]. Присутствие в лубе и хвое разнообразных по составу монотерпенов очевидно связано с генезисом смолообразования и отражает функциональную нагрузку живых тканей в жизнедеятельности дерева.

Динамика эфирных масел в лубе здоровых лиственниц

Количественный состав эфирных соединений устанавливался методом внутреннего стандарта [1] на основе сопоставления хроматограмм, снятых при температуре 64°, 92°, 135°. Динамика количественного состава монотерпенов по высоте ствола в сезонном цикле вегетации здорового дерева приведена в таблице 6.

Анализ материалов этой таблицы указывает на увеличение общего содержания эфирных масел в лубе по высоте ствола. В верхней части дерева (район кроны) количество эфирных масел возрастает в период интенсивного новообразования тканей (конец июня), а затем снижается и продолжает оставаться весьма стабильным до конца вегетации. Содержание эфирных масел в комле относительно постоянно в течение всего сезона, исключая конца июля, когда количество их несколько увеличивается. В средней части ствола закономерного сезонного изменения содержания этих веществ не обнаруживается.

По всей высоте дерева в составе эфирных масел лубяных тканей абсолютно преобладают α -пинен, β -пинен и Δ^3 карен. Общее содержание этих трех монотерпенов составляет в комле 80,0—81,5%, а на половине высоты и в районе кроны — 79,5—86,0%.

Из всех монотерпенов в лубе лиственницы больше всего α -пинена (34,2—42,8%). По высоте дерева участие этого соединения в составе эфирных масел несколько уменьшает-

Количественный состав компонентов эфирного масла в лубе

Наименование соединений	И ю н ь			И ю л ь		
	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н
α -пинен	$\frac{0,32}{34,0}$	$\frac{0,92}{44,0}$	$\frac{1,14}{34,6}$	$\frac{0,65}{46,5}$	$\frac{0,39}{36,2}$	$\frac{0,50}{31,8}$
β -пинен	$\frac{0,17}{18,0}$	$\frac{0,35}{17,0}$	$\frac{0,58}{17,7}$	$\frac{0,25}{18,0}$	$\frac{0,11}{10,0}$	$\frac{0,14}{9,0}$
Δ^3 карен	$\frac{0,26}{28,0}$	$\frac{0,46}{22,0}$	$\frac{1,08}{33,0}$	$\frac{0,35}{25,0}$	$\frac{0,44}{40,0}$	$\frac{0,72}{45,0}$
Камфен	$\frac{0,009}{1,0}$	$\frac{0,008}{0,4}$	—	$\frac{0,008}{0,6}$	$\frac{0,006}{0,6}$	$\frac{0,008}{0,5}$
Лимонен } Дипентен } α -терпинен }	$\frac{0,08}{9,0}$	$\frac{0,14}{6,7}$	—	$\frac{0,05}{3,8}$	$\frac{0,05}{4,8}$	$\frac{0,07}{4,8}$
β -фелландрен	$\frac{0,03}{0,3}$	$\frac{0,13}{6,3}$	$\frac{0,13}{4,1}$	$\frac{0,02}{1,5}$	$\frac{0,03}{2,9}$	$\frac{0,04}{2,7}$
Терпинолен	$\frac{0,004}{0,5}$	$\frac{0,004}{0,2}$	—	—	$\frac{0,01}{1,0}$	$\frac{0,02}{1,5}$
π -цимол	$\frac{0,04}{4,8}$	$\frac{0,02}{1,0}$	—	$\frac{0,02}{2,0}$	$\frac{0,02}{1,8}$	$\frac{0,03}{2,1}$
Прочие, включая высококипящую фракцию	$\frac{0,027}{4,4}$	$\frac{0,068}{2,4}$	$\frac{0,37}{10,6}$	$\frac{0,052}{2,6}$	$\frac{0,044}{2,7}$	$\frac{0,072}{2,6}$
Общий выход эфирного масла	$\frac{0,94}{100}$	$\frac{2,1}{100}$	$\frac{3,3}{100}$	$\frac{1,4}{100}$	$\frac{1,1}{100}$	$\frac{1,6}{100}$

ся. В конце вегетации наблюдается накопление α -пинена в комле и на вершине. В средней части ствола присутствие α -пинена относительно постоянно в течение всего сезона.

Значительно меньше в лубе лиственницы содержится β -пинена (13,4—17,5%). По высоте дерева и в сезонном цикле доля участия этого соединения существенно не меняется.

Характерная особенность состава эфирных масел в лубяных тканях — повышенное содержание Δ^3 карена (23,3—36,5%). В распределении по высоте ствола прослеживается

Таблица 6

здоровых лиственниц $\left(\frac{\text{мкл/г абсолютно сухого веса}}{\text{процент от общего содержания}} \right)$

А в г у с т			С е н т я б р ь			Среднее за сезон		
1,3 ¹ м	1,2 Н	3/4 Н	1,3 м	1,2 Н	3/4 Н	1,3 м	1,2 Н	3/4 Н
—	0,30	0,44	0,46	0,59	0,70	0,48	0,55	0,69
—	38,8	29,5	48,0	37,0	41,0	42,8	39,0	34,0
—	0,12	0,18	0,15	0,22	0,26	0,19	0,20	0,29
—	16,0	12,0	16,5	14,0	15,0	17,5	14,2	13,4
—	0,22	0,57	0,16	0,49	0,51	0,25	0,40	0,72
—	29,0	38,0	17,0	31,0	30,0	23,0	30,5	36,5
—	0,005	0,01	0,005	0,01	0,01	0,007	0,007	0,009
—	0,7	0,7	0,6	0,8	0,8	0,7	0,6	0,7
—	0,03	0,09	0,06	0,07	0,08	0,06	0,07	0,08
—	4,7	6,3	5,8	4,9	5,2	6,2	5,3	5,4
—	0,03	0,07	0,07	0,12	0,06	0,04	0,07	0,07
—	4,6	5,0	7,5	7,4	3,6	3,1	5,4	3,8
—	0,01	0,06	0,01	0,03	0,002	0,007	0,013	0,027
—	2,2	4,4	1,6	1,7	0,1	1,05	1,27	2,0
—	0,007	0,01	0,004	0,01	0,03	0,021	0,014	0,02
—	1,0	0,7	0,5	0,7	1,6	2,4	1,2	1,4
—	0,058	0,07	0,041	0,06	0,048	0,04	0,05	0,14
—	3,00	3,4	2,5	3,13	2,7	3,2	2,8	4,8
0,81	0,78	1,5	0,96	1,6	1,7	1,03	1,4	2,0
100	100	100	100	100	100	100	100	100

¹ Анализа не проводилось.

четко выраженное увеличение Δ^3 карена от комля к вершине (табл. 6). В сезонном цикле доля участия Δ^3 карена в нижней части ствола равномерно уменьшается к осени, а на половине высоты и в кроне имеет максимум в июле. Характерно, что в эфирных маслах, выделенных из «смоляных карманов» лиственницы, содержание Δ^3 карена не превышает 12% [9], тогда как в хвое и побегах увеличивается до 42% [2].

Другие соединения монотерпеновой фракции присутству-

Количественный состав компонентов эфирного масла в лубе лиственниц,

Наименование соединений	И ю л ь			И ю л ь		
	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н
α -пинен	$\frac{0,87}{46,2}$	$\frac{0,29}{32,0}$	$\frac{0,25}{18,0}$	$\frac{0,51}{43,0}$	$\frac{0,48}{37,0}$	$\frac{0,41}{23,0}$
β -пинен	$\frac{0,27}{14,0}$	$\frac{0,12}{14,0}$	$\frac{0,15}{11,2}$	$\frac{0,14}{12,0}$	$\frac{0,16}{12,3}$	$\frac{0,14}{8,0}$
Δ^3 карен	$\frac{0,59}{31,0}$	$\frac{0,44}{48,0}$	$\frac{0,81}{58,0}$	$\frac{0,38}{32,0}$	$\frac{0,48}{37,0}$	$\frac{0,87}{48,5}$
Камфен	$\frac{0,01}{0,6}$	$\frac{0,003}{0,4}$	$\frac{0,01}{0,8}$	$\frac{0,006}{0,5}$	$\frac{0,005}{0,4}$	$\frac{0,005}{0,3}$
Лимонен	$\frac{0,05}{3,1}$	$\frac{0,02}{1,7}$	$\frac{0,05}{3,8}$	$\frac{0,05}{4,6}$	$\frac{0,05}{4,2}$	$\frac{0,11}{6,3}$
Дипентен	$\frac{0,02}{1,2}$	$\frac{0,002}{0,3}$	$\frac{0,007}{0,6}$	$\frac{0,03}{3,1}$	$\frac{0,05}{4,3}$	$\frac{0,08}{4,7}$
β -фелландрен	—	—	—	$\frac{0,01}{0,9}$	$\frac{0,04}{3,2}$	$\frac{0,08}{4,7}$
Терпинолен	$\frac{0,03}{1,4}$	$\frac{0,01}{1,5}$	$\frac{0,04}{3,4}$	$\frac{0,01}{1,3}$	$\frac{0,01}{0,9}$	$\frac{0,02}{1,3}$
π -цимол	$\frac{0,06}{2,5}$	$\frac{0,035}{2,1}$	$\frac{0,083}{4,2}$	$\frac{0,064}{2,6}$	$\frac{0,025}{0,7}$	$\frac{0,08}{3,2}$
Прочие, включая высококипящую фракцию	$\frac{1,9}{100}$	$\frac{0,92}{100}$	$\frac{1,4}{100}$	$\frac{1,2}{100}$	$\frac{1,3}{100}$	$\frac{1,8}{100}$
Общий выход эфирного масла						

ют в лубе в значительно меньших количествах. Максимальное содержание лимонена, дипентена, α -терпинена наблюдается в начале вегетации; количество π -цимола увеличивается в июне—июле, а терпинолена в августе (табл. 6).

Динамика эфирных масел в лубе лиственниц, обесхвоенных гусеницами сибирского шелкопряда

Однократное повреждение хвои гусеницами сибирского шелкопряда в начале вегетации не вызывает резкого снижения устойчивости дерева к насекомым-ксилофагам. Вынос-

Таблица 7
поврежденных сибирским шелкопрядом ($\frac{\text{мкл/г абсолютно сухого веса}}{\text{процент от общего содержания}}$)

А в г у с т			С е н т я б р ь			Среднее за сезон		
1,3 м	1/2 Н	3/4 Н	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н	1,4 м	1/2 Н	3/4 Н
$\frac{0,92}{37,0}$	$\frac{0,31}{28,0}$	$\frac{0,21}{21,0}$	$\frac{1,12}{36,0}$	$\frac{0,50}{36,0}$	$\frac{0,43}{20,5}$	$\frac{0,85}{40,5}$	$\frac{0,39}{33,2}$	$\frac{0,32}{20,6}$
$\frac{0,29}{11,5}$	$\frac{0,13}{11,5}$	$\frac{0,07}{7,0}$	$\frac{0,34}{11,0}$	$\frac{0,15}{11,0}$	$\frac{0,19}{9,0}$	$\frac{0,26}{12,1}$	$\frac{0,14}{12,2}$	$\frac{0,13}{8,8}$
$\frac{0,83}{33,5}$	$\frac{0,40}{36,7}$	$\frac{0,49}{50,0}$	$\frac{1,12}{36,0}$	$\frac{0,45}{32,0}$	$\frac{1,21}{58,0}$	$\frac{0,73}{33,1}$	$\frac{0,44}{38,4}$	$\frac{0,84}{53,6}$
$\frac{0,02}{0,6}$	$\frac{0,005}{0,5}$	$\frac{0,003}{0,3}$	$\frac{0,02}{0,7}$	$\frac{0,007}{0,5}$	$\frac{0,01}{0,6}$	$\frac{0,014}{0,6}$	$\frac{0,005}{0,45}$	$\frac{0,007}{0,5}$
$\frac{0,13}{5,2}$	$\frac{0,07}{6,9}$	$\frac{0,06}{6,6}$	$\frac{0,17}{5,6}$	$\frac{0,09}{7,1}$	$\frac{0,10}{5,0}$	$\frac{0,10}{4,6}$	$\frac{0,06}{4,9}$	$\frac{0,08}{5,4}$
$\frac{0,11}{4,7}$	$\frac{0,08}{7,6}$	$\frac{0,04}{4,5}$	$\frac{0,17}{5,5}$	$\frac{0,08}{6,0}$	$\frac{0,03}{1,6}$	$\frac{0,08}{3,6}$	$\frac{0,05}{4,5}$	$\frac{0,04}{2,8}$
$\frac{0,09}{3,8}$	$\frac{0,05}{4,5}$	$\frac{0,05}{5,6}$	$\frac{0,05}{1,8}$	$\frac{0,04}{3,3}$	$\frac{0,002}{0,1}$	$\frac{0,05}{2,1}$	$\frac{0,04}{3,6}$	$\frac{0,04}{3,4}$
$\frac{0,02}{0,8}$	$\frac{0,009}{0,9}$	$\frac{0,009}{1,0}$	$\frac{0,03}{1,0}$	$\frac{0,02}{1,5}$	$\frac{0,05}{2,3}$	$\frac{0,02}{1,1}$	$\frac{0,01}{1,2}$	$\frac{0,03}{2,0}$
$\frac{0,09}{2,9}$	$\frac{0,046}{3,4}$	$\frac{0,048}{4,0}$	$\frac{0,08}{2,4}$	$\frac{0,063}{2,6}$	$\frac{0,078}{2,9}$	$\frac{0,073}{2,6}$	$\frac{0,04}{2,2}$	$\frac{0,073}{3,6}$
$\frac{2,5}{100}$	$\frac{1,1}{100}$	$\frac{0,98}{100}$	$\frac{3,1}{100}$	$\frac{1,4}{100}$	$\frac{2,1}{100}$	$\frac{2,17}{100}$	$\frac{1,18}{100}$	$\frac{1,57}{100}$

ливість лиственниц в этот период обеспечивается равномерным снижением активности метаболических процессов, позволяющем сохранить жизнеспособность при отсутствии синтеза пластических веществ из-за временной потери хвои [8].

Отсутствие листового аппарата вызывает определенные изменения в количественном и качественном составе эфирных масел (табл. 7). У обесхвоенных лиственниц повышенное содержание этих веществ отмечается не на вершине дерева, как это имеет место у здоровых, а в нижней части ствола, что очевидно связано с прекращением деятельности листового аппарата и перераспределением продуктов мета-

Таблица 8

Количественный состав компонентов эфирного масла в лубе лиственниц, заселенных стволовыми вредителями

(мкл/г абсолютного сухого веса луба)
процент от общего содержания

Наименование соединений	Заселение лиственничной златкой			Заселенные продолговатым короедом	
	1,3 м	1/2 Н	3/4 Н	1,3 м	3/4 Н
α-пинен	1,41	1,11	1,56	0,72	0,67
	50,5	44,5	39,0	51,5	29,0
β-пинен	0,35	0,35	0,43	0,22	0,23
	12,4	14,0	10,9	16,0	10,0
Δ ³ карен	0,71	0,72	1,44	0,29	1,08
	25,5	29,0	36,0	21,0	47,0
Камфен	0,02	0,02	0,02	0,007	0,009
	0,7	0,9	0,7	0,5	0,4
Лимонен	0,11	0,12	0,20	0,04	0,10
	4,1	4,8	5,0	3,4	4,4
Δ-терпинен	0,03	0,03	0,05	0,03	0,06
	1,2	1,4	1,3	2,8	2,8
π-цимол	0,06	0,06	0,11	0,009	0,05
	2,2	2,4	2,8	0,7	2,2
Терпинолен	—	—	—	—	0,04
					1,7
Прочие, включая высококипящую фракцию	0,11	0,09	0,19	0,084	0,061
	3,4	3,0	3,3	4,1	2,5
Общий выход эфирного масла	2,8	2,5	4,0	1,4	2,3
	100	100	100	100	100

болизма. Частичное возобновление хвои во вторую половину лета влечет за собой увеличение общего содержания эфирных масел в лубе, тогда как у неповрежденных лиственниц количество этих веществ остается относительно постоянным.

У деревьев, теряющих хвою, изменяется и количественный состав основных монотерпенов. За счет снижения содержания α- и β-пиненов увеличивается концентрация Δ³ карена, доля участия которого возрастает до 33,1—53,6%. В течение всего вегетационного периода у обесхвоенных лиственниц наблюдается четкое уменьшение α- и β-пиненов по высоте ствола при одновременном увеличении содержания Δ³ каре-

на (табл. 7). Непосредственно после потери хвои из состава эфирных масел временно исчезает терпинолен и уменьшается количество лимонена, дипентена и α -терпинена. Накопление этих соединений начинается в июле—августе преимущественно в верхней части ствола. В конце вегетации повышенное содержание этих веществ отмечается в средней части дерева.

Важно подчеркнуть, что отмеченные изменения в составе эфирных соединений одновременно сопровождаются повышенной активностью смолывыделения, особенно в первую половину лета. В середине июня обесхвоенные лиственницы выделяют 0,97—1,21 г живицы на однорядную кару в течение недели, тогда как у здоровых деревьев живица в этот период накапливается лишь в виде капель. В июле интенсивность выделения живицы у обесхвоенных деревьев снижается, а в августе увеличивается до 0,76 г. У здоровых деревьев максимальное смолывыделение наблюдается во вторую половину лета и составляет в среднем 1,59 г на карру в неделю.

Таким образом, потеря хвои в начале вегетации сопровождается перераспределением в составе эфирных масел по высоте ствола и повышением смолывыделения в первую половину лета. Одновременно наблюдается концентрация монотерпеновых соединений в нижней части дерева. Прекращение деятельности листового аппарата наиболее отчетливо сказывается на динамике основных компонентов монотерпенов. Потеря хвои сопряжена со стабильным увеличением концентрации Δ^3 карена и снижением участия α - и β -пиненов. При этом уровень устойчивости дерева исключает возможность нападения стволовых вредителей. Увеличение содержания Δ^3 карена, обладающего повышенным токсическим действием, очевидно связано с защитной реакцией дерева.

Динамика эфирных масел в лубе лиственниц, заселенных стволовыми вредителями

Учитывая токсические и репеллентные свойства монотерпеновых соединений, можно предположить, что повышенная концентрация этих веществ в лубе ограничивает возможность успешного развития насекомых-ксилофагов. Однако, анализ эфирных масел из луба лиственниц, заселенных вредителями-пионерами, указывает на повышенную концентрацию этих соединений, по сравнению со здоровыми, что на первый взгляд совершенно не согласуется с защитными функциями смолообразующей системы.

У лиственниц, обесхвоенных сибирским шелкопрядом и заселенных лиственничной златкой, содержание эфирных соединений составляет 2,8—4,0 мгл/г, т. е. почти в два раза превышает концентрацию этих веществ в лубе здоровых деревьев (табл. 8).

В распределении основных компонентов сохраняются закономерности, свойственные здоровым лиственницам: по высоте ствола количество α -пинена и β -пинена уменьшается, а Δ^3 карена увеличивается. Процентное содержание этих соединений незначительно изменяется за счет увеличения α -пинена, тогда как доля участия Δ^3 карена практически равнозначна контролю. Таким образом, по составу эфирных соединений и соотношению отдельных компонентов монотерпенов дерева, заселенные лиственничной златкой, не обнаруживают существенных отличий от здоровых, исключая повышенного содержания этих веществ. Успешное развитие личинок младших и средних возрастов указывает на удовлетворительное развитие вредителя.

В лубе лиственниц, заселенных продолговатым короедом, общее количество эфирных масел также несколько выше, чем у здоровых (табл. 8). Поселение короеда приурочено к нижней части дерева (до высоты 3,5 м). Характер ориентации ходов и частичное засмоление гнезд указывает на определенное напряжение защитных реакций дерева. Однако, в целом развитие короеда протекает нормально.

В нижней части ствола, где поселяются короеды, в составе эфирных масел существенных отличий от деревьев, заселенных лиственничной златкой, не наблюдается, исключая некоторое уменьшение участия Δ^3 карена. На вершине дерева содержание Δ^3 карена возрастает почти вдвое, а количество α -пинена соответственно снижается.

Чем же объясняется, что при относительно сходном составе и соотношении монотерпенов у здоровых и ослабленных лиственниц последние подвергаются успешному нападению вредителей даже при повышенном содержании эфирных масел в тканях луба? Ответ на этот вопрос дает анализ интенсивности смолыделения. У деревьев, заселенных лиственничной златкой, выделение живицы прекращается полностью, а у лиственниц, подверженных нападению продолговатого короеда, смолыделительные реакции сохраняются лишь на вершине дерева, где поселение вредителей отсутствует. Этим и объясняется кажущееся противоречие между повышенным содержанием эфирных масел и возможностями успешного развития ксилофагов.

Устойчивость дерева к насекомым обеспечивается эффективным смолыделением, т. е. способностью непрерывного

воздействия токсическими соединениями, концентрация которых максимально возрастает по мере поступления живицы из смолоходов. Известно, что у ослабленных деревьев давление в смолоходах очень мало или отсутствует совсем [17, 18]. Поэтому противодействие вторжению вредителей у этих деревьев ограничено тем минимальным количеством смолистых веществ, которые содержатся в субстрате, непосредственно потребляемом насекомыми. Очевидно, без притока из других участков ствола исходная концентрация этих соединений недостаточна для эффективного воздействия на ксилофагов. Это положение подтверждается способностью стволовых вредителей заселять деревья через 2—3 дня после рубки, когда насыщенность луба смолистыми веществами изменяется очень мало, а смоляное давление падает почти до нуля. Репеллентный и токсический эффект смолозащитной системы возможен лишь при условии заполнения живицей ходов вредителя. Об этом убедительно свидетельствуют деревья лиственницы, сохранившие жизнеспособность и несущие следы засмолившихся «попыток поселения» короедов или «смоляные капсулы» с погибшими личинками златок.

Значение смолывыделительных реакций для самозащиты дерева от стволовых вредителей неоднократно подчеркивалось многими исследователями [4, 3, 6]. Интенсивность смолывыделения положена в основу метода «живичного индикатора», разработанного П. А. Положенцевым [11]. По нашему мнению, дальнейшая модификация этого метода на основе углубленного изучения динамики смолывыделения — наиболее реальный путь изыскания возможностей прижизненной диагностики состояния хвойных деревьев.

Характерно, что механизм защитного действия сосны против хвоегрызущих насекомых также связан в основном с интенсивностью смолывыделения и в меньшей степени — с количественным накоплением эфирных масел в хвое [5]. От скорости выделения живицы из поврежденных побегов зависит и успешность развития насекомых-побеговоянов [12].

Рассматривая эффективность смолывыделения как решающий фактор устойчивости дерева, нельзя не учитывать и специфических изменений состава монотерпеновых соединений, о которых говорилось выше. Интенсивность смолывыделения — это механизм концентрации токсических веществ в зоне контакта дерева с насекомыми, отражающий количественный эффект сопротивления вредителям. Непосредственное проявление защитных реакций сказывается путем токсического воздействия отдельных компонентов, преимущественно монотерпенов. Степень токсичности этих веществ не-

равнозначна для различных видов ксилофагов. Поэтому изменения в составе эфирных масел может оказывать существенное влияние на закономерности формирования экологических группировок насекомых-ксилофагов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев Л. В., Афанасьев М. И., Чаброва О. Г., Вигдергауз М. С., Количественная интерпретация газовых хроматограмм. «Успехи химии», 34, 1965, № 5.
2. Вольский Л. Н., Дубовенко Ж. В., Герштейн Н. А., Пентегова В. А. Изучение состава эфирных масел некоторых видов хвойных Сибири методом ГЖХ. «Химия природных соединений». Изд. «Наука» Узбекской ССР, вып. 6, 1965.
3. Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М., 1960.
4. Вотчал Е. Ф. Исследования по физиологии смоловыделительного аппарата сосны. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М., 1926.
5. Гримальский В. И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоергрызущих вредителей. М., 1964.
6. Ильинский А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними. Сб. работ по лесн. хоз. ВНИИЛМ, вып. 36, 1958.
7. Исаев А. С. Значение смолистых веществ хвойных пород в консорции дерева и насекомых-ксилофагов. Сб. «Вопросы зоологии». Материалы к III совещ. зоологов Сибири. Томск, 1966.
8. Исаев А. С., Гирс Г. И. Физиологические показатели устойчивости лиственницы к нападению стволовых вредителей. Мат. научн. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965.
9. Пентегова В. А. Перспективы промышленного использования хвойных пород леса Тувинской автономной области. Новосибирск, 1958.
10. Пентегова В. А., Лисина А. И. Состав скипидара сибирской лиственницы. Труды ХМИ СО АН СССР, вып. 13, 23, 1959.
11. Положенцев П. А. Метод искусственного ранения для определения жизнеспособности сосны. «Лесное хозяйство», 1951, № 7.
12. Крушев Л. Т. Устойчивость сосны к побеговьюнам. Первая межвузовская конференция по защите леса. 1958.
13. Chararas C. Rôle attractif de certains composants des oléorésines al'édard, des Scolytidae des résineux. «C. r. Acad. sci.» с. 247, № 19, 1958.
14. Chararas C. L'attractivité exercée par les conifères a l'égard des scolytides et le rôle des substances terpéniques extraites des oléorésines. Rev. pathol. végét. et entomol. agric. France, 38, № 2, 1959.
15. Heikkenen H., Hrutfiord B. Dendroctonus pseudotsugae: hypothesis regarding its primary attractants. «Sciences», 150, № 3702, 1965.
16. Smith R. Effect of monoterpene vapors on the western pine beetle «J. Econ. Entomol.», 58, № 3, 1965.
17. Vitè J. The influence of water supply on oleoresin exudation pressure and resistance to bark beetle attack in Pinus ponderosa. Cotribs. Boyce Thompson Inst., «Part. 1, 21, N», 1961.
18. Wood D. Experiments on the interrelationship between oleoresin exudation pressure in Pinus ponderosa and attack by Ips confusus (Lec) (Coleoptera: Scolytidae). «Canad. Entomol.», 94, № 5, 1962.