

Влияние дефолиации на изменения количества аллелохемиков и растворимых сахаров в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth)

С. А. БАХВАЛОВ*, Т. А. КУКУШКИНА **, Г. И. ВЫСОЧИНА **

* *Институт систематики и экологии животных СО РАН*
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе 11
E-mail: bahvalov60@list.ru

** *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН*
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: vysochina@csbg.nsc.ru

АННОТАЦИЯ

Исследовано влияние сильной (75 %) и сплошной (100 %) искусственной дефолиации березы повислой *Betula pendula* Roth на динамику растворимых сахаров и фенолов – флавонолов, катехинов и танинов в листьях поврежденных растений. В течение первых 15 дней после сильной дефолиации березы в листьях не выявлено изменений в содержании флавонолов, катехинов и танинов. Количество сахаров сначала повышалось, а на 10-й день после дефолиации пришло в норму. Через 1 год после сильной дефолиации количество катехинов и танинов в листьях поврежденных деревьев увеличилось, а количество флавонолов и сахаров не имело отличий по сравнению с листьями контрольных деревьев. Через 2 года после сильных повреждений в листьях сохранилось повышенное содержание танинов, а флавонолов, катехинов и сахаров – осталось на уровне контроля. Через 1 год после сплошной (100 %) искусственной дефолиации количество флавонолов и сахаров в листьях поврежденных растений не отличалось от показателей контрольных растений, а содержание катехинов и танинов превышало их. Через 2 года после сплошных повреждений в листьях содержалось повышенное количество танинов, в то время как содержание катехинов, флавонолов и сахаров не отличалось от контроля.

Ключевые слова: дефолиация березы, динамика растворимых сахаров и фенолов, флавонолы, катехины, танины, аллелохемики.

Массовые размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) с сильными и сплошными повреждениями листвы древостоев на огромной территории Евразии и Северной Америки, в том числе и в России, в последние десятилетия прошлого и начала текущего веков значительно повысили интерес исследователей к изучению механизмов по-

пуляционной динамики насекомого, в первую очередь к естественным факторам, регулирующим численность его популяций [1–9]. В Западной Сибири массовые размножения непарного шелкопряда сопровождаются дефолиацией березовых и осиновых насаждений на сотнях тысяч гектаров, что приводит к значительным хозяйственным потерям и обострению экологии лесных экосистем, особенно в западных районах Алтайского края, юго-западных районах Новосибирской обла-

Бахвалов Станислав Андреевич
Кукушкина Татьяна Абдулхаиловна
Высочина Галина Ивановна

сти, южных районах Омской и Тюменской областей [6–8, 10].

Нами неоднократно отмечался резкий спад численности насекомых, в частности непарного шелкопряда, в очагах массового размножения после сильных (75 %) или сплошных (100 %) повреждений листьев, особенно если такие повреждения происходили два года подряд [7, 9, 10]. Несмотря на то что после таких повреждений количество вновь отрастаемых листьев в абсолютном большинстве случаев достаточно для питания гусениц, большая часть их мигрировала в неповрежденные насаждения или переходила на питание менее предпочитаемыми растениями. Среди оставшихся насекомых, которые питались лиственной поврежденных деревьев, наблюдалась высокая смертность в ювенильных возрастах, резко падали плодовитость и коэффициент размножения [7, 9]. В итоге в этих насаждениях резко снижалась плотность насекомых и деградировали очаги массового размножения. Это позволяло предполагать, что листья поврежденных растений обладают репеллентными или токсическими свойствами для насекомых.

Одним из важных направлений в изучении влияния дефолиации насекомыми на лесонасаждения является исследование динамики аллелохимиков (в первую очередь фенольных соединений) и растворимых сахаров в листве поврежденных растений, поскольку эти вещества существенным образом определяют жизнеспособность и резистентность растений к различным экстремальным факторам, в том числе и насекомым-фитофагам [11–21]. Известно, что в ответ на дефолиацию или повреждение насекомыми тканей растений в них запускается каскад защитных реакций, которые могут отрицательно отражаться на состоянии организма насекомого-филлофага. Подобные реакции могут проявляться как в сезон нанесения повреждения филлофагами (быстрая индуцированная резистентность), так и в последующие вегетационные сезоны после повторного отрастания листьев (замедленная индуцированная резистентность) [19, 22–24]. Зачастую такие реакции протекают с образованием свободнорадикальных форм кислорода, например в результате активации фенолоксидаз с

последующим окислением фенольных соединений, определяющих интенсивность защитных реакций растений против насекомых [14, 25–26].

Показано, что после получения значительных повреждений листья растений способны повышать защитные функции против насекомых за счет увеличения продукции аллелохимиков, которые могут существенно влиять на организм филлофагов [27–31]. Однако имеется немало публикаций, в которых сообщается о незначительном отрицательном влиянии дефолиации на показатели жизнеспособности насекомых-филлофагов [32–33] или даже о повышении жизнеспособности насекомых, развивающихся на поврежденных растениях [34]. Выявлено также, что реакция растения на потерю зеленой массы носит комплексный характер, т. е. одновременно с увеличением в листьях (хвое) аллелохимиков снижается уровень сахаров, следовательно, уменьшается питательная ценность корма [35].

Ранее мы сообщали о влиянии искусственной и естественной дефолиации березовых древостоев на динамику различных аллелохимиков в листьях и реакции насекомых на изменения в их содержании [9, 36–38]. Полученные результаты показали, что через год после искусственной дефолиации и после объедания березовых древостоев шелкопрядом в листьях деревьев снижается количество свободных стеринов и тритерпеновых соединений. В то же время в них возрастает количество флаванонов, флаванонола и гликозидсодержащих флавоноидов при снижении содержания флавонов. Изменений в содержании вышеназванных аллелохимиков в листьях берез через 30 сут после искусственной дефолиации не выявлено.

В настоящем сообщении мы приводим результаты дальнейших исследований динамики фенольных соединений, а также растворимых сахаров в листьях частично или полностью искусственно дефолированных растений. Исходя из результатов предыдущих исследований, свидетельствующих о значении отдельных фенольных соединений для резистентности растений, мы наряду с сахарами изучали динамику флавонолов, катехинов и танинов.

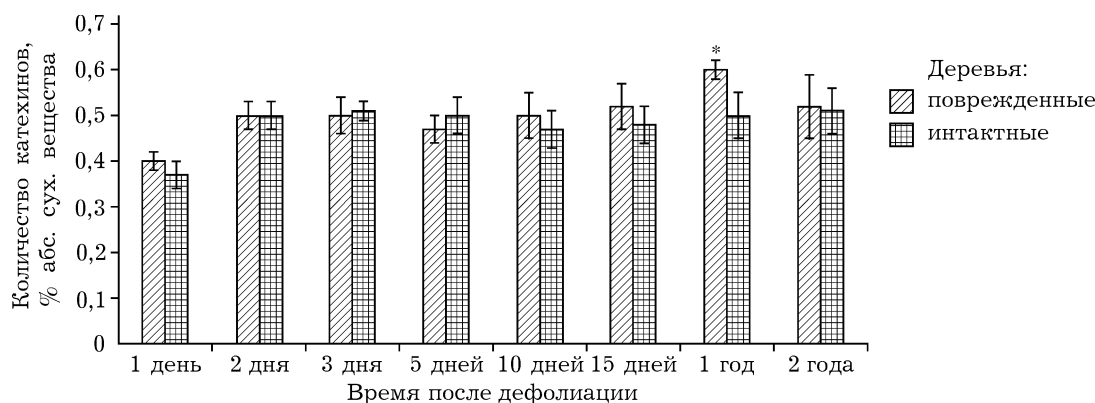


Рис. 1. Динамика количества катехинов в листьях поврежденных на 75 % и интактных деревьев. ** $P < 0,05$

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальные участки лесонасаждений, в которых проводили искусственную дефолиацию деревьев, находились в нескольких березовых колках в окрестностях г. Новосибирска. В опытах использовали 9–10-летние деревья. Интактные (контрольные) и подвергавшиеся дефолиации деревья располагались в непосредственной близости друг от друга. Сроки и способ дефолиации, отбор проб листвы и ее подготовку к анализу проводили как описано ранее [7, 38]. Определение флавонолов осуществляли по [39], танинов – по [40], катехинов – по [41], а растворимых сахаров – по [42].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Только через 1 год после нанесения повреждений количество катехинов в листьях поврежденных на 75 % деревьев было выше,

чем в листьях интактных деревьев. В течение первых 15 дней и через два года после дефолиации количество катехинов в них не имело отличий от листьев контрольных деревьев (рис. 1).

Количество флавонолов в листьях поврежденных на 75 % деревьев в течение первых 15 дней и через 1 и 2 года после удаления листьев не имело отличий от количества этих соединений в листьях интактных растений (рис. 2). Содержание танинов в листьях повреждавшихся растений в каждом из дней текущего сезона, когда проводился отбор проб после нанесения повреждений, также не отличалось от аналогичного показателя в листьях интактных деревьев. Однако в следующие два вегетационных сезона, т. е. через 1 и 2 года после дефолиации, содержание танинов в них существенно выше по сравнению с листьями контрольных растений (см. рис. 2).

Через 2 дня после дефолиации в листьях поврежденных растений увеличилось содер-

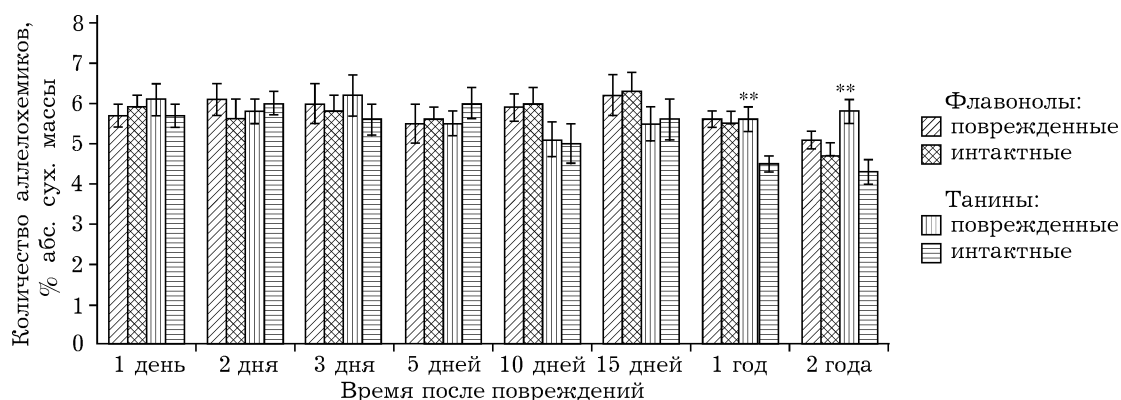


Рис. 2. Динамика количества флавонолов и танинов в листьях поврежденных на 75 % и интактных деревьев. ** $P < 0,01$

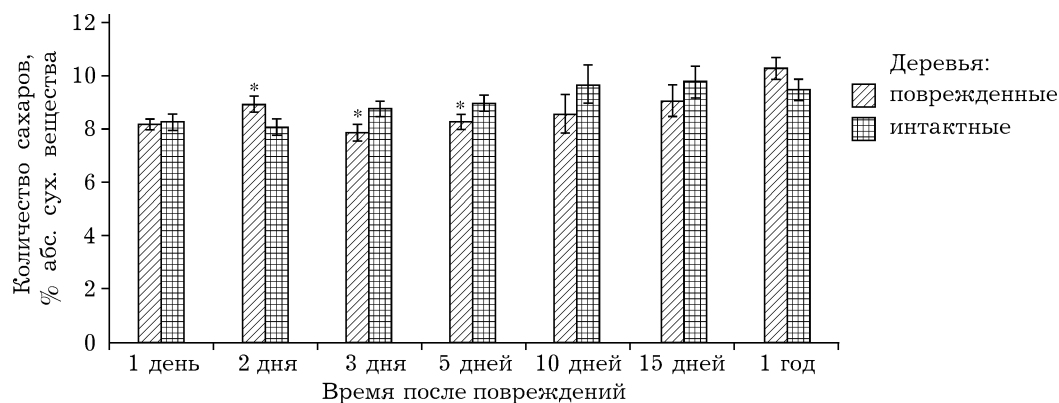


Рис. 3. Динамика количества растворимых сахаров в листьях поврежденных на 75 % и интактных деревьев. ** $P < 0,05$

жание растворимых сахаров, однако в последующие 2 дня их количество резко снизилось и только через 10 дней после повреждения начало повышаться, достигнув к 15-му дню показателей, близких к показателям контрольных растений (рис. 3). Через год после дефолиации содержание сахаров в листьях поврежденных растений значительно повысилось и почти превысило таковое в листьях интактных растений.

Таким образом, 75%-я дефолиация березы вызывает повышение количества катехинов в листьях растений только через 1 год после повреждений, однако еще через год их количество снижается до уровня контрольных растений. В то же время увеличение количества танинов в листьях растений через год после дефолиации остается таковым и в следующем сезоне, т. е. через 2 года после нанесения повреждений. Можно предположить, что замедленная индуцированная резистентность деревьев против насекомых, о выявлении которой мы писали ранее [7, 37, 38], обеспечивается катехинами и танинами. Однако действие танинов продолжается более длительное время, чем катехинов.

Искусственная дефолиация деревьев также вызывает кратковременное увеличение количества растворимых сахаров в листьях поврежденных деревьев с последующим снижением их количества в течение нескольких дней. Однако через год после дефолиации количество сахаров в листьях поврежденных деревьев почти превышает их количество в листьях интактных растений. Вероятно, первоначальное повышение содержания растворимых сахаров связано с переходом полиса-

харидов растений в моно- и дисахара, однако в последующем резкое снижение фотосинтезирующей поверхности не способно компенсировать потерю растворимых сахаров и полисахаридов. Можно предположить, что падение количества растворимых сахаров в листьях снижает их питательную ценность, вследствие чего уменьшается возможность накопления филлофагами жировых запасов, что ведет к снижению их плодовитости. Однако, учитывая сравнительно небольшое падение уровня растворимых сахаров в течение небольшого промежутка времени и начавшийся его подъем через 120 ч после дефолиации, трудно полагать, что это значительно отразится на питании насекомых. Весьма вероятно, что насекомые без труда компенсируют незначительную потерю сахаров путем большего потребления листвы. Ранее нами уже показано, что искусственная 75%-я дефолиация березы не приводит к достоверным изменениям функционального состояния насекомых [38]. Полученные результаты не подтверждают предположения о том, что сильная дефолиация деревьев сопровождается длительным падением количества растворимых сахаров в листьях поврежденных деревьев и тем самым повышается защитный эффект растений против насекомых за счет низкой питательности корма [35].

Тотальная (100 %) дефолиация деревьев также не сопровождается повышением количества флавонолов в листьях поврежденных растений через 1 и 2 года и сахаров через 1 год после повреждений (рис. 4). Как и 75 % дефолиация, потеря растением всей листвы приводит к повышению количества

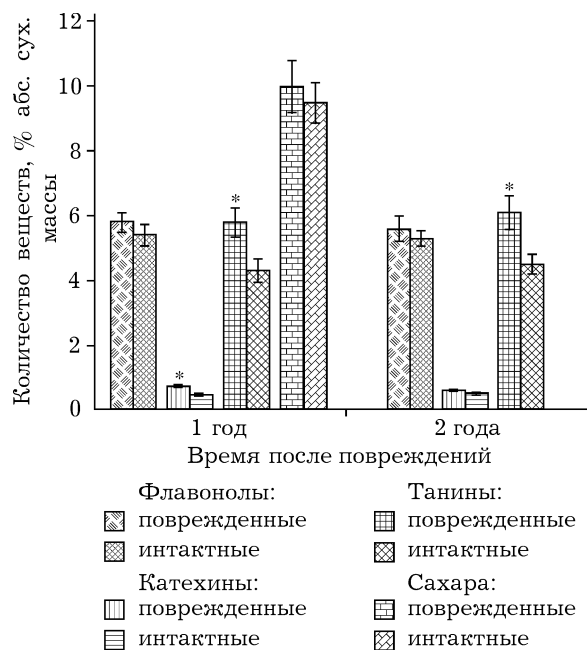


Рис. 4. Динамика количества аллелохимиков и сахаров в листьях поврежденных на 100 % и интактных деревьев. ** $P < 0,05$

катехинов и танинов в течение двух последующих лет, однако повышение количества катехинов через два года после дефолиации не достигает достоверных значений по сравнению с контролем (рис. 4). Следует отметить, что около 18 % деревьев (4 экз. из 22), которые были полностью обезлиствлены, погибли, что свидетельствует о мощном стрессе, вызванном полной потерей фотосинтезирующего аппарата. Тем не менее даже такой стресс не вызвал существенного повышения катехинов и танинов, а также снижения количества сахаров в листьях totally поврежденных растений по сравнению с листьями берез, поврежденных на 75 %.

Исходя из приведенных в настоящем сообщении результатов, можно отметить, что определявшиеся нами фенольные соединения и сахара вряд ли были значимой причиной спада плотности филлофагов в очагах массового размножения, о которых сообщалось выше. Возможно, отрицательное влияние катехинов и танинов на насекомых проявляется при совместном действии с другими аллелохимиками. Не исключено также, что защитное действие аллелохимиков против насекомых сильнее проявляется после естественного объедания ими листьев растений.

Известно, что при этом важную роль играют элиситоры, содержащиеся в слюне насекомого, способные запускать дополнительные сигнальные пути в растении, что может приводить к формированию ответа, отличного от его индукции механическим повреждением [43–45].

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что сильная и сплошная дефолиация березы повислой вызывает через 1 и 2 года повышение содержания в листьях катехинов и танинов, что, возможно, обуславливает замедленную индуцированную резистентность деревьев против непарного шелкопряда. Не подтверждены данные некоторых авторов, что дефолиация растений вызывает падение количества растворимых сахаров в листе, что отрицательно отражается на ее питательной ценности для филлофагов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07–04–00870).

ЛИТЕРАТУРА

1. Furuta K. Natural control of *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae) population at low density levels in Hokkaido (Japan) // Z. Angew. Entomol. 1982. Vol. 93. P. 513–522.
2. Elkinton J. S. Population dynamics of gypsy moth in North America // Annu. Rev. Entomol. 1990. Vol. 35. P. 517–596.
3. Gottschalk K. W. Economic evaluation of gypsy moth damage in the United States of America // 19th World. Congr. "Sci. Forest.: Iufro's 2nd Century". Montreal, 1990. P. 235–246.
4. Podgwaite J. D., Reardon R. C., Walton G. S., Venables L., Kolodny-Hirsch D. M. Effects of aerially applied Gypchek on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) populations in Maryland Woodlots // J. Econ. Entomol. 1992. Vol. 85. P. 1136–1139.
5. Cunningham C., Brown K. W., Payne N. J., Mickle R. E., Grant G. G., Fleming R. A., Robinson A., Curry R. D., Langevin D., Burns T. Aerial spray trials in 1992 and 1993 against gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), using nuclear polyhedrosis virus with and without an optical brightener compared to *Bacillus thuringiensis* // Crop. Protect. 1997. Vol. 16, N 1. P. 15–23.
6. Гниненко Ю. И., Матусевич Л. С. Биологическая защита лесов России: проблемы и перспективы // Лесное хоз-во. 2001. № 4. С. 42–43.
7. Бахвалов С. А., Ильиных А. В., Жимерикин В. Н., Мартемьянов В. В. Динамика численности шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L. и непарного шелкопряда *L. dispar* L. (Lymantriidae, Lepidoptera):

- роль кормового ресурса и вирусной инфекции // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Т. 1, № 1. С. 101–108.
8. Колтунов Е. В. Экология непарного шелкопряда в лесах Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 260 с.
 9. Мартемьянов В. В., Бахвалов С. А. Экологические взаимосвязи в системе триотрофа и их влияние на развитие и популяционную динамику лесных филлофагов // Евразийский энтомологический журнал. 2007. Т. 6, № 2. С. 205–221.
 10. Беляев О. В., Бахвалов С. А., Мартемьянов В. В. Мониторинг непарного шелкопряда в Новосибирской области // Защита и карантин растений. 2005. № 4. С. 43.
 11. Feeny P.P. Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata* // *J. Insect Physiol.* 1968. Vol. 14. P. 805–817.
 12. Battisti A. Host – plant relationships and population dynamics of the pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* (Denis & Schiffermuller) // *Z. angew. Entomol.* 1988. Vol. 105, N 4. P. 393–402.
 13. Haukioja E. Induction of defense in trees // *Ann. Rev. Entomol. Palo Alto (Calif.)*. 1991. Vol. 36. P. 25–42.
 14. Запрометов М. Н. Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.
 15. Shapiro M., Robertson J. L., Webb R. E. Effect of nemm seed extract upon the gypsy moth (Lepidoptera, Lymantriidae) and its nuclear polyhedrosis virus // *J. Econ. Entomol.* 1994. Vol. 87, N 2. P. 356–360.
 16. Gaylord E. S., Preszler R. W., Boecklen W. J. Interactions between host plants, endophytic fungi and a phytophagous insect in an oak (*Quercus grisea* × *Q. gambelii*) hybrid zone // *Oecologia*. 1996. Vol. 105, N 3. P. 336–342.
 17. Harrison S. Persistent, localized outbreaks in the western tussock moth *Orgyia vetusta*: the roles of resource quality, predation and poor dispersal // *Ecol. Entomol.* 1997. Vol. 22, N 2. P. 158–166.
 18. Schoonhoven L. M., Jermy T., van Loon J. J. A. *Insect-Plant Biology*. London: Chapman & Hall, 1998. 409 p.
 19. Kaitaniemi P., Ruohomaki K., Ossipov V., Haukioja E., Pihlaja K. Delayed induced changes in the biochemical composition of host plant leaves during an insect outbreak // *Oecologia*. 1998. Vol. 116, N 1–2. P. 182–190.
 20. Moran P. J. Plant – mediated interactions between insects and a fungal plant pathogen and the role of plant chemical responses to infection // *Ibid.* 1998. Vol. 115, N 4. P. 523 – 530.
 21. Crone E. E., Jones C. G., The dynamics of carbon – nutrient balance: effects of cottonwood to short – and long – term shade on beetle feeding preferences // *J. Chem. Ecol.* 1999. Vol. 25, N 3. P. 635–656.
 22. Bernays E. A., Chapman R. F. Plant secondary compounds and grasshoppers: beyond plant defenses // *Ibid.* 2000. Vol. 26. P. 1773–1794.
 23. Osier T. L., Lindroth R. L. Long-term effects of defoliation on quaking aspen in relation to genotype and nutrient availability: plant growth, phytochemistry and insect performance // *Oecologia*. 2004. Vol. 139. P. 55–65.
 24. Haukioja E. Plant defenses and population fluctuations of forest defoliators: mechanism-based scenarios // *Ann. Zool. Fennici*. 2005. Vol. 42. P. 313–325.
 25. Ahmad S., Pardini R. S. Mechanisms for regulating oxygen toxicity in phytophagous insects // *Free Radic. Biol. Med.* 1990. Vol. 8 (4). P. 401–413.
 26. Treutter D. Biosynthesis of phenolic compounds and its regulation in apple // *Plant Growth Regul.* 2001. Vol. 34. P. 71–89.
 27. Иващенко Л. С. Роль растений во взаимодействии с насекомыми // Защита растений в условиях реформы агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экономичность. СПб., 1995. С. 198–199.
 28. Zvereva E. L., Kozlov M. V., Niemela P., Haukioja E. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of *Salix borealis* to insect herbivory // *Oecologia*. 1997. Vol. 109, N 3. P. 368–373.
 29. Dillon R. J., Charnley A. K. Chemical barriers to gut infection in the desert locust: *In vivo* production of antimicrobial phenol associated with the bacterium *Pantoea agglomerans* // *J. Invertebrate Pathology*. 1995. Vol. 66, N 1. P. 72–75.
 30. Музатова О. В. Реакция насекомых на содержание флавоноидов в кормовом растении // Вестник национальной Академии наук Беларуси. 2000. № 4. С. 93–96.
 31. Ossipov V., Haukioja E., Ossipova S., Hanhimaki S., Pihlaja K. Phenolic and phenolic related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect // *Biochem. Syst. Ecol.* 2001. Vol. 29, N 3. P. 223–230.
 32. Watt A. D., Leather S. R., Forrest G. I. The effect of previous defoliation of pole – stage lodgepole pine on plant chemistry and on the growth and survival of pine beauty moth (*Panolis flammea*) larvae // *Oecologia*. 1991. Vol. 86, N 1. P. 31–35.
 33. Osier T. L., Lindroth R. L. Effects of genotype, nutrient availability and defoliation on aspen phytochemistry and insect performance // *J. Chem. Ecol.* 2001. Vol. 27, N 7. P. 1289–1313.
 34. McMillin J. D., Wagner M. R. Chronic defoliation impacts pine sawfly (Hymenoptera: Diprionidae) performance and host plant quality // *Oikos*. 1997. Vol. 79, N 2. P. 357–362.
 35. Willis A. J., Thomas M. B., Lawton J. H. Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade – off between growth and herbivore resistance? // *Oecologia*. 1999. Vol. 120, N 4. P. 632–640.
 36. Шульц Э. Э., Бахвалов С. А., Мартемьянов В. В., Петрова Т. Н., Шакиров М. М., Толстикова Г. А. Влияние естественной и искусственной дефолиации на содержание и состав экстрактивных веществ листьев березы (*Betula pendula* Roth) – методы анализа и результаты // Докл. РАН. 2004. Т. 394, № 4. С. 551–554.
 37. Shul'ts E. E., Bakhvalov S. A., Martem'yanov V. V., Petrova T. N., Syromyatnikova I. N., Shakirov M. M., Tolstikov G. A. Effects of natural and artificial defoliation on the content and composition of extractive substances in birch leaves // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2005. Vol. 41, N 1. P. 94–98.
 38. Бахвалов С. А., Бахвалова В. Н., Морозова О. В., Мартемьянов В. В. Реакция непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) на искусственную и естественную дефолиацию березы (*Betula pendula* Roth) // Евразийский энтомологический журнал. 2006. Т. 5, № 4. С. 347–352.

39. Беликов В. В., Шрайбер М. С. Методы анализа флавоноидных соединений // Фармация. 1970. № 1. С. 66–72.
40. Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М., 1974. 212 с.
41. Кукушкина Т. А., Зыков А. А., Обухова Л. А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. СПб., 2003. С. 64–69.
42. Методы биохимического исследования растений / ред. А. И. Ермаков, Л., 1987. С. 133–134.
43. Baldwin I. T., Zhang Z-P., Diab N., Ohnmeiss T. E., McCloud E. S., Lynds G. Y., Schmelz E. A. Quantification, correlations and manipulation of wound-induced changes in jasmonic acid and nicotine in *Nicotiana sylvestris* // *Planta*. 1997. Vol. 201. P. 397–404.
44. Korth K. L., Dixon R. A. Evidence for chewing insect-specific molecular events distinct from a general wound response in leaves // *Plant Physiol*. 1997. Vol. 115. P. 1299–1305.
45. Kahl J., Siemens D. H., Aerts R. J., Gabler R., Kuhnemann F., Preston C. A., Baldwin I. T. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore // *Planta*. 2000. Vol. 210. P. 336–342.

Effect of Defoliation on the Changes of the Amounts of Allelochemicals and Soluble sugars in the Leaves of *Betula pendula* Roth

S. A. BAKHVALOV*, T. A. KUKUSHKINA **, G. I. VYSOCHINA **

* *Institute of Animal Systematization and Ecology SB RAS*
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: bahvalov60@list.ru

** *Central Siberian Botanical Garden SB RAS*
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: vysochina@csbg.nsc.ru

Effect of strong (75 %) and complete (100 %) artificial defoliation of *Betula pendula* Roth on the dynamics of soluble sugars and phenols – flavonols, catechins and tannins – in the leaves of damaged plants was investigated. Within the first 15 days after strong defoliation of birch, no changes in flavonol, catechin and tannin content were revealed in the leaves. The amount of sugars increased at first, but returned to the normal level on the 10th day after defoliation. One year after strong defoliation, the amount of catechins and tannins in the leaves of damaged trees increased, while the amount of flavonols and sugars did not exhibit any differences from the leaves of reference trees. Within two years after strong damage, increased tannin content is conserved in the leaves, while the level of catechins and sugars remains at the reference level. One year after complete (100 %) artificial defoliation, the amount of flavonols and sugars in the leaves of damaged plants did not differ from that in the reference plants, while the concentrations of catechins and tannins exceeded those in reference plants. Two years after complete damage, the leaves contained increased amount of tannins, while the level of catechins, flavonols and sugars did not differ from the reference.

Key words: birch defoliation, dynamics of soluble sugars and phenols, flavonols, catechins, tannins, allelochemicals.