

УДК 630*41:581.132

ВЛИЯНИЕ СТВОЛОВОЙ ГНИЛИ НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.)

© *Е.В. Колтунов*

*Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144
(Россия), e-mail: evg_koltunov@mail.ru*

Стволовые гнили наносят заметный эколого-экономический ущерб лесам. Пораженные древостои больше подвержены буреломам и ветровалам, заметно снижается ценность древесины и устойчивость древостоев. Несмотря на исследования биохимических аспектов резистентности к гнилям, роль фенольных соединений остается недостаточно выясненной, а имеющиеся данные противоречивы. Целью исследования было изучение состава фенольных соединений в листьях березы повислой при значительной площади поражения диаметра ствола (60%). Стволовая гниль определялась взятием керн из ствола. Листья для анализа отбирали у деревьев березы повислой одинакового диаметра. Их биохимический состав определяли методом ВЭЖХ. Хроматография экстрактов из листьев выявила 64 химических соединения. Из них идентифицировано 24 соединения. У 45.83% пораженных стволовыми гнилями деревьев содержание идентифицированных химических соединений возрастало. Это лютеолин-7-гликозид, изокверцетин, мирицетин, галловая кислота, феруловая кислота, рутин, 5-кофеилхинная кислота, апигенин, 4-кофеилхинная кислота, акацетин, кемпферол. В составе этих фенольных соединений преобладают флавоноиды (63.64%), 36.3% – органические кислоты. Антиоксидантной активностью обладают все эти химические соединения. У 45.83% химических соединений их содержание снижалось. В их составе также преобладали флавоноиды (81.82%), выявлены и фенолгликозиды, детерминирующие параметры энтоморезистентности (арбутин, салицин, салидрозид). У 8.34% соединений различия в содержании были статистически недостоверны. Результаты показали, что при значительной пораженности гнилями происходит возрастание содержания фенольных соединений в листьях, следовательно, биохимические процессы борьбы с оксидативным стрессом активизируются. Это обусловлено нарушениями физиолого-биохимических процессов в больных деревьях.

Ключевые слова: ВЭЖХ, стволовая гниль, береза повислая, листья, фенольные соединения.

Введение

Как известно, стволовые и корневые гнили древесного яруса являются одной из важных проблем как в лесном хозяйстве Урала, так и других регионов [1, 2]. Пораженные древостои особенно подвержены буреломам и ветровалам, заметно снижается ценность древесины и устойчивость древостоев, что нередко сопровождается заселением их ксилотофагами и насекомыми-филлофагами, вызывающими вспышки массового размножения [3]. Снижение резистентности древесного яруса к ксилотрофным базидиомицетам обусловлено возрастанием уровня и масштабов глобального антропогенного воздействия, ухудшением состояния древостоев и возрастом деревьев [4–7]. Негативную роль играет и многократное порослевое возобновление лиственных лесов, особенно березняков, снижающее уровень резистентности к инфекционным болезням [8]. Вследствие этого и интенсивного антропогенного воздействия пораженность гнилевыми болезнями березняков в лесостепи Зауралья очень высока (60–81%) [9, 10]. Встречаются и другие группы грибных патогенов [11].

В целом, физиолого-биохимические аспекты влияния стволовых гнилей на древостои интенсивно изучаются. Установлено, что у пораженных деревьев снижается прирост древесины, ухудшается физиологическое состояние деревьев [12]. У сосны, ели, лиственницы стволовые гнили вызывают снижение содержания хлорофилла, каротиноидных пигментов, снижается интенсивность фотосинтеза и транспирации [12]. Тем не менее, несмотря на интенсивные исследования в этом направлении, биохимические аспекты резистентности

Колтунов Евгений Владимирович – доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, e-mail: evg_koltunov@mail.ru

к гнилевым болезням и взаимодействия в системе «патоген–растение–хозяин» остаются недостаточно выясненными. Было показано, что ряд фе-

нольных соединений обладает фунгицидной активностью [13–15]. Установлено, что микозы у древесных растений вызывают активизацию синтеза фенольных соединений, детерминирующих параметры конститутивной резистентности [16]. У *Arachis hypogaea L.* заражение *Sclerotium rolfsii* также вызывало активизацию синтеза ряда фенольных соединений [17]. Ряд авторов связывает фенольные соединения с резистентностью растений к инфекционным болезням [18]. Но единого мнения по этой проблеме к настоящему времени не сложилось. Одни авторы отмечают накопление фенольных соединений в зоне некроза, вызванного искусственной инокуляцией патогенов, другие – их снижение [19–22]. Известно, что некоторые патогенные грибы сами выделяют антиоксиданты для разрушения H_2O_2 и супероксидного радикала, которые выполняют защитную функцию, способствующую выживанию патогена [23]. Вместе с тем механизмы косвенного влияния стволовых гнилей на состав фенольных соединений в листьях остаются недостаточно изученными. Учитывая то, что в условиях Зауралья, как отмечено выше, чистые березняки, которые в значительной степени поражены стволовыми гнилями, являются местом периодического возникновения крупномасштабных вспышек массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar L.*), эта проблема заслуживает внимания, так как возможные биохимические изменения в составе листьев могут быть особенно привлекательны для гусениц непарного шелкопряда, что и было выявлено нами ранее [24]. Показано также, что у березы повислой, растущей на золоотвалах в условиях техногенного загрязнения, степень дефолиации тесно связана с наличием стволовой и корневой гнили [25]. Нами ранее проведены исследования влияния поражения березы повислой стволовыми гнилями на состав и содержание фенольных соединений в листьях при незначительном уровне поражения ствола (до 30% от диаметра). В результате было выявлено заметное увеличение содержания ряда фенольных соединений в листьях, особенно флавоноидов [26]. При этом остался неизученным вопрос, какие изменения в биохимическом составе фенольных соединений в листьях наблюдаются при значительной площади поражения ствола (60%) и как это взаимосвязано с параметрами энтоморезистентности пораженных древостоев. Это и определило цели и задачи исследования.

Экспериментальная часть

Сбор листьев березы повислой для хроматографического анализа проводился в березовых лесах Каменск-Уральского района Свердловской области 6 июня. Непосредственно перед отбором проб определяли наличие или отсутствие пораженности дерева стволовыми и корневыми гнилями и стадию развития болезни с помощью взятия кернов из ствола и 3 корневых лап и их анализа. Взятие каждой пробы листьев осуществлялось от нескольких деревьев. Затем пробы смешивались для получения средней пробы. Как показали исследования, в припоселковых березовых лесах средний уровень антропогенной трансформации высок (4 стадия) [26]. Основные источники антропогенного воздействия: рекреационная и пастбищная дигрессия и техногенное загрязнение. Уровень техногенного загрязнения, в основном, не превышает ПДК [27, 28]. Контрольные пробы отбирали от здоровых деревьев, не пораженных гнилевыми и другими болезнями, опытные пробы брали с деревьев, идентифицированных нами как пораженные стволовыми гнилями с площадью поражения гнилями 60 и более процентов от общего диаметра ствола.

Отбор проб проводился на одних и тех же пробных площадях, от деревьев одинакового диаметра, растущих в одинаковых лесорастительных условиях. Сразу после сбора листья березы высушивали при 60 °С, затем размалывали. После этого навеску с 2 г размолотых листьев смешивали с 20 мл 95% этанола. Экстракцию фенольных соединений из листьев березы проводили в водяной бане с обратным холодильником 95% этиловым спиртом в течение 30 мин. при кипении раствора. Затем суспензию центрифугировали при 10000 g в течение 10 мин. Супернатант фильтровали через шприцевой фильтр с диаметром пор 0.2 мкм. Хроматографию проводили на жидкостном хроматографе Shimadzu LC-20 со спектрофотометрическим УФ детектором. Детектирование элюента осуществляли одновременно на двух полосах поглощения: λ_{360} и λ_{254} нм на колонке PerfectSil Target ODS-35мкм с обращенной фазой, затем вычислялось спектральное отношение параметров абсорбции ($\lambda_{360}/\lambda_{254}$).

Градиентное элюирование проводилось в диапазоне 10–50% со скоростью 1 мл/мин при температуре 40 °С. Элюент А – ацетонитрил–0.05 М фосфатный буферный раствор (pH=3.0); элюент В – ацетонитрил–вода (9 : 1). Продолжительность хроматографического анализа – 45 мин. Элюирование проводилось с возрастанием доли элюента В от 10% до 50%. Из них от 0 до 30 мин проводилось градиентное элюирование в диапазоне 10–50%, затем в течение 15 мин при концентрации 50%. Для идентификации фенольных соеди-

нений использовали 24 вещества-свидетеля фирмы: Fluka, Sigma, Aldrich. Идентификацию хроматографических пиков проводили по ВУ (время удерживания) и спектральному соотношению параметров абсорбции. Количественное определение содержания химических соединений проводили с использованием метода градуировки по внешнему стандарту. Для этого по каждому химическому соединению готовили серии разведенных стандартных образцов и после проведения хроматографии по описанной выше методике строили градуировочные графики. Содержание химических соединений определяли в мг/1г СВ (сухого вещества). В экспериментах это были сухие размолотые листья березы.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью Т-критерия Стьюдента.

Обсуждение результатов

Градиентная хроматография (ВЭЖХ) экстракта из листьев березы повислой, взятых как с деревьев, пораженных стволовой гнилью, так и здоровых, выявила 64 химических соединения (рис. 1, 2). Из них нами идентифицировано 24 химических соединения. Как показали результаты исследований, состав идентифицированных фенольных соединений в листьях у пораженных стволовыми гнилями деревьев, по сравнению с интактными, не изменялся.

Вместе с тем у образцов листьев, взятых у пораженных стволовой гнилью экземпляров березы повислой, наблюдаются значительные количественные изменения содержания химических соединений, по сравнению с контролем (табл. 1). Результаты сравнительного количественного анализа идентифицированных соединений (контроля и образцов из древостоев, пораженных стволовой гнилью) показали, что у 45.83% химических соединений в листьях, пораженных гнилями экземпляров, их содержание увеличивалось, у 45.83% – снижалось, у 8.34% соединений их различия были статистически недостоверны (табл. 1). Наиболее значительно в листьях берез, пораженных стволовыми гнилями, увеличивалось содержание лютеолин-7-гликозида, изокверцетина, мирицетина, галловой кислоты, феруловой кислоты, рутина, 5-кофеилхинной кислоты, апигенина. Обращает внимание значительный уровень возрастания содержания в листьях лютеолин-7-гликозида, акацетина, изокверцетина, мирицетина и галловой кислоты (табл. 1). Как показали результаты, в составе подгруппы с возрастанием содержания химических соединений преобладают флавоноиды (63.64%), 36.3% – органические кислоты. Важной особенностью соединений, содержание которых возрастает, служит антиоксидантная активность. Она выявлена у всех этих соединений.

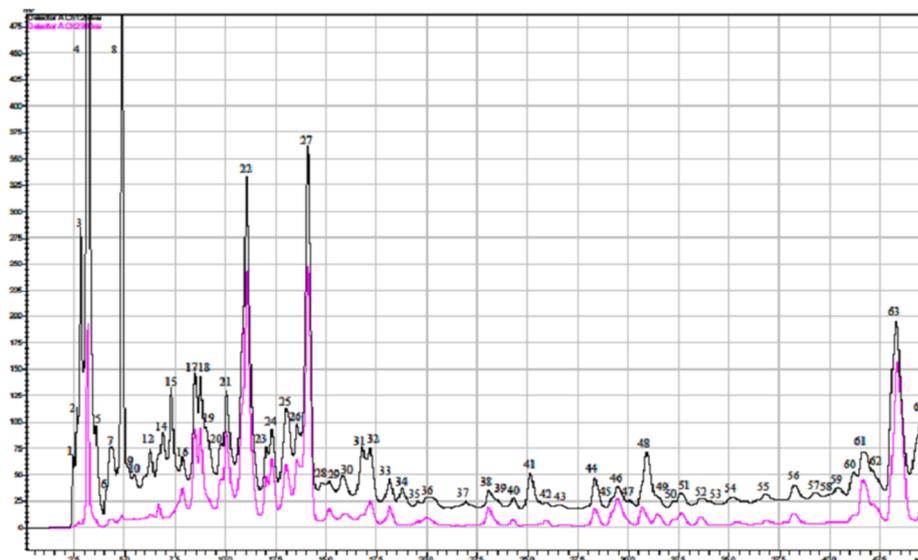


Рис. 1. Хроматограмма экстракта из листьев березы повислой. Контроль. По горизонтали: время удерживания (мин), по вертикали: абсорбция, mV: 2 – аскорбиновая кислота; 3 – арбутин; 4 – галловая кислота; 6 – каftarовая кислота; 7 – салицин; 12 – салидрозид; 13 – 4-кофеилхинная кислота; 14 – катехин; 19 – феруловая кислота; 20 – лютеолин-7-гликозид; 20а – 5-кофеилхинная кислота; 21 – рутин; 22 – гиперозид; 23 – изокверцитрин; 25 – авикулярин; 29 – феникулин; 32 – мирицетин; 38 – лютеолин; 40 – кверцетин; 43 – изорамнетин; 44 – апигенин; 46 – кемпферол; 63 – акацетин

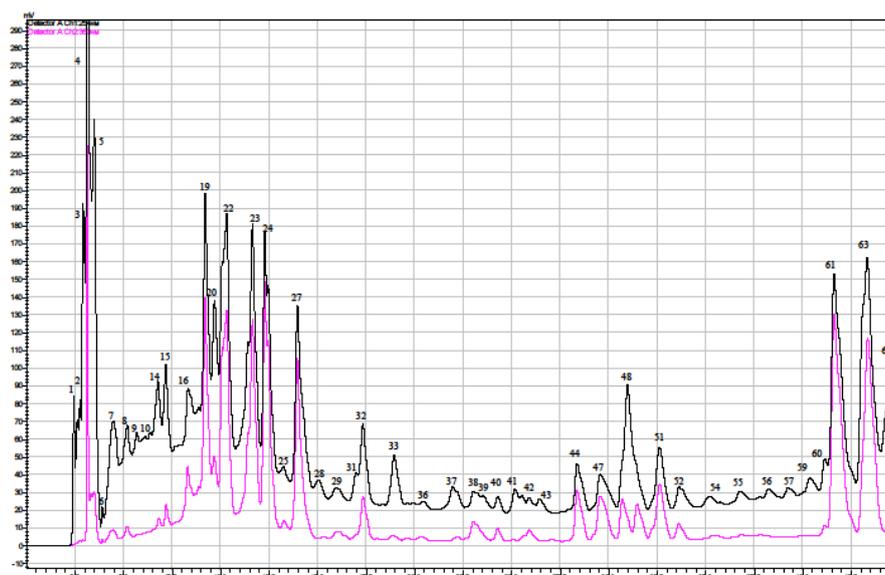


Рис. 2. Хроматограмма экстракта из листьев березы повислой. Стволовая гниль. По горизонтали: время удерживания (мин.), по вертикали: абсорбция, mV: 2 – аскорбиновая кислота; 3 – арбутин; 4 – галловая кислота; 6 – кафтаровая кислота; 7 – салицин; 12 – салидрозид; 13 – 4-кофеоилхинная кислота; 14 – катехин; 19 – феруловая кислота; 20 – лютеолин-7-гликозид; 20а – 5-кофеоилхинная кислота; 21 – рутин; 22 – гиперозид; 23 – изокверцитрин; 25 – авикулярин; 29 – феникулин; 32 – мирицетин; 38 – лютеолин; 40 – кверцетин; 43 – изорамнетин; 44 – апигенин; 46 – кемпферол; 63 – акацетин

Таблица 1. Влияние стволовой гнили на содержание идентифицированных химических соединений в листьях березы повислой в Зауралье

Наименование соединения	Стволовая гниль Содержание химического соединения (мг/1г СВ) M±SD	Контроль Содержание химического соединения (мг/1г СВ) M±SD	T _{ст.} Критерий Стьюдента	P	Изменение содержания соединений (в % к контр.)
Аскорбиновая кислота	1.78±0.14	2.77±0.15	7.00	0.019	-35.74
Арбутин	1.12±0.11	1.71±0.12	7.22	0.0003	-34.50
Галловая кислота	4.80±0.35	2.84±0.23	9.41	0.00006	+69.01
Кафтаровая кислота	0.31±0.034	0.48±0.02	8.16	0.00018	-35.42
Салицин	0.074±0.046	0.094±0.048	6.123	0.0008	-21.28
Салидрозид	0.061±0.045	0.071±0.051	2.705	0.003	-14.08
4-кофеоилхинная кислота	1.08±0.04	0.87±0.048	6.42	0.0006	+24.14
Рутин	0.97±0.06	0.61±0.04	5.35	0.0017	+59.02
5-кофеоилхинная кислота	2.23±0.08	1.50±0.057	14.69	0.00006	+48.67
Гиперозид	0.92±0.05	2.50±0.11	16.9	0.00002	-63.20
Лютеолин-7-гликозид	1.09±0.11	0.36±0.07	10.84	0.00003	+202.78
Изокверцетин	1.28±0.13	0.69±0.08	8.76	0.0001	+85.51
Изокверцитрин	2.50±0.28	4.49±0.46	7.38	0.0003	-44.32
Авикулярин	0.47±0.09	1.0±0.098	8.38	0.00015	-53.0
Мирицетин	1.12±0.14	0.64±0.08	5.98	0.0009	+75.0
Лютеолин	0.32±0.046	0.19±0.035	4.50	0.004	-68.42
Кверцетин	0.92±0.115	1.51±0.196	5.18	0.002	-39.07
Апигенин	0.74±0.10	0.51±0.09	3.31	0.006	+45.09
Кемпферол	0.62±0.034	0.55±0.035	2.86	0.028	+12.73
Феникулин*	0.36±0.05	0.35±0.036	0.346	0.746	+2.86
Акацетин	2.76±0.35	2.05±0.24	3.368	0.015	+34.63
Изорамнетин	0.072±0.081	0.117±0.082	7.87	0.0002	-38.46
Катехин*	0.166±0.20	0.16±0.21	0.369	0.724	+3.75
Феруловая кислота	2.50±0.35	1.51±0.16	5.24	0.0019	+65.56

* – различия статистически недостоверны.

Снижение содержания химических соединений выявлено нами у лютеолина, гиперозида, авикулярина, изокверцитрина, кверцетина, изорамнетина, аскорбиновой кислоты, кафтаровой кислоты, арбутина, салицина и салидрозида (табл. 1). В их составе также наблюдалось преобладание флавоноидов (81.82%), 9.09% – органические кислоты и такое же количество – витамины. Все соединения обладают антиоксидантной активностью. Кроме того, в их составе содержатся три фенолгликозида, детерминирующие параметры энтоморезистентности (арбутин, салицин, салидрозид). Их содержание, по сравнению с листьями деревьев, не пораженными стволовыми гнилями, заметно снижено. Снижение содержания всей группы фенолгликозидов у деревьев, пораженных стволовыми гнилями, хорошо соответствует полученным нами ранее результатам о том, что здоровые деревья березы повислой характеризовались более слабой дефолиацией крон непарным шелкопрядом, по сравнению с деревьями, пораженными стволовыми гнилями [24]. Безусловно, причины этому могут быть различными. Среди них одними из важнейших могут быть как изменение биохимического состава листьев в благоприятную для повышения их кормовой ценности, непосредственно продуцируемые поражением ксилотрофными базидиомицетами, так и ингибирование антифидантной активности биохимического состава листьев именно вследствие снижения содержания названной группы фенолгликозидов, обладающей антифидантной активностью.

Заключение

Сравнительный анализ полученных нами ранее результатов и новых данных демонстрирует, что при более значительном уровне пораженности березы повислой стволовыми гнилями у ряда химических соединений их содержание в листьях возрастает более значительно. Учитывая то, что все они обладают антиоксидантной активностью, можно предполагать, что возрастание содержания фенольных соединений обусловлено активизацией борьбы с оксидативным стрессом в листьях зараженных деревьев. Это, вероятно, обусловлено системными нарушениями многих физиолого-биохимических процессов в больных деревьях, и, в частности, транспорта ассимилятов [29, 30]. Поэтому возможно, что столь заметное увеличение активности ряда фенольных соединений, обладающих высокой антиоксидантной активностью, обусловлено общей защитной реакцией дерева-хозяина на заражение стволовой гнилью. Кроме того, обращает внимание снижение содержания фенолгликозидов (арбутина, салицина, салидрозида), детерминирующих параметры индуцированной энтоморезистентности в листьях березы повислой, пораженных стволовыми гнилями.

В целом, по нашему мнению, заражение древостоев стволовыми гнилями сопровождается комплексом разнонаправленных реакций со стороны дерева-хозяина. Основной из них являются реакции на оксидативный стресс как в клетках древесины, так и в листьях. Эта реакция сопровождается довольно значительной активизацией синтеза фенольных соединений в листьях больных древесных растений. Ряд авторов связывает рост активности синтеза фенольных соединений с их антифидантной функцией. Но, согласно полученным нами результатам, это не является достаточным препятствием для сильной дефолиации крон березняков [29]. Учитывая временную синхронизацию эруптивной фазы вспышки массового размножения непарного шелкопряда с весенне-летними засухами, воздействие фактора абиотического стресса, как показано нами ранее [30], очень заметно снижает содержание фенолгликозидов в листьях березы (особенно арбутина). Поэтому при комплексном воздействии этого фактора абиотического стресса содержание фенольных соединений в листьях значительно снижается. Синхронно с этим заметно снижается и содержание таких антифидантных соединений, как фенолгликозиды. Это сопровождается более высоким уровнем дефолиации листьев березы, пораженной стволовыми гнилями. В целом описанный механизм можно рассматривать как реализацию одного из биохимических механизмов, детерминирующих снижение энтоморезистентности листьев березы у деревьев, пораженных стволовой гнилью.

Список литературы

1. Арефьев С.П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тюмень, 2006. 43 с.
2. Стороженко В.Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М., 2001. 157 с.
3. Стороженко В.Г. Участие дереворазрушающих грибов в процессах деструкции и формирования лесных сообществ // Хвойные бореальной зоны. 2016. Т. XXXIV. №1–2. С. 87–91.
4. Žemaitis P., Stakenas V. Ecological factors influencing frequency of Norway spruce butt rot in mature stands in Lithuania // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47. N4. Pp. 355–363. DOI: 10.1134/S1067413616040172.

5. Vanhellefont M., Acker J.V., Verheyen K. Exploring life growth patterns in birch (*Betula pendula* Roth.) // Scandinavian Journal of Forest Research. 2016. Pp. 561–567. DOI: 10.1080/02827581.2016.1141978.
6. Cienciala E., Tumajer J., Zatloukal V. Recent spruce decline with biotic pathogen infestation as a result of interacting climate, deposition and soil variables // European Journal of Forest Research. 2017. Vol. 136. N2. Pp. 307–317. DOI: 10.1007/s10342-017-1032-9.
7. Ujházy K., Ujházyová M., Bučinová K. Response of fungal and plant communities to management-induced overstore changes in montane forests of the Western Carpathians // European Journal of Forest Research. 2018. Vol. 137. N2. Pp. 169–183. DOI: 10.1007/s10342-017-1096-6.
8. Калиниченко Н.П. Дубравы России. М., 2000. 536 с.
9. Колтунов Е.В., Залесов С.В. Корневые и ствольные гнили сосны обыкновенной и березы повислой в Нижне-Исетском лесопарке г. Екатеринбурга // Аграрный вестник Урала. 2009. №1 (55). С. 73–75.
10. Колтунов Е.В., Залесов С.В., Демчук А.Ю. Корневые и ствольные гнили и состояние Шарташского лесопарка г. Екатеринбурга в условиях различной рекреационной нагрузки // Аграрный вестник Урала. 2011. №8. С. 40–44.
11. Nguyen D., Boberg J., Cleary M., Bruelheide H., Hönig L., Koricheva J., Stenlid J. Foliar fungi of *Betula pendula*: impact of tree species mixtures and assessment methods // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Article 41801. DOI: 10.1038/srep41801.
12. Зарубина Л.В. Оценка естественного лесовосстановления в мелколиственных лесах Севера и на вырубках из-под них // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия «Естественные науки». 2015. №2. С. 35–45.
13. Nafie E., Mazen M. Chemical – Induced Resistance against Brown Stem Rot in Soybean: The Effect of Benzothiadiazole // Journal of Applied Sciences Research. 2008. Vol. 4 (12). Pp. 2046–2064.
14. Pausler M., Ayer W.A., Hiratsuka Y. Benzoic acid, salicylic acid, and the role of black galls on aspen in protection against decay // Canadian Journal of Forest Research. 1995. Vol. 25. Pp. 1479–1483.
15. Hirpara D.G., Gajera P.H., Bhimanie R.D., Golakiya B.A. The SRAP based molecular diversity related to antifungal and antioxidant bioactive constituents for biocontrol potentials of *Trichoderma* against *Sclerotium rolfsii* Scc. // Current Genetics. 2016. Vol. 62. N3. Pp. 619–641. DOI: 10.1007/s00294-016-0567-5.
16. Holopainen J.K., Heijari J., Nerg A.M., Vuorinen M., Kainulainen P. Potential for the use of exogenous chemical elicitors in disease and insect pest management of conifer seedling production // The Open Forest Science Journal. 2009. Vol. 2. Pp. 17–24.
17. Mahatma M.K., Thwaite L.K., Jadon K.S., Thirumalaisamy P.P., Bishi S.K., Jadav J.K., Khatediya N., Golakiya B.A. Metabolic profiles of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes differing in *Sclerotium rolfsii* reaction // European Journal of Plant Pathology. 2018. Vol. 151. N2. Pp. 463–474. DOI: 10.1007/s10658-017-1387-2.
18. Adandonon A., Regnier T., Aveling T. Phenolic content as an indicator of tolerance of cowpea seedlings to *Sclerotium rolfsii* // European Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 149. N2. Pp. 245–251. DOI: 10.1007/s10658-017-1178-9.
19. Полякова Г.Г. Физиологические механизмы иммунитета хвойных на примере взаимодействия флоры ствола и офиостомовых грибов: автореф. дис... докт. биол. наук. Красноярск, 2012. 43 с.
20. Brignolas F., Lieutier F., Sauvard D., Christiansen E., Berryman A.A. Phenolic predictors for Norway spruce resistance to the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) and an associated fungus, *Ceratocystis polonica* // Canadian Journal of Forest Research. 1998. Vol. 28. Pp. 720–728.
21. Harrison M.J., Dixon R.A. Isoflavonoid accumulation and expression of defense gene transcripts during the establishment of vesicular arbuscular mycorrhizal associations in roots of *Medicago truncatula* // Molecular Plant-Microbe Interactions. 1993. Vol. 6. Pp. 643–659.
22. Witzell J., Martín J.A. Phenolic metabolites in pathogen resistance of northern forest trees – past experiences and future prospects // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 38. Pp. 2711–2727.
23. Абрамова О.С., Пасечник Т.Д., Аверьянов А.А., Лапикова В.П., Гайворонская Л.М., Кузнецов В.В., Baker C.J. Фитопатогенный гриб *Magnaporthe grisea* выделяет антиоксиданты, защищающие его от окислительного повреждения // Современная микология в России. М., 2008. Т. 2. С. 115–116.
24. Колтунов Е.В., Клубуков Г.И. Влияние ствольной гнили на энтоморезистентность березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в системе: береза-непарный шелкопряд // Макромицеты бореальной зоны: Труды Всероссийской научно-практической конференции. Красноярск, 2009. С. 113–118.
25. Mauer O., Palatova E. The role of root system in silver birch (*Betula pendula* Roth.) dieback in the air-polluted area of Krušné hory Mts. // Journal of Forest Science. 2003. Vol. 49. N5. Pp. 191–199.
26. Колтунов Е.В., Яковлева М.И. Влияние ствольной гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесах Зауралья в условиях антропогенного воздействия // Современные проблемы науки и образования. 2015. №5. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21797>
27. Колтунов Е.В., Хамидуллина М.И. Особенности миграции и аккумуляции тяжелых металлов в системе: «почва-растение-непарный шелкопряд» в условиях Зауралья // Аграрный вестник Урала. 2009. №2 (56). С. 60–62.
28. Колтунов Е.В., Хамидуллина М.И. Техногенное загрязнение лесов в очагах массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в Свердловской области // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. 2007. С. 227–231.
29. Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск, 2010. 299 с.

30. Колтунов Е.В., Яковлева М.И. Влияние фактора дефолиации и климатических условий на динамику содержания фенолгликозидов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2018. №10. С. 101–105.

Поступила в редакцию 12 ноября 2018 г.

После переработки 25 февраля 2019 г.

Принята к публикации 12 марта 2019 г.

Для цитирования: Колтунов Е.В. Влияние стеловой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth.) // Химия растительного сырья. 2019. №3. С. 169–176. DOI: 10.14258/jcrpm.2019034527.

Koltunov Ye.V. THE EFFECT OF THE STEM ROT AT COMPOSITION AND CONTENT OF PHENOLIC COMPOUNDS IN LEAVES OF BIRCH (BETULA PENDULA ROTH.)

Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, st. 8 Marta, 202a, Yekaterinburg, 620144 (Russia), e-mail: evg_koltunov@mail.ru

Stem rot cause significant ecological and economic damage to forests. Affected stands are prone to windbreaks and windfalls. Value of wood and stability of stands are reduced. Despite intensive studies of resistance biochemical aspects to rotting diseases, role of phenolic compounds remains insufficiently clarified. The purpose of research was studying composition of phenolic compounds in birch leaves with a significant level of damage to the diameter of the trunk. Stem rot was determined by taking core from trunk. Biochemical composition of leaves determined by HPLC. There are 64 phenolic compounds was revealed. 24 factions identified, 45.83% of compounds in affected trees, content was increased. Flavonoids are prevail (63.64%). In 45.83% of compounds, content decreased. They had predominance of flavonoids (81.82%). All compounds possess antioxidant activity. They contain phenolglycosides, determining entomoresistance (arbutin, salicin, salidroside). The results showed that with significant infestation with rot, there is an increase in the content of phenolic compounds in the leaves, therefore, the biochemical processes of combating oxidative stress are activated. This is due to violation of physiological and biochemical processes in diseased trees.

Keywords: HPLC, stem rot, *Betula pendula* Roth., leaves, phenolic compounds.

References

1. Aref'yeв S.P. *Sistemnyy analiz bioty derevorazrushayushchikh gribov: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk.* [System analysis of biota of wood-destroying fungi: author. dis. ... doctor. biol. sciences]. Tyumen', 2006, 43 p. (in Russ.).
2. Storozhenko V.G. *Gnilevyye fauty korennykh lesov Russkoy ravniny.* [Rotten Fouts of the Indigenous Forests of the Russian Plain.]. Moscow, 2001, 157 p. (in Russ.).
3. Storozhenko V.G. *Khvoynnye boreal'noy zony,* 2016, vol. XXXIV, no. 1–2, pp. 87–91. (in Russ.).
4. Žemaitis P., Stakenas V. *Russian Journal of Ecology,* 2016, vol. 47, no. 4, pp. 355–363, DOI: 10.1134/S1067413616040172.
5. Vanhellefont M., Acker J.V., Verheyen K. *Scandinavian Journal of Forest Research,* 2016, pp. 561–567, DOI: 10.1080/02827581.2016.1141978.
6. Cienciala E., Tumajer J., Zatloukal V. *European Journal of Forest Research,* 2017, vol. 136, no. 2, pp 307–317, DOI: 10.1007/s10342-017-1032-9.
7. Ujházy K., Ujházyová M., Bučinová K. *European Journal of Forest Research,* 2018, vol. 137, no. 2, pp. 169–183, DOI: 10.1007/s10342-017-1096-6.
8. Kalinichenko N.P. *Dubravý Rossii.* [Oak trees of Russia]. Moscow, 2000, 536 p. (in Russ.).
9. Koltunov Ye.V., Zalesov C.V. *Agrarnyy vestnik Urala,* 2009, no. 1 (55), pp. 73–75. (in Russ.).
10. Koltunov Ye.V., Zalesov C.V., Demchuk A.Yu. *Agrarnyy vestnik Urala,* 2011, no. 8, pp. 40–44. (in Russ.).
11. Nguyen D., Boberg J., Cleary M., Bruelheide H., Hönig L., Koricheva J., Stenlid J. *Scientific Reports,* 2017, vol. 7, article 41801, DOI: 10.1038/srep41801.
12. Zarubina L.V. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya «Yestestvennyye nauki»,* 2015, no. 2, pp. 35–45. (in Russ.).
13. Nafie E., Mazen M. *Journal of Applied Sciences Research,* 2008, vol. 4 (12), pp. 2046–2064.
14. Pausler M., Ayer W.A., Hiratsuka Y. *Canadian Journal of Forest Research,* 1995, vol. 25, pp. 1479–1483.
15. Hirpara D.G., Gajera P.H., Bhimanie R.D., Golakiya B.A. *Current Genetics,* 2016, vol. 62, no. 3, pp. 619–641, DOI: 10.1007/s00294-016-0567-5.

16. Holopainen J.K., Hejjari J., Nerg A.M., Vuorinen M., Kainulainen P. *The Open Forest Science Journal*, 2009, vol. 2, pp. 17–24.
17. Mahatma M.K., Thwaite L.K., Jadon K.S., Thirumalaisamy P.P., Bishi S.K., Jadav J.K., Khatediya N., Golakiya B.A. *European Journal of Plant Pathology*, 2018, vol. 151, no. 2, pp. 463–474, DOI: 10.1007/s10658-017-1387-2.
18. Adandonon A., Regnier T., Aveling T. *European Journal of Plant Pathology*, 2017, vol. 149, no. 2, pp. 245–251, DOI: 10.1007/s10658-017-1178-9.
19. Polyakova G.G. *Fiziologicheskiye mekhanizmy immuniteta khvoynykh na primere vzaimodeystviya floemy stvola i ofiostomovykh gribov: avtoref. dis... dokt. biol. nauk.* [Physiological mechanisms of coniferous immunity as exemplified by the interaction of the trunk phloem and ophiostomy fungi: abstract. dis ... doctor. biol. sciences]. Krasnoyarsk, 2012, 43 p. (in Russ.).
20. Brignolas F., Lieutier F., Sauvard D., Christiansen E., Berryman A.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, vol. 28, pp. 720–728.
21. Harrison M.J., Dixon R.A. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1993, vol. 6, pp. 643–659.
22. Witzell J., Martín J.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, vol. 38, pp. 2711–2727.
23. Abramova O.S., Pasechnik T.D., Aver'yanov A.A., Lapikova V.P., Gayvoronskaya L.M., Kuznetsov V.V., Baker C.J. *Sovremennaya mikologiya v Rossii.* [Modern mycology in Russia]. Moscow, 2008, vol. 2, pp. 115–116. (in Russ.).
24. Koltunov Ye.V., Klobukov G.I. *Makromitsety boreal'noy zony: Trudy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii.* [Transactions of the All-Russian Scientific and Practical Conference: "Macromycetes of the boreal zone"]. Krasnoyarsk, 2009, pp. 113–118. (in Russ.).
25. Mauer O., Palatova E. *Journal of Forest Science*, 2003, vol. 49, no. 5, pp. 191–199.
26. Koltunov Ye.V., Yakovleva M.I. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya*, 2015, no. 5, URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21797> (in Russ.).
27. Koltunov Ye.V., Khamidullina M.I. *Agrarnyy vestnik Urala*, 2009, no. 2 (56), pp. 60–62. (in Russ.).
28. Koltunov Ye.V., Khamidullina M.I. *Lesnoy i khimicheskiy komplekсы – problemy i resheniya*, 2007, pp. 227–231. (in Russ.).
29. Bakhvalov S.A., Koltunov Ye.V., Martem'yanov V.V. *Factory i ekologicheskiye mekhanizmy populyatsionnoy dinamiki lesnykh nasekomykh-fillofagov.* [Factors and ecological mechanisms of the population dynamics of forest insects phyllophages]. Novosibirsk, 2010, 299 p. (in Russ.).
30. Koltunov Ye.V., Yakovleva M.I. *Mezhdunarodnyy zhurnal priklad'nykh i fundamental'nykh issledovaniy*, 2018, no. 10, pp. 101–105. (in Russ.).

Received November 12, 2018

Revised February 25, 2019

Accepted March 12, 2019

For citing: Koltunov Ye.V. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2019, no. 3, pp. 169–176. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2019034527.