

## Состав и содержание фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при слабом грибном заболевании

М. И. Яковлева<sup>✉</sup>, Г. Г. Терехов

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

<sup>✉</sup>E-mail: hmi81@mail.ru

**Аннотация.** Одними из самых распространенных являются заболевания хвои типа шютте, вызываемые грибами рода *Lophodermium*. Значительный ущерб шютте обыкновенное причиняет сеянцам сосны в питомниках. Однако биохимические аспекты устойчивости сосны обыкновенной к грибным инфекциям остаются недостаточно изученными. Среди защитных химических веществ фенольные соединения играют важную роль в устойчивости растений, в том числе к грибным патогенам. В этой связи **целью** исследования было изучить возможное влияние слабой степени поражения шютте обыкновенным на состав и содержание фенольных соединений в хвое сосны. **Методы.** Состав и содержание фенольных соединений были изучены методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. **Научная новизна.** В уральском регионе подобные исследования ранее не проводились. **Результаты.** В образцах хвои двухлетних сеянцев сосны как с признаками болезни, так и без них было выявлено более 100 фенольных соединений. Различий в составе фенольных соединений между хвоей пораженных и контрольных сеянцев не обнаружено, изменялось только их содержание. Так, в хвое пораженных сеянцев у 40,2 % фенольных соединений содержание возрастало, у 34,2 % снижалось, а у 25,6 % практически не изменялось по сравнению с контрольными. Установлено повышение содержания отдельных фенольных соединений в пораженной хвое, в особенности изорамнетина, кемпферола и бензойной кислоты, по сравнению с контролем. Полученные нами результаты свидетельствует о проявлении защитной реакции у сеянцев сосны на слабое поражение шютте обыкновенным на биохимическом уровне.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L., шютте обыкновенное, устойчивость растений, фенольные соединения, высокоэффективная жидкостная хроматография

**Благодарности.** Выражаем благодарность Алексею Анатольевичу Любимову, директору Сарафановского питомника растений (Артемовский район Свердловской области) за содействие в исследовании. Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук (№ 123112700125-1).

**Для цитирования:** Яковлева М. И., Терехов Г. Г. Состав и содержание фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при слабом грибном заболевании // Аграрный вестник Урала. 2025. Т. 25, № 06. С. 937–946. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2025-25-06-937-946>.

**Дата поступления статьи:** 17.06.2024, **дата рецензирования:** 19.02.2025, **дата принятия:** 02.04.2025.

## Composition and content of phenolic compounds in the needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with mild fungal disease

M. I. Yakovleva<sup>✉</sup>, G. G. Terekhov

Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation

<sup>✉</sup>E-mail: hmi81@mail.ru

**Abstract.** One of the most common are diseases of needles, caused by fungi of the genus *Lophodermium*. *Lophodermium* needle cast causes significant damage to pine seedlings in nurseries. However, the biochemical aspects of Scots pine resistance to fungal infections remain insufficiently studied. Among protective chemicals, phenolic compounds play an important role in plant resistance, including to fungal pathogens. In this regard, the **purpose** of the research was to study the possible influence of a weak degree of diseases by *Lophodermium* needle cast on the composition and content of phenolic compounds in pine needles. **Methods.** The composition and content of phenolic compounds were studied by high-performance liquid chromatography. **Scientific novelty.** Such studies have not previously been carried out in the Ural region. **Results.** More than 100 phenolic compounds were identified in samples of needles from two-year-old pine seedlings, both with and without signs of disease. No differences in the composition of phenolic compounds were found between the affected and control seedlings, only their content changed. Thus, in the needles of affected seedlings, the content of phenolic compounds increased in 40.2 %, decreased in 34.2 %, and remained virtually unchanged in 25.6 % compared to the control. An increase in the content of individual phenolic compounds in the affected needles, especially isorhamnetin, kaempferol and benzoic acid, was found compared to the control. This indicates the manifestation of a protective reaction in pine seedlings to a weak attack by the common Schutte at the biochemical level.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., *Lophodermium* needle cast, plant resistance, phenolic compounds, high-performance liquid chromatography

**Acknowledgements.** We express our gratitude to Aleksey Anatolyevich Lyubimov, director of the Sarafanovskiy plant nursery (Artemovskiy district, Sverdlovsk region) for his assistance in the research. This work was carried out within the framework of the state assignment of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (№ 123112700125-1).

**For citation:** Yakovleva M. I., Terekhov G. G. Composition and content of phenolic compounds in the needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with mild fungal disease. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2025; 25 (06): 937–946. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2025-25-06-937-946>. (In Russ.)

**Date of paper submission:** 17.06.2024, **date of review:** 19.02.2025, **date of acceptance:** 02.04.2025.

### Постановка проблемы (Introduction)

Обыкновенное шютте – одно из наиболее распространенных заболеваний хвой, встречающееся у нескольких видов сосен. Особенно часто болезнью поражаются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), а также сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica*). Возбудителями шютте обыкновенного являются сумчатые грибы рода *Lophodermium* (Ascomycota, Rhytismataceae). Они вызывают частичное или полное пожелтение хвой, ее засыхание и опадение. При этом на поверхности хвой формируются органы спороношения грибов (пикниды и апотеции), являющиеся наиболее характерными признаками болезни. Сначала возникает конидиальное спороношение в виде мелких черных овально-удлиненных или округлых образований – пикнид. Затем образу-

ются плодовые тела – апотеции, имеющие вид черных блестящих овальных подушечек. Разлет спор и заражение хвой могут наблюдаться в течение всего вегетационного периода в условиях достаточной влажности и тепла. Также отмечено, что массовому развитию шютте обыкновенного благоприятствуют условия окружающей среды, способствующие снижению тургора клеток хвой [1].

Обыкновенное шютте у сосны вызывают чаще *Lophodermium seditiosum* (Minter, Staley & Millar) и *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall. При этом сосну в возрасте до 5 лет поражает гриб *L. seditiosum*, очень редко – *L. pinastri*; с 6 до 14 лет – оба гриба, с 8 лет начинает преобладать *L. pinastri*, и с 15 лет на сосне встречается только *L. pinastri* [2]. Наибольшая агрессивность характерна для *L. sedi-*

*tiosum*. В настоящее время он считается основным возбудителем шютте сеянцев сосны в питомниках и в отдельные годы может наносить значительный ущерб. Так, в 2015 году в лесных питомниках Свердловской области наблюдалась эпифитотия шютте обыкновенного, которая привела к частичной или даже полной гибели двухлетних сеянцев сосны обыкновенной, что повлекло за собой дефицит лесопосадочного материала [3].

В свою очередь, растения, чтобы противостоять атакам патогенов, а также вредителей, используют ряд конститутивных (предварительно сформированных) и индуцированных (возникающих в ответ на контакт с патогеном или фитофагом) защитных механизмов. Некоторые исследователи придерживаются мнения, что у деревьев лучше развиты механизмы индуцированной защиты, поскольку она энергетически менее затратна по сравнению с конститутивной, которая присутствует постоянно [4; 5]. Для долгоживущих видов, подвергающихся постоянным угрозам со стороны вредителей и патогенов, активация индуцированных защитных механизмов может иметь долгосрочное действие, вызывая иммунные реакции у деревьев против будущих инвазий, тем самым компенсируя связанные с этим метаболические затраты [4].

Так, растения в ответ на атаку патогенов и вредителей способны индуцировать различные защитные реакции за счет вторичных метаболитов (фенольных соединений, терпеноидов, алкалоидов); соединений белковой группы; образования дополнительных механических и структурных барьеров; привлечения естественных врагов и перераспределения ресурсов [6].

Среди защитных химических веществ фенольные соединения играют важную роль в устойчивости растений, в том числе к грибным патогенам [5; 7; 8]. При этом фенольные соединения укрепляют клеточные стенки, предотвращают рост патогенов и нейтрализуют активные формы кислорода. Кроме того, фенольные соединения функционируют как сигнальные молекулы, которые запускают активацию защитных генов и развитие системной приобретенной резистентности, тем самым обеспечивая устойчивую защиту [9]. Некоторые фенольные соединения могут проявлять непосредственно противогрибковую активность [8].

Фенольные соединения постоянно присутствуют в тканях здоровых растений, и дальнейшее их накопление может быть индуцировано в ответ на инфекцию. Вместе с тем возможна как локальная (вблизи поврежденной ткани), так и системная (вдали от поврежденной ткани) индукция фенольных соединений патогенами [7]. Среди фенольных соединений хвойных пород стильбены чаще всего изучались в контексте индуцированной устойчивости к патогенам. В частности, показано, что после поражения грибными патогенами у сосны обыкновенной

увеличение содержания стильбенов (пиносильвина и монометилового эфира пиносильвина), а также нескольких флавоноидов происходило локально в зоне реакции, а также наблюдалось системно в хвое [7]. Более поздние исследования подтвердили наличие системных реакций у различных видов хвойных деревьев [5; 6].

Однако биохимические аспекты устойчивости сосны обыкновенной к заболеваниям типа шютте при массовом выращивании посадочного материала в открытом и закрытом грунтах остаются недостаточно изученными. В связи с этим нами впервые в условиях уральского региона были исследованы с помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) состав и содержание фенольных соединений в хвое сеянцев сосны обыкновенной с признаками шютте обыкновенного (пораженность болезнью около 10 %) и хвое здоровых сеянцев (контроль).

#### Методология и методы исследования (Methods)

Образцы двухлетних сеянцев сосны обыкновенной были взяты 18 апреля 2023 года (115 шт.). Сеянцы выращивали в условиях открытого грунта в Сарафановском питомнике (Артемовский городской округ Свердловской области). В лабораторных условиях сеянцы сосны были условно разделены на здоровые (без внешних признаков болезни) и слабо пораженные болезнью (около 10 %). Затем с каждого растения отбирали хвоинки с внешними признаками поражения (изменение окраски, наличие пикнид, плодовых тел и т. д.). Контролем служили сеянцы сосны, хвоя которых не имела внешних признаков болезни шютте обыкновенного.

Для хроматографического анализа использовалась парная хвоя второго года. Хвою высушивали при комнатной температуре, затем ее измельчали. После этого навеску массой 2 г смешивали с 20 мл 95-процентного этанола. Экстракцию фенольных соединений из хвои сосны проводили в обратном холодильнике на водяной бане в течение 30 минут при кипении раствора. Экстракт фильтровали через шприцевый фильтр с диаметром пор 0,2 мкм.

Хроматографический анализ проводили на жидкостном хроматографе Shimadzu LC-20 со спектрофотометрическим УФ-детектором. Детектирование элюента осуществляли одновременно на двух полосах поглощения (254 и 360 нм) на хроматографической колонке PerfectSil Target ODS-3 5 мкм с обращенной фазой размерами 250 × 4,6 мм. 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 – 50 минут при 40 °С. Из них от 0 до 30 минут проводилось градиентное элюирование в диапазоне 10–50 %, затем в течение 20 минут при концентрации 50 %.

Таблица 1  
Морфометрические показатели двухлетних сеянцев сосны

Сеянцы	Высота стволика, см $M \pm m$	Диаметр стволика, мм $M \pm m$	Длина хвои, см $M \pm m$
Без признаков поражения (контроль) ( $n = 66$ )	$6,47 \pm 0,18$	$1,44 \pm 0,05$	$7,28 \pm 0,34$
С признаками поражения ( $n = 49$ )	$7,42 \pm 0,28$	$1,77 \pm 0,07$	$5,99 \pm 0,15$
Значение $t$ -критерия Стьюдента	2,95	3,80	3,27
Уровень значимости $P$	0,0038	0,0002	0,0015

Примечание.  $M$  – среднее арифметическое значение,  $m$  – стандартная ошибка среднего,  $n$  – количество сеянцев (шт.).

Table 1  
Morphometric parameters of 2-year-old pine seedlings

Seedlings	Height of stem, cm $M \pm m$	Diameter of stem, mm $M \pm m$	Length of needle, cm $M \pm m$
No signs of disease (control) ( $n = 66$ )	$6.47 \pm 0.18$	$1.44 \pm 0.05$	$7.28 \pm 0.34$
With signs of disease ( $n = 49$ )	$7.42 \pm 0.28$	$1.77 \pm 0.07$	$5.99 \pm 0.15$
Student $t$ -test value	2.95	3.80	3.27
Level of significance $P$	0.0038	0.0002	0.0015

Note.  $M$  – arithmetic mean,  $m$  – standard error of the mean,  $n$  – number of seedlings (pieces).

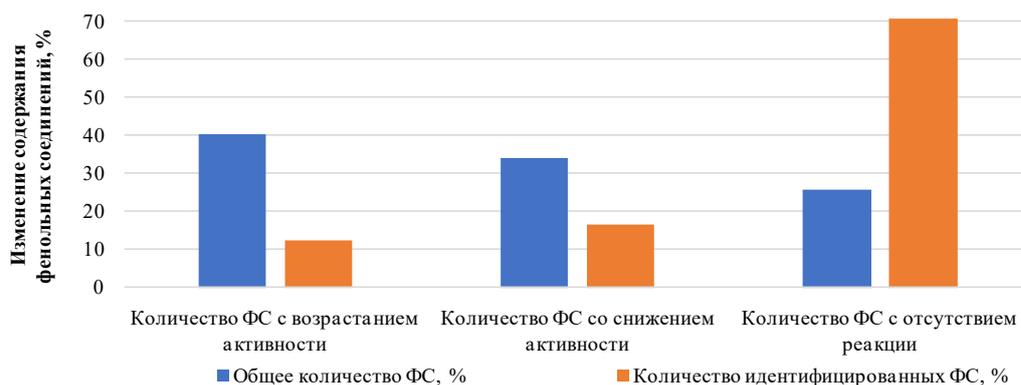


Рис. 1. Влияние слабой степени поражения шютте обыкновенным на содержание фенольных соединений (ФС) в хвое сосны

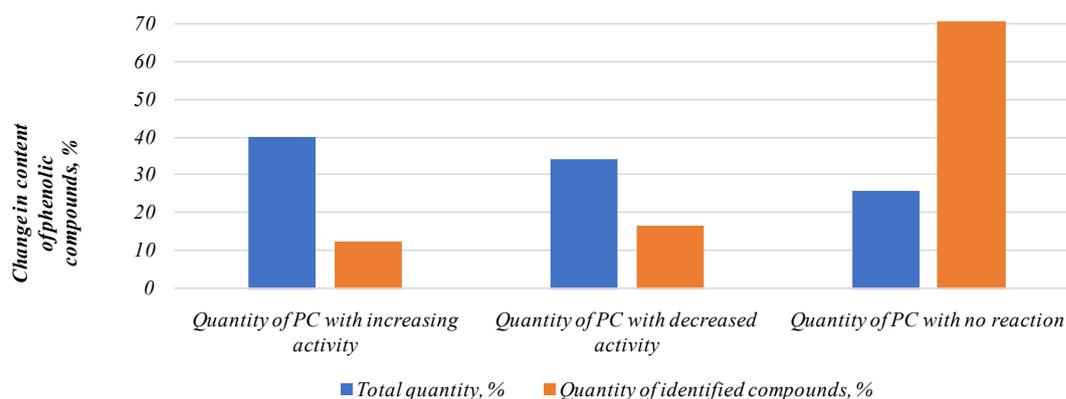


Fig. 1. The influence of a weak degree of disease by *Lophodermium needle cast* on the content of phenolic compounds (PC) in pine needles

Для идентификации фенольных соединений использовали вещества-свидетели (эталонные стандарты) фирм Fluka, Sigma-Aldrich. Идентификацию хроматографических пиков проводили по времени удерживания и спектральному соотношению пара-

метров абсорбции. Хроматографические анализы проводились в трех повторностях.

Статистическую значимость полученных результатов определяли с помощью  $t$ -критерия Стьюдента и непараметрического критерия Манна – Уитни.

### Результаты (Results)

Морфометрические показатели двухлетних сеянцев сосны преимущественно не достигли требуемых стандартов для Среднего Урала. Так, по высоте стволика у 94,8 % сеянцев (109 шт.) показатель составил менее 10 см, по диаметру у 78,3 % (90 шт.) был менее 2,0 мм. При этом для сеянцев со слабыми признаками поражения хвои шютте обыкновенным характерны более высокие значения высоты и диаметра стволика по сравнению с сеянцами без признаков поражения (контрольными). Напротив, хвоя, слабо пораженная шютте, имела меньшую длину по сравнению с контрольной. Выявленные нами различия между пораженными шютте и контрольными сеянцами статистически значимы (таблица 1).

Полученные нами результаты частично согласуются с результатами других исследователей, которые показали, что одной из реакций, наблюдаемой у проростков сосны обыкновенной на инфекционное полегание, вызванное действием *Fusarium moniliforme*, было сочетание подавления и стимуляции роста различных органов [10]. Более того, в литературе описаны примеры, когда патогены стимулировали повышение уровня ауксина в растениях, тем самым одновременно индуцируя их рост и подавляя защитные реакции [11].

Известно, что фенольные соединения являются также оптимальными индикаторами ранней диагностики физиологического состояния растений, в том числе при поражении патогенными грибами. Нами с помощью хроматографического анализа в каждом из образцов хвои было выявлено более 100

фенольных соединений. Общий сравнительный попарный анализ (всего 117 пар соединений) показал, что в хвое пораженных сеянцев у 40,17 % фракций содержание возрастало, у 34,19 % снижалось, а у 25,64 % практически не изменялось по сравнению с контрольными (рис. 1).

Из общего количества всех выявленных фенольных соединений было идентифицировано 24 вещества. Однако их сравнительный попарный анализ показал иное количественное распределение (см. рис. 1). Так, повышение содержания наблюдалось лишь у 12,51 % фракций, снижение – у 16,66 % фракций, отсутствие значимой реакции преобладало у большинства соединений – у 70,83 %.

Идентифицированные низкомолекулярные органические соединения были представлены преимущественно классами простых фенолов и их гликозидов (таблица 2), оксибензойных и оксикоричных кислот (таблица 3), а также флавоноидов (таблица 4).

Как показали результаты, в хвое пораженных сеянцев в наибольшей степени содержание возросло у изорамнетина (в 1,93 раза), кемпферола (в 1,63 раза) и бензойной кислоты (в 1,3 раза) по сравнению с контролем. Содержание ряда других фенольных соединений, напротив, заметно снизилось. В частности, галловой кислоты (в 1,87 раза), арбутина (в 1,44 раза), (+)-катехина (в 1,36 раза) и изокверцетина (в 1,26 раза). В содержании остальных идентифицированных соединений статистически значимых различий не выявлено.

Таблица 2  
Сравнительный анализ идентифицированных простых фенолов и их гликозидов в хвое здоровых и пораженных шютте обыкновенным сеянцев

Наименование соединения	Абсорбция (мВ) $M \pm m$		Изменение содержания соединения (в % к контролю)
	Без признаков поражения (контроль)	Поражено около 10 %	
Гидрохинон	32,23 ± 6,63	23,70 ± 6,38	-26,46
Арбутин*	242,33 ± 31,86	168,33 ± 4,41	-30,54*
Салицин	55,84 ± 1,66	58,27 ± 14,55	+4,35
Салидрозид	38,18 ± 4,25	25,66 ± 3,78	-32,79

Примечание. мВ – милливольт; М – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего; статистически значимые различия с применением критерия Манна – Уитни при  $p \leq 0,05$  отмечены символом (\*).

Table 2  
Comparative analysis of identified simple phenols and their glycosides in the needles of healthy and affected seedlings

Name of the compound	Absorption (mV) $M \pm m$		Change in compound content (% of control)
	No signs of disease (control)	About 10 % affected	
Hydroquinone	32.23 ± 6.63	23.70 ± 6.38	-26.46
Arbutin*	242.33 ± 31.86	168.33 ± 4.41	-30.54*
Salicin	55.84 ± 1.66	58.27 ± 14.55	+4.35
Salidroside	38.18 ± 4.25	25.66 ± 3.78	-32.79

Note. mV – millivolt; M – arithmetic mean, m – standard error of the mean; statistically significant differences using the Mann – Whitney test at  $p \leq 0.05$  are marked with a symbol (\*).

Таблица 3  
Сравнительный анализ идентифицированных органических кислот в хвое здоровых и пораженных шютте обыкновенным сеянцев сосны

Наименование соединения	Абсорбция (мВ) $M \pm m$		Изменение содержания соединения (в % к контролю)
	Без признаков поражения (контроль)	Поражено около 10 %	
Аскорбиновая кислота	150,33 ± 46,77	144,66 ± 32,19	-3,77
Галловая кислота*	285,00 ± 44,44	152,00 ± 14,74	-46,67*
Кафтаровая кислота	22,47 ± 8,78	23,37 ± 7,43	+4,00
Кофейная кислота	26,80 ± 1,97	22,23 ± 3,53	-17,05
5-кофеоилхинная кислота	50,71 ± 4,15	52,80 ± 4,33	+4,12
Феруловая кислота	10,14 ± 0,60	11,25 ± 0,96	+10,95
Бензойная кислота*	13,82 ± 1,14	18,65 ± 0,91	+34,95*

Примечание. мВ – милливольт; М – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего; статистически значимые различия по критерию Манна – Уитни при  $p \leq 0,05$  отмечены символом (\*).

Table 3  
Comparative analysis of identified organic acids in the needles of healthy and affected seedlings of Scots pine

Name of the compound	Absorption (mV) $M \pm m$		Change in compound content (% of control)
	No signs of disease (control)	About 10 % affected	
Ascorbic acid	150.33 ± 46.77	144.66 ± 32.19	-3.77
Gallic acid *	285.00 ± 44.44	152.00 ± 14.74	-46.67*
Caftaric acid	22.47 ± 8.78	23.37 ± 7.43	+4.00
Caffeic acid	26.80 ± 1.97	22.23 ± 3.53	-17.05
5-caffeoylquinic acid	50.71 ± 4.15	52.80 ± 4.33	+4.12
Ferulic acid	10.14 ± 0.60	11.25 ± 0.96	+10.95
Benzoic acid *	13.82 ± 1.14	18.65 ± 0.91	+34.95*

Note. mV – millivolt; M – arithmetic mean, m – standard error of the mean; statistically significant differences using the Mann – Whitney test at  $p \leq 0.05$  are marked with a symbol (\*).

Таблица 4  
Сравнительный анализ идентифицированных флавоноидов в хвое здоровых и пораженных шютте обыкновенным сеянцев сосны

Наименование соединения	Абсорбция (мВ) $M \pm m$		Изменение содержания соединения (в % к контролю)
	Без признаков поражения (контроль)	Поражено около 10 %	
(+)-катехин*	32,09 ± 2,64	23,47 ± 0,75	-26,86*
Таксифолин (дигидрокверцетин)	45,61 ± 2,74	45,20 ± 3,41	-0,90
Лютеолин	3,93 ± 0,75	3,71 ± 0,47	-5,60
Апигенин	3,05 ± 0,52	3,36 ± 0,66	+10,16
Акацетин	24,50 ± 4,87	21,31 ± 1,82	-13,02
Рутин	62,07 ± 2,33	63,56 ± 2,65	+2,40
Изокверцетин*	8,25 ± 0,58	6,54 ± 0,28	-20,73*
Гиперозид	109,16 ± 2,51	142,11 ± 15,85	+30,18
Феникулин	103,92 ± 0,62	94,85 ± 5,56	-8,73
Мирицетин	39,92 ± 6,06	34,41 ± 2,43	-13,80
Кверцетин	15,04 ± 1,06	12,86 ± 1,45	-14,49
Изорамнетин*	5,78 ± 0,39	11,14 ± 0,86	+92,73*
Кемпферол*	4,48 ± 0,085	7,31 ± 1,01	+63,17*

Примечание. мВ – милливольт; М – среднее арифметическое значение, m – стандартная ошибка среднего; статистически значимые различия по критерию Манна – Уитни при  $p \leq 0,05$  отмечены символом (\*).

## Comparative analysis of identified flavonoids in the needles of healthy and affected seedlings of Scots pine

Name of the compound	Absorption (mV) <i>M</i> ± <i>m</i>		Change in compound content (% of control)
	No signs of disease (control)	About 10 % affected	
(+)-catechin*	32.09 ± 2.64	23.47 ± 0.75	-26.86*
Taxifolin (dihydroquercetin)	45.61 ± 2.74	45.20 ± 3.41	-0.90
Luteolin	3.93 ± 0.75	3.71 ± 0.47	-5.60
Apigenin	3.05 ± 0.52	3.36 ± 0.66	+10.16
Acacetin	24.50 ± 4.87	21.31 ± 1.82	-13.02
Rutin	62.07 ± 2.33	63.56 ± 2.65	+2.40
Isoquercetin*	8.25 ± 0.58	6.54 ± 0.28	-20.73*
Hyperoside	109.16 ± 2.51	142.11 ± 15.85	+30.18
Fenicolin	103.92 ± 0.62	94.85 ± 5.56	-8.73
Myricetin	39.92 ± 6.06	34.41 ± 2.43	-13.80
Quercetin	15.04 ± 1.06	12.86 ± 1.45	-14.49
Isorhamnetin*	5.78 ± 0.39	11.14 ± 0.86	+92.73*
Kaempferol*	4.48 ± 0.085	7.31 ± 1.01	+63.17*

Note. mV – millivolt; *M* – arithmetic mean, *m* – standard error of the mean; statistically significant differences using the Mann-Whitney test at  $p \leq 0.05$  are marked with a symbol (\*).

## Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Результаты, полученные нами, показали, что в целом содержание фенольных соединений в хвое увеличивается даже при очень слабой степени поражения сосны шютте обыкновенным. Идентификация фенольных соединений позволила выявить из них наиболее чувствительно реагирующие на присутствие патогена. Согласно нашим результатам, это были флавоноиды изорамнетин и кемпферол, а также бензойная кислота.

Флавоноиды изорамнетин и кемпферол, относящиеся к группе флавонолов, обнаружены во многих растениях. К настоящему времени известно, что в растениях наблюдается усиление синтеза флавонолов в условиях действия засух, высоких температур, УФ-излучения и засоления почв. Так, недавние исследования показали повышение концентрации флавонолов в ответ на засуху у сосны приморской (*Pinus pinaster* Ait.) и дуба каменного (*Quercus ilex* L.) [12]. Более того, флавонолы в условиях абиотического стресса, кроме антиоксидантных и защитных функций, способны опосредованно регулировать рост растений. Установлены также противогрибковые свойства флавонолов [13].

Установлено, что изорамнетин (3-метилкверцетин) обладает цитотоксическими, противомикробными, противовирусными, антиоксидантными, противоаллергическими, гепатопротекторными, кардиоваскулярными противораковыми, противовоспалительными, противодиабетическими и нематоцидными свойствами. Показано, что изорамнетин активен против штаммов фузариума остропорового (*Fusarium oxysporum*) и трутовика жестковолосистого (*Trametes hirsuta*), а также аспергилла

дымящего (*Aspergillus fumigatus*) [14]. Выявлено, что изорамнетин проявляет противогрибковую активность, усиливая синтез окислительных веществ и увеличивая проницаемость клеточной мембраны патогена [15].

Кемпферол известен кардиопротекторным, нейропротекторным, противовоспалительным, противодиабетическим, антиоксидантным, противомикробным и противоопухолевым действиями. Кемпферол защищает растения от окислительного стресса и инфекций, повышает устойчивость к болезням, регулирует синтез гормонов роста [16]. Противогрибковая активность кемпферола недостаточно изучена по сравнению с его антибактериальной активностью. Тем не менее известно, что кемпферол подавляет рост некоторых грибов, таких как *Aspergillus fumigatus*, *Aspergillus niger*, *Candida albicans* и *Saccharomyces cerevisiae* [13]. Фунгицидные свойства кемпферола также были подтверждены в отношении серой гнили *Botrytis cinerea* [17].

Бензойная кислота относится к группе оксibenзойных кислот и их производных. Она обнаружена во многих растениях, а также у некоторых микроорганизмов и грибов [18]. Бензойная кислота выступает в качестве предшественника различных первичных и вторичных метаболитов в растениях, регулирует их рост, участвует в эндогенных сигнальных реакциях растений на действие различных биотических и абиотических стрессов [19–20]. Описаны противомикробные и аллелопатические свойства бензойной кислоты, содержащейся в корневых выделениях различных видов растений, таких как ячмень, арахис, клубника, табак, а также салат [18]. Более того, защитное действие против аль-

тернариоза (*Alternaria solani*) у томатов также было отмечено при экзогенном применении бензойной кислоты [20]. Сходные данные были получены при обработке бензойной кислотой древесины маслячной пальмы (*Elaeis guineensis*), которая привела к подавлению роста гриба *Ganoderma boninense* более чем на 80 %. При этом бензойная кислота проявляла мощную противогрибковую активность за счет механизма, связанного с нарушением проницаемости мембран патогенных клеток [19]. Кроме того, бензойная кислота также может служить предшественником салициловой кислоты, которая участвует в индуцированной резистентности и ре-

акции гиперчувствительности у растений [19–20]. Таким образом, активация защитной реакции растений на ранней стадии заражения может снизить внедрение и распространение патогенов.

Результаты показали, что в хвое двухлетних сеянцев сосны при незначительной степени пораженности шютте обыкновенным возрастает содержание у 40,17 % фенольных соединений, в особенности у изорамнетина, кемпферола и бензойной кислоты, по сравнению с контролем. Это свидетельствует о проявлении защитной реакции у сеянцев сосны на слабое поражение шютте обыкновенным на биохимическом уровне.

#### Библиографический список

1. Чураков Б. П., Алексеев И. А., Чураков Д. Б. Лесная фитопатология: учебник для вузов / Под ред. проф. Б. П. Чуракова. Изд. 2-е, стер. Санкт-Петербург: Лань, 2023. 364 с.
2. Воробьева М. В. Болезни древесных растений [Электронный ресурс]. 2022. URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/11505> (дата обращения: 29.10.2024).
3. Стеценко С. К., Андреева Е. М., Терехов Г. Г. К вопросу о фитопатологической безопасности использования лесной подстилки для борьбы с пестицидным загрязнением почвы в лесопитомнике // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53, № 2. С. 124–130. DOI: 10.1134/S0026364819020107.
4. Vázquez-González C., Sampedro L., López-Goldar X., Solla A., Vivas M., Rozas V., Lombardero M. J., Zas R. Inducibility of chemical defences by exogenous application of methyl jasmonate is long-lasting and conserved among populations in mature *Pinus pinaster* trees // Forest Ecology and Management. 2022. Vol. 518. Article number 120280. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120280.
5. Wilson S. K., Pretorius T., Naidoo S. Mechanisms of systemic resistance to pathogen infection in plants and their potential application in forestry // BMC Plant Biol. 2023. Vol. 23 (1). Article number 404. DOI: 10.1186/s12870-023-04391-9.
6. Beniušytė E., Čėsniėnė I., Sirgedaitė-Šėžienė V., Vaitiekūnaitė D. Genotype-dependent jasmonic acid effect on *Pinus sylvestris* L. growth and induced systemic resistance indicators // Plants. 2023. Vol. 12 (2). Article number 255. DOI: 10.3390/plants12020255.
7. Marčiulynas A., Sirgedaitė-Šėžienė V., Žemaitis P., Jansons Ā., Baliuckas V. Resistance of Scots pine half-sib families to *Heterobasidion annosum* in progeny field trials // Silva Fennica. 2020. Vol. 54 (4). Article number 10276. DOI: 10.14214/sf.10276.
8. Khanday A. H., Badroo I. A., Wagay N. A., Rafiq S. Role of phenolic compounds in disease resistance to plants // Plant Phenolics in Biotic Stress Management. 2024. Pp. 455–479. DOI: 10.1007/978-981-99-3334-1\_19.
9. Saini N., Anmol A., Kumar S., Wani A. W., Bakshi M., Dhiman Z. Exploring phenolic compounds as natural stress alleviators in plants- a comprehensive review // Physiological and Molecular Plant Pathology. 2024. Vol. 133. Article number 102383. DOI: 10.1016/j.pmp.2024.102383.
10. Никитина С. М., Шагунова М. П., Тараканов В. В., Кальченко Л. И. Ростовые реакции сосны обыкновенной на токсические метаболиты гриба *Fusarium moniliforme* // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 264–274.
11. Van Dijk L. J. A., Ehrlén J., Tack A. J. M. Direct and insect-mediated effects of pathogens on plant growth and fitness // Journal of Ecology. 2021. Vol. 109 (7). Pp. 2769–2779. DOI: 10.1111/1365-2745.13689.
12. Laoué J., Fernandez C., Ormeño E. Plant flavonoids in Mediterranean species: a focus on flavonols as protective metabolites under climate stress // Plants (Basel). 2022. Vol. 11 (2). Article number 172. DOI: 10.3390/plants11020172.
13. Al Aboody M. S., Mickymaray S. Anti-fungal efficacy and mechanisms of flavonoids // Antibiotics. 2020. Vol. 9 (2). Article number 45. DOI: 10.3390/antibiotics9020045.
14. Gomez-Zorita S., Trepiana J., Milton-Laskibar I., Macarulla M. T., Eseberri I., Arellano-Garcia L., Merino-Valdeolmillos R., Alisdair McGeoch I., Fernandez-Quintela A., Portillo M. P. Isorhamnetin: Current knowledge and potential benefits for disease management // Handbook of Dietary Flavonoids. 2023. DOI: 10.1007/978-3-030-94753-8\_15-1.
15. Silva B. C. F. L., Matias R., Oliveira A. K. M., Corrêa B. O., Pinto L. S., Costa R. F., Heredia-Vieira S. C. Chemical constituents and antifungal potential of *Attalea gregensis* Barb. Rodr. (Arecaceae) palm leaves, a species

native to the Cerrado of Brazil // *Brazilian Journal of Biology*. 2023. Vol. 83 (4). Article number e271577. DOI: 10.1590/1519-6984.271577.

16. Ramzan M., Haider S. T. A., Hussain M. B., Ehsan A., Datta R., Alahmadi T. A., Ansari M. J., Alharbi S. A. Potential of kaempferol and caffeic acid to mitigate salinity stress and improving potato growth // *Scientific Reports*. 2024. Vol. 14 (1). Article number 21657. DOI: 10.1038/s41598-024-72420-0.

17. Zhao H., Wang G., Shen S., Liang W., Zhao Z., Li D. Perillyl alcohol, a natural monoterpene, controls the gray mold on tomato via inducing jasmonic acid and kaempferol production // *Postharvest Biology and Technology*. 2024. Vol. 216 (8). Article number 113062. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2024.113062.

18. Windisch S., Walter A., Moradtalab N., Walker F., Höglinger B., El-Hasan A., Ludewig U., Neumann G., Grosch R. Role of Benzoic Acid and Lettucenin A in the Defense Response of Lettuce against Soil-Borne Pathogens // *Plants (Basel)*. 2021. Vol. 10 (11). Article number 2336. DOI: 10.3390/plants10112336.

19. Fernanda R., Siddiqui Y., Ganapathy D., Ahmad K., Surendran A. Suppression of ganoderma boninense using benzoic acid: impact on cellular ultrastructure and anatomical changes in oil palm wood // *Forests*. 2021. Vol. 12 (9). Article number 1231. DOI: 10.3390/f12091231.

20. Nehela Y., Taha N. A., Elzaawel, A. A., Xuan T. D., A. Amin M., Ahmed M. E., El-Nagar A. Benzoic acid and its hydroxylated derivatives suppress early blight of tomato (*Alternaria solani*) via the induction of salicylic acid biosynthesis and enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense machinery // *Journal of Fungi*. 2021. Vol. 7 (8). Article number 663. DOI: 10.3390/jof7080663.

#### Об авторах:

**Марина Ильдаровна Яковлева**, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования, Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия; ORCID 0000-0001-8709-3825, AuthorID 631210. *E-mail: hmi81@mail.ru*

**Геннадий Григорьевич Терехов**, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования, Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия; ORCID 0000-0002-2312-9224, AuthorID 140685.

*E-mail: terekhov\_g\_g@mail.ru*

#### References

1. Churakov B. P., Alekseev I. A., Churakov D. B. *Forest phytopathology: textbook for universities*. 2<sup>nd</sup> ed., stereotypical. Saint Petersburg: Lan', 2023. 364 p. (In Russ.)

2. Vorob'yeva M. V. Diseases of woody plants [Internet]. 2022 [cited 2024 Oct 29]. Available from: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/11505>. (In Russ.)

3. Stetsenko S. K., Andreeva E. M., Terekhov G. G. On the question of phytopathological safety of the use of forest litter to combat the pesticide soil contamination in nursery. *Mycology and Phytopathology*. 2019; 53 (2): 124–130. DOI: 10.1134/S0026364819020107. (In Russ.)

4. Vázquez-González C., Sampedro L., López-Goldar X., Solla A., Vivas M., Rozas V., Lombardero M. J., Zas R. Inducibility of chemical defences by exogenous application of methyl jasmonate is long-lasting and conserved among populations in mature *Pinus pinaster* trees. *Forest Ecology and Management*. 2022; 518: 120280. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120280.

5. Wilson S. K., Pretorius T., Naidoo S. Mechanisms of systemic resistance to pathogen infection in plants and their potential application in forestry. *BMC Plant Biol*. 2023; 23 (1): 404. DOI: 10.1186/s12870-023-04391-9.

6. Beniušytė E., Čėsniienė I., Sirgedaitė-Šėžienė V., Vaitiekūnaitė D. Genotype-dependent jasmonic acid effect on *Pinus sylvestris* L. growth and induced systemic resistance indicators. *Plants*. 2023; 12 (2): 255. DOI: 10.3390/plants12020255.

7. Marčiulynas A., Sirgedaitė-Šėžienė V., Žemaitis P., Jansons Ā., Baliuckas V. Resistance of Scots pine half-sib families to *Heterobasidion annosum* in progeny field trials. *Silva Fennica*. 2020; 54 (4): 10276. DOI: 10.14214/sf.10276.

8. Khanday A. H., Badroo I. A., Wagay N. A., Rafiq S. Role of phenolic compounds in disease resistance to plants. *Plant Phenolics in Biotic Stress Management*. 2024: 455–479. DOI: 10.1007/978-981-99-3334-1\_19.

9. Saini N., Anmol A., Kumar S., Wani A. W., Bakshi M., Dhiman Z. Exploring phenolic compounds as natural stress alleviators in plants- a comprehensive review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2024; 133: 102383. DOI: 10.1016/j.pmpp.2024.102383.

10. Nikitina S. M., Shatunova M. P., Tarakanov V. V., Kal'chenko L. I. Scots pine growth responses to toxic metabolites of fungus *Fusarium moniliforme*. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. 2012; 200: 264–274. (In Russ.)

11. Van Dijk L. J. A., Ehrlén J., Tack A. J. M. Direct and insect-mediated effects of pathogens on plant growth and fitness. *Journal of Ecology*. 2021; 109 (7): 2769–2779. DOI: 10.1111/1365-2745.13689.
12. Laoué J., Fernandez C., Ormeño E. Plant flavonoids in Mediterranean species: a focus on flavonols as protective metabolites under climate stress. *Plants (Basel)*. 2022; 11 (2): 172. DOI: 10.3390/plants11020172.
13. Al Aboody M. S., Mickymaray S. Anti-fungal efficacy and mechanisms of flavonoids. *Antibiotics*. 2020; 9 (2): 45. DOI: 10.3390/antibiotics9020045.
14. Gomez-Zorita S., Trepiana J., Milton-Laskibar I., Macarulla M. T., Eseberri I., Arellano-Garcia L., Merino-Valdeolmillos R., Alisdair McGeoch I., Fernandez-Quintela A., Portillo M. P. Isorhamnetin: Current knowledge and potential benefits for disease management. *Handbook of Dietary Flavonoids*. 2023. DOI:10.1007/978-3-030-94753-8\_15-1.
15. Silva B. C. F. L., Matias R., Oliveira A. K. M., Corrêa B. O., Pinto L. S., Costa R. F., Heredia-Vieira S. C. Chemical constituents and antifungal potential of *Attalea geraensis* Barb. Rodr. (Arecaceae) palm leaves, a species native to the Cerrado of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 2023; 83 (4): e271577. DOI: 10.1590/1519-6984.271577.
16. Ramzan M., Haider S. T. A., Hussain M. B., Ehsan A., Datta R., Alahmadi T. A., Ansari M. J., Alharbi S. A. Potential of kaempferol and caffeic acid to mitigate salinity stress and improving potato growth. *Scientific Reports*. 2024; 14 (1): 21657. DOI: 10.1038/s41598-024-72420-0.
17. Zhao H., Wang G., Shen S., Liang W., Zhao Z., Li D. Perillyl alcohol, a natural monoterpene, controls the gray mold on tomato via inducing jasmonic acid and kaempferol production. *Postharvest Biology and Technology*. 2024; 216 (8): 113062. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2024.113062.
18. Windisch S., Walter A., Moradtalab N., Walker F., Höglinger B., El-Hasan A., Ludewig U., Neumann G., Grosch R. Role of Benzoic Acid and Lettucenin A in the Defense Response of Lettuce against Soil-Borne Pathogens. *Plants (Basel)*. 2021; 10 (11): 2336. DOI: 10.3390/plants10112336.
19. Fernanda R., Siddiqui Y., Ganapathy D., Ahmad K., Surendran A. Suppression of ganoderma boninense using benzoic acid: impact on cellular ultrastructure and anatomical changes in oil palm wood. *Forests*. 2021; 12 (9): 1231. DOI: 10.3390/f12091231.
20. Nehela Y., Taha N. A., Elzaawel, A. A., Xuan T. D., A. Amin M., Ahmed M. E., El-Nagar A. Benzoic acid and its hydroxylated derivatives suppress early blight of tomato (*Alternaria solani*) via the induction of salicylic acid biosynthesis and enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense machinery. *Journal of Fungi*. 2021; 7 (8): 663. DOI: 10.3390/jof7080663.

#### **Authors' information:**

**Marina I. Yakovleva**, candidate of biological sciences, researcher, laboratory of reforestation, forest protection and forest management, Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia; ORCID 0000-0001-8709-3825, AuthorID 631210. *E-mail: hmi81@mail.ru*

**Gennady G. Terekhov**, doctor of agricultural sciences, leading researcher, laboratory of reforestation, forest protection and forest management, Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia; ORCID 0000-0002-2312-9224, AuthorID 140685. *E-mail: terekhov\_g\_g@mail.ru*