

Действие дефолиации на рост и метаболизм сосны обыкновенной

Н. Е. СУДАЧКОВА, И. Л. МИЛЮТИНА, Л. И. РОМАНОВА, Н. В. АСТРАХАНЦЕВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Статья поступила 03.04.2014

Принята к печати 08.04.2014

АННОТАЦИЯ

Определяли влияние полной весенней дефолиации десятилетних деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в естественных молодняках в Красноярской лесостепи на структуру годичного прироста ксилемы и флоэмы, содержание крахмала и фотосинтетических пигментов в лубе, активность антиоксидантных ферментов в дифференцирующейся ксилеме и флоэме. Показано, что дефолиация вызывала уменьшение длины побегов текущего года, длины и массы хвои, ширины годичного слоя ксилемы и флоэмы, стимулировала формирование поздней древесины, увеличивала суммарное содержание фотосинтетических пигментов в хвое вновь образовавшихся побегов, снижала содержание крахмала в лубе ствола. Достоверное повышение активности пероксидазы в ксилеме дефолиированных деревьев свидетельствует об окислительном стрессе. Негативное влияние дефолиации сильнее проявляется на формировании годичного кольца ксилемы, флоэмогенез поддерживается на более высоком уровне. В целом, резервная функция дерева при дефолиации преобладает над ростовой.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., дефолиация, ксилема, флоэма, фотосинтетические пигменты, крахмал, окислительный стресс.

Утрата ассимиляционного аппарата растениями – явление, широко распространенное в природе, обусловленное повреждением пожарами, засухой, заморозками, фитопатогенами, насекомыми, травоядными животными и в последние десятилетия промышленными поллютантами. Физиологические последствия дефолиации наиболее полно изучены на примере травянистых, особенно культурных растений. Ассимиляционный аппарат многолетних древесных растений, помимо поддержания жизнедеятельности ассимилирующих структур, обеспечивает формирование системы проводящих тканей, составляющих ствол дерева. Ведущую роль в фор-

мировании ствола выполняет процесс ксилогенеза, ежегодно потребляющий значительную долю ассимилятов на построение древесины. Неоднократно показано, что дефолиация деревьев, вызываемая действием различных повреждающих факторов, снижает прирост древесины [Ваганов, Шашкин, 2000; Kosola et al., 2001]. Опыты с искусственной дефолиацией подтверждают этот факт [Ericsson et al., 1980; Романова, Судачкова, 1990]. Для насаждений хвойных в Сибири актуально негативное воздействие массовых вспышек численности насекомых-вредителей, вызывающих дефолиацию деревьев [Рожков и др., 1991; Павлов и др., 2009].

Частичная или полная дефолиация вызывает существенные изменения метаболизма растений, стимулируя защитные механизмы организма [Романова, Судаchkова, 1990; Vanderklein, Reich, 2000]. Последствие дефолиации зависит от ее интенсивности и периода вегетации [Ericsson et al., 1980; Гирс, 1982; Павлов и др., 2009]. Метаболические последствия дефолиации хвойных, сопровождающей массовое размножение насекомых-филофагов и часто приводящей к усыханию древостоев, представляют собой результат сильного стрессового воздействия и пока остаются малоизученными. Выживание деревьев после дефолиации зависит от силы стрессового воздействия и объема резервных веществ, необходимых для восстановления ассимиляционного аппарата. Фотоассимиляты, не использованные на построение клеточных стенок древесины, откладываются в запас в виде крахмала в паренхимных клетках ксилемы и флоэмы, поддерживая жизнеспособность дерева в стрессовых условиях.

Оценить интенсивность негативного воздействия дефолиации можно по активности ферментов, индикаторов окислительного стресса, и по количеству резервных веществ. Цель исследования – оценка структурных и физиологических проявлений стрессового состояния дефолированных деревьев и возможностей использования запасных веществ на ксилогенез.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служил естественный молодняк сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) зеленомошно-разнотравной группы типов леса первого класса возраста, расположенный в Красноярской лесостепи в Сухобузимском районе Красноярского края на дерново-подзолистых почвах. Для опыта отобрали 21 дерево десятилетнего возраста, девять были дефолированы полностью, 12 служили контролем. Дефолиация деревьев сосны проводилась до распускания почек 12 мая, почки центральных и боковых побегов не удалялись. В этот срок определялось содержание крахмала в лубе ствола трех контрольных деревьев. В течение вегетационного пе-

риода спиливали по три дефолированных и контрольных дерева 24 июня, 13 июля и 14 сентября. Для анатомического анализа выпиливались трехсантиметровые отрезки стволов выше корневой шейки. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое и лубе побегов определяли только в июньских образцах. В июне и июле определяли активность ферментов глутатионредуктазы (ГР), супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы в дифференцирующейся ксилеме и флоэме. Содержание крахмала в лубе определяли в образцах всех сроков.

Для биохимических анализов использовали хвою и соскобы дифференцирующихся клеток ксилемы и флоэмы со стволов опытных и контрольных деревьев. Содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в хвое определяли в этанольных экстрактах по оптической плотности при 649, 654 и 663 нм, долю хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали по соответствующим коэффициентам [Шлык, 1971]. В дифференцирующихся тканях ксилемы и флоэмы проводилось определение ГР по методу Polle с соавт. [Polle et al., 1990], СОД – по ингибированию фотохимического обесцвечивания нитросинего тетразолия [Kumar, Knowles, 1993], пероксидазы – по реакции окисления гваякола перекисью водорода [Putter, 1974]. Крахмал в лубе определяли после гидролиза хлорной кислотой [Humphreys, Kelly, 1961]. Анатомические исследования срезов древесины и луба стволов с каждого опытного и контрольного деревьев делали в десяти повторностях на световом микроскопе. Биохимические анализы проводили не менее чем в трех биологических повторностях. Результаты рассчитывали на единицу абсолютно сухого вещества. В таблице и на рисунках представлены средние значения показателей и ошибки средних. Достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение морфологических характеристик дефолированных и контрольных деревьев сосны показало, что длина верхушечного побега дефолированных деревьев, развившегося из оставленной почки, уменьшилась на 35 %, длина хвои – на 57 % и масса

Характеристика дефолированных (опыт) и недефолированных (контроль) деревьев сосны обыкновенной

Параметр	Опыт	Контроль
Возраст, лет	10	10
Высота, см	254 ± 8	242 ± 11
Диаметр корневой шейки, см	5,5 ± 0,2	5,4 ± 0,2
Длина верхушечного побега текущего года, см	15 ± 1	21 ± 1
Длина хвои верхушечного побега текущего года, см	2,3 ± 0,1	4,9 ± 0,1
Масса 100 хвоинок, г	0,87 ± 0,02	3,84 ± 0,05
Ширина годичного слоя ксилемы, мм	0,34 ± 0,03	3,19 ± 0,34
Ширина годичного слоя флоэмы, мм	0,19 ± 0,01	0,51 ± 0,04
Процент поздней древесины в годичном приросте	18,1	7,3
Процент поздней флоэмы в годичном приросте	72,2	74,1

хвоинки – на 80 % по сравнению с недефолированными (см. таблицу).

В ответ на дефолиацию также существенно изменилась величина радиального прироста ксилемы и флоэмы: ширина годичного слоя ксилемы дефолированных деревьев составила 10,8 %, флоэмы – 37,4 % от контроля. Ксилогенез у дефолированных деревьев закончился в июле, тогда как у опытных деревьев в середине июля еще развивался слой ранней ксилемы. Доля поздней древесины в годичном слое дефолированных деревьев

оказалась в 2,5 раза больше, чем в контроле, тогда как доля поздней флоэмы не отличалась от контроля. Дефолиация стимулировала формирование поздней древесины: в середине июля в годичном кольце текущего года дефолированных деревьев отмечен слой поздних трахеид, тогда как в стволах контрольных деревьев присутствовали только ранние (рис. 1). Число клеток ранней и поздней древесины в радиальном ряду годичного кольца дефолированных деревьев достоверно отличалось от контроля и составляло в сред-

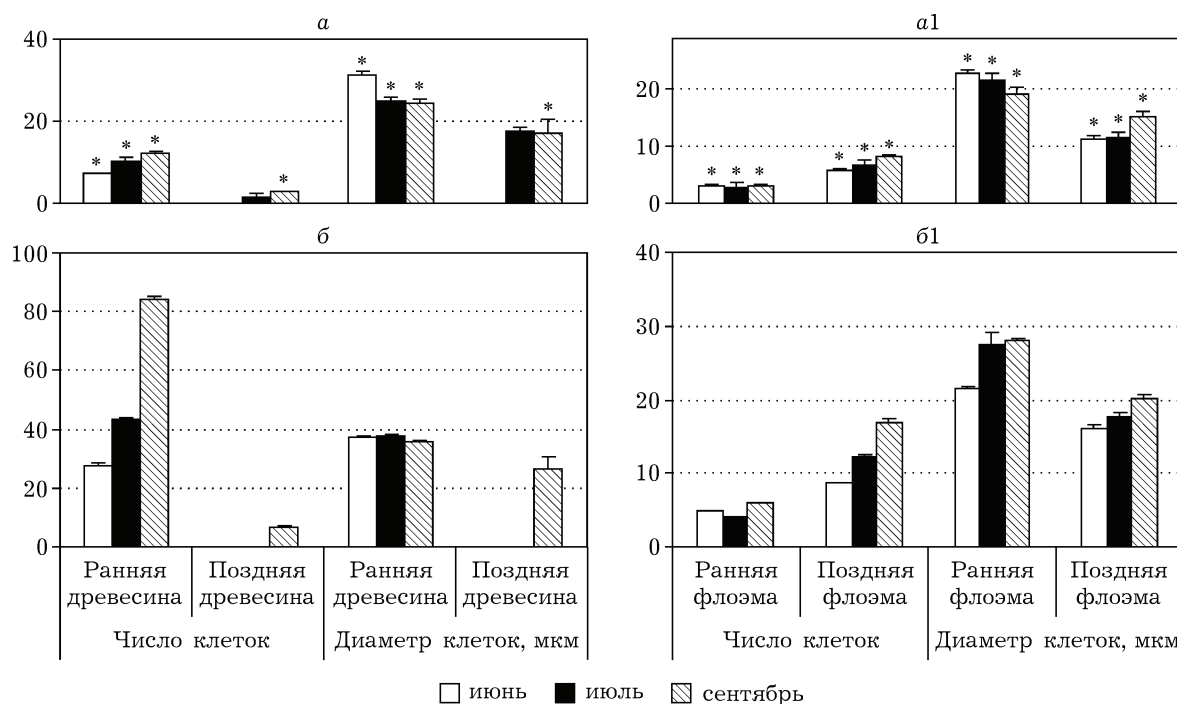


Рис. 1. Влияние дефолиации на количество и радиальные размеры клеток годичного слоя ксилемы (а, б) и флоэмы (а1, б1) а – дефолиация, б – контроль. Достоверные отличия от контроля с уровнем значимости $p < 0,05$ здесь и далее отмечены звездочкой

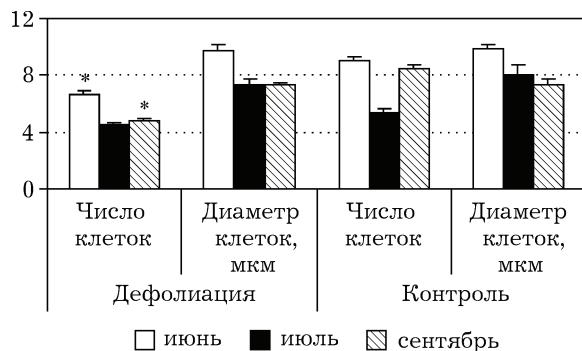


Рис. 2. Влияние дефолиации на количество и размеры клеток камбия

нем 21 % для ранних трахеид опытных деревьев и 41 % от контроля – для поздних, диаметр ранних трахеид составил 73 %, поздних – 65 % от контроля. Влияние дефолиации на размеры трахеид, вероятно, зависит от ее интенсивности: так, например, дефолиация верхней или нижней частей сеянцев *Pinus caribaea* не влияла на длину и диаметр трахеид [Bhatnagar, Talwar, 1977]. Число и диаметр клеток флоэмы слабее реагировали на дефолиацию: число клеток ранней флоэмы дефолиированных деревьев составило 64 % от контроля, поздних – 57 %, диаметры клеток также уменьшились и составили относительно контроля 85 % для ранней флоэмы и 70 % для поздней. Таким образом, стресс, вызванный дефолиацией, в большей мере сказался на ксилеме, что еще раз подтверждает представление о преимущественной поддержке в стрессовых условиях древесными растениями уровня флоэмогенеза в ущерб ксилогенезу [Еремин, 1981; Судачкова и др., 2001].

Число клеток в камбиальной зоне меняется в течение вегетационного периода, достигая максимума на этапе формирования основной части ранней древесины в июне (рис. 2). Однако наблюдается достоверное снижение (за исключением июльского срока) числа камбиальных клеток дефолиированных деревьев в среднем на 30 % по сравнению с контрольными.

Дефолиация достоверно увеличивает суммарное содержание фотосинтетических пигментов в хвое вновь образовавшихся побегов на 29 % (рис. 3), пропорционально увеличивается как содержание хлорофиллов *a* и *b*, так и каротиноидов. Это повышение следует

рассматривать как компенсаторную реакцию на уменьшение ассимилирующей поверхности. Литературные данные относительно влияния дефолиации на содержание фотосинтетических пигментов противоречивы. Так, отмечено снижение содержания хлорофиллов и некоторое повышение содержания каротиноидов в хвое побегов текущего года первого класса возраста сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. после полной дефолиации, произведенной до начала распускания хвои [Roitto et al., 2003]. При 50- и 70%-ном обрезании кроны сеянцев *Eucalyptus globulus* Labill. не обнаружено уменьшения содержания хлорофилла в листьях [Turnbull et al., 2007]. Не исключено, что на содержание пигментов влияет степень и время дефолиации.

Источником фотоассимилятов помимо хвои могут быть ткани луба, содержащие хлорофилл [Langenfeld-Heyser, 1987; Kharouk et al., 1995]. Определение содержания пигментов в лубе однолетних и двулетних побегов исследуемых деревьев показало присутствие в этом комплексе тканей как хлорофиллов, так и каротиноидов (см. рис. 3). Содержание в

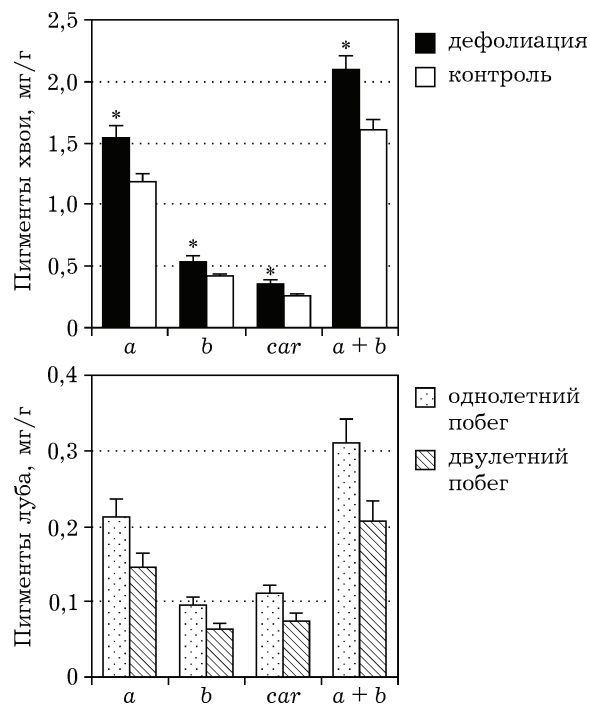


Рис. 3. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое побегов текущего года и в лубе одно- и двулетних побегов сосны обыкновенной. *a* – хлорофилл *a*, *b* – хлорофилл *b*, *car* – каротиноиды

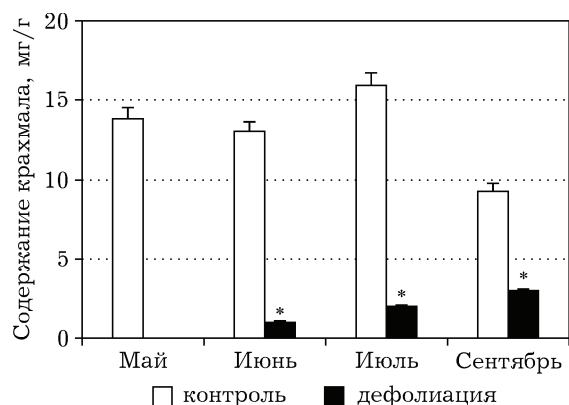


Рис. 4. Влияние дефолиации на содержание крахмала в лубе стволов сосны обыкновенной

лубе одно- и двулетних побегов хлорофилла *a* составляло 17,9 и 12,2 %, хлорофилла *b* – 22,7 и 14,7 %, каротиноидов – 41,5 и 28 % от содержания пигментов в хвое.

Основную функцию по резервированию запасных углеводов у хвойных выполняет луб [Судачкова и др., 2003]. Несмотря на присутствие фотосинтетических пигментов в лубе, содержание крахмала в этом комплексе тканей резко снижается после дефолиации до 8 % от контроля, но в конце вегетации запасы крахмала в лубе достигают 32 % от контроля (рис. 4). Ограничивая прирост по диаметру, деревья направляют часть ассимилятов на создание резервов, увеличивая запасы крахмала во флоэме с июня по сентябрь. Таким образом, в жестких стрессовых усло-

виях, связанных с дефицитом фотоассимилятов, дерево сохраняет функцию накопления резервов. Полученные данные – это еще один довод в пользу гипотезы о преобладании запасующей функции над ростовой при недостатке ассимилятов. В опытах с дефолиацией двулетних саженцев *Quercus velutina* Lam. показано, что для растений при недостатке углерода приоритетными являются не ростовые процессы, а формирование резервов [Wiley et al., 2013].

Дефолиация – сильнейший стрессовый фактор, помимо утраты источника фотоассимилятов она вызывает раневый эффект. Обычно стрессовые состояния растений сопровождаются усилением генерации активных форм кислорода (АФК), вызывающих окислительный стресс. Для оценки интенсивности окислительного стресса в тканях ствола выбраны три антиоксидантных фермента: глутатионредуктаза, пероксидаза и супероксиддисмутаза. Из-за недостатка материала (очень узкий слой дифференцирующейся ксилемы и флоэмы у опытных деревьев) активность всех ферментов в июне определяли только в ксилеме, в июле (через два месяца после дефолиации) – и во флоэме, и в ксилеме, в сентябре материала хватило только для определения активности пероксидазы в ксилеме и флоэме (рис. 5).

Глутатионредуктаза (ГР) считается одним из наиболее важных ферментов антиоксидантной системы, участвующей в формировании

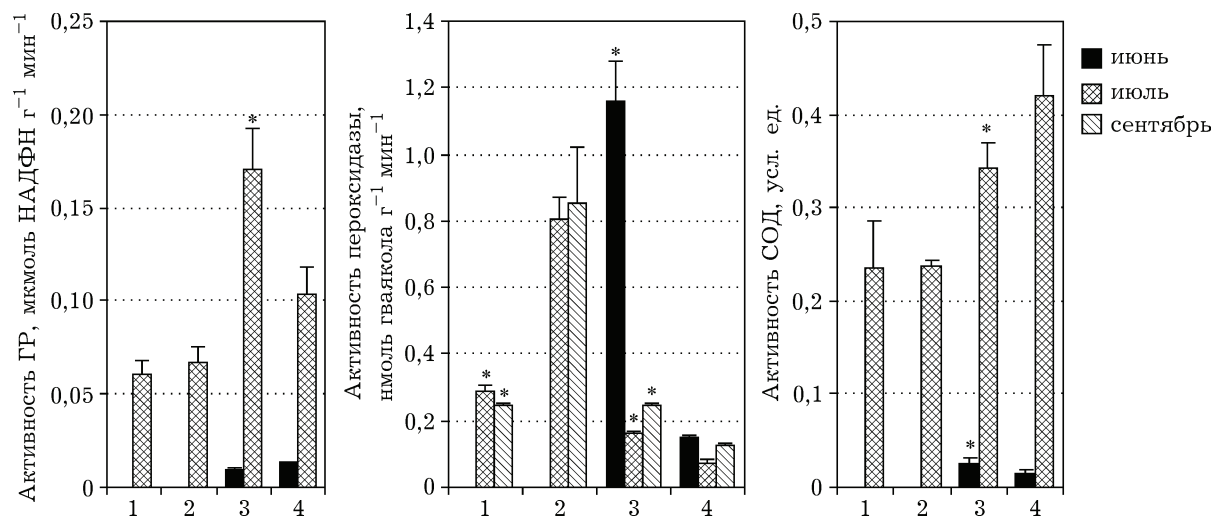


Рис. 5. Активность антиоксидантных ферментов во флоэме (1 – дефолиация, 2 – контроль) и ксилеме текущего года (3 – дефолиация, 4 – контроль) стволов сосны обыкновенной

защитной реакции растений на действие различных стрессов и обычно реагирующей повышением активности на окислительный стресс [Pastori, Trippi, 1992]. В июне зафиксирован очень низкий уровень активности ГР в дифференцирующейся ксилеме как в опыте, так и в контроле, в июле в ксилеме активность фермента увеличилась в несколько раз (см. рис. 5). Достоверно повышенная активность ГР обнаруживается только в ксилеме дефолированных деревьев, активность фермента во флоэме этих деревьев не отличается от контроля.

Супероксиддисмутаза (СОД) нейтрализует избыточное количество супероксидных анион-радикалов, образующихся вследствие изменения метаболизма клеток в стрессовых условиях, катализируя их превращение в молекулярный кислород и пероксид водорода. В нашем опыте активность СОД в июне в ксилеме очень низка, тогда как в июле ее значения на порядок выше. Значительные колебания активности фермента в течение вегетации в хвое *Picea abies* L., Karst. отмечали и ранее [Esterbauer, Grill, 1978; Polle et al., 1990]. Активность СОД в ксилеме при общем низком уровне в июне достоверно выше в дефолированных деревьях, в июле обнаруживается противоположная картина. Различий активности фермента во флоэме опытных и контрольных деревьев не обнаружено.

Пероксидаза – многофункциональный фермент, и его главная функция в стрессовых условиях – деструкция пероксида водорода, образующегося с участием СОД, что обеспечивает повышение устойчивости клеток к стрессовым факторам [Blokchina et al., 2003]. В зоне дифференцирующейся ксилемы пероксидаза наряду с защитной антиоксидантной функцией участвует в образовании лигнина, обеспечивая прочность клеточной стенки трахеид. Повышение активности пероксидазы в тканях хвойных отмечено под влиянием различных стрессовых воздействий [Roitto et al., 2003; Милютин и др., 2013]. В нашем опыте повышенный уровень активности пероксидазы наблюдался в ксилеме дефолированных деревьев в течение всего вегетационного периода (см. рис. 5). Противоположную картину наблюдали во флоэме:

активность фермента всегда достоверно ниже контроля. Снижение активности пероксидазы во флоэме, вероятно, обусловлено высокой интенсивностью стрессового воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дефолиация сосны до начала роста почек вызвала существенные морфометрические и биохимические изменения. Уменьшилась длина побегов текущего года, длина и масса хвои, ширина годичного слоя ксилемы и флоэмы дефолированных деревьев, раньше закончился ксилогенез. Дефолиация стимулировала увеличение доли поздней древесины. Уменьшение ширины годичного слоя ксилемы (в 9 раз по сравнению с контролем) и флоэмы (в 2,8 раза) произошло вследствие уменьшения числа и радиальных размеров клеток в ранних и поздних слоях этих тканей. Таким образом, стресс, вызванный дефолиацией, в большей мере сказался на ксилеме, что еще раз подтверждает представление о преимущественной поддержке в стрессовых условиях древесными растениями уровня флоэмогенеза в ущерб ксилогенезу.

Дефолиация достоверно увеличивает суммарное содержание фотосинтетических пигментов в хвое вновь образовавшихся побегов. Это повышение следует рассматривать как компенсаторную реакцию на уменьшение ассимилирующей поверхности.

Источником фотоассимилятов для построения проводящей системы стволов древесных растений является хвоя и частично луб побегов и частей ствола со светопроницаемым слоем корки. В условиях полной дефолиации фотосинтетическая функция луба, где содержание хлорофиллов достигает 12–14 % от содержания зеленых пигментов в хвое, способствует не только формированию вторичной ксилемы и флоэмы, но и созданию углеводных резервов. В жестких стрессовых условиях дерева, ограничивая прирост по диаметру, направляют часть ассимилятов на создание резервов, что демонстрирует преобладание запасующей функции над ростовой при недостатке ассимилятов.

Из трех антиоксидантных ферментов (ГР, СОД и пероксидаза), обычно реагирующих на стрессовые условия повышением активности, только пероксидаза показала стойкое повышение активности в ксилеме дефолированных деревьев в течение всего вегетационного периода, соответствующее представлению об усилении антиоксидантной функции фермента в условиях окислительного стресса. Очевидно, что повышение активности пероксидазы в дифференцирующейся ксилеме может быть маркером окислительного стресса. Реакция ГР и СОД на дефолиацию в дифференцирующейся ксилеме неоднозначна, а во флоэме отсутствует. В противоположность ксилеме во флоэме зафиксировано достоверное снижение активности пероксидазы. Этот феномен требует дальнейшего исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 232 с.
- Гирс Г. И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 256 с.
- Еремин В. М. Анатомия коры видов *Larix* (Pinaceae) Советского Союза // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 11. С. 1595–1605.
- Милютин И. Л., Судачкова Н. Е., Романова Л. И. Реакция антиоксидантной системы светолюбивого и теневыносливого видов сосны на фитотенотический стресс // Сиб. экол. журн. 2013. № 2. Р. 187–194. [Milyutina I. L., Sudachkova N. E., Romanova L. I. Response of the antioxidant system of light-demanding and shade-bearing pine species to phytocenotic stress // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 2. P. 149–155.]
- Павлов И. Н., Агеев А. А., Барабанова О. А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесообразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI, № 2. С. 161–172.
- Рожков А. С., Хлиманкова Е. С., Степанчук Е. С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 88 с.
- Романова Л. И., Судачкова Н. Е. Влияние дефолиации на уровень углеводов и структуру годичного кольца сосны обыкновенной // Лесоведение. 1990. № 2. С. 54–61.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Семенова Г. П. Особенности депонирования и использования резервных веществ северными популяциями сибирских видов хвойных // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 6. С. 721–726.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Семенова Г. П. Оценка запасающих функций вторичной флоэмы и древесины ствола *Larix gmelinii* (Pinaceae) в условиях низкотемпературного и гипоксического стрессов в ризосфере // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 1. С. 89–97.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154–170.
- Bhatnagar H. P., Talwar K. K. Effect of defoliation on growth and tracheid characters of *Pinus caribaea* seedlings // Indian Forester. 1977. Vol. 103, N 11. P. 710–730.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91, N 2, P. 179–194.
- Ericsson A., Larsson S., Tenow O. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine // J. Appl. Ecol. 1980. Vol. 17, N 3. P. 747–769.
- Esterbauer H., Grill D. Seasonal variation of glutathione and glutathione reductase in needles of *Picea abies* // Plant Physiol. 1978. Vol. 61, N 1. P. 119–121.
- Humphreys F. R., Kelly J. A method for determination of starch in wood // Anal. Chem. Acta. 1961. Vol. 24, N 1. P. 66–70.
- Kharouk V. I., Middleton E. M., Spenser S. L., Rock B. N., Williams D. L. Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimates in the boreal ecosystem // J. Water, Air and Soil Pollution. 1995. Vol. 82, N. 1-2. P. 483–497.
- Kosola K. R., Dickmann D. I., Paul E. A., Parry D. Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars // Oecologia. 2001. Vol. 129, N 1. P. 65–74.
- Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free-radical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers // Plant Physiol. 1993. Vol. 102, N 1. P. 115–174.
- Langenfeld-Heyser R. Distribution of leaf assimilates in the stem of *Picea abies* L. // Trees. 1987. Vol. 1, N 2. P. 102–109.
- Pastori G. M., Trippi V. S. Oxidative stress induces high rate of glutathione reductase synthesis in a drought-resistant maize strain // Plant Cell Physiol. 1992. Vol. 33, N 7. P. 957–961.
- Polle A., Chakrabarti K., Schürmann W., Renneberg H. Composition and properties of hydrogen peroxide decomposing systems in extracellular and total extracts from needles of Norway spruce (*Picea abies* L., Karst.) // Plant Physiol. 1990. Vol. 94, N 1. P. 312–319.
- Putter J. Peroxidases // Methods of enzymatic analysis. Weinheim; New York; San Francisco; London: Verlag Chemie, 1974. Vol. 2. P. 685–690.
- Roitto M., Markkola A., Julkunen-Tiitto R., Sarjala T., Rautio P., Kuikka K., Tuomi J. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles // J. of Chem. Ecol. 2003. Vol. 29, N 8, P. 1905–1918.
- Turnbull T. L., Adams M. A., Warren C. R. Increased photosynthesis following partial defoliation of field-grown *Eucalyptus globulus* seedlings is not caused by increased leaf nitrogen // Tree Physiol. 2007. Vol. 27, N 10. P. 1481–1492.

Vanderklein D. W., Reich P. R. European larch and eastern white pine respond similarly during three years of partial defoliation // Ibid. 2000. Vol. 20, N. 4. P. 283–287.

Wiley E., Huepenbecker S., Casper B. B., Helliker B. R. The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage? // Ibid. 2013. Vol. 33, N 9. P. 1216–1228.

Effect of Defoliation on the Growth and Metabolism of Scots Pine

N. E. SUDACHKOVA, I. L. MILYUTINA, L. I. ROMANOVA, N. V. ASTRAKHANTSEVA

*Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: biochem@ksc.krasn.ru*

The effect of spring defoliation on different aspects of growth and metabolism of 10-year Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.) in natural stands of the Krasnoyarsk forest-steppe region were studied. These aspects included the structure of annual xylem and phloem increments, the content of starch and photosynthetic pigments in phloem, and the activity of antioxidative enzymes in xylem and phloem. It was shown that defoliation caused reduction of shoot elongation, as well as decrease of length and mass of needles, and width of annual rings in xylem and phloem. It also stimulated late wood formation, increase in total contents of photosynthetic pigments in the needles of newly formed shoots, and reduction of starch contents in stems' phloem. Significant increase of peroxidase activity in the xylem of defoliated trees can be a sign of oxidative stress. Defoliation had an evident negative effect on the formation of the annual rings of xylem, but didn't have that strong impact on phloem genesis. In general, during defoliation the reserve function of the trees prevailed over the growth function.

Key words: *Pinus sylvestris* L., defoliation, xylem, phloem, photosynthetic pigments, starch, oxidative stress.