

Стрессовые реакции деревьев сосны обыкновенной на повреждение низовым пожаром

Н. Е. СУДАЧКОВА, Л. И. РОМАНОВА, Н. В. АСТРАХАНЦЕВА, М. В. НОВОСЕЛОВА, И. В. КОСОВ

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

Статья поступила 28.12.15

Принята к печати 11.01.16

АННОТАЦИЯ

В начале вегетации в насаждении сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), I класса возраста в Красноярской лесостепи проводили контролируемое выжигание, имитирующее низовой пожар средней силы. Изучали структуру годичного кольца древесины, трофическую обеспеченность, состояние антиоксидантной системы камбиальной зоны, содержание фотосинтетических пигментов в хвое доминирующих и угнетенных деревьев на опытном и контрольном участках через 3 ч, 5 дней и 2,5 мес. после пожара. Пожар уменьшал ширину годичного кольца древесины вследствие уменьшения числа и размеров ранних и поздних трахеид. Первичная реакция на пирогенный тепловой шок – резкое снижение содержания хлорофиллов в хвое, проявление окислительного стресса в камбиальной зоне ствола, повышение содержания пероксида водорода и активности большинства ферментов антиоксидантной системы, снижение содержания неструктурных углеводов. Восстановлению работы камбия после пожара способствует усиление активности амилазы, инвертазы и пероксидазы.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, низовой пожар, камбий, фотосинтетические пигменты, углеводы, антиоксидантные ферменты.

Основные лесообразующие виды хвойных Сибири в естественных условиях произрастания подвергаются различным стрессовым воздействиям [Судачкова и др., 2012]. Одним из основных стрессовых факторов, влияющих на лесные экосистемы Сибири и существенно корректирующих продуктивность древостоев следует признать лесные пожары. Лесные пожары вызывают многочисленные как негативные, так и позитивные экологические последствия, влияющие на функционирование лесных экосистем в зависимости от климатических и орографических условий. По-

жары участвуют в формировании и определяют продолжительность существования сосновых насаждений в различных регионах Сибири. Если принять во внимание, что до 90 % от общего количества лесных пожаров составляют низовые пожары, то актуальность исследования последствий влияния этого фактора на древесные растения становится очевидной. Послепожарное состояние древостоев зависит от интенсивности огневого воздействия и устойчивости растений к действию высоких температур. Наиболее чувствительно к стрессовым условиям реагирует прирост по

диаметру вследствие снижения интенсивности процесса ксилогенеза – образования древесины, обусловленного деятельностью камбия [Мелехов, 1948]. Тепловое повреждение камбия связано с действием ряда факторов, среди которых наиболее важны толщина коры, температура и продолжительность прогрева камбиальной зоны [Hood et al., 2008]. Устойчивость древостоев к пирогенным повреждениям в основном оценивается по визуальным признакам, тогда как пожары вызывают существенные физиологические изменения древесных растений [Rieske, 2002; Масыгина и др., 2007]. Эти изменения могут быть индикаторами стрессового состояния. В России в 1980-е гг. проведены успешные исследования физиологических аспектов пирогенных повреждений древесных растений [Исаев, Гирс, 1975], но в последние десятилетия этому направлению уделяется мало внимания, и исследования стрессовых изменений метаболизма дерева, определяющих его статус в послепожарный период, недостаточны. Проведение подобных исследований в условиях стихийных пожаров затруднено из-за того, что практически невозможно оценить первичную реакцию организмов на тепловой шок. Контролируемое выжигание позволяет, наряду с характеристиками температурного воздействия, проследить стрессовую реакцию дерева в динамике. Ослабление активности камбия при неблагоприятных внешних условиях связано с интенсификацией окислительного стресса [Судачкова и др., 2015]. Окислительный стресс проявляется в усилении свободнорадикальных процессов и активации перекисного окисления липидов [Мерзляк, 1989; Blokhina et al., 2003], чему противостоит система антиоксидантной защиты. В условиях теплового шока, вызванного огнем воздействием, также должны активироваться свободнорадикальные процессы. Сопоставление интенсивности окислительного стресса и активности антиоксидантной системы позволит оценить степень устойчивости деревьев к тепловому повреждению. Поэтому важным представляется исследовать первичную стрессовую реакцию деревьев сосны обыкновенной на тепловой шок в насаждении после контролируемого выжигания, имитирующего низовой пожар.

Исследования проводили в насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в сосняке зеленомошно-разнотравной группы типов леса I класса возраста в Красноярской лесостепи в Емельяновском р-не Красноярского края на дерново-подзолистой почве. Закладывались пробные площади размерами 0,4 га на опытном и контрольном участках. В начале вегетационного периода (18 июня) на опытном участке проводилось контролируемое выжигание, имитирующее низовой пожар средней силы с фиксацией высоты пламени, скорости продвижения кромки пожара и интенсивности теплового воздействия в прикамбиальной зоне деревьев доминирующей и подчиненной частях древостоя. Образцы хвои из верхней и нижней частей кроны и соскоб прикамбиальной зоны, включающий клетки камбия и нелигнифицированные клетки ксилемы, со стволов пяти доминирующих и семи угнетенных деревьев с опытного и контрольного участков использовали для биохимических анализов. В отличие от предыдущих исследований [Судачкова и др., 2015], когда образцы тканей отбирались через 3 дня после пожара, в этот раз отбор образцов производился непосредственно в день пожара, через 5 дней после пожара и в конце вегетационного периода (через 2,5 мес. или 82 дня после пожара), что позволило проследить динамику изменений интенсивности окислительного стресса. Кроме того, внесены изменения в отбор образцов ксилемы прикамбиальной зоны с поврежденных пожаром деревьев: соскобы тканей производились отдельно с участков ствола, где отмечалось побурение тканей (Г1 для господствующих и У1 для угнетенных) и где изменений цвета не наблюдалось (Г2 для господствующих и У2 для угнетенных), что позволило дифференцировать интенсивность повреждения. Интенсивность теплового воздействия в камбиальной зоне ствола фиксировалась термометрами, установленными в камбиальную зону ствола. Анатомический анализ ядер древесины стволов с опытных и контрольных участков проводился на световом микроскопе.

В хвое определяли содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в этанольных экст-

рактах по оптической плотности при 649, 654 и 663 нм, долю хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали по соответствующим коэффициентам [Шлык, 1971]. В прикамбиальной зоне проводилось определение содержания пероксида водорода с йодидом калия [Velikova et al., 2000], малонового диальдегида (МДА) с тиобарбитуровой кислотой [Dipierro, Leonardis, 1997], долю сахаров определяли по обесцвечиванию жидкости Фелинга [Вознесенский и др., 1962], крахмала – после гидролиза хлорной кислотой [Humphreys, Kelly, 1961]. Активности ферментов, обеспечивающих антиоксидантную защиту, определяли спектрофотометрическими методами: супероксиддисмутазы (СОД) – по ингибированию фотохимического обесцвечивания нитросинего тетразола в соответствии с методикой G. N. Kumar и N. R. Knowles [1993], пероксидазы – по реакции окисления гваякола перекисью водорода [Putter, 1974], каталазы – по изменению концентрации H_2O_2 , фиксируемой по оптической плотности при 240 нм [Aebi, 1974], глутатионредуктазы (ГР) – по методу A. Polle et al. [1990]. Определена также активность ферментов углеводного и фенольного обмена: амилазы, инвертазы [Bergmeyer, 1974] и фенилаланин-аммиак-лиазы (ФАЛ) [Запрометов, Шипилова, 1972], участвующих в обеспечении процесса ксилогенеза. Все анализы проводили не менее чем в трех биологических повторностях. Результаты рассчитывали на единицу абсолютно сухого вещества. В таблицах и рисунках представлены средние значения и ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Низовые пожары, в первую очередь, представляют опасность для деревьев с тон-

кой корой. К этой категории относятся угнетенные экземпляры, испытывающие конкуренцию со стороны господствующих деревьев. Как показали наблюдения, побуревшие после пожара участки камбиальной зоны приурочены к трещинам в корковом слое, где отмечается минимальная толщина коры. Максимальная и минимальная толщина коры угнетенных деревьев составляла 65 и 77 % от господствующих (табл. 1). Подчиненное положение угнетенных деревьев в древостое привело к снижению интенсивности ксилогенеза. Так, средний диаметр угнетенных деревьев составил 63 % от диаметра господствующих, прирост по диаметру за последние 10 лет – 64 %. Различия в толщине коры обусловили различия температуры в прикамбиальной зоне деревьев. Температура прикамбиальной зоны поднялась во время прохождения низового пожара с исходных 16 до 66 °С у угнетенных деревьев и с 16 до 42 °С у господствующих.

В конце вегетации стало очевидным, что на участке, пройденном низовым пожаром, в образовавшемся годичном кольце древесины как господствующих, так и угнетенных деревьев существенно снизилось число ранних и поздних трахеид в радиальном ряду годичного слоя (рис. 1).

Уменьшение количества трахеид сопровождалось у угнетенных деревьев достоверным уменьшением размеров клеток и толщины клеточной стенки поздней древесины (рис. 2). Исследователи неоднократно отмечали существенные изменения структуры годичного кольца древесины хвойных в насаждениях, пройденных пожарами [Мелехов, 1948; Ваганов, Пашкин, 2000]. Вследствие пожара отмечено уменьшение ширины кольца поздней древесины в стволах пожаро-

Т а б л и ц а 1

Характеристика деревьев, взятых для анализа

Положение в древостое	Вариант	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Ширина 10 последних годичных колец древесины, см	Толщина коры max, см	Толщина коры min, см
Господствующие	Контроль	13,9 ± 0,4	6,4 ± 0,2	8,3 ± 0,3	3,2 ± 0,2	1,0 ± 0,1	0,29 ± 0,02
	Опыт	14,4 ± 0,3	6,6 ± 0,1	8,8 ± 0,2	3,4 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,31 ± 0,02
Угнетенные	Контроль	12,2 ± 0,3	5,2 ± 0,1	5,1 ± 0,3	2,0 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,22 ± 0,01
	Опыт	13,0 ± 0,2	5,2 ± 0,1	5,1 ± 0,2	2,2 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,24 ± 0,02

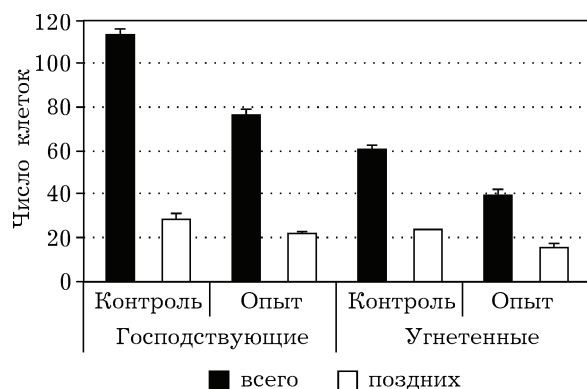


Рис. 1. Число трахеид в радиальном ряду годичного кольца древесины доминирующих и угнетенных деревьев сосны на контрольном и опытном участках

устойчивой сосны болотной [Varner et al., 2009]. В контролируемых условиях подъем температуры выше 60 °С в 10-сантиметровой полосе части окружности (37–74 %) стволов сосны алеппской не вызвал достоверного уменьшения диаметра стволов (т. е. уменьшения ширины годичного кольца древесины), тогда как круговая обработка такой температурой приводила к гибели деревьев [Ducrey et al., 1996].

Низовой пожар вызвал существенные изменения в содержании фотосинтетических пигментов как в угнетенной, так и в господствующей частях древостоя, особенно пострадал ассимиляционный аппарат в нижней части кроны (рис. 3). В хвое верхней части кроны угнетенных деревьев через 3 ч после пожара содержание хлорофилла *a* составило 70 % от контроля, хлорофилла *b* – 79 %, в хвое господствующих деревьев содержание зеленых пигментов составило 44 и 53 % соответственно. Содержание каротиноидов оказалось более устойчивым к тепловому повреждению и снизилось только на 10 %. Через 5 дней после пожара исходное состояние пигментной системы восстановилось, и содержание пигментов даже превысило контрольные значения на 6–17 %. В хвое нижней части кроны угнетенных и господствующих деревьев сразу после пожара увеличилась доля каротиноидов в пигментном комплексе, что можно интерпретировать как защитную антиоксидантную реакцию. Осенью отмечено существенное снижение содержания всех пигментов по сравнению с конт-

рольными значениями. Вместе с тем тенденция к снижению содержания хлорофилла после контролируемого низового пожара в хвое сосны Джеффри, сосны Ламберта и пихты одноцветной оказалась статистически незначительной [Minocha et al., 2013].

Проявления окислительного стресса в обгоревших стволах деревьев выражаются в накоплении пероксида водорода (рис. 4). Сразу после пожара содержание H_2O_2 в участках прикамбиальной зоны угнетенных сосен с явными признаками повреждения (У1) оказалось почти в 4 раза выше, чем в тканях здоровых контрольных деревьев. В участках прикамбиальной зоны обгоревших угнетенных деревьев, визуально не отличимых от здо-

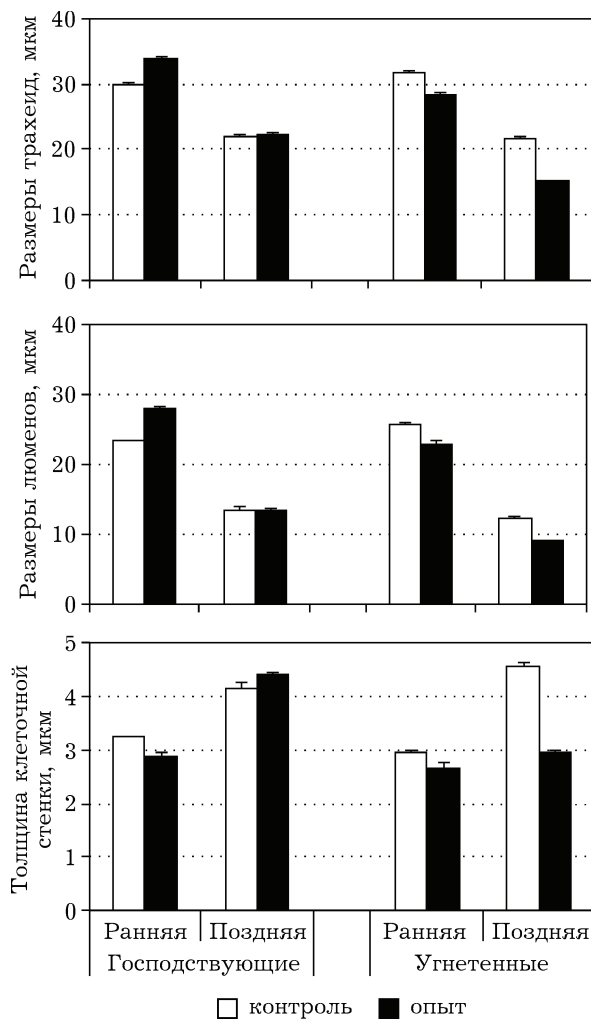


Рис. 2. Радиальные размеры клеток, люменов и толщина клеточных стенок трахеид доминирующих и угнетенных деревьев сосны на контрольном и опытном участках, мкм

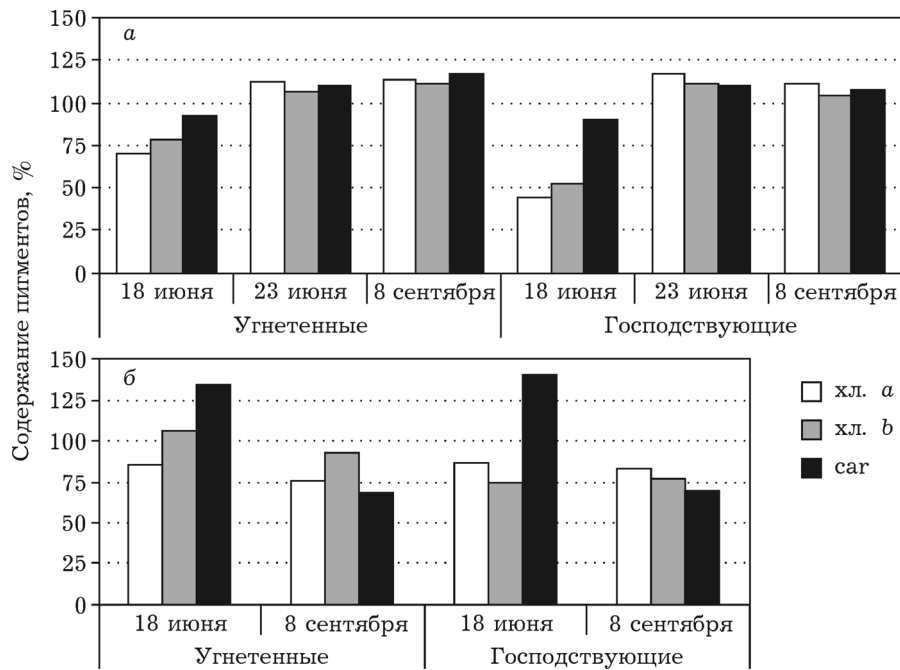


Рис. 3. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в хвое верхней (а) и нижней (б) частей кроны угнетенных и господствующих деревьев сосны обыкновенной через 3 ч, через 5 дней и через 2,5 мес. после низового пожара средней силы, % к контролю

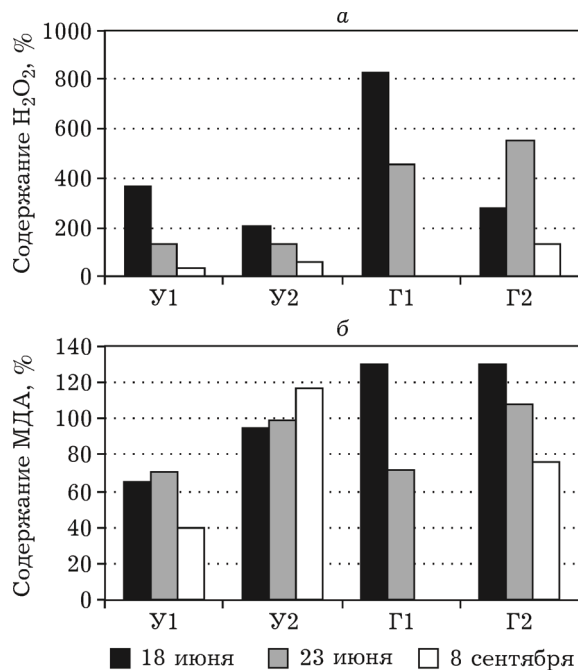


Рис. 4. Содержание пероксида водорода (а) и малонового диальдегида (б) в побуревших (1) и неизмененных (2) участках прикамбиальной зоны ксилемы угнетенных (У1) и (У2) и господствующих деревьев (Г1) и (Г2) сосны обыкновенной через 3 ч, через 5 дней и через 2,5 мес. после низового пожара средней силы, % к контролю

ровых (У2), содержание пероксида водорода также увеличилось в 2 раза. В прикамбиальной зоне поврежденных господствующих деревьев в побуревших участках (Г1) содержание этого оксиданта возросло в 8 раз, на участках без признаков побурения (Г2) в 2,5 раза. Через 5 дней после пожара уровень H_2O_2 снизился во всех участках тканей угнетенных деревьев и в побуревших – господствующих деревьев. В тканях последних без признаков повреждения продолжалось накопление перекиси. Осенью содержание перекиси в тканях угнетенных деревьев составило 40–60 % от контрольных значений. В этот период побуревшие участки тканей на стволах господствующих деревьев покрылись слоями новых клеток, и соскобы не производились.

К числу наиболее чувствительных к окислительному стрессу компонентов клетки относятся клеточные мембраны, в липидах которых под влиянием АФК происходит окисление ненасыщенных жирных кислот, приводящее к нарушению структуры мембран [Чудинова и др., 1994]. Интенсивность перекисного окисления липидов оценивали по накоплению малонового диальдегида (МДА), образующегося в этом процессе. Достоверное

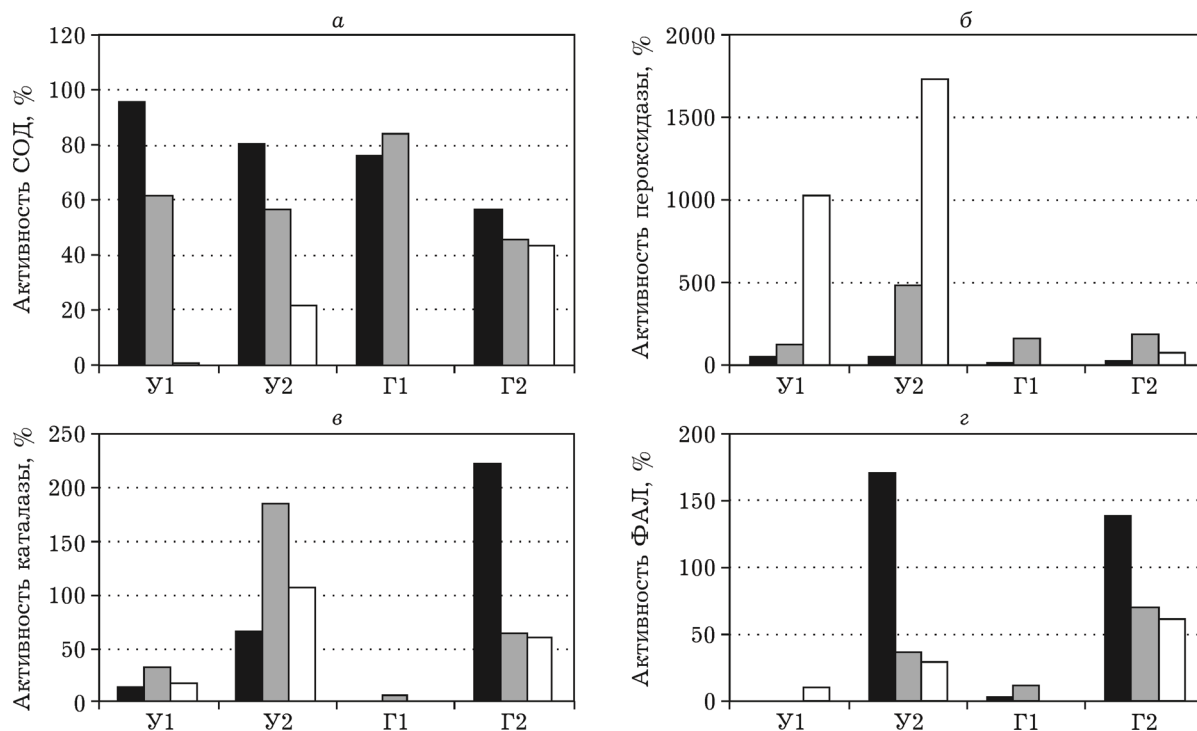


Рис. 5. Активность супероксидмутазы (а), пероксидазы (б), каталазы (в), ФАЛ (г) в побуревших (1) и неизмененных (2) участках прикамбиальной зоны киселемы угнетенных (У1) и (У2) и господствующих деревьев (Г1) и (Г2) сосны обыкновенной через 3 ч, через 5 дней и 2,5 мес. после низового пожара средней силы, % к контролю

повышение содержания МДА отмечено только у доминирующих деревьев сразу после пожара. При сильном повреждении угнетенных деревьев содержание альдегида снижалось до 65 % (У1), в неизмененных участках (У2) отличия от контроля незначительны. Через 5 дней уровень МДА в тканях угнетенных деревьев мало изменился, в тканях господствующих существенно понизился. Осенью продолжилось снижение МДА в поврежденных тканях угнетенных деревьев и неизмененных тканях господствующих. Эти данные не позволяют сделать определенного вывода о диагностическом значении этого признака.

Образование избыточного количества активных форм кислорода, генерирующих окислительный стресс, обычно нивелируется усилением антиоксидантной защиты, на переднем плане которой выступает СОД, поскольку основная функция этого фермента – перевод агрессивной формы супероксидного анион-радикала (O_2^-), образующегося в различных физиологических процессах, в более стабильное соединение H_2O_2 [Potikha et al.,

1999]. Активность СОД в нашем опыте в день пожара, через пять дней и осенью понижена и не достигает контрольных значений (рис. 5), что должно было бы снизить уровень H_2O_2 . Однако уровень перекиси сильно превышает контрольные значения (см. рис. 4). По данным болгарских исследователей температурный оптимум СОД из хвои сосны обыкновенной составляет 30 °С, при 70 °С в хвое сосны резко снижается активность, при 90 °С СОД полностью инактивируется [Bakardjieva et al., 2000]. Во время пожара средняя температура камбиальной зоны составляла 52 °С, варьируя от 29 до 75 °С, что находится за пределами оптимума для данного фермента.

Пероксид водорода в избыточных количествах также вызывает окислительный стресс, и его негативному воздействию противостоят пероксидаза и каталаза. Активность пероксидазы оказалась резко сниженной сразу после пожара как в побуревших, так и в неизмененных участках ствола угнетенных и господствующих деревьев, что, по-видимому, вызвано тепловой денатурацией пероксидазы при значениях температуры, превы-

Активность глутатионредуктазы в прикамбиальной зоне ксилемы угнетенных и господствующих деревьев сосны обыкновенной после низового пожара средней силы, % к контролю

Положение в древостое	Степень повреждения ткани	18 июня	23 июня	8 сентября
Угнетенные	Побуревшая У1	1595	57	1
	Неизменная У2	2124	44	14
Господствующие	Побуревшая Г1	400	3198	–
	Неизменная Г2	298	29248	84

шающих температурный оптимум активности фермента. Температурный оптимум пероксидазы из хвои ели обыкновенной соответствует 50 °С, при 70 °С сохраняется около 45 % активности, а при 80 °С активность отсутствует [Polle et al., 1990]. Пероксидаза из хвои засухоустойчивой сербской ели при температуре 85 °С снижает активность в 8 раз за 5 мин и поддерживает этот уровень до конца опыта (40 мин), при 70 °С снижение до того же уровня происходит за 30 мин [Laketa et al., 2009]. В неизменных участках ствола угнетенных деревьев наблюдалось усиление активности пероксидазы уже на пятый день, к осени оно достигало 10–17-кратных значений.

Активность каталазы в побуревших тканях угнетенных и господствующих деревьев также резко снижена и не восстанавливается к осени, в неповрежденных тканях наблюдается усиление активности в первые дни после пожара со снижением к осени. Повышение содержания перекиси при низком уровне активности СОД, вероятно, объясняется падением активности пероксидазы и каталазы и наличием в клетках растений других источников образования этого оксиданта, помимо реакции дисмутации, катализируемой СОД [Gill, Tuteja, 2010].

Важную роль в связывании свободных радикалов и ослаблении окислительного стресса выполняет восстановленная форма глутатиона, образование которой из окисленной формы катализирует фермент глутатионредуктаза. ГР обычно реагирует повышением активности на окислительный стресс [Pastori, Trippi, 1992; Wingsle, 1992], что и подтвердилось в нашем опыте: в день пожара активность фермента в прикамбиальной зоне всех деревьев увеличилась в 3–15 раз (табл. 2). Через пять дней активность ГР в ткани угне-

тенных деревьев снизилась более чем в 2 раза по сравнению с контролем, тогда как в тканях господствующих деревьев возросла в 30–300 раз по сравнению с контрольными значениями. Такая динамика предполагает высокую термостабильность фермента. Вместе с тем исследование активности глутатионредуктазы в годичной динамике в тканях хвойных однозначно показало, что максимум активности наблюдается зимой, а в летние месяцы снижается до минимума [Esterbauer, Grill, 1978; Anderson et al., 1992], но в нашем опыте осенью во всех вариантах активность фермента сильно снижена. Связано ли это с температурным режимом, пока не ясно.

Примечательно падение активности ФАЛ до полного исчезновения в день пожара в побуревших участках и повышение по сравнению с контролем в участках с неизменной окраской. Предположительно, такая динамика активности может быть отражением защитной реакции тканей – усиление лигнификации в неповрежденных тканях в ответ на повышение температуры до оптимума, поскольку ранее нами показано, что в прикамбиальной зоне ксилемы сосны обыкновенной оптимум активности отмечен при 50 °С, при 60 °С в течение 20 мин сохраняется 99 % активности, при 70 °С за то же время – 15 % активности [Судачкова, 1977]. Через пять дней и 2,5 месяца активность фермента во всех вариантах оказывается ниже контроля, что может вызвать ослабление процесса лигнификации, особенно в связи с образованием каллусных тканей.

Поскольку интенсивность камбиальной активности и продуктивность ксилогенеза в первую очередь, зависит от снабжения низкомолекулярными углеводами и присутствия легкодоступных запасных форм углеводов, в прикамбиальной зоне ксилемы определяли

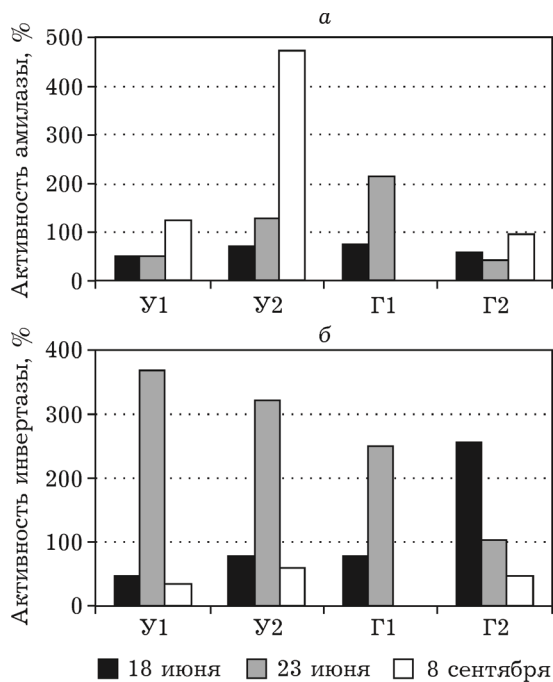


Рис. 6. Активность амилазы (а) и инвертазы (б) в побуревших (1) и неизмененных (2) участках прикамбиальной зоны ксилемы угнетенных (У1) и (У2) и господствующих деревьев (Г1) и (Г2) сосны обыкновенной через 3 ч, через 5 дней и 2,5 мес. после низового пожара средней силы, % к контролю

активность амилазы и инвертазы трижды за сезон и содержание сахаров и крахмала, сразу после пожара и осенью. Развивающийся окислительный стресс сочетается со снижением активности гидролитических ферментов. В день пожара зафиксировано резкое снижение активности амилазы в прикамбиальной зоне (рис. 6, а), независимо от степени повреждения тканей, что может быть следствием низкой термоустойчивости амилазы, поскольку известно, что температурный оптимум активности α -амилазы для сельскохозяйственных культур колеблется в диапазоне 30–50 °С в зависимости от вида и состава изоферментов, полная инактивация фермента в листьях пшеницы происходит при 70 °С [Mohamed et al., 2009]. Через 5 дней активность амилазы восстанавливается, но не во всех вариантах, осенью активность фермента достигает контрольных значений и даже превышает контроль.

Зафиксировано также снижение активности инвертазы сразу после пожара для угнетенных деревьев и побуревших тканей

господствующих деревьев (см. рис. 6, б), неизмененные ткани господствующих деревьев показали всплеск активности инвертазы. Скорее всего, это следствие разницы температур в прикамбиальной зоне угнетенных (66 °С) и господствующих (42 °С) деревьев, поскольку в хвое сосны обыкновенной оптимум активности инвертазы обнаруживается при температуре 35 °С, при 65 °С фермент инактивируется на 89–96 % [Милюткина, 1994]. Через 5 дней обнаружено двух-трехкратное увеличение активности инвертазы во всех участках ксилемы угнетенных деревьев и в побуревшей части господствующих, в неизмененных участках господствующих деревьев активность оказалась на уровне контроля.

Отмечено существенное снижение содержания моно- и олигосахаров в прикамбиальной зоне на участках стволов с сильным повреждением сразу после пожара (рис. 7), что может быть следствием нарушения снабже-

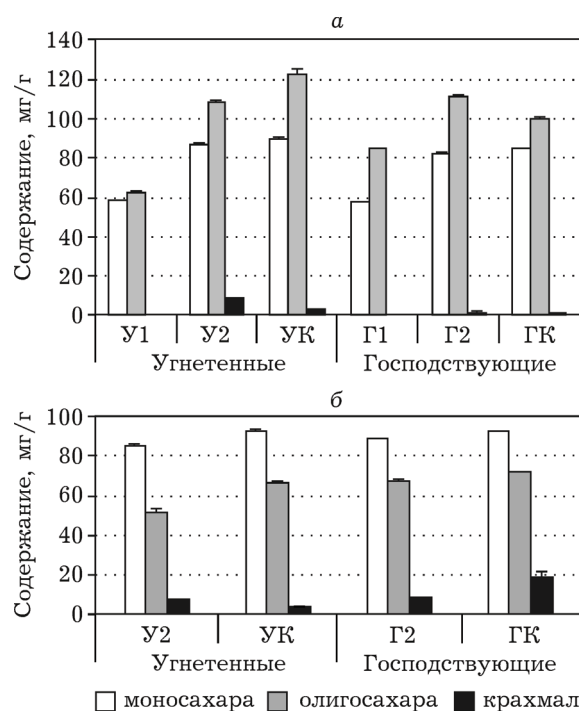


Рис. 7. Содержание неструктурных углеводов в побуревших (1) и неизмененных (2) участках прикамбиальной зоны ксилемы угнетенных (У1) и (У2), господствующих (Г1) и (Г2) и контрольных деревьев (УК) сосны обыкновенной через 3 ч (а) и 2,5 мес. (б) после пожара (содержание крахмала в образцах У1А и Г1 не определяли)

ния углеводами из-за повреждения тканей и повышенных затрат на дыхание. Осенью эти различия нивелируются, что сочетается с увеличением содержания крахмала как в контроле, так и в опыте.

Таким образом, после резкого снижения сразу после пожара в восстановительном периоде явно прослеживается тенденция к усилению гидролитической активности ферментов углеводного обмена, способствующая насыщению прикамбиальной зоны низкомолекулярными углеводами, необходимыми для поддержания процесса ксилогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На участке соснового молодняка, пройденного контролируемым низовым пожаром средней силы в начале вегетации, выявлены признаки стрессового состояния деревьев. Отмечено уменьшение ширины образовавшегося годового кольца древесины как доминирующих, так и угнетенных деревьев вследствие уменьшения числа ранних и поздних трахеид в радиальном ряду годового кольца. В стволиках угнетенных деревьев снижение количества трахеид сопровождалось достоверным уменьшением размеров клеток и толщины клеточной стенки поздней древесины.

Обнаружены существенные изменения в содержании фотосинтетических пигментов в хвое как угнетенной, так и доминирующей частей древостоя: наибольшее снижение отмечено для хлорофилла *a*, несколько меньшее – для хлорофилла *b*, содержание каротиноидов оказалось более устойчивым к тепловому повреждению, что способствует усилению антиоксидантной защиты. Через 5 дней после пожара исходное состояние пигментной системы восстанавливается.

Выявлены проявления окислительного стресса в обгоревших стволах деревьев, выражающиеся в накоплении пероксида водорода в прикамбиальной зоне ксилемы. Стрессовое состояние растений во время пожара сопряжено с высокотемпературным воздействием, изменяющим структуру белковых молекул и вызывающим тепловую денатурацию ферментов. Степень поражения прикамбиальной зоны тканей ствола тепловым воз-

действием обуславливает эффективность антиоксидантной защиты, осуществляемой ферментами. Ферменты с низким температурным оптимумом (СОД) в условиях повреждения деревьев пожаром оказываются неэффективными в противостоянии окислительному стрессу. Ферменты, обладающие более высокой термоустойчивостью (ФАЛ, ГР), усиливают активность при повышении температуры до определенных пределов.

Характер реакции на тепловое повреждение зависит от способности ферментной системы к быстрому восстановлению после теплового шока. Так, СОД и ФАЛ такой способности не проявляют, тогда как пероксидаза и инвертаза восстанавливаются уже на пятый день. Отсутствие четкой закономерности в динамике восстановления амилазы и каталазы объясняется совместным действием нескольких факторов: активность ферментов может иметь ярко выраженную сезонную динамику, повышаться в ответ на стресс или в связи с повышением температуры до оптимума, присущего данному ферменту или снижаться вследствие тепловой денатурации. Суммарный эффект этого взаимодействия трудно предсказуем. Вероятно, этим объясняется различная активность ГР господствующих и угнетенных деревьев на пятый день после пожара. В послепожарном восстановлении антиоксидантной защиты наиболее активна пероксидаза, поскольку высокая активность фермента сохраняется до конца вегетационного периода. Тепловая денатурация всех исследованных ферментов, за исключением ГР, отмечена в прикамбиальной зоне угнетенных деревьев, что, по-видимому, обусловлено меньшей толщиной коры.

Таким образом, первичная реакция на тепловой шок пирогенного происхождения – резкое снижение содержания хлорофиллов в хвое, повышение содержания пероксида водорода, снижение содержания низкомолекулярных углеводов и ослабление активности большинства элементов антиоксидантной системы в прикамбиальной зоне деревьев. Восстановлению работы камбия после пожара способствует усиление гидролитической активности ферментов углеводного обмена, в восстановлении функций антиоксидантной системы основная роль принадлежит пероксидазе.

ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 232 с.
- Вознесенский В. Л., Горбачева Г. И., Штанько Т. П., Филиппова Л. А. Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга // Физиология растений. 1962. Т. 9, № 2. С. 255–266.
- Запрометов М. Н., Шипилова С. В. Фенилаланин-аммоний-лиаза и образование фенольных соединений в проростках кукурузы // Там же. 1972. Т. 19, № 3. С. 489–503.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 343 с.
- Масягина О. В., Прокушкин С. Г., Иванова Г. А. Влияние пожаров на интенсивность дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 1. С. 82–90.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотехническое изд-во, 1948. 126 с.
- Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиол. раст. 1989. Т. 6. 167 с.
- Милютин И. Л. Биохимическая адаптация сосны обыкновенной к низким температурам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1994. 20 с.
- Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 228 с.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 178 с.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И., Косов И. В., Собачкин Д. С. Воздействие низовых пожаров на жизнеспособность и антиоксидантную защиту молодняков сосны обыкновенной в Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2015. № 2. С. 16–25.
- Чудинова В. В., Алексеев С. М., Захарова Е. И., Евстигнеева Р. П. Перекисное окисление липидов и механизм антиоксидантного действия витамина Е // Биоорганическая химия. 1994. Т. 20, № 10. С. 1029–1046.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Aebi H. Catalase / Methods of enzymatic analysis. Weinheim; New York; San Francisco; London: Verlag Chemie, 1974. Vol. 2. P. 673–684.
- Anderson J. V., Chevone B. I., Hess J. L. Seasonal variation in the antioxidant system of eastern white pine needles: evidence for thermal dependence // Plant Physiol. 1992. Vol. 98, N 2. P. 501–508.
- Bakardjieva N. T., Christov K. N., Christova N. V. Effect of calcium and zinc on the activity and thermostability of superoxide dismutase // Biol. Plant. 2000. Vol. 43, N 1. P. 73–78.
- Bergmeyer H. U. Enzymes as biochemical reagents // Methods of enzymatic analysis. Weinheim; New York; San Francisco; London: Verlag Chemie. 1974. Vol. 1. P. 425–522.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivative stress: a review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91, N 2. P. 179–194.
- Dipierro S., Leonardis S. D. The Ascorbate system and lipid peroxidation in stored potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48, N 3. P. 779–783.
- Ducrey M., Duhoux F., Huc R., Rigolot E. The ecophysiological and growth responses of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) to controlled heating applied to the base of the trunk // Can. Journ. For. Res. 1996. Vol. 26, N 8. P. 1366–1374.
- Esterbauer H., Grill D. Seasonal variation of glutathione and glutathione reductase in needles of *Picea abies* L. // Plant Physiol. 1978. Vol. 61, N 1. P. 119–121.
- Hood S. M., Cluck D. R., Smith S. L., Ryan K. C. Using bark char codes to predict post-fire cambium mortality // Fire Ecol. 2008. Vol. 4, N 1. P. 57–73.
- Humphreys F. R., Kelly J. A method for determination of starch in wood // Anal. Chem. Acta. 1961. Vol. 24, N 1. P. 66–70.
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Bioch. 2010. Vol. 48, N 12. P. 909–930.
- 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.
- Laketa D., Bogdanović J., Kalauzi A., Radotić K. Kinetic parameters for thermal inactivation of soluble peroxidase from needles of Serbian spruce *Picea omorika* (Pančić) Purkyně // Gen. Physiol. Biophys. 2009. Vol. 28, N 1. P. 78–85.
- Minocha R., Turlapati S. A., Long S., North M. Fuel treatment effects on soil chemistry and foliar physiology of three coniferous species at the Teakettle Experimental Forest, California, USA // Trees. 2013. Vol. 27, N 4. P. 1101–1113.
- Mohamed S. A., Al-Malki A. L., Kumosani T. A. Partial purification and characterization of five α -amylases from a wheat local variety (Balady) during germination // Austral. Journ. Basic Appl. Sci. 2009. Vol. 3, N 3. P. 1740–1748.
- 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.
- Potikha T. S., Collins C. C., Johnson D. I., Delmer D. P., Levine A. The involvement of hydrogen peroxide in the differentiation of secondary walls in cotton fibers // Ibid. 1999. Vol. 119, N 3. P. 849–858.
- Putter J. Peroxidases. Methods of enzymatic analysis. Weinheim; New York; San Francisco; London: Verlag Chemie, 1974. Vol. 2. P. 685–690.
- Rieske L. K. Wildfire alters oak growth, foliar chemistry, and herbivory // For. Ecol. Manage. 2002. Vol. 168, N 1–3. P. 91–99.

Varner J. M., Putz F. E., O'Brien J. J., Hiers J. K., Mitchell R. J., Gordon D. R. Post-fire tree stress and growth following smoldering duff fires // *Ibid.* 2009. Vol. 258, N 11. P. 2467–2474.

Velikova V., Jordanov I., Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant system in acid-rain treated bean

plants: Protective role of exogenous polyamines // *Plant Sci.* 2000. Vol. 151, N 1. P. 59–66.

Wingsle G., Mattson A., Ekblad A., Hällgren J.-E., Seltam E. Activities of glutathione reductase and superoxide dismutase in relation to changes of lipids and pigments due to ozone in seedlings of *Pinus sylvestris* (L.) // *Ibid.* 1992. Vol. 82, N 2. P. 167–178.

Stress Reactions of Scots Pine Trees to Injuring by Ground Fire

N. E. SUDACHKOVA, L. I. ROMANOVA, N. V. ASTRAKHANTSEVA,
M. V. NOVOSELOVA, I. V. KOSOV

*V. N. Sukachev Institute of Forest, RAS, SB
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: nesudach@mail.ru*

At the beginning of the growing season in the I age class stand of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Krasnoyarsk forest-steppe controlled burning was carried out to simulate moderate ground fire. The structure of the annual rings of wood and trophic supply, cambial zone antioxidant system condition, the content of photosynthetic pigments in the needles of the suppressed and dominant trees on the experimental and control plots after 3 hours, 5 days and 2.5 months after the fire were studied. The fire narrowed the width of the annual wood ring due to decrease of number and size of early and late tracheids. The primary reactions to the pyrogenic heat shock were sharp decrease in chlorophyll content in needles, manifestation of oxidative stress in stem cambial zone – elevated level of hydrogen peroxide and activity of most antioxidant enzymes, reduction of non-structural carbohydrates pool. Restoration of cambium function after fire was promoted by increasing activity of amylase, invertase and peroxidase.

Key words: *Scots pine, ground fire, cambium, photosynthetic pigments, carbohydrates, antioxidant enzymes.*