

## Реакция антиоксидантной системы светолюбивого и теневыносливого видов сосны на фитоценотический стресс

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

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

### АННОТАЦИЯ

Исследовано влияние густоты насаждения на антиоксидантную систему сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). В течение вегетационного периода изучена динамика изменения содержания хлорофиллов, перекиси водорода, глутатиона, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот, а также активность супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы, глутатионредуктазы и аскорбатпероксидазы в однолетней хвое 26-летних деревьев с начальной густотой посадки 0,5 и 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>.

**Ключевые слова:** *Pinus silvestris*, *Pinus sibirica*, густота насаждения, окислительный стресс, хлорофиллы, глутатион, аскорбат, перекись водорода, ферменты.

Продуктивность лесных насаждений в большей степени зависит от действия неблагоприятных факторов среды. На формирование древостоев помимо абиотических и антропогенных воздействий значительно влияют конкурентные взаимоотношения между отдельными особями в древостое, приводящие к естественному изреживанию насаждений [1, 2]. В связи с необходимостью искусственного лесовозобновления представляется важным изучение роста и метаболизма деревьев в одновозрастных разнототных фитоценозах [3, 4]. Начальная густота посадки определяет интенсивность конкурентных взаимоотношений между растениями. В густых насаждениях наблюдается более раннее развитие конкурентных отношений, негативно влияющих на скорость роста и накопление биомассы. Уровень обеспеченности жизненно необходимыми ресурсами конкретного местобитания определяет конечную густоту дре-

востоя [5]. Недостаток любого из этих ресурсов негативно отражается на процессах роста и метаболизма вследствие развития окислительного стресса, сопровождающего большинство био- и абиотических стрессов, при котором образуется большое количество свободных радикалов, представляющих угрозу для клеток [6].

Действие этих сильных окислителей может быть нейтрализовано только ответной реакцией эффективной антиоксидантной системы защиты растительных клеток, важнейшими элементами которой являются ферментные системы, а также ряд метаболитов, участвующих в контроле уровня свободных радикалов. В связи с этим поставлена задача изучения системы антиоксидантной защиты в тканях светолюбивого и теневыносливого видов сосны, произрастающих в насаждениях различной густоты, отличающихся интенсивностью фитоценотического стресса.

Исследовали 26-летние посадки сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), в тексте называемой кедром сибирским, в подзоне южной тайги Средней Сибири в Большемуртинском лесхозе Красноярского края, заложенные лабораторией лесоведения на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях с начальной густотой 0,5 и 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup> [3].

В течение вегетационного сезона 4 раза с интервалом в 1 мес проводили отбор образцов однолетней хвои из средней части кроны пяти деревьев. Для определения концентраций веществ и активности ферментов в средних образцах свежей хвои использовали спектрофотометрические методы. Концентрацию хлорофиллов определяли в этанольных экстрактах [7]. Содержание перекиси водорода измеряли методом Brennan и Frenkel [8], аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот – по методу Law с соавторами [10], содержание восстановленного глутатиона определяли с реактивом Эллмана [9].

Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по методу Kumar и Knowles [11], аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы – по методу Polle с соавторами [13], пероксидазы – по реакции окисления гваякола перекисью водорода [12], каталазы – по изменению концентрации H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> [14].

Все анализы проводили не менее чем в трех биологических повторностях. Результаты рассчитывали на единицу абсолютно сухого вещества хвои. В таблицах и рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

Деревья в посадках повышенной густоты, растущие в условиях жесткой конкуренции, имеют сниженные морфометрические параметры, причем у светолюбивой сосны обыкновенной различия более выражены по сравнению с теневыносливым кедром сибирским (табл. 1).

Содержание хлорофилла наибольшим изменениям подвержено в хвое сосны из высокогустотного насаждения: его общая концентрация в течение сезона выше в ней в 1,4–1,7 раза по сравнению с хвоей свободно растущей сосны. Различия в содержании хлорофилла в хвое деревьев кедра в посадках разной густоты невелики и не превышают в течение вегетационного периода 15 % (рис. 1, А, Б).

При этом в хвое светолюбивого вида даже в насаждениях низкой густоты средняя за сезон концентрация общего хлорофилла в 1,5 раза выше, чем у теневыносливого. Кроме изменения общего содержания хлорофилла происходит изменение концентраций и соотношения хлорофиллов *a* и *b*. Общий характер этих изменений совпадает с динамикой, выявленной для общего хлорофилла: повышенная концентрация хлорофиллов *a* и *b* в хвое загущенного варианта светолюбивой сосны при отсутствии существенных различий в их содержании в хвое деревьев теневыносливого кедра из разнототных посадок. Отношение *a* : *b* в течение вегетационного периода снижается у обоих видов сосен, но у деревьев обоих видов в условиях сниженной конкуренции оно выше по сравнению с деревьями из загущенных насаждений. Уровень этих различий намного выше у сосны обыкновенной, особенно в первую половину вегетации (табл. 2).

Т а б л и ц а 1

Морфометрические характеристики деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского из насаждений разной густоты

Параметр	Сосна обыкновенная		Сосна сибирская	
	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Густота, экз. га <sup>-1</sup>	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Диаметр корневой шейки, см	28,8 ± 1,3	6,3 ± 0,8	17,9 ± 0,9	5,9 ± 0,7
Длина однолетней хвои, см	7,5 ± 0,2	5,9 ± 0,1	11,5 ± 0,1	9,5 ± 0,1
Масса 100 шт. хвоинок, г	6,55 ± 0,02	2,93 ± 0,01	5,80 ± 0,01	3,01 ± 0,01

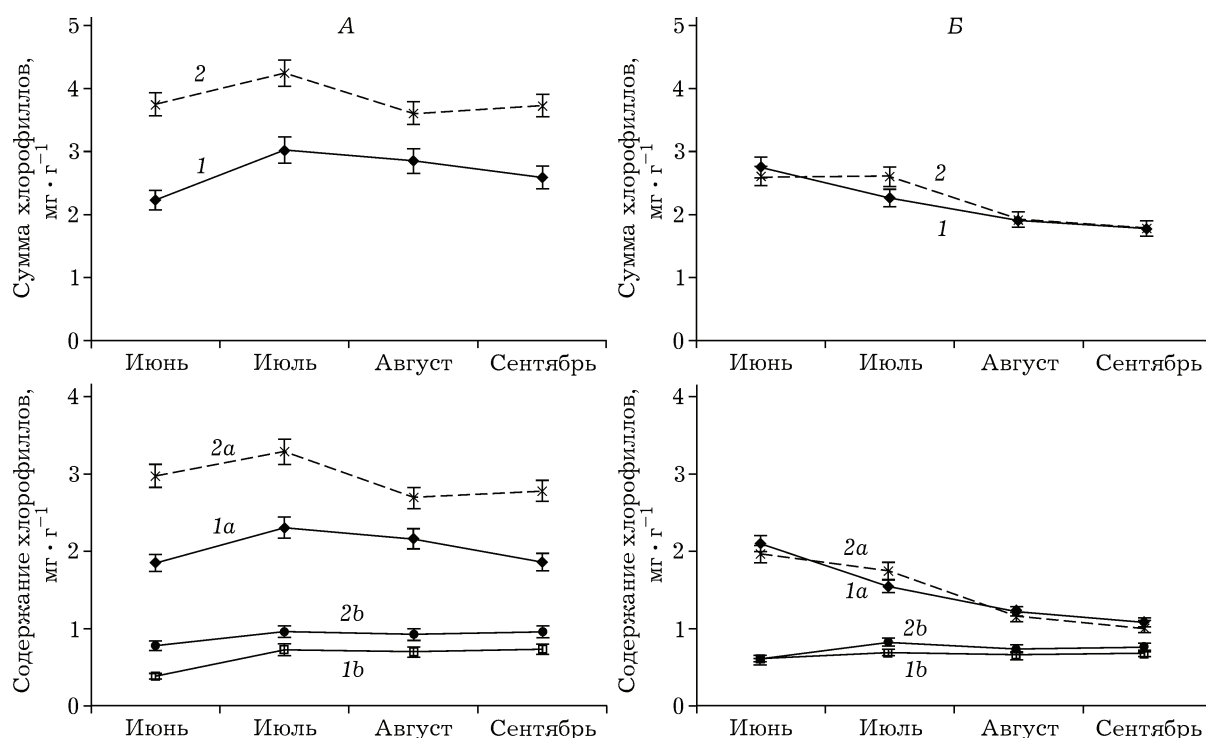


Рис. 1. Общее содержание хлорофилла и хлорофиллов *a* и *b* в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты. А – сосна, Б – кедр; густота тыс. экз. га<sup>-1</sup>: 1 – 0,5, 2 – 128

Определение концентрации соединений, участвующих в контроле уровня свободных радикалов, показало существование флуктуаций, связанных с густотой насаждения, при этом динамика изменения в течение вегетационного сезона подвержена существенным вариациям (рис. 2). Наибольшие различия в содержании восстановленного глутатиона в зависимости от густоты отмечены в течение вегетации в хвое сосны (см. рис. 2, а). Если в начале и конце вегетации различия в концентрации глутатиона невелики, то в июле разница в содержании глутатиона в хвое деревьев обоих вариантов достигает 4,5 раза, и сохраняется в августе на уровне 1,7 раза. В хвое кедров из редкого и загущенного насаждений различия в содержа-

нии восстановленного глутатиона незначительны.

В редокс-системе аскорбат-дегидроаскорбат доминирующее положение во всех исследованных вариантах занимает восстановленная форма – аскорбиновая кислота, ее доля в хвое составляет от 87 до 99 %, причем в первую половину вегетации она выше как у сосны, так и у кедров. Анализ динамики аскорбиновой кислоты показывает ее повышенное содержание в хвое сосны из густого насаждения по сравнению с редкой посадкой (см. рис. 2, б). Только в сентябре зафиксировано обратное соотношение вследствие снижения концентрации аскорбиновой кислоты у деревьев сосны в высокогустотном насаждении при продолжающемся нараста-

Т а б л и ц а 2

Отношение хлорофиллов *a* : *b* в хвое сосны обыкновенной и кедров сибирского в посадках разной густоты

Порода	Густота, экз. га <sup>-1</sup>	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее за сезон
Сосна	0,5 тыс.	4,78 ± 0,19	3,23 ± 0,10	3,13 ± 0,23	3,00 ± 0,25	3,56 ± 0,36
	128 тыс.	3,88 ± 0,37	2,44 ± 0,10	2,65 ± 0,25	2,58 ± 0,30	2,89 ± 0,55
Кедр	0,5 тыс.	3,49 ± 0,14	2,28 ± 0,15	1,88 ± 0,16	1,61 ± 0,19	2,32 ± 0,23
	128 тыс.	3,28 ± 0,19	2,16 ± 0,21	1,61 ± 0,25	1,35 ± 0,16	2,10 ± 0,41

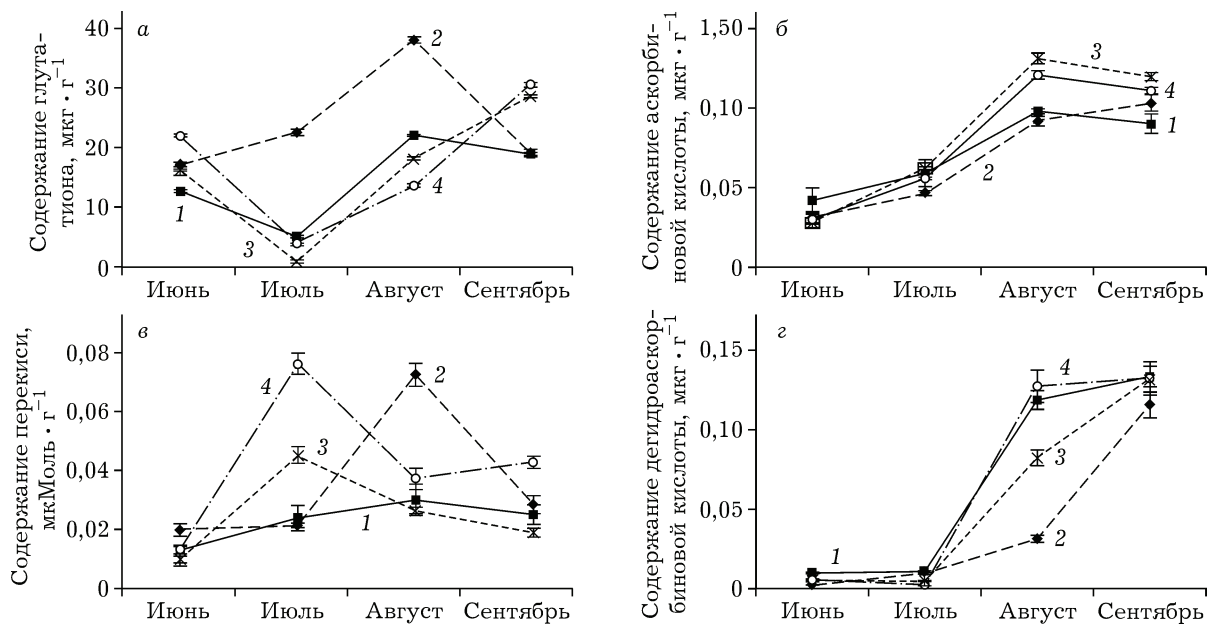


Рис. 2. Содержание глутатиона (а), аскорбиновой (б) и дегидроаскорбиновой (г) кислот и перекиси водорода (в) в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты. 1 – сосна, густота 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 2 – сосна, густота 0,5 тыс. экз., 3 – кедр, густота 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 4 – кедр, густота 0,5 тыс. экз.

нии ее содержания у деревьев в условиях слабой внутривидовой конкуренции. Динамика содержания аскорбиновой кислоты в хвое кедра обоих вариантов густоты насаждения практически одинакова.

Существенные различия в концентрации дегидроаскорбиновой кислоты отмечены только в августе, когда ее уровень в хвое угнетенных деревьев сосны выше, а кедр – ниже по сравнению со свободно растущими деревьями. В целом заметного влияния степени густоты посадки на содержание аскорбиновой кислоты и соотношение ее восстановленной и окисленной форм в хвое сосны и кедр не обнаружено (см. рис. 2, г).

Деревья из загущенного насаждения отличаются низким содержанием перекиси в хвое. Если в хвое кедр в условиях слабой внутривидовой конкуренции концентрация перекиси стабильно выше в течение всего сезона вегетации, то в хвое сосны различия невелики, кроме августа, когда отмечено значительное превышение концентрации перекиси в хвое при низкой густоте (см. рис. 2, в).

Динамика активности СОД имеет явно видоспецифичный характер, слабо варьируя у сосны и кедр с разной степенью густоты посадки (рис. 3, а).

Характер изменения динамики активности глутатионредуктазы в хвое в течение вегетационного периода сходен во всех изученных вариантах, но для кедр все изменения выражены значительно слабее и различия между деревьями из насаждений разной густоты невелики (см. рис. 3, б).

Активность пероксидазы выше в хвое деревьев из насаждений повышенной густоты, но если у кедр это превышение составляет примерно 1,5 раза (только в июне около 3), то у сосны в августе достигает 7,2 (см. рис. 3, в).

Уровни активности аскорбатпероксидазы, окисляющей аскорбиновую кислоту, сходны у загущенного и низкогустотного насаждений в течение вегетационного периода как у сосны, так и у кедр (см. рис. 3, г).

Уровень активности каталазы ниже в хвое деревьев сосны и кедр, растущих в густых посадках. Лишь в первый срок отбора образцов у сосны из загущенного насаждения активность фермента в хвое была выше по сравнению со свободно растущими деревьями (см. рис. 3, д).

Растения в густом насаждении испытывают недостаток в основных ресурсах, необходимых для нормального протекания физиологических процессов. Для сеянцев дугласии

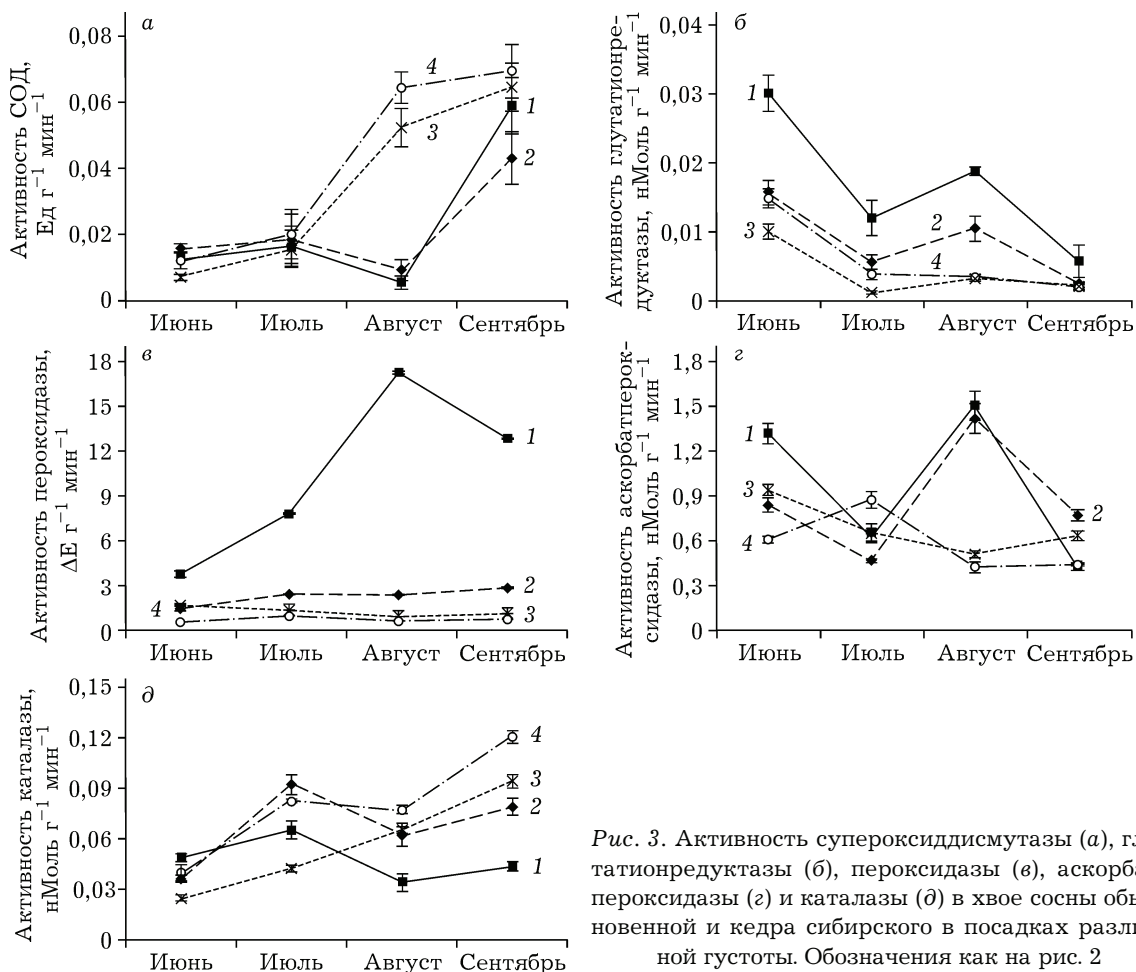


Рис. 3. Активность супероксиддисмутазы (а), глутатионредуктазы (б), пероксидазы (в), аскорбатпероксидазы (г) и каталазы (д) в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты. Обозначения как на рис. 2

показано, что у растений в низкогустотных посевах интенсивность использования фотосинтетически активной радиации выше по сравнению с сеянцами из загущенных посевов [15].

Содержание хлорофилла в наибольшей степени зависит от уровня освещенности ассимилирующих органов и общей теневыносливости растений. Известно, что для теневыносливых растений характерен низкий уровень отношения хлорофиллов *a* и *b* (около 2,5–2,9), в то время как для светолюбивых – ~3,2–4,0 [16]. Снижение уровня данного соотношения происходит в основном за счет возрастания доли хлорофилла *b*, роль которого как дополнительного пигмента возрастает при неблагоприятных условиях. В нашем случае величина этого соотношения в хвое загущенных посадок кедра в среднем по сезону равна 2,1, для насаждения низкой густоты – 2,3, для сосны – 2,9 и 3,6 соответственно. Таким образом, загущенность насаждения оказывает

большее воздействие на содержание и соотношение хлорофиллов в хвое светолюбивой сосны по сравнению с теневыносливым кедром, повышая как общую концентрацию зеленых пигментов, так и долю хлорофилла *b*.

Повышение содержания хлорофилла *a* и в большей степени хлорофилла *b* может быть общей адаптивной реакцией на изменение интенсивности светового потока, поскольку сходный эффект наблюдался и при прореживании насаждений ели, причем, чем большей густоты было исходное насаждение, тем отчетливее – ответная реакция [17].

В функционировании системы глутатиона роль фермента глутатионредуктазы состоит в пополнении пула восстановленного глутатиона за счет его окисленной формы. В хвое сосны в густых посадках активность фермента выше, т. е. идет наработка восстановленного глутатиона, но его концентрация довольно низкая. Одна из важнейших задач восстановленной формы глутатиона в растении – про-

тиводействие окислению свободными радикалами белковых SH-групп, что обеспечивает нормальное протекание ферментативных реакций. Отсутствие аккумуляции восстановленного глутатиона может быть следствием его быстрого и интенсивного вовлечения в поддержание нормального статуса редокс-системы клетки. Существует предположение, что значительное уменьшение концентрации восстановленной формы глутатиона, отмеченное при жестком стрессовом давлении, свидетельствует об ослаблении защитной системы и может служить симптомом начала нарушения клеточной организации [18]. У кедр различия в концентрации восстановленной формы глутатиона и в уровне активности глутатионредуктазы в хвое невелики в течение всего вегетационного периода в посадках разной густоты.

Отсутствие явно выраженной реакции системы аскорбиновой кислоты на фитоценотический стресс в хвое сосен, различающихся по степени теневыносливости, может объясняться рядом причин. Показано, что интенсивность светового потока оказывает неоднозначное влияние на содержание аскорбиновой кислоты [19, 20]. Отмечается тканеспецифичность аккумуляции аскорбата: окислительный стресс в хвое ели, вызванный фумигацией озоном, не отразился на концентрации аскорбата в целой хвое, но увеличил содержание ее в апопласте. Тот же эффект отмечен и для глутатиона [21]. Это может объяснять и отсутствие явной реакции в нашем опыте.

Содержание перекиси водорода в тканях характеризует потенциальный уровень опасности окислительного стресса для клеток. В условиях интенсивного фитоценотического стресса накопления  $H_2O_2$  нами не обнаружено. Напротив, отмечено значительное превышение концентрации перекиси в хвое деревьев сосны в условиях слабой конкуренции в августе, что может быть следствием зафиксированного в тот же срок максимального уровня активности пероксидазы в хвое деревьев сосны из насаждений высокой густоты. Пероксидаза за счет активного использования перекиси резко снижает ее концентрацию и обеспечивает наблюдаемый разрыв в содержании перекиси в хвое деревьев сосны из посадок различной густоты. Посколь-

ку различия в концентрации субстрата и активности фермента близки (примерно двукратные), то, по-видимому, основным агентом, нейтрализующим перекись, в нашем опыте является пероксидаза. Высокая активность пероксидазы гваякового типа обеспечивает восстановление перекисных соединений без привлечения других пероксидаз, в частности аскорбатпероксидазы, которая активируется перекисью, и, по-видимому, только при очень высоких концентрациях перекиси водорода дополнительные ферменты с пероксидазной активностью вовлекаются в ее нейтрализацию. Пониженное содержание перекиси в июне в хвое сосны из густого насаждения может быть результатом повышенной активности каталазы. Поскольку перекись водорода помимо токсического воздействия на клетку может выполнять функции сигнального соединения, вызывающего каскад защитных реакций растения [22], по ее концентрации не всегда можно судить об интенсивности окислительного стресса. Например, сниженный уровень перекиси отмечен в корнях сосны обыкновенной при окислительном стрессе, причем в первые часы действия стресса наблюдалось накопление перекиси, а затем резкое падение [23].

Отсутствие видимых различий в уровне СОД в хвое деревьев, испытывающих конкурентное давление разной интенсивности, может свидетельствовать как об отсутствии сильного окислительного стресса у исследованных деревьев, так и о тканевой специфичности ответа на этот тип стресса. В прикамбиальной зоне деревьев сосны обыкновенной из загущенных биогрупп по сравнению со свободно растущими деревьями нами обнаружено существенное, в 2,5 раза, увеличение активности СОД [24]. Особенности антиоксидантной системы в прикамбиальной зоне сосны проявляются и в отношении других ее компонентов, что подтверждает тканевую специфичность реакции деревьев сосны на окислительный стресс.

Неоднозначная реакция компонентов антиоксидантной системы древесных растений на уровень освещенности выявляется в большинстве исследований [19, 25–27].

Многие компоненты антиоксидантной системы взаимодействуют на генетическом уров-

не, влияя прямо или опосредованно на экспрессию отдельных генов. Показано, что в хвое сосны обыкновенной окислительно-восстановительный статус системы глутатиона влияет на регуляцию экспрессии гена СОД [28]. Изучение экспрессии генов, кодирующих СОД, аскорбатпероксидазу и каталазу, в камбии и листьях тополя (*Populus alba* L.) при водном стрессе выявило более значительные изменения в камбии по сравнению с листьями [29].

Тот факт, что независимо от степени густоты насаждений в хвое сосны обыкновенной в августе наблюдается высокая активность аскорбатпероксидазы и низкая активность СОД, а в хвое кедра, напротив, низкая активность первого и максимальная второго фермента, может отражать генетически обусловленную видоспецифичность антиоксидантной системы двух видов сосен.

Неоднозначность литературных данных свидетельствует об отсутствии единого механизма ответа хвойных на окислительный стресс, развивающийся вследствие природного или антропогенного стрессового воздействия. В нашем исследовании жесткое влияние конкуренции из-за повышенной густоты насаждения сильнее отразилось на светолюбивой сосне обыкновенной по сравнению с теневыносливым кедром сибирским.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылис. М.: Наука, 1964. 574 с.
2. Piutti E. A., Cescatti A. A Quantitative Analysis of the Interactions between Climatic Response and Intraspecific Competition in European Beech // Can. J. For. Res. 1997. Vol. 27. P. 277–284.
3. Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // Лесоведение. 1999. № 3. С. 38–43.
4. Anninen P., Makela A. Needle and Stem Wood Production in Scots Pine (*Pinus sylvestris*) Trees of Different Age, Size and Competitive Status // Tree Physiol. 2000. Vol. 20. P. 527–533.
5. Плаксина И. В., Судачкова Н. Е., Бузыкин А. И. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 2003. № 4. С. 47–53.
6. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivative Stress: a Review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 179–194.
7. Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука. 1971. С. 154–170.
8. Brennan Th., Frenkel Ch. Involvement of Hydrogen Peroxide in the Regulation of Senescence in Pear // Plant Physiol. 1977. Vol. 59. P. 411–416.
9. Coşkun G., Zihniğlı F. Effect of Some Biocides on Glutathione-S-transferase in Barley, Wheat, Lentil and Chickpea Plants // Turk. J. Biol. 2002. Vol. 26. P. 89–94.
10. Law M. Y., Charles St. A., Halliwell B. Glutathione and Ascorbic Acid in Spinach (*Spinacia oleracea*) Chloroplasts. The Effect of Hydrogen Peroxide and of Paraquat // Biochem. J. 1983. Vol. 210. P. 899–903.
11. 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. P. 115–174.
12. Putter J. Peroxidases // Methods of Enzymatic Analysis. New York: Acad. Press, 1974. Vol. 2. P. 685–690.
13. Polle A. et al. 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. P. 312–319.
14. Aebi H. Catalase // Methods of Enzymatic Analysis. New York: Academic Press, 1974. Vol. 2. P. 673–684.
15. Timmis R., Tanaka Y. Effects of Container Density and Plant Water Stress on Growth and Cold Hardiness of Douglas-fir Seedlings // Forest Sci. 1976. Vol. 22. P. 167–172.
16. Lichtenthaler H. K. Chlorophyll a and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. Plant Cell Membranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
17. Skuodienė L. Quantitative Changes in Amino Acid Proline and Chlorophyll in the Needles of *Picea abies* Karst. (L.) during Stress and Adaptation // Biologija. 2001. N 2. P. 54–56.
18. Tausz M. The Role of Glutathione in Plant Response and Adaptation to Natural Stress // Significance of Glutathione to Plant Adaptation to the Environment / Eds. D. Grill et al. Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 101–122.
19. Schwanz P. et al. Antioxidants in Sun and Shade Leaves of Sour Orange Trees (*Citrus aurantium*) after Long-term Acclimation to Elevated CO<sub>2</sub> // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. P. 1941–1950.
20. Esterbauer H., Grill D., Welt R. Der jahreszeitliche Rhythmus des Ascorbinsauerestsystems in Nadeln von *Picea abies* // Z. Pflanzenphysiol. 1980. Bd. 98. S. 393–402.
21. Polle A., Wieser G., Havranek W. M. Quantification of Ozone Influx and Apoplastic Ascorbate Content in Needles of Norway Spruce Trees (*Picea abies* L., Karst.) at High Altitude // Plant Cell Environ. 1995. Vol. 18. P. 681–688.
22. Гамалей И. А., Клубин И. В. Перекись водорода как сигнальная молекула // Цитология. 1996. Т. 38. С. 1233–1247.
23. Schützendübel A. et al. Cadmium-Induced Changes in Antioxidative Systems, Hydrogen Peroxide Content, and Differentiation in Scots Pine Roots // Plant Physiol. 2001. Vol. 127. P. 887–898.

24. Милютин И. Л. и др. Окислительный стресс в камбиальной зоне и параметры годичного кольца древесины сосны обыкновенной // Дендроэкология и лесоведение: мат-лы Всерос. конф. (Красноярск, 2–4 октября 2007 г.). Красноярск, 2007. С. 87–89.
25. Yang Y. et al. Effect of Drought and Low Light on Growth and Enzymatic Antioxidant System of *Picea asperata* Seedlings // Acta Physiol. Plant. 2008. Vol. 30. P. 433–440.
26. Verhoeven A. S. et al. Seasonal Changes in Leaf Antioxidant Systems and Xanthophyll Cycle Characteristics in *Taxus media* Growing in Sun and Shade Environments // Physiologia Plantarum. 2005. Vol. 123. P. 428–434.
27. Han Q. et al. Seasonal Changes in the Xanthophyll Cycle and Antioxidants in Sun-exposed and Shaded Parts of the Crown of *Cryptomeria japonica* in Relation to Rhodoxanthin Accumulation during Cold Acclimation // Tree Physiol. 2004. Vol. 24. P. 609–616.
28. Wingsle G., Karpinski S. Differential Redox Regulation by Glutathione of Glutathione Reductase and CuZn-Superoxide Dismutase Gene Expression in *Pinus sylvestris* L. Needles // Planta. 1996. Vol. 198. P. 151–157.
29. Berta M. et al. Expression of Antioxidant Genes in Relation to Water Deficit in Cambium and Leaves of Poplar // J. Plant. Interact. 2005. Vol. 1. P. 223–227.

## **Response of the Antioxidant System of Light-Demanding and Shade-Bearing Pine Species to the Phytocenotic Stress**

I. L. MILYUTINA<sup>1</sup>, N. E. SUDACHKOVA, L. I. ROMANOVA

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

Effect of the density of stand on the antioxidant system of *Pinus silvestris* L. and *Pinus sibirica* Du Tour was investigated. The dynamics of the concentrations of chlorophyll, hydrogen peroxide, glutathione, ascorbic and dehydroascorbic acid during the vegetation period was studied, as well as the activity of superoxide dismutase, catalase, peroxidase, glutathione reductase and ascorbate peroxidase in one-year needles of the trees 26 years old, with the initial stand density of 0.5 and 128 thousand individuals per hectare.

**Key words:** *Pinus silvestris*, *Pinus sibirica*, stand density, oxidative stress, chlorophylls, glutathione, ascorbate, hydrogen peroxide, enzymes.