

УДК 630*181.43:581.824.2

ФЛОЭМО- И КСИЛОГЕНЕЗ В СТВОЛАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ПОСТПИРОГЕННЫЙ ПЕРИОД

Г. Ф. Антонова, В. В. Стасова, А. С. Морозов, С. В. Жила, О. Н. Зубарева

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок 50/28

E-mail: antonova_cell@mail.ru, vistasova@mail.ru, MorozovAS@firescience.ru,
getgain@mail.ru, zon@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 12.07.2023 г.

Изучено влияние природного низового пожара разной интенсивности на ростовые процессы в стволах взрослых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), растущих в естественном насаждении Красноярской островной лесостепи. Первичной реакцией является уменьшение числа клеток в зонах, отвечающих за формирование и развитие клеток флоэмы и ксилемы – камбия, роста растяжением и вторичного утолщения стенок при поражении ствола огнем. Тепловое воздействие вызывает снижение влажности развивающихся слоев флоэмы и ксилемы, что изменяет условия морфогенеза их клеток и приводит к сокращению числа клеток, произведенных камбием, во флоэме и в слое ранней ксилемы. В постпирогенный период изменяется структура проводящих путей (ширина лучей и их содержание), отвечающих за приток фотоассимилятов к развивающимся тканям. Ширина лучей во флоэме и ксилеме увеличивается. Содержание лучей в ксилеме тоже увеличивается с повышением степени поражения. Во флоэме содержание лучей повышается при средней степени поражения ствола и снижается при усилении степени повреждения. Одновременно во флоэме увеличивается содержание аксиальной паренхимы. В лучевой и аксиальной паренхиме луба в зависимости от степени поражения стволов пожаром меняется содержание крахмала, который служит запасным пулом углеводов для ростовых процессов. В конце ростового сезона число клеток в сформированном слое проводящей флоэмы уменьшается с повышением степени повреждения ствола огнем. Объем лучевой системы (ширина лучей и их содержание), напротив, значительно увеличивается при усилении воздействия пожара. В ксилеме как следствие пожара образуется меньше ранних и поздних трахеид, сокращаются их размеры, снижается количество биомассы, накопленной в клеточных стенках. В октябре после окончания ростовых процессов крахмал в паренхиме луба отсутствует.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., низовой пожар, ксилема, флоэма, структура, клетки.

DOI: 10.15372/SJFS20230611

ВВЕДЕНИЕ

Одним из абиотических факторов, влияющих на древесные растения, являются пожары. Их воздействие как фактор нагревания живых тканей растения может инициировать каскад изменений физиологических и биохимических процессов в дереве, что в свою очередь, приводит к его ослаблению, снижению продуктивности и возможности атак вредителями и патогенами. Воздействие пожаров на лесные сообщества, изменение качественных и количественных характеристик древесины поврежденных деревьев, микроструктуры дерева и внутренних

процессов в нем после пожара постоянно изучаются (Мелехов, 1948; Судачкова, 1977; Савченко, 1984; Цветков, 1994; Абаймов и др., 2004; Dickinson, Johnson, 2004; Косов, 2006; Масыгина и др., 2007; Платонов и др., 2011; Косиченко и др., 2012; Снегирева, Буракова, 2013; Arbellay et al., 2014; Иванова, Иванов, 2015; Судачкова и др., 2015, 2016, 2017; Schafer et al., 2015; Платонов и др., 2016; Smith et al., 2016; Sudachkova et al., 2016; Иванова и др., 2018; Kirdyanov et al., 2020; Knorre et al., 2022).

Нагрев поверхности ствола высокой температурой при пожаре приводит к изменениям в микроструктуре древесины. Еще И. С. Мелехов

(1948) сообщал, что после пожара изменяются соотношение ранней и поздней древесины, диаметр трахеид, толщина стенок, размещение смоляных ходов. Уменьшение почти в 2 раза радиального прироста, толщины оболочек ранних и поздних трахеид, содержания поздней древесины отмечали в сосне крымской (Савченко, 1984). В молодых деревьях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) после контролируемого выжигания, имитирующего низовой пожар средней силы, снижались число и размер ранних и поздних трахеид и ширина кольца древесины (Судачкова и др., 2016; Sudachkova et al., 2016). Уменьшение числа трахеид и увеличение плотности лучей в первый год после пожара отмечали в трех видах хвойных – псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), лиственницы западной (*Larix occidentalis* Nutt.) и сосны желтой (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) в Северной Америке (Arbellay et al., 2014). Повреждение микроструктуры древесины сосны, смоляных ходов и увеличение элементов во флоэме, изменение перфорации в окаймленных порах, появление травматических смоляных ходов наблюдали через месяц после пожара, прошедшего в конце сезона (Косиченко и др., 2012). В деревьях сосны желтой изменяется структура смоляных ходов (Petrakis, Agee, 2006). Термогидролитическая деструкция компонентов древесины сопровождается физико-механическими и химическими изменениями свойств древесины (Платонов и др., 2016).

Структурные изменения в лубе (содержании клеток флоэмы, осевой паренхимы, частоты лучей) сосны обыкновенной при контролируемом выжигании отмечали через 8 лет после пожара низкой интенсивности и через 13 лет после средне- и высокоинтенсивного пожара (Стасова и др., 2015, 2020). В 55-летних деревьях дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd) в Словакии на следующий год после пожара нашли изменения в размерах проводящих элементов флоэмы и преждевременное образование тиллов в сосудах ранней древесины, что может влиять на гидравлическую целостность ксилемы (Gričar et al., 2020). В субальпийских видах деревьев в Патагонии после пожара уменьшался диаметр луменов и снижалось количество сосудов (Mundo et al., 2019). Изучение физиологических ответов с использованием изотопов углерода и кислорода показало снижение роста и относительной проводимости в стволах деревьев сосны алеппской (*Pinus halepensis* Mill.) после пожара (Battipaglia et al., 2014).

Некроз камбия, повреждение во флоэме и ксилеме являются основными факторами, которые вызывают снижение ростовой активности и уменьшение водного потенциала после пожара (Bär et al., 2018, 2019). На основе измерений гидравлической проводимости в ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) H. Karst.), сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и буке европейской (*Fagus sylvatica* L.) сделано предположение, что огонь может инициировать каскад сложных механизмов, влияющих на физиологию деревьев после пожаров, в частности на их гидравлическую систему и появление эмболии, подобно засухе. Низкий водный потенциал, возникающий при засухе (снижение доступности влаги, высокая температура) и вызывающий эмболию, нарушает непрерывность гидравлических связей в дереве (Landsberg, Richard, 2017). Эксперименты с тополем бальзамическим (*Populus balsamifera* L.) показали, что возникновение кавитации в результате нагревания может быть вызвано деформацией не поровых мембран, а структурных компонентов клеточных стенок ксилемы (Michaletz et al., 2012). Нагревание ксилемы увеличивает уязвимость сосны длиннохвойной (*Pinus palustris* Mill.) к гидравлической проводимости и может спровоцировать гибель деревьев (Lodge et al., 2018). Для определения послепожарной смертности или выживания в деревьях киггеларии африканской (*Kiggelaria africana* L.) и эвкалипта ветвешечкового (*Eucalyptus cladocalyx* F. Muell.) проверялись гидравлические характеристики стволов (West et al., 2016). Согласно другим исследованиям, доказательств деформации ксилемы нет, и гибель саженцев сосны желтой зависит в основном от разрушения флоэмы, но не из-за гидравлических характеристик ксилемы (Feltrin-Partelli et al., 2020, 2022). На побегах секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) при моделировании условий слабого пожара было показано, что жизнеспособность камбия имеет большее значение, чем функция ксилемы (Salladay, Pittermann, 2023). Авторы рекомендуют наземную проверку камбиальной и ксилемной реакции после пожара.

Изучение ранних физиологических последствий пожара, вызванного искусственно, вносит дополнительные данные в понимание теплового воздействия на древесные растения. Так, отмечено изменение дыхания (Масягина и др., 2007). Значительное увеличение неструктурных белков и аскорбиновой кислоты в хвое, сни-

жение растворимых сахаров и неструктурных белков во флоэме и усиление флоэмного транспорта наблюдали у 4 молодых деревьев сосны калабрийской (*Pinus brutia* Ten.) (Alexou et al., 2014). После искусственного низового пожара отмечали снижение содержания хлорофиллов в хвое, содержания низкомолекулярных углеводов и ослабление активности большинства элементов антиоксидантной системы в прикамбиальной зоне деревьев сосны обыкновенной первого класса возраста (Судачкова и др., 2015, 2016, 2017; Sudachkova et al., 2016). Все эти данные указывают на сложность механизмов воздействия теплового шока на жизнедеятельность древесных растений после пожара.

Возникновение пожара обычно связано с засушливыми условиями, которые являются следствием недостатка влаги и повышенной температуры. Повышенная температура по сравнению со средней на 3.6 °C, значительное снижение (на 32 % от нормы) осадков 7 мая 2022 г. спровоцировали низовой пожар на территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор» Красноярской лесостепи, интенсивность на кромке которого варьировала от низкой до высокой. Температура под корой и в зоне живых тканей ствола может быть значительной (Иванова, Иванов, 2015) и приводить к существенным изменениям в морфогенезе клеток дерева.

Целью исследования была оценка изменений в структуре флоэмы и ксилемы сосны обыкновенной после пожара. В задачи исследования на первом этапе входило изучение анатомо-морфологического состояния клеток флоэмы и ксилемы в стволах сосны обыкновенной после теплового воздействия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор» после пожара, прошедшего в начале мая 2022 г. Пожар характеризовался как низовой, устойчивый, приведший к равномерному нагари по окружности дерева. Комплексный показатель Нестерова на момент пожара (07.05.2022) составил 3274 ед. Данные по погодным условиям сезона 2022 г. в сравнении с нормой среднестатистических данных (Погода..., 2022) представлены в табл. 1. Наблюдения за состоянием развития ксилемы и флоэмы в стволах сосны обыкновенной проводили через 2 мес (12 июля) после пожара, т. е. в середине вегетационного

Таблица 1. Среднемесячные показатели температуры и осадков в 2022 г.

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Температура, °C	$\frac{14.0}{3.6}$	$\frac{16.8}{16.9}$	$\frac{17.6}{19.1}$	$\frac{14.9}{16.1}$	$\frac{9.5}{9.1}$
Осадки, мм	$\frac{15}{48}$	$\frac{66}{63}$	$\frac{52}{70}$	$\frac{77}{76}$	$\frac{66}{55}$

Примечание. В числителе – среднемесячные показатели температуры и суммы осадков; в знаменателе – их норма для региона.

периода, и в октябре, когда ростовые процессы в дереве завершаются.

В начале июля развитие годичного слоя в стволах находится на стадии образования камбия поздних трахеид и формирования вторичных стенок ранних трахеид, в октябре – завершается дифференциация трахеид поздней древесины и формирование годичного прироста (Antonova, Stasova, 1993, 2015).

Объектами исследования были деревья сосны обыкновенной в насаждении, которое относится к спелым сосновым насаждениям разнотравно-зеленомошного типа леса Красноярской островной лесостепи. Полнота древостоя – 0.8–1.6, возраст – 120 лет. Диаметр стволов деревьев – 31–34 см, средняя высота – 26–27 м.

В насаждении, пораженном пожаром, были выбраны 2 площадки (участка) со средней (высота нагара 2–3 м) и сильной (высота нагара 4–6 м) степенью поражения огнем стволов деревьев по окружности. Нагар относится к важным диагностическим признакам поражения деревьев пожаром и степени его воздействия на дерево (Амосов, 1964; Цветков 1994). В качестве контроля использовали деревья из неповрежденного пожаром насаждения, расположенного вблизи от насаждения, пораженного огнем. Образцы для анализа собирали 8 июля и 4 октября 2022 г. На каждой из площадок, в том числе контрольной, были выбраны по 3 дерева.

Анатомо-морфологический анализ состояния развития годичного слоя проводили на высечках, которые отбирали из стволов (в южном направлении) специальным долотом на высоте 1.3 м после удаления коры. Высечки из каждого дерева сразу помещали в отдельные боксы со смесью (этанол-глицерин 1 : 1). Рядом с местом высечек вырезали полосы 3 × 8 см, содержащие зрелый луб и формирующуюся ксилему, и помещали их в плотно закрытые сосуды. В лаборатории со стороны луба и со стороны ксилемы скальпелем собирали клетки флоэмы и формирующейся ксилемы для определения влажности

и последующего химического анализа. Влажность определяли весовым методом. Образцы собранных тканей фиксировали 50 мл 80 % водного этанола. Чтобы избежать внесения инфекции, места отбора высечек и полос покрывали садовым варом.

Два поперечных среза каждой высечки окрашивали 0.05%-м водным раствором крезил-виолета (Антонова, Шебеко, 1981). На 5 рядах клеток каждой высечки определяли количество клеток в зонах камбия, роста растяжением и вторичного утолщения, число трахеид, размеры клеток в радиальном и тангентальном направлении, количество и ширину лучей во флоэме, содержание крахмала в лучевой и тяжелой паренхиме луба текущего годичного слоя. Измерения проводили с использованием светового микроскопа МБИ-15 и окуляр-микрометра. Внешние размеры клеток и их люменов измеряли при увеличении 900. Число лучей во флоэме на поперечном срезе определяли как число лучей на 1 мм линейки, расположенной перпендикулярно лучам (Яценко-Хмелевский, 1954). Их содержание определяли в процентах от площади поперечного среза измеряемого годичного слоя. Содержание аксиальной паренхимы во флоэме определяли в прилежащих к камбию годичных приростах флоэмы методом линий, рекомендованным для определения объема слагающих древесину тканей (Яценко-Хмелевский, 1954, с. 119–124). Содержание крахмала и его распределение в лучах и аксиальной паренхиме определяли в баллах с иодидом калия. Статистическую обработку проводили по программам Microsoft Excel и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первичные реакции на воздействие пожара. В стволах деревьев, контрольных и подвергшихся действию огня, через 2 мес после пожара (к 12 июля) фиксировали ростовую активность клеток в зонах камбия, роста растяжением и утолщения вторичной клеточной стенки. Состав клеток в зонах дифференциации показан на рис. 1.

Достаточное количество осадков и умеренная температура в мае-июне (табл. 1) способствовали продукции камбием слоя ранних трахеид и развитию их радиальных диаметров. Зона камбия и особенно зона роста растяжением (*G*) в стволах пораженных деревьев к 12 июля содержала клеток меньше, чем соответствующие зоны в стволах контрольных деревьев ($p < 0.05$). Клетки ранней древесины, произведенные кам-

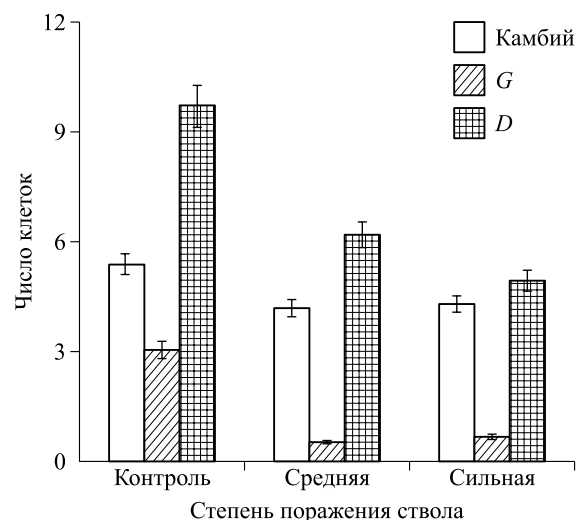


Рис. 1. Число клеток в зонах камбия, роста растяжением (*G*) и утолщения вторичной стенки (*D*) формирующегося слоя ксилемы в зависимости от степени повреждения ствола.

бием и прошедшие развитие в радиальном направлении за 2 мес после пожара, перешли в зону вторичного утолщения стенок. Число этих ранних трахеид значительно меньше в стволах деревьев, пораженных пожаром по сравнению с контрольными деревьями (рис. 1). В это время камбий начинает продуцировать клетки поздней древесины. Такое состояние развития годичного слоя в стволах хвойных деревьев в начале июля характерно для Средней Сибири (Antonova, Stasova, 1993, 1997). Признаком начала формирования камбием поздних трахеид послужило появление клеток осевой паренхимы текущего года. Появление аксиальной (осевой) паренхимы в слое формирующейся флоэмы по наблюдениям В. В. Стасовой (неопубликованные данные) всегда совпадает во времени с началом производства камбием клеток поздней ксилемы.

В сформированном слое ранней ксилемы смоляных ходов мало, травматических смоляных ходов не наблюдалось. Проводящая флоэма как основной транспортный путь фотоассимилятов содержала ситовидные клетки, образовавшиеся в текущем году, а также позднюю флоэму прошлого года.

Анатомо-морфологический анализ структуры развивающихся тканей показал изменение содержания лучей и их ширины во флоэме и ксилеме (рис. 2).

Тепловое воздействие на стол дерева приводит к увеличению ширины лучей во флоэме и ксилеме по отношению к контролю ($p < 0.10$). Однако их содержание, относительно повышаясь при средней степени поражения ствола огнем,

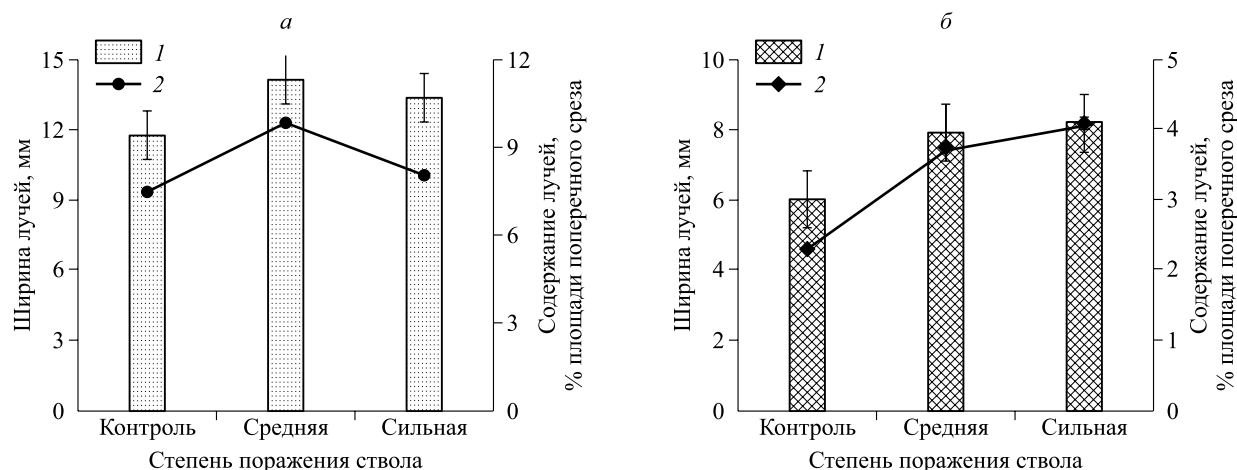


Рис. 2. Ширина лучей (1) и их содержание (2) в формирующихся слоях флоэмы (а) и ксилемы (б) в стволах деревьев сосны обыкновенной через 2 мес после пожара.

снижается при усилении степени воздействия пожара во флоэме (рис. 2, а), но увеличивается по отношению к контролю в ксилеме ($p < 0.05$) (рис. 2, б). Содержание аксиальной паренхимы увеличивается после пожара по отношению к контролю на 35 %. Данные соответствуют наблюдениям нарушения гидравлической (проводящей) системы ксилемы при тепловом поражении (Lodge et al., 2018). В систему включены лучевая и аксиальная паренхима луба ствола, создающая вместе с клетками ранней ксилемы непрерывную транспортную сеть в тканях дерева и обеспечивающая процессы роста водой и ассимилятами (Эзау, 1980; Лотова, 1987). Перенос фотосинтетатов по транспортной системе регулируют водный стресс и температура (Gamalei et al., 1996; Гамалей, 2004). Изменение водного континуума вследствие низкого водного потенциала, например при засухе, может вызвать гибель дерева (Landsberg, Richard, 2017).

Нарушение обеспеченности тканей водой и фотоассимилятами вызывает изменения в ростовых процессах. Пожар отрицательно повлиял на количество клеток, развивающихся флоэмы и ксилемы (рис. 3).

С усилением степени поражения ствола огнем число клеток проводящей флоэмы, как и число трахеид ранней ксилемы, продуцированных камбием до начала июля, снизилось ($p < 0.05$). Особенно это отразилось на производстве камбием клеток ксилемы после сильной степени поражения ствола.

Причиной этого могло быть уменьшение влажности тканей, влияющих на рост и дифференциацию клеток формирующихся слоев ксилемы и флоэмы. Данные по содержанию влаги в слоях проводящей флоэмы и слое формирующейся ксилемы через 2 мес после пожара показывают снижение влажности тканей с усилением степени поражения ствола (рис. 4).

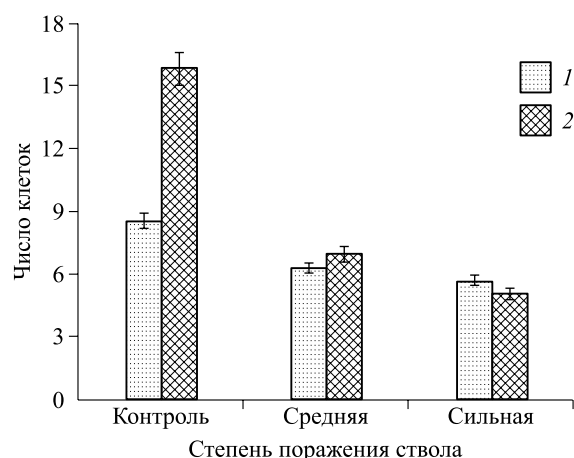


Рис. 3. Число клеток флоэмы (1) и трахеид в слое ранней ксилемы, сформированной после пожара (2).

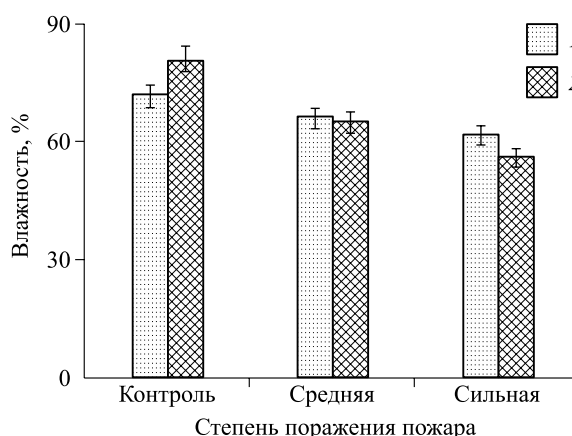


Рис. 4. Влажность флоэмы (1) и ксилемы (2) в стволах сосны после поражения стволов пожаром.

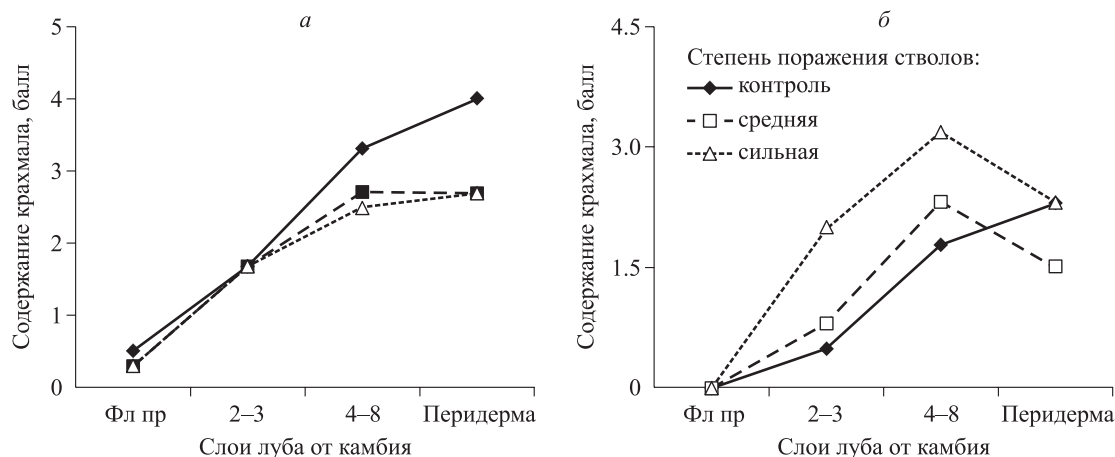


Рис. 5. Содержание крахмала в лучах (а) и аксиальной паренхиме (б) луба от проводящей флоэмы (фл пр) до перидермы в стволах сосны обыкновенной в зависимости от степени поражения стволов пожаром.

Влажность флоэмы в контроле ниже влажности формирующейся ксилемы ($p < 0.05$), тогда как влажность флоэмы в стволах, пораженных пожаром, выше, чем в ксилеме формирующегося годичного прироста, особенно при сильной степени поражения ($p < 0.10$). Изменения в радиальной проводящей системе ствола (увеличение ширины лучей и их содержания), отмеченные выше, указывают на стремление дерева сбалансировать нарушенную систему проводимости. Так, ширина лучей и их содержание в ксилеме увеличивается с тепловым воздействием (см. рис. 2, б). В то же время, содержание лучей во флоэме при усилении степени поражения ствола сокращается (рис. 5, а).

Уменьшение влагообеспеченности и сокращение общего объема лучей во флоэме, вероятно, привели к снижению количества фотосиниматов, поступающих к камбиальной зоне. Это инициировало уменьшение числа клеток ксилемы, продуцированных камбием, по сравнению с контролем, особенно с увеличением степени воздействия огня на ствол (см. рис. 3). Нарушение гидравлических связей в дереве и уменьшение водного потенциала после пожара наблюдали ранее (Landsberg, Richard, 2017; Bär et al., 2019).

Важным фактором для поддержания развития клеток растущего слоя ксилемы в случае недостатка фотосинтетатов является содержание крахмала в клетках лучевой и аксиальной паренхимы. Динамика крахмала всегда привлекает внимание исследователей процессов роста как потенциальный источник углеводов при стрессовом воздействии внешних факторов. На рис. 5 приведены данные по содержанию гранул

крахмала в лучах (а) и аксиальной паренхиме (б) луба от камбия до перидермы.

Данные показывают, что после теплового воздействия отложение крахмала в лучевой паренхиме луба увеличивается до 4–8-го слоя и далее стабилизируется (рис. 5, а). В аксиальной паренхиме (рис. 5, б), напротив, его накопление начинается уже во 2–3-м слоях при средней и особенно усиливается в стволах деревьев при сильной степени поражения их огнем за счет углеводов, поступающих в результате фотосинтеза и не использованных в ростовых процессах ксилемы. Это согласуется с наблюдениями по изменению активности ферментных систем и содержанию неструктурных углеводов (моносахаров, олигосахаров и крахмала) под влиянием нагрева ствола (Судачкова и др., 2015).

Характеристики флоэмы и ксилемы в конце вегетационного периода. Развитие клеток флоэмы и ксилемы в июле–сентябре проходило в благоприятных климатических условиях, близких к среднестатистической норме (табл. 1). Выше отмечено, что к началу июля камбиальные инициалы начали производить в сторону ксилемы клетки поздней ксилемы. В соответствии с распределением во времени процессов, отвечающих за морфогенез трахеид в ростовой период (Antonova, Stasova, 2015), развитие в радиальном направлении поздних трахеид завершается в июле, когда также идет развитие вторичной клеточной стенки ранних трахеид. Оба процесса проходили в достаточно благоприятных погодных условиях. Некоторое уменьшение количества осадков в июле компенсировалось более низкой температурой (табл. 1). Такое сочетание факторов и их показатели благоприятны для ста-

дий дифференциации ранних и поздних трахеид при формировании годичного слоя в стволах сосны обыкновенной (Antonova, Stasova, 1993). К августу, согласно временному распределению процессов в сезоне, заканчивается формирование трахеид ранней ксилемы и начинается отложение веществ во вторичной клеточной стенке поздних трахеид, которое продолжается до конца сентября. Климатические условия этих месяцев тоже были благоприятны для ростовых процессов в стволах контрольных и пораженных деревьев.

В октябре, после полного завершения процессов ксило- и флоэмогенеза, камбиальная зона в стволах содержала 4.7–4.2–3.9 клеток соответственно в контрольных и пораженных деревьях. Некоторое снижение числа клеток в деревьях с поражением ствола, по-видимому, может отразиться на активности клеток камбиальной зоны в следующем вегетационном периоде. В конце сезона, в зависимости от степени поражения дерева, годичные слои ксилемы в стволах содержали в среднем 13.2–8.2–7.4 ранних и 11.5–7.2–7.2 поздних трахеид (ошибки средних в пределах 10 %).

На рис. 6 представлены данные по радиальным диаметрам ранних и поздних трахеид и площади поперечного сечения их клеточных стенок.

Последний показатель принят как характеристика биомассы, накопленной в стенках клеток в ходе процесса вторичного утолщения стенок трахеид.

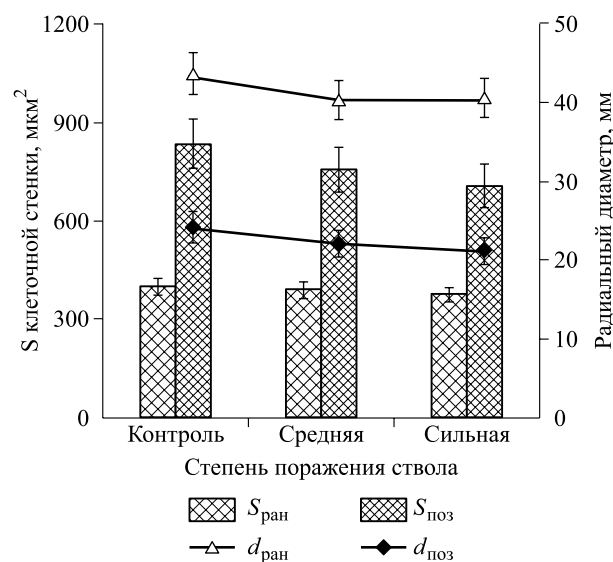


Рис. 6. Характеристики клеток ранней и поздней ксилемы после завершения ростовых процессов.

$d_{\text{ран}}$ и $d_{\text{поз}}$ – радиальные диаметры соответственно ранних и поздних трахеид, $S_{\text{ран}}$ и $S_{\text{поз}}$ – площадь поперечного сечения клеточной стенки соответственно ранних и поздних трахеид.

Как показывают данные, радиальный диаметр ранних трахеид в стволах пораженных огнем деревьев уменьшается по сравнению с контролем, но различий в пораженных деревьях по этому показателю не найдено.

Диаметр поздних трахеид показывает слабую тенденцию к уменьшению с усилением степени поражения ствола. По накопленной биомассе клетки ранней ксилемы практически не отличаются по сравнению с контролем и между собой. Возможно, это является следствием повышенного содержания в аксиальной паренхиме крахмала как источника углеводов, особенно при сильной степени поражения стволов деревьев (рис. 5, б). В поздней ксилеме отложение веществ в клеточных стенках трахеид отмечается только тенденция к снижению с усилением поражения ствола.

На рис. 7 представлены обобщенные данные по формированию слоя проводящей флоэмы и ксилемы годичного слоя в деревьях с разной степенью поражения ствола огнем.

Общее число клеток в сформированном годичном слое ксилемы снижается в деревьях, пораженных огнем, по отношению к контролю и мало различается между собой.

Вероятно, это можно объяснить относительным уменьшением числа поздних трахеид, произведенных камбием, при средней степени поражения. На это указывает снижение отношения поздних клеток к ранним при среднем и сильном поражении (0.87 и 0.97 соответственно).

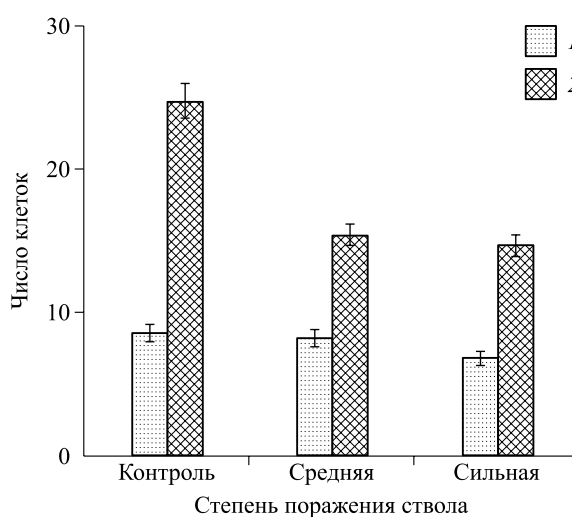


Рис. 7. Число клеток в годичных слоях проводящей флоэмы (1) и ксилемы (2) в стволах деревьев с разной степенью поражения ствола огнем.

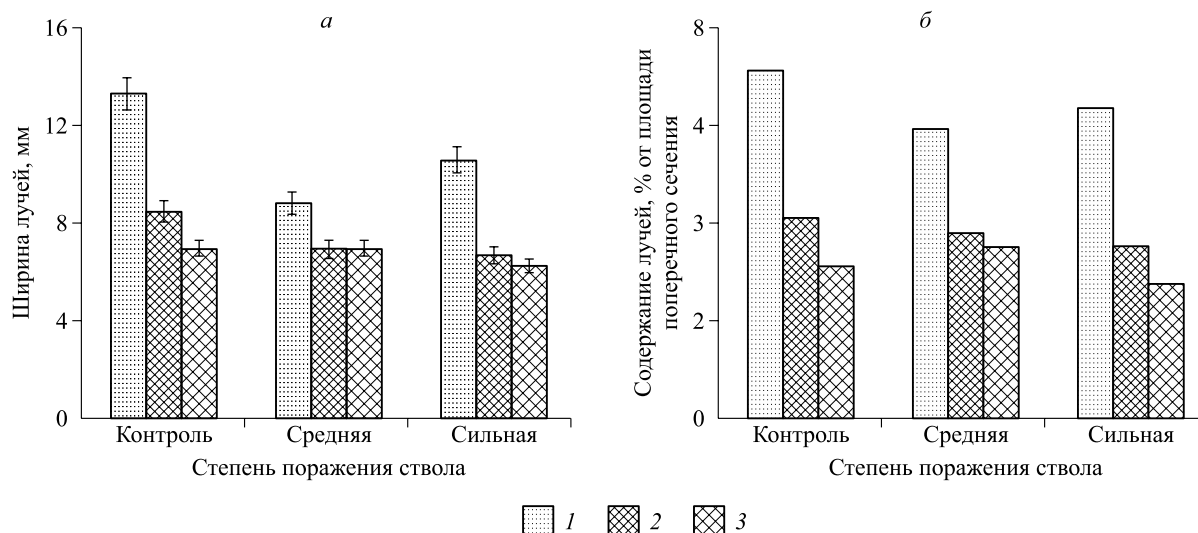


Рис. 8. Ширина лучей (а) и их содержание (б) в проводящей флоэме (1) и годовичных слоях ранней (2) и поздней (3) ксилемы, сформированных после пожара.

Слои проводящей флоэмы деревьев контрольной группы и деревьев со средней степенью поражения ствола в конце сезона роста содержали практически равное число клеток. При сильной степени поражении ствола число клеток в слое проводящей флоэмы достоверно ниже по сравнению с другими деревьями ($p < 0.05$).

Изменения в проводящей флоэме лучевой системы под воздействием пожара показаны на рис. 8.

Оба показателя проводящей системы (ширина лучей и их содержание) в поздней ксилеме стволов, пораженных пожаром, после завершения ростовых процессов в октябре меньше относительно контроля (при $p < 0.05$).

При средней степени поражения изменения в ширине лучей в поздней ксилеме компенсируются повышенным содержанием самих лучей в ткани по сравнению с ранней ксилемой ($p < 0.10$).

В слое ранней ксилемы ширина лучей и особенно их содержание меньше не только по сравнению с контролем, но и слоем поздней ксилемы, особенно при сильной степени воздействия пожара.

Во флоэме, напротив, ширина лучей и их содержание оказались значительно больше при сильной степени поражения стволов, чем при более слабом (при $p < 0.05$). Это указывает на значительную репарацию транспортной системы, проводящей фотосинтез к зонам развития клеток ксилемы, после сильной степени поражения. Результатом является относительное увеличение числа поздних трахеид в ксилеме, отмеченное выше.

Расчет объема (ширина $\times$ содержание) сетевой системы образованного после пожара слоя

проводящей флоэмы показывает его уменьшение при средней и значительное увеличение при сильной степени поражения ствола (94.22, 52.1 и 66.3 соответственно). Вероятной причиной (как и повышение числа поздних трахеид) является значительное содержание крахмала в начале июля в аксиальной паренхиме луба после сильной степени поражения стволов (рис. 5, б). Н. Е. Судачкова с соавт. (2016; Sudachkova et al., 2016) указывали на устойчивость к тепловому воздействию некоторых ферментов, в том числе амилазы. Изменения в проводящих элементах флоэмы, и, в частности, увеличение плотности лучей отмечались ранее (Arbellay et al., 2014; Gričar et al., 2020).

В октябре в лучах и аксиальной паренхиме флоэмы всех деревьев крахмала не обнаружено. Его утилизация проходит как приспособительная реакция к изменению внешних факторов в ходе ростовых процессов. Снижение содержания крахмала к началу периода покоя наблюдали при развитии древесных растений (Судачкова, 1977; Sauter, Cleve, 1994; Begum et al., 2010).

В октябре на поверхности стволов в местах, где в начале июля были взяты высечки, слой луба и ксилемы, зафиксировали смоляные подтеки как результат поражения смолоносной системы. Подобное явление наблюдали при изучении микроструктуры ствола сосны после низового пожара (Косиченко и др., 2012).

Данные свидетельствуют о множественных, комплексных изменениях в морфогенезе клеток флоэмы и ксилемы и, соответственно, в структуре сформированных тканей после воздействия высоких температур на ствол сосны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После воздействия пожара в стволах сосны обыкновенной происходят изменения в структуре флоэмы и ксилемы. Первичная реакция на тепловое воздействие – уменьшение влажности во флоэме и ксилеме прикамбиальной зоны, т. е. в системе, отвечающей за флоэмо- и ксилогенез. Годичные слои ксилемы, сформированные после пожара, содержат меньше ранних и поздних трахеид. Размеры их уменьшаются после воздействия огня и, как следствие, снижается количество биомассы, накопленной в клеточных стенках. Меняется структура годичных слоев ксилемы и флоэмы. Стрессовые условия активируют адаптационные возможности деревьев, что приводит к изменениям в сетевой (проводящей) системе, обеспечивающей развивающиеся клетки водой и фотоассимилятами. Во флоэме и ксилеме увеличивается ширина лучей. В ксилеме содержание лучей также увеличивается. Содержание лучей во флоэме повышается при средней степени поражения ствола и снижается при усилении поражения при одновременном увеличении содержания аксиальной паренхимы. В зависимости от степени поражения стволов пожаром в лучевой и аксиальной паренхиме луба меняется содержание крахмала. При сильной степени воздействия пожара, не использованные в ростовых процессах фотоассимиляты стимулируют развитие лучевой и аксиальной паренхимы и накопление в ней крахмала как запасного пула углеводов для ростовых процессов. В конце сезона роста лучевая система сформированных слоев флоэмы всех исследованных деревьев крахмала не содержит. Данные указывают на определенную пластичность и комплексность реакции дерева на такое стрессовое воздействие, как пожар.

Авторы благодарны заведующей лабораторией лесной пирологии ИЛ СО РАН, доктору биологических наук Галине Александровне Ивановой за содействие в проведении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Прокушкин С. Г., Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М. Оценка и прогноз послепожарного состояния лиственницы Гмелина на мерзлотных почвах Средней Сибири // Лесоведение. 2004. № 2. С. 3–11.
- Амосов Г. А. Некоторые закономерности развития лесных низовых пожаров // Возникновение лесных пожаров. М.: Наука, 1964. С. 152–171.
- Антонова Г. Ф., Шебеко В. В. Использование крезилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб.: Изд-во СПб гос. ун-та, 2004. 422 с.
- Иванова Г. А., Иванов А. В. Пожары в сосновых лесах Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 2015. 240 с.
- Иванова Г. А., Жила С. В., Иванов В. А., Ковалева Н. М., Кукавская Е. А. Постпирогенная трансформация основных компонентов сосняков Средней Сибири // Сиб. лесн. журн. 2018. № 3. С. 30–41.
- Косиченко Н. Е., Снегирёва С. Н., Платонов А. Д., Чеботарёв В. В. Повреждение микроструктуры ствола сосны после лесного пожара 2010 года на территории Воронежского учебно-опытного лесхоза // Науч. журн. КубГАУ. 2012. № 78 (04). С. 594–604.
- Косов И. В. Устойчивость хвойных пород к воздействию лесных пожаров: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2006. 135 с.
- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
- Масягина О. В., Прокушкин С. Г., Иванова Г. А. Влияние пожаров на интенсивность дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореал. зоны. 2007. Т. 24. № 1. С. 82–91.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотех. изд-во. 1948. 126 с.
- Платонов А. Д., Курьянова Т. К., Макаров А. В. Распределение влаги по стволу дерева после поражения огнем // Лесотех. журн. 2011. № 3 (3). С. 27–31.
- Платонов А. Д., Снегирева С. Н., Киселева А. В., Топчев А. Н., Мозговой Н. В. Водопоглощение древесины сосны, поврежденной пожаром // Лесотех. журн. 2016. № 4 (24). С. 179–186.
- Погода и климат, 2022. www.pogodaiklimat.ru
- Савченко А. Г. Влияние пожаров на прирост и строение древесины сосны крымской // ИВУЗ. Лесн. журн. 1984. № 3. С. 5–8.
- Снегирева С. Н., Буракова Е. В. Засмоление древесины сосны после пожара // Лесотех. журн. 2013. № 2 (10). С. 83–85.
- Стасова В. В., Зубарева О. Н., Иванова Г. А. Анатомические характеристики луба ствола сосны обыкновенной после лесного пожара // Сиб. лесн. журн. 2015. № 1. С. 74–86.
- Стасова В. В., Зубарева О. Н., Иванова Г. А., Баженова А. Б. Постпирогенные изменения луба ствола сосны обыкновенной // Сиб. лесн. журн. 2020. № 5. С. 14–27.
- Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 230 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. 95–104.
- Судачкова Н. Е., Романова Л. И., Астраханцева Н. В., Новоселова М. В., Косов И. В. Стрессовые реакции

- деревьев сосны обыкновенной на повреждение низовым пожаром // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23. № 5. С. 739–749.
- Судачкова Н. Е., Романова Л. И., Астраханцева Н. В., Новоселова М. В. Термоустойчивость антиоксидантных ферментов в тканях сосны обыкновенной в условиях теплового шока // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 4–14.
- Цветков П. А. О высоте нагара в лиственничниках Эвенкии // Лесоведение. 1994. № 4. С. 90–93.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 1. 229 с. Кн. 2. 230–558 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Ин-т леса АН СССР, 1954. 337 с.
- Alexou M., Dimitrakopoulos A. Early physiological consequences of fire as an abiotic stressor in metabolic source and sink of young Brutian pine (*Pinus brutia* Ten.) // Tree Physiol. 2014. V. 34. Iss. 12. P. 1388–1398.
- Antonova G. F., Stasova V. V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems // Trees. 1993. V. 7. Iss. 4. P. 214–219.
- Antonova G. F., Stasova V. V. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stem // Trees. 1997. V. 11. Iss. 8. P. 462–468.
- Antonova G. F., Stasova V. V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameter and wall thickness of Scots pine tracheids // Sib. lesn. zhurn. (Sib. J. For. Sci.). 2015. N. 2. P. 33–40.
- Arbellay E., Stoffel M., Sutherland E. K., Smith K. T., Falk D. A. Changes in tracheid and ray traits in fire scars of North American conifers and their ecophysiological implications // Ann. Bot. 2014. V. 114. Iss. 2. P. 223–232.
- Bär A., Nardini A., Mayr S. Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* // New Phytol. 2018. V. 217. Iss. 4. P. 1484–1493.
- Bär A., Michaletz S. T., Mayr S. Fire effects on tree physiology // New Phytol. 2019. V. 223. Iss. 4. P. 1728–1741.
- Battipaglia G., Micco de V., Fournier T., Aronne G., Carcaillet C. Isotopic and anatomical signals for interpreting fire-related responses in *Pinus halepensis* // Trees. 2014. V. 28. N. 4. P. 1095–1104.
- Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. Changes in the localization and levels of starch and lipids in cambium and phloem during cambial reactivation by artificial heating of main stems of *Cryptomeria japonica* trees // Ann. Bot. 2010. V. 106. Iss. 6. P. 885–895.
- Dickinson M. B., Johnson E. A. Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality // Can. J. For. Res. 2004. V. 34. N. 3. P. 546–559.
- Feltrin-Partelli R., Smith A. M., Adams H. D., Kolden C. A., Johnson D. M. Short- and long-term effects of fire on stem hydraulics in *Pinus ponderosa* saplings // Plant Cell & Environ. 2020. V. 44. Iss. 308. P. 696–705.
- Feltrin-Partelli R., Smith A. M., Adams H. D., Thompson R. A., Kolden C. A., Yedinak K. M., Johnson D. M. Death from hunger or thirst? Phloem death, rather than xylem hydraulic failure, as a driver of fire-induced conifer mortality // New Phytol. 2022. V. 237. Iss. 4. P. 1154–1163.
- Gamalei Yu. V., Pakhomova M. V., Syutkina A. V. Regulation of assimilate translocation by plasmodesmata: effect of temperature and water stress // Basic and applied research in plasmodesmata biology / Lucas W., Zichron-Yakov (Eds). Israel, 1996. P. 132–134.
- Gričar J., Hafner P., Lavrič M., Ferlan M., Ogrinc N., Krajnc B., Eler K., Vodnik D. Post-fire effects on development of leaves and secondary vascular tissues in *Quercus pubescens* // Tree Physiol. 2020. V. 40. Iss. 6. P. 796–809.
- Kirdyanov A. V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A. A., Prokushkin A. S., Churakova (Sidorova) O. V., Fonti M. V., Büntgen U. Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia // Environ. Res. Lett. 2020. V. 15. N. 3. Article 034061. 12 p.
- Knorre A. A., Siegwolf R. T., Kirdyanov A. V., Saurer M., Churakova (Sidorova) O. V., Prokushkin A. S. Fire as a major factor in dynamics of tree-growth and stable $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ variations in larch in the permafrost zone // Forests. 2022. V. 13. Iss. 5. Article 13050725. 17 p.
- Landsberg J., Richard W. Water relations in tree physiology: where to from here? // Tree Physiol. 2017. V. 37. Iss. 1. P. 18–32.
- Lodge A. G., Dickinson M. B., Kavanagh K. L. Xylem heating increases vulnerability to cavitation in longleaf pine // Environ. Res. Lett. 2018. V. 13. N. 5. Article 055007. 9 p.
- Michaletz S. T., Johnson E. A., Tyree M. T. Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: Cavitation and deformation of xylem in forest fires // New Phytol. 2012. V. 194. Iss. 1. P. 254–263.
- Mundo I. A., González C. V., Stoffel M., Ballesteros-Cánovas J. A., Villalba R. Fire damage to cambium affects localized xylem anatomy and hydraulics: The case of *Nothofagus pumilio* in Patagonia // Amer. J. Bot. 2019. V. 106. Iss. 12. P. 1536–1544.
- Perrakis D. D., Agee J. K. Seasonal fire effects on mixed-conifer forest structure and ponderosa pine resin properties // Can. J. For. Res. 2006. V. 36. N. 1. P. 238–254.
- Salladay R. A., Pittermann J. Using heat plumes to simulate post-fire effects on cambial viability and hydraulic performance in *Sequoia sempervirens* stems // Tree Physiol. 2023. V. 43. Iss. 5. P. 769–780.
- Sauter J. J., Cleve van B. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees // Trees. 1994. V. 8. Iss. 6. P. 297–304.
- Schafer J. L., Breslow B. P., Hohmann M. G., Hoffmann W. A. Relative bark thickness is correlated with tree species distributions along a fire frequency gradient // Fire Ecol. 2015. V. 11. N. 1. P. 74–87.
- Smith K. T., Arbellay E., Falk D. A., Sutherland E. K. Macroanatomy and compartmentalization of recent fire scars in three North American conifers // Can. J. For. Res. 2016. V. 46. N. 4. P. 535–542.
- Sudachkova N. E., Romanova L. I., Astrakhantseva N. V., Novoselova M. V., Kosov I. V. Stress reactions of Scots pine trees to injuring by ground fire // Contemp. Probl. Ecol. 2016. V. 9. Iss. 5. P. 608–616 (Original Rus. text © N. E. Sudachkova, L. I. Romanova, N. V. Astrakhantseva, M. V. Novoselova, I. V. Kosov, 2016, publ. in Sib. ekol. zhurn. 2016. N. 5. P. 739–749).
- West A. G., Nel J. A., Bond W. J., Midgley J. J. Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid post-fire tree mortality // New Phytol. 2016. V. 211. N. 3. P. 828–838.

PHLOEM- AND XYLOGENESIS IN SCOTS PINE STEMS IN THE POST-FIRE PERIOD

G. F. Antonova, V. V. Stasova, A. S. Morozov, S. V. Zhila, O. N. Zubareva

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: antonova_cell@mail.ru, vistasova@mail.ru, MorozovAS@firescience.ru,
getgain@mail.ru, zon@ksc.krasn.ru

The influence of natural ground fire of varying intensity on the growth processes in the stems of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) trees growing in the Krasnoyarsk forest-steppe was studied. The primary reaction is the decrease in the number of cells in the zones responsible for the formation and development of phloem and xylem cells – cambium, growth by expansion, secondary wall thickening – with increasing in the impact degree of the stem by fire. Thermal impact causes the decrease in moisture in the developing layers of phloem and xylem. These changes in the conditions of cell morphogenesis lead to a decrease in the number of cells produced by the cambium towards the phloem and early xylem tracheids. In the post-fire period, the structure of transport routes (width of rays and their content in tissues), which provide the supply of photoassimilates to developing tissues, changes. The width of the rays in the phloem and xylem increases. The content of rays in the xylem also increases with the degree of impact. In the phloem, the content of rays increases with an average degree of stem damage and decreases with an increase in the degree of damage. At the same time, the content of axial parenchyma in the phloem increases. In the radial and axial parenchyma of the inner bark the content of starch, being reserve pool of carbohydrates for growth processes, varies depending on the degree of exposure to fire on the stems. At the end of the growth season, the number of cells in the formed layer of conductive phloem decreases with increasing in the degree of fire damage to the stem. The volume of the ray system (width of ray and their content), on the contrary, increases significantly with increasing fire impact. In the xylem, as a result of fire exposure, fewer early and late tracheids are formed, their sizes decrease, and the amount of biomass accumulated in the cell walls decreases. In October, after the end of growth processes, there is no starch in the radial and axial parenchyma of the inner cortex.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., ground fire, xylem, phloem, structure, cells.

How to cite: Antonova G. F., Stasova V. V., Morozov A. S., Zhila S. V., Zubareva O. N. Phloem- and xylogenesis in Scots pine stems in the post-fire period // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 6. P. 108–118 (in Russian with English abstract and references).