

УДК 581.824.2:630*181.43

ПОСТПИРОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛУБА СТВОЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

В. В. Стасова¹, О. Н. Зубарева¹, Г. А. Иванова¹, А. Б. Баженова²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Институт фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского Федерального университета
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

E-mail: vistasova@mail.ru, zon@ksc.krasn.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru, alinchabio@gmail.com

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

При изучении последствий огневых повреждений деревьев основное внимание уделяется изменениям роста и формирования древесины. Но для дерева существенную роль играют и ткани, расположенные снаружи от камбия – флоэма (луб). Целью данной работы было продолжение изучения анатомического строения и химического состава луба стволов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. с различной степенью повреждения пожарами разной интенсивности. Огневые опыты проводили в сосновых древостоях Нижнего Приангарья Красноярского края в Средней Сибири. Анатомический анализ высечек из стволов экспериментальных и контрольных деревьев осуществляли методами световой микроскопии и гистохимии. Показано, что через 8 лет после низкоинтенсивного и 13 лет после средне- и высокоинтенсивного пожаров толщина луба увеличилась у всех исследованных деревьев, а также в контроле. При этом отмечено снижение числа годичных слоев флоэмы между камбием и перидермой. Количество клеток в радиальном ряду проводящей флоэмы после низкоинтенсивного пожара было одинаково в лубе поврежденных и не поврежденных пожаром (контрольных) деревьев, после среднеинтенсивного снижалось с увеличением степени повреждения комля, после высокоинтенсивного отмечена тенденция их увеличения у деревьев с сильными пожарными повреждениями ствола. Содержание тяжелой паренхимы с увеличением степени повреждения комля увеличивается у деревьев после низкоинтенсивного пожара и уменьшается после пожаров средней и высокой интенсивности. Отмечена тенденция увеличения частоты флоэмных лучей в стволах деревьев с увеличением степени повреждения комля после низкоинтенсивного пожара, после пожаров средней и высокой интенсивности определенных тенденций выделить не удалось. Обнаружено, что распределение и количество крахмала в лучевой и тяжелой паренхиме по толщине луба у всех модельных деревьев одинаково. Выявлена тенденция увеличения накопления каллозы в непроводящей флоэме с увеличением интенсивности теплового воздействия на стволы. Подтверждено, что годичные слои флоэмы, образовавшиеся после пожара, не содержат лигнина.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., лесные пожары, структура годичных приростов флоэмы, каллоза, крахмал, лигнин, Нижнее Приангарье.

DOI: 10.15372/SJFS20200502

ВВЕДЕНИЕ

Лесные пожары являются важным экологическим фактором. Ежегодно выгорают тысячи гектаров леса. Вопрос устойчивости древесных растений, в частности хвойных, к повреждению огнем имеет большое практическое значение. Наиболее фундаментальные исследования по влиянию пожаров на лес проведены И. С. Меле-

ховым (1948). Тогда впервые были проведены анатомические исследования древесины и хвои сосен, выживших после пожаров различной интенсивности в разных типах леса. Изменения физиолого-биохимических характеристик тканей стволов деревьев, ослабленных огнем, обобщены в монографии (Гирс, 1982). Механизмы пирогенного воздействия на образовательную (камбий) и проводящие (ксилема и фло-

эма) ткани стволов деревьев в последние годы изучались многими исследователями (Schmitt, Filip, 2005; Perrakis, Agee, 2006; Lombardero et al., 2006; Michaletz et al., 2012; Arbellay et al., 2014a, b; Alexou, Dimitrakopoulos, 2014; Arbellay et al., 2017; Seifert et al., 2017 и др.). Следует отметить, что основное внимание было обращено на изучение древесины и лишь немногие работы рассматривали послепожарные изменения луба древесных стволов (Косиченко и др., 2012). Вместе с тем луб (флоэма) играет важную роль в растении, обеспечивая нисходящий поток продуктов ассимиляции ко всем тканям и органам дерева, а также участвуя в накоплении и хранении запасных питательных и участвующих в защитных реакциях веществ (Лотова, 1987). От степени повреждения флоэмы ствола при пожаре зависят степень ослабления дерева и его выживаемость в послепожарный период (Гирс, 1982).

Основные изменения в древесных тканях происходят во время нагревания деревьев при прохождении пожара и последующем их остывании. Гибель живых клеток наступает при повышении температуры тканей до 60 °С (Гирс, 1982). Наибольший отпад деревьев после пожаров отмечается в течение первых трех лет (Иванова и др., 2014). У выживших деревьев продолжается процесс восстановления. Заращение пожарных ран на стволах происходит медленно и может продолжаться много лет (Мелехов, 1948).

Ранее нами исследованы изменения луба стволов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. с различной степенью повреждения огнем через

3 и 8 лет после пожаров разной интенсивности (Стасова и др., 2015). Данная работа является продолжением этих исследований. Цель работы – изучение анатомических характеристик флоэмы стволов сосны обыкновенной с различной степенью повреждения комля через 8 и 13 лет после пожаров разной интенсивности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в районе Нижнего Приангарья Красноярского края. Характеристика района исследования приведена в работах (Иванова, 2012; Стасова и др., 2015). В 2002–2007 гг. в рамках российско-американского проекта на этой территории проведена серия экспериментов по моделированию поведения лесных пожаров в сосновых и смешанных сосново-лиственничных насаждениях. Экспериментальные участки были выбраны вблизи пос. Говорково в Невонском лесничестве (табл. 1).

На пробных площадях (ПП) огневые опыты проводили в 2002 г. (участки 1Г и 2Г) и в 2007 г. (5Н). Эксперименты представляли собой контролируемые выжигания, при которых кромка горения распространялась по ветру. На ПП развились низовые пожары различной интенсивности, характеристики которых представлены в табл. 2.

В насаждениях на ПП выбрали модельные деревья с зеленой кроной и с разной степенью повреждения комля (обгар коры комля без повреждения тканей ствола или с небольшими повреждениями (до 1/3 окружности) – «обгар коры»; повреждение коры и древесины у комля

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика насаждений на экспериментальных участках

Номер участка	Тип леса	Ярус	Состав и возраст древостоя	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Густота, деревьев/га	Полнота	Бонитет
1 (1Г)	Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный	I	10 С (90)	25.2	22.1	698	1.0	III
2 (2Г)	Сосняк кустарничково-лишайниково-зеленомошный	I	10 С (90)	26.7	22.7	461	0.8	III
3 (5Н)	Лиственничник разнотравно-зеленомошный	I	3 Лц (150) 5 С (120) 2 Ос + Е, ед. К, Б, П	26.7	23.4	400	1.0	III
		II	3 Е (40) 2 С 2 Лц 2Б 1П + К, ед. Ос	10.2	13.1	1633		

Таблица 2. Характеристика пожаров на экспериментальных участках

Номер участка	Тип леса	Дата пожара	Вид пожара	Интенсивность пожара	Глубина прогорания слоя мхов и подстилки, см
1 (1Г)	Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный	18.06.2002 г.	Низовой	Средняя	5.6 ± 0.20
2 (2Г)	Сосняк кустарничково-лишайниково-зеленомошный	19.06.2002 г.	Низовой с перебросом огня в кроны	Высокая	6.6 ± 0.25
3 (5Н)	Лиственничник разнотравно-зеленомошный	15.07.2007 г.	Низовой	Низкая	1.7 ± 0.1

Примечание. Пожары с интенсивностью до 2000 кВт/м отнесены к низкоинтенсивным, от 2001 до 4000 кВт/м – к среднеинтенсивным и более 4000 кВт/м – к высокоинтенсивным (McRae et al., 2006).

от 1/3 до 1/2 окружности ствола – 1 подсушина; повреждение коры и древесины у комля более чем на 1/2 окружности ствола – 2 подсушины). В качестве контроля выбрали деревья, произраставшие вблизи ПП и не подвергавшиеся действию пожаров. Возраст всех модельных деревьев – 90–100 лет, диаметр на высоте 1.3 м – 22–26 см. В каждой категории 2-3 дерева.

Образцы луба с одних и тех же модельных деревьев взяли в 2009, 2010 и 2015 гг., время отбора по сезону – середина июля.

Для изучения анатомического строения проводящих тканей ствола у модельных деревьев брали высечки из ствола на высоте 1.3 м размером 4 × 4 см, отделяли луб от корки и помещали во флакон с фиксатором, плотно закрывали и сохраняли до анализа. В качестве фиксатора использовали 4 % водный раствор формалина (Паушева, 1974). Поперечные срезы высечек окрашивали водным раствором метиленового синего и заключали в глицерин.

На поперечных срезах высечек определяли: 1) толщину луба от камбия до перидермы и количество годовых слоев флоэмы от камбия до перидермы; 2) число клеток в радиальном ряду в последнем годовом приросте флоэмы (проводящей флоэме); 3) частоту расположения флоэмных лучей в прикамбиальной зоне флоэмы; 4) процентное содержание тяжелой паренхимы в трех последних годовых приростах флоэмы; 5) накопление и распределение в тканях луба запасных веществ (крахмал), а также веществ, появляющихся при повреждении и выполняющих защитную функцию (лигнин и каллоза).

Измерения толщины луба проводили с использованием окуляр-микрометра. Число годовых слоев в лубе определяли по количеству полос осевой паренхимы, учитывая, что в один

год образуется одна полоса (Еремич, 1978). Число клеток в проводящей флоэме подсчитывали на 10 радиальных рядах, выбранных таким образом, чтобы тангентальные размеры ситовидных элементов в ряду были примерно равны и близки к максимальным для данного образца. Частоту лучей определяли как количество лучей на поперечном срезе, пересекающих линейку окуляр-микрометра, приложенную параллельно границам годового слоя в середине его толщины, отнесенное к 1 мм. Для определения удельного объема (процентного содержания) тяжелой паренхимы использован линейный метод (Яценко-Хмелевский, 1954). Все измерения проводили в 3–5 повторностях на 1-2 срезах каждой высечки.

Гистохимические анализы проводили на отдельно приготовленных поперечных срезах. Для выявления лигнина использовали реакцию Визнера (Дженсен, 1965). Для обнаружения каллозы использовали 1 % водный раствор анилинового голубого (Дженсен, 1965; Барыкина и др., 2004). Крахмальные зерна выявляли окрашиванием раствором йода.

Статистическая обработка включала в себя расчет средних арифметических значений и их ошибок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Толщина луба. В 2015 г. толщина луба у контрольных деревьев сосны по трем ПП колебалась от 4.5 до 5.5 мм. По сравнению с данными, полученными 5 лет назад, когда значения колебались в пределах 2.18–2.55 мм, толщина луба увеличилась почти вдвое (рис. 1).

Возможно, это связано с климатическими изменениями, влияющими на условия вегетаци-

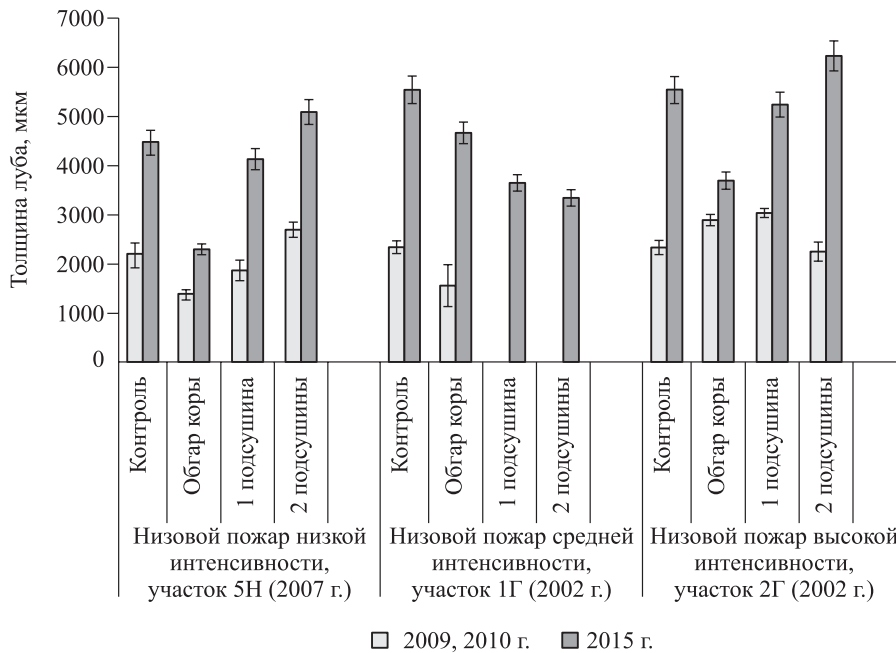


Рис. 1. Толщина луба стволов сосны обыкновенной с разной степенью повреждения (со стороны без нагара) в 2009, 2010 и 2015 гг. Здесь и далее (рис. 1–5) планками обозначены ошибки средних.

онного периода (Второй оценочный доклад..., 2014).

Толщина луба у контрольных деревьев на ПП 5Н, пройденной в 2007 г. низовым пожаром низкой интенсивности, в 2015 г. в среднем составляла 4.5 мм. Минимальную толщину луба имели деревья с обгаром коры 2.3 мм, луб деревьев с одной и двумя подсушинами по толщине не отличался от контроля.

У контрольных деревьев на ПП 1Г, где в 2002 г. интенсивность низового пожара характеризовалась как средняя, толщина луба в среднем составила 5.5 мм. У деревьев с огневыми ранами отмечена тенденция к уменьшению толщины луба по мере увеличения степени повреждения стволов.

На ПП 2Г, где в опыте 2002 г. развился пожар высокой интенсивности, толщина луба у контрольных деревьев в среднем составила 5.5 мм. Минимальная толщина луба наблюдалась у деревьев с обгаром коры. С увеличением размеров пожарных ран на стволах увеличивалась и толщина флоэмных тканей в неповрежденной части стволов.

Толщина луба стволов, поврежденных огнем, обладает высокой изменчивостью, вероятно, зависящей от индивидуальных особенностей дерева. Если дерево ослаблено, то после пожара оно ослабляется еще больше и толщина луба уменьшается. Если же дерево устойчивое и жизнеспособное, то толщина луба увеличи-

вается, что подтверждается в других исследованиях. Наличие нагара на стволах может увеличивать температуру луба днем на солнечной стороне (Цветков, 2006), что может иметь для него негативные последствия (перегревание до сублетальных температур), но при отсутствии избыточной инсоляции подъем температуры луба активизирует камбиальную деятельность (Gricar et al., 2006). Количество живых тканей луба, с одной стороны, характеризует возможности запасаения и синтеза многих необходимых для жизнедеятельности дерева веществ (Лотова, 1987), с другой – считается, что более широкий влажный луб повышает выживаемость ствола при пожарах (Schafer et al., 2015).

Толщина луба, выраженная как число годовичных слоев флоэмы от камбия до перидермы, представлена на рис. 2.

Количество годовичных слоев флоэмы от камбиальной зоны до перидермы в 2015 г. у неповрежденных пожарами деревьев (контроль) составляло в среднем 8–10. Это значительно меньше, чем в 2009 и 2010 гг. (см. рис. 2).

На ПП 5Н в 2015 г. у контрольных деревьев количество годовичных слоев в лубе в среднем составляло 8. Оно было минимальным у деревьев с обгаром коры и максимальным у деревьев с повреждением от 1/3 до 1/2 окружности комля.

На ПП 1Г количество годовичных слоев в лубе как у контрольных, так и у деревьев со слабыми и средними повреждениями комля составляло в

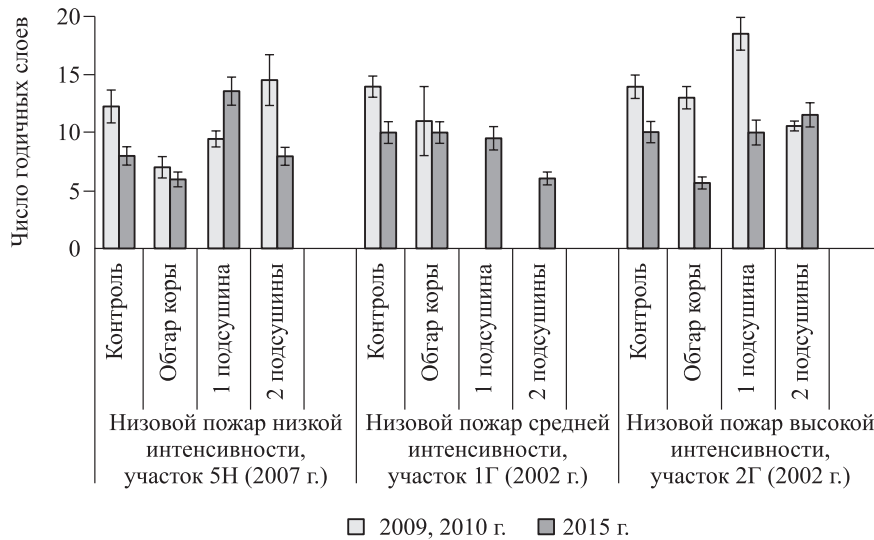


Рис. 2. Число годичных слоев в лубе сосны с разной степенью повреждения ствола (на стороне без нагара).

среднем 10, у деревьев с прогарами коры и древесины более половины окружности ствола оно существенно меньше – 6.

На ПП 2Г количество годичных слоев в лубе деревьев с одной и двумя подсушинами в комлевой части не отличалось от контроля, но у деревьев с обгаром коры уменьшилось почти вдвое.

По сравнению с данными 2009 и 2010 гг. почти во всех случаях количество слоев флоэмы уменьшалось. В сочетании с увеличением толщины луба (см. рис. 1) это может указывать на формирование более широких годичных слоев. У луба, исследованного в 2009 и 2010 гг., отмечено сильное сплющивание флоэмных слоев,

образованных до пожара (Стасова и др., 2015). За прошедшие до 2015 г. 5 лет эти годичные слои оказались почти полностью «отрезаны» вновь сформированными перидермами и перешли в область ритидома.

Толщина проводящей флоэмы. Проводящая флоэма у хвойных составляет 1-2 последних, образованных камбием годичных слоя. Ширина проводящей флоэмы изменяется по сезону. В середине июля проводящий слой представляет собой почти весь годичный прирост флоэмы текущего года (Астраханцева, Антонова, 2011).

Количество клеток в радиальном ряду в слое проводящей флоэмы у контрольных деревьев по всем ПП в среднем составило 11.6–11.7 (рис. 3).

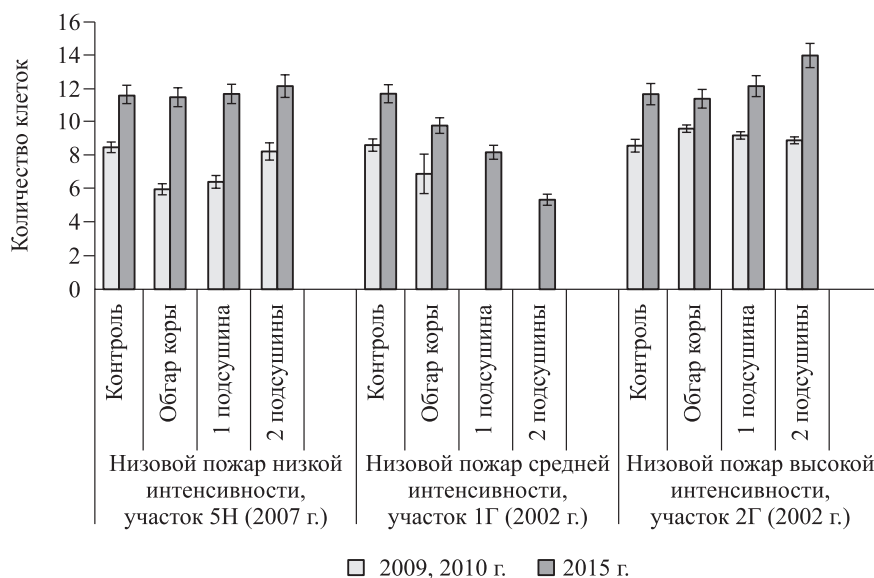


Рис. 3. Количество клеток в радиальном ряду в проводящей флоэме в лубе сосны обыкновенной с разной степенью повреждения ствола.

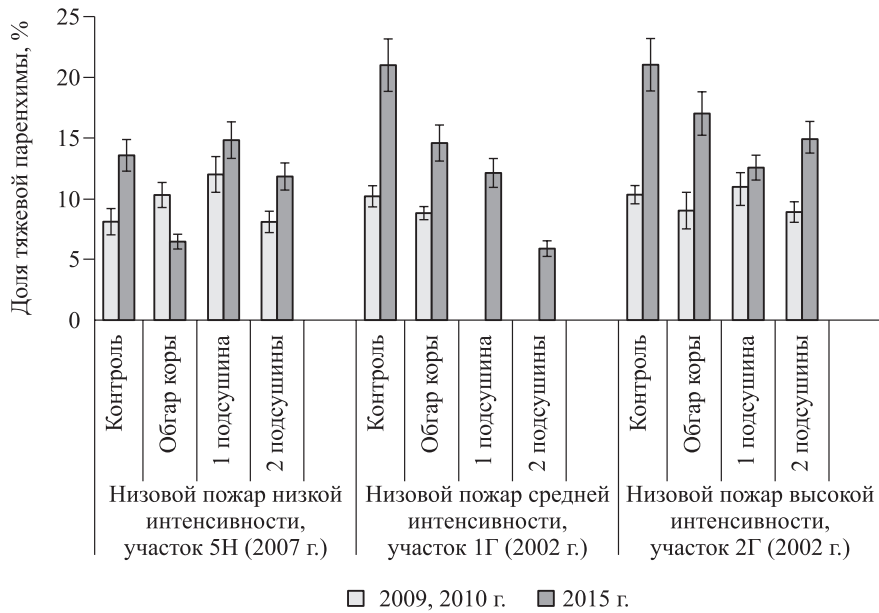


Рис. 4. Процентное содержание тяжелой паренхимы в лубе сосны с разной степенью повреждения ствола.

На участке (ПП 5Н), пройденном низкоинтенсивным низовым пожаром в 2007 г., ширина слоя проводящей флоэмы через 8 лет после пожара не зависела от степени огневого повреждения стволов и не отличалась от контроля.

На ПП 1Г спустя 13 лет после низового пожара средней интенсивности число клеток в проводящей флоэме уменьшалось при увеличении площади повреждения комля ствола.

На ПП 2Г (пожар высокой интенсивности) толщина слоя проводящей флоэмы у контрольных и поврежденных пожаром деревьев не различалась и слабо увеличивалась только у деревьев с наибольшими повреждениями комля.

В целом в 2015 г. при сравнении с данными 2009 и 2010 гг. можно отметить существенное увеличение ширины последнего сформированного слоя флоэмы, представляющего собой зону проводящей флоэмы. Это увеличение, наблюдавшееся также у контрольных деревьев, вероятно, связано с изменением какого-либо фактора, общего для всех ПП, например климатического. Увеличение годичных приростов флоэмы привело к увеличению толщины живой части коры и, как следствие, к уменьшению количества в ней годичных слоев. Уменьшение прироста древесины в год пожара и в следующий за ним вегетационный период отмечалось неоднократно. В дальнейшем приросты древесины увеличиваются в течение нескольких (до 10) лет (Мелехов, 1948; Косиченко и др., 2012; Arbella et al., 2017). Приросты флоэмы

также должны увеличиваться, поскольку эти ткани взаимосвязаны.

Процентное содержание тяжелой паренхимы в трех последних годичных слоях флоэмы. Тяжевая (осевая, аксиальная) паренхима во флоэме сосен может располагаться диффузно или в виде сплошных и прерывистых тангентальных полос. Обычно в годичном слое присутствует одна полоса аксиальной паренхимы (Murmanis, Sach, 1969; Evert, 1977; Еремин, 1978). В клетках разных типов тяжелой паренхимы содержатся запасные вещества (крахмал), а также вещества фенольной и терпеноидной природы, кристаллы оксалата кальция (Лотова, 1987).

Содержание тяжелой паренхимы определяли в трех последних образовавшихся годичных слоях, примыкающих к камбиальной зоне (рис. 4).

Низовой пожар низкой интенсивности (ПП 5Н) оказал неоднозначное влияние на содержание паренхимных клеток во флоэме. Через 8 лет после пожара у деревьев с обгаром коры этот показатель уменьшился до 6.4 %, у деревьев с одной и двумя подсушинами не отличался от контроля. Ранее полученные результаты (через 2 и 3 года после пожара – в 2009 и 2010 гг.) демонстрировали противоположную картину (Стасова и др., 2015).

Следует отметить, что для деревьев с обгаром коры характерно резкое увеличение годичных приростов флоэмы по сравнению с ранним послепожарным периодом (см. рис. 3). Учитывая небольшую толщину луба у этих деревьев по

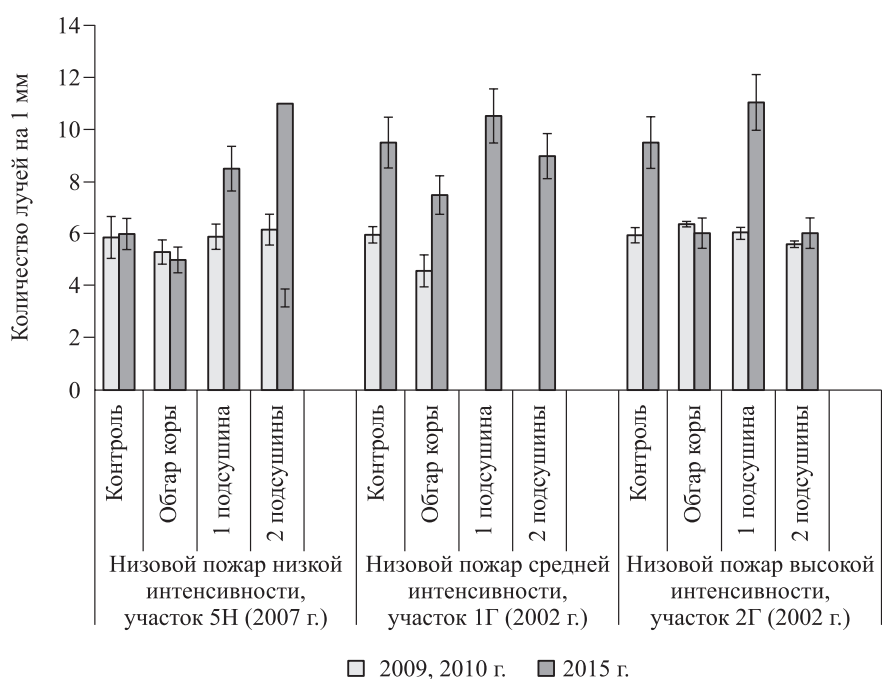


Рис. 5. Количество лучей в проводящей флоэме в лубе сосен с разной степенью повреждения ствола.

сравнению с таковой у деревьев других групп, можно предположить меньшее поперечное сжатие флоэмных элементов в непроводящей зоне луба. При измерениях объемный процент тяжелой паренхимы в таких слоях будет ниже, чем в тех, где ситовидные клетки более деформированы в поперечном направлении.

Через 13 лет после низового пожара средней интенсивности на ПП 1Г отмечено последовательное уменьшение среднего количества паренхимы в лубе по мере увеличения поражения ствола деревьев огнем (см. рис. 4).

На участке 2Г последствия пожара высокой интенсивности выражались в уменьшении содержания тяжелой паренхимы при наличии на стволе обгара коры и одной пожарной подсушины и увеличении – в случае образования двух подсушин. У неповрежденных деревьев значение этого показателя составило в среднем 21 %.

По сравнению с данными 2009 и 2010 гг. наблюдения 2015 г. показали, что содержание тяжелой паренхимы в лубе как контрольных, так и поврежденных пожаром сосен увеличилось. Причинами такого явления может быть увеличение ширины приростов флоэмы – в таких случаях полосы аксиальной паренхимы становятся более широкими (Еремин, Чавчавадзе, 2015).

Частота расположения лучей в проводящей флоэме. На рис. 5 представлены данные о количестве лучей в проводящей флоэме.

В целом частота расположения лучей колебалась от 4 до 11 на 1 мм. На ПП 5Н частота лучей во флоэме стволов существенно возрастала с увеличением степени повреждения комля деревьев. В предыдущий период наблюдений (2009, 2010 гг.) такие различия не отмечены.

На ПП 1Г частота лучей в проводящей флоэме деревьев не отличалась от контроля, за исключением деревьев с обгаром коры.

На ПП 2Г частота лучей у контрольных деревьев в среднем составляла 9.5, у деревьев с огневыми повреждениями она варьировала без связи с площадью повреждения комля.

Таким образом, не удалось проследить определенных тенденций в количестве лучей в зависимости от степени повреждения дерева. Ранее также отмечалось, что частота флоэмных лучей изменяется, не проявляя каких-либо определенных тенденций, отражая индивидуальные особенности деревьев и различия в степени их повреждения (Стасова и др., 2015). С течением времени индивидуальные различия деревьев усилились, особенно когда стволы были сильно повреждены огнем.

Содержание запасных веществ (крахмала) в лубе сосны. Непроводящая флоэма осевых органов содержит значительное количество запасного крахмала, заполняющего клетки лучевой и тяжелой паренхимы (Лотова, 1987).

Как показали наши наблюдения, во всех исследованных образцах луба распределение

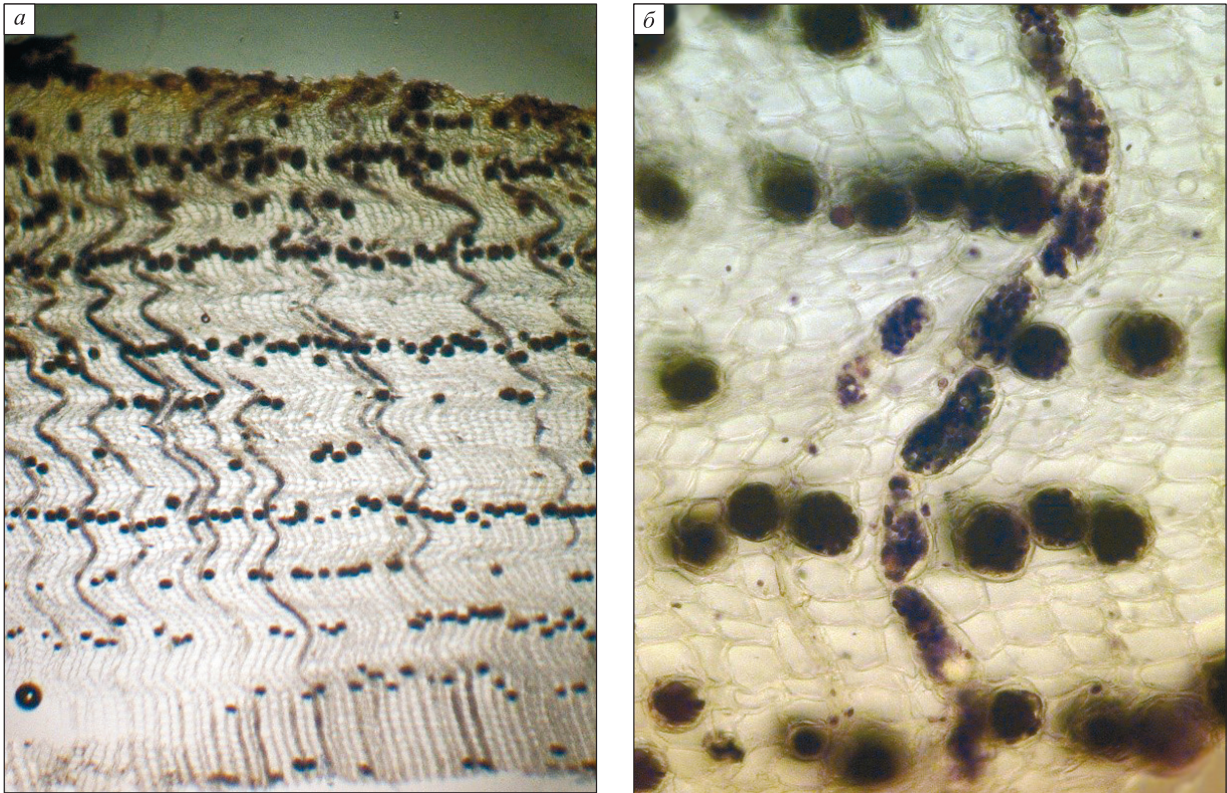


Рис. 6. Распределение крахмала на срезе (а) и крахмальные зерна в клетках лучевой и тяжевой паренхимы (б).

крахмала в лучевой и тяжевой паренхиме по толщине луба одинаково. Глазомерная (балльная) оценка его количества в клетках не выявила существенных различий между тканями сосен с различной степенью повреждения ствола, а также контролем.

Осевая паренхима в проводящей зоне флоэмы стволов всех исследованных деревьев крахмальных зерен не содержала. Немногочисленные крахмальные зерна появлялись в паренхиме сразу за проводящей флоэмой. В следующих годичных слоях содержание крахмала в клетках тяжевой паренхимы быстро увеличивалось и достигало максимума вблизи перидермы. При этом увеличивался и размер крахмальных зерен (рис. 6).

Лучевая паренхима, напротив, содержала крахмал в проводящей зоне флоэмы, но количество его было невелико и зерна мелкие. В непроводящей зоне флоэмы количество и размер крахмальных зерен быстро увеличивались и некоторое время оставались постоянными. Вблизи перидермы лучи содержали наибольшее количество крахмальных зерен, почти полностью заполняющих полости клеток. В этой зоне отмечены и наибольшие размеры зерен. Такое распределение крахмала по толщине луба характерно для здоровых деревьев сосны (Лотова, 1987).

Максимальное содержание крахмала наблюдалось около перидермы, если там не выявлялось присутствие лигнина. Если же лигнин обнаруживался, то содержание крахмала оказывалось меньше, чем в более глубоких слоях.

Таким образом, принимая во внимание увеличение толщины живых тканей коры, а также тяжевой и лучевой паренхимы в послепожарный период, можно заключить, что общее количество запасных (крахмала) и защитных веществ в лубе стволов за исследованный период возросло. Г. И. Гирс (1982) отмечала, что восстановление синтеза биополимеров в лубе свидетельствует об отсутствии серьезных нарушений обмена веществ и повышении устойчивости деревьев к различным неблагоприятным факторам.

Содержание каллозы в лубе сосны. Каллоза обычно обнаруживается на границе проводящей и непроводящей флоэмы. Отложения каллозы на ситовидных пластинках блокируют транспорт ассимилятов по ситовидным клеткам. В ситовидных клетках могут наблюдаться крупные каллозные тела, почти заполняющие просвет клеток, и тонкие каллозные пластинки, закрывающие ситовидные поля (Гамалей, 1981).

На ПП 5Н у контрольных деревьев каллоза обнаруживалась в слое поздней флоэмы 2-го годичного слоя от камбия в виде пластинок на

ситовидных полях и некрупных округлых тел в полостях ситовидных клеток. У деревьев с обгаром коры содержание каллозы невелико: тонкие каллозные пластинки на ситовидных полях во 2-м годичном слое от камбия и некрупные каллозные тела в слоях второго и третьего годов (в основном второго). С увеличением площади повреждения комля у деревьев отмечено увеличение содержания каллозы и появление каллозных тел в 3-м и 4-м слоях от камбия (рис. 7, а).

Через 13 лет после пожара средней интенсивности (ПП 1Г) в лубе поврежденных деревьев наблюдался уже отмеченный у деревьев на ПП 5Н характер распределения каллозы во флоэме, но глазомерно количество отложений было больше. Так, у деревьев с двумя подсушинами каллозные отложения были видны на ситовидных полях радиальных стенок флоэмных клеток не только 2, 3, но и 4-го годичных слоев от камбия, а крупные каллозные тела располагались не только на границе проводящей и непроводящей флоэмы, но и в четырех последующих годичных слоях (рис. 7, б).

На ПП 2Г, пройденной высокоинтенсивным пожаром, флоэма поврежденных деревьев содержала большое количество каллозы. Ситовидные поля клеток на границе проводящей и непроводящей флоэмы и во 2-м годичном слое от камбия были сплошь покрыты довольно толстыми пластинками полимера. Крупные каллозные тела, заполняющие просвет клеток, обнаруживались в большом количестве на границе проводящей и непроводящей флоэмы, а также в последующих 4-м и 5-м годичных слоях. При повреждениях комля более 1/2 окружности в непроводящей флоэме ствола каллозные тела в полостях ситовидных клеток обнаруживались в небольшом количестве по всей толщине луба (рис. 7, в).

Таким образом, несмотря на давность термического повреждения, сохраняется тенденция к увеличению накопления каллозы в непроводящей флоэме с увеличением интенсивности пожарного воздействия на стволы сосны обыкновенной. В ходе нормального онтогенеза флоэмной ткани отложение каллозы происходит при потере ситовидными клетками проводящей функции на границе проводящей и непроводящей зон. При патологиях, вызванных биотическими (патогены) или абиотическими (повреждения) факторами, быстрый синтез каллозы обеспечивает блокирование поврежденных участков флоэмы и сохранение функций остальной части проводящей системы (Гамалей, 1981).

Кроме того, каллоза наряду с крахмалом может синтезироваться при избытке углеводов во флоэмном соке для поддержания концентрационного градиента сахарозы (Мощенская и др., 2019). При термических повреждениях стволов во время пожаров некоторая часть флоэмы погибает, при этом возрастает нагрузка на оставшуюся часть. Площадь повреждения живых тканей под внешне целой корой гораздо больше, чем видимые повреждения (Мелехов, 1948; Гирс, 1982), особенно при пожарах высокой интенсивности. Поэтому до восстановления камбия на пораженных участках русло нисходящего транспорта сужено и интенсивность нисходящего тока существенно увеличена. Возможно, именно высокой концентрацией сахаров в проводящей зоне объясняется накопление каллозных отложений во флоэме деревьев при увеличении степени видимого термического поражения комля ствола.

Содержание лигнина в лубе сосны. Появление лигнина в лубе сосны связано с развитием защитной реакции на повреждение, в норме луб сосны лигнина не содержит (Evert, 1977).

У контрольных деревьев на ПП 5Н лигнина не обнаружено. У поврежденных деревьев годичные слои флоэмы, сформировавшиеся после пожара, не содержат лигнина. Лигнин обнаруживается на периферии луба в тех слоях, которые образовались до пожара и сохранились вблизи перидермы. Лигнин выявлялся в клеточных стенках сплюснутых ситовидных элементов и соседних с ними клеток аксиальной паренхимы, лежащих более или менее крупными группами (рис. 8).

Ранее было показано, что по числу годичных приростов флоэмы, не содержащих лигнин, можно определить, сколько лет назад случился пожар (Стасова и др., 2015).

На ПП 1Г и 2Г у контрольных и поврежденных пожаром деревьев лигнин выявлялся в виде единичных окрашенных групп клеток вблизи перидермы.

На ПП 1Г и 2Г огневые опыты проводились 13 лет назад. Учитывая, что измеренная толщина коры в стволах деревьев составила 10-11 лет, можно заключить, что луб деревьев на этих ПП содержит только ткани, сформированные после пожара. Поврежденные пожаром и лигнифицированные слои луба находятся за перидермой, в ритидоме. Обнаруженный на периферии луба лигнин может принадлежать тканям, образованным до пожара и поврежденным тепловым воздействием.

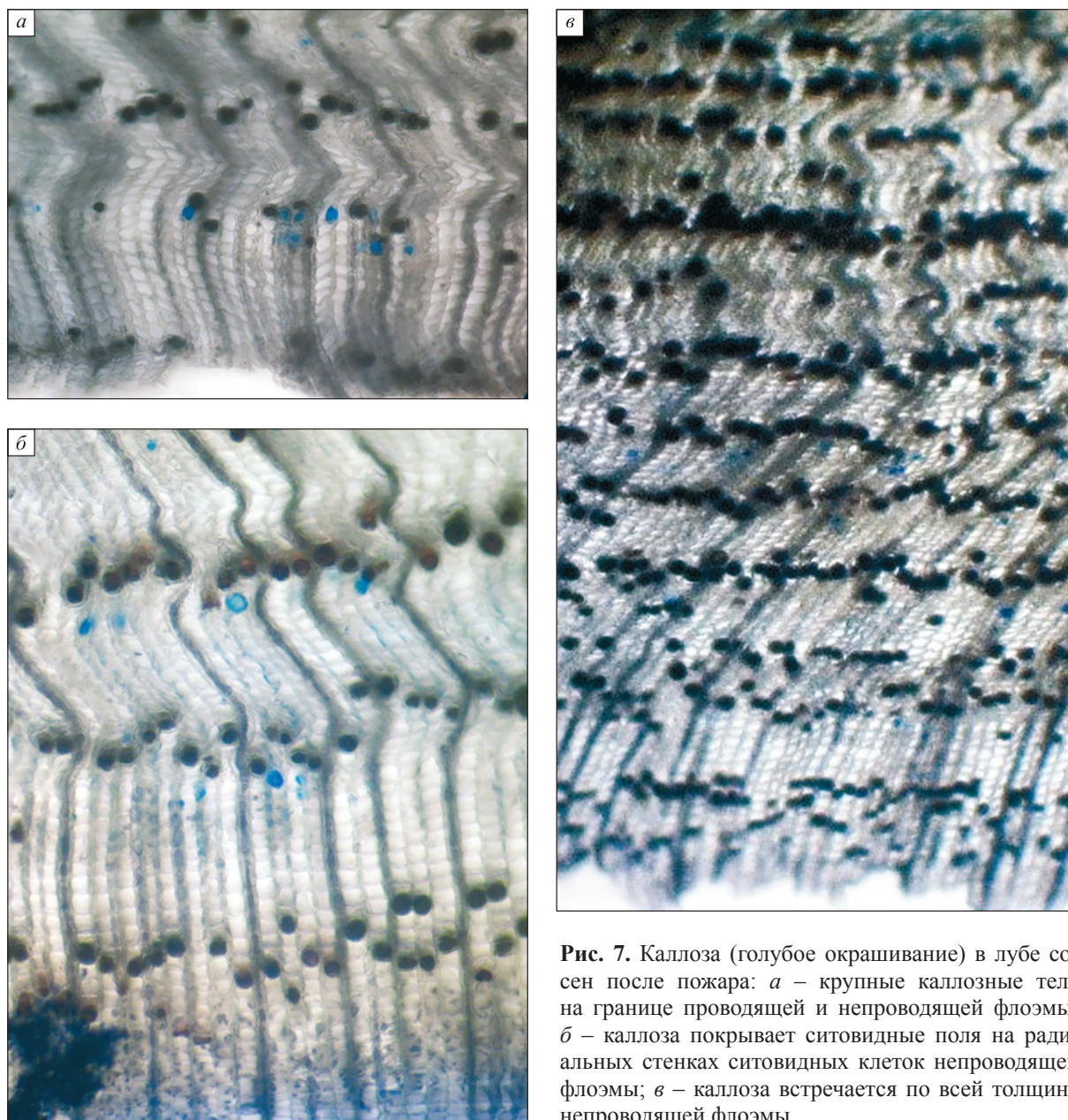


Рис. 7. Каллоза (голубое окрашивание) в лубе сосен после пожара: *а* – крупные каллозные тела на границе проводящей и непроводящей флоэмы; *б* – каллоза покрывает ситовидные поля на радиальных стенках ситовидных клеток непроводящей флоэмы; *в* – каллоза встречается по всей толщине непроводящей флоэмы.

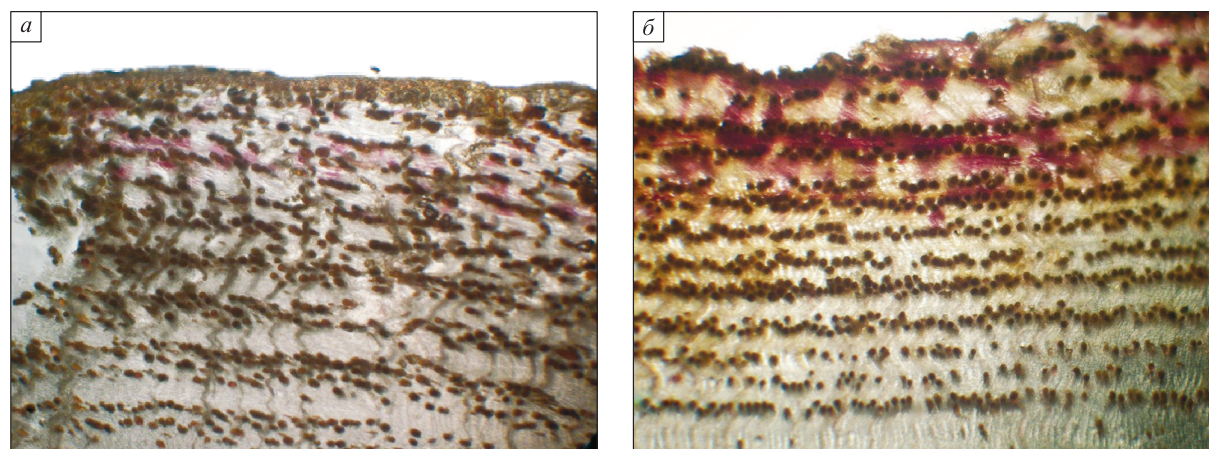


Рис. 8. Умеренное (*а*) и высокое (*б*) содержание лигнина (малиновое окрашивание) в лубе сосен через 8 лет после пожара.

Таким образом, через 8 лет после низкоинтенсивного низового пожара структура и приросты вновь образованного луба на высоте 1.3 м восстанавливаются у всех деревьев вне зависимости от степени термического повреждения комля. Пожары низкой интенсивности оказывают наименьшее воздействие на древостой (Мелехов, 1948). Отпад деревьев не превышает 8 %, за 3–5 лет восстанавливаются напочвенный покров и свойства почвы (Иванова и др., 2014). При пожарах средней интенсивности отпад деревьев составляет около 14 %. Низовые пожары высокой интенсивности вызывают гибель 71–89 % от числа живых деревьев до пожара, полностью повреждается живой напочвенный покров, почва минерализуется (Иванова и др., 2014). Восстановление компонентов биоценоза после высокоинтенсивного низового пожара занимает десятки лет (Иванова и др., 2014). Тем не менее луб выживших деревьев через 13 лет после пожаров приобретает структуру и химический состав, характерные для здоровых деревьев: увеличиваются годовые приросты, содержание и распределение крахмала соответствуют норме, не выявляется присутствие лигнина в оболочках ситовидных клеток, но сохраняется повышенное накопление каллозы в непроводящей флоэме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сосна считается породой, устойчивой к низовым пожарам, но воздействие огня сказывается на жизнедеятельности оставшихся живых деревьев. Максимальные повреждения во время низовых пожаров получают наиболее физиологически активные ткани стволов деревьев, которые непосредственно подвержены воздействию огня – луб и прикамбиальная зона. Восстановление этих тканей жизненно важно для деревьев, поэтому были изучены изменения луба ствола сосны, происходящие на протяжении 8–13 лет после низовых пожаров разной интенсивности.

Установлено, что толщина луба в стволах сосен после пожаров возрастает у всех исследованных деревьев, а также в контроле, при этом количество годовых слоев в лубе существенно уменьшается, а количество клеток в них возрастает.

Влияние пожаров на содержание паренхимы в лубе стволов сосны неоднозначно. За пятилетний интервал между наблюдениями количество тяжелой и лучевой паренхимы увеличилось у большинства модельных деревьев.

Выявлено, что содержание запасных веществ (крахмала) в лубе сосен с различной степенью повреждения ствола одинаково и не отличается от их количества у контрольных деревьев.

Несмотря на давность термического повреждения, сохраняется тенденция к увеличению накопления каллозы в непроводящей флоэме с увеличением интенсивности пожарного воздействия на стволы сосны обыкновенной.

Лигнин обнаруживается на периферии луба в тех слоях, которые образовались до пожара и сохранились вблизи перидермы. Годичные слои флоэмы, сформировавшиеся после пожара, лигнина не содержат.

Таким образом, через 8–13 лет после низовых пожаров в стволах сосен постепенно восстанавливаются нормальное строение и химический состав флоэмной ткани.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Астраханцева Н. В., Антонова Г. Ф.* Морфологические изменения в структуре ксилемы и флоэмы в стволах деревьев сосны обыкновенной разной скорости роста // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: мат-лы Междунар. конф. Петрозаводск, 20–24 июня 2001 г. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2011. С. 16–21 [*Astrakhanseva N. V., Antonova G. F.* Morfologicheskie izmeneniya v strukture ksilemy i floemy v stvolakh derev'ev sosny obyknovennoy raznoy skorosti rosta (Morphological changes in the structure of xylem and phloem in the stems of Scots pine trees with different rates growth) // *Strukturnye i funktsionalnye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredi: mat-ly Mezhdunar. konf. Petrozavodsk, 20–24 iyunya 2001 g.* (Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors: Proc. Int. Conf. Petrozavodsk, 20–24 June 2001). Petrozavodsk: Karel. Sci. Center Rus. Acad. Sci., 2011. P. 16–21 (in Russian with English abstract)].
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. М.* Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с. [*Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhaliylova Kh. Kh., Il'ina G. M., Chubatova N. M.* Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody (Handbook of botanical microtechnology. Basics and methods). Moscow: Moscow St. Univ. Publ., 2004. 312 p. (in Russian)].
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет, 2014. 58 с. [*Vtoroy otsenochny doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii. Obshee rezyume* (The second

- assessment report of Roshydromet on climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation. General summary). Moscow: Rosgidromet, 2014. 58 p. (in Russian)].
- Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. 1. Ситовидные элементы // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1081–1096 [Gamaley Yu. V. Struktura i razvitiye kletok floemy. 1. Sitovidnyye elementy (The structure and development of phloem cells. 1. Sieve elements) // Botan. zhurn. (Bot. J.). 1981. V. 66. N. 8. P. 1081–1096 (in Russian with English summary)].
- Гирс Г. И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 255 с. [Girs G. I. Fiziologiya oslablennogo dereva (Physiology of a weakened tree). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1982. 255 p. (in Russian)].
- Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 337 с. [Dzhensen U. A. Botanicheskaya gistokhimiya (Botanical histochemistry). Moscow: Mir, 1965. 337 p. (in Russian)].
- Еремин В. М. Анатомия коры видов рода *Pinus* Советского Союза // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 649–663 [Eremin V. M. Anatomiya kory vidov roda *Pinus* Sovetskogo Soyuza (Anatomy of bark of species of the genus *Pinus* of the Soviet Union) // Botan. zhurn. (Bot. J.). 1978. V. 63. N. 5. P. 649–663 (in Russian with English summary)].
- Еремин В. М., Чавчавадзе Е. С. Анатомия вегетативных органов сосновых (*Pinaceae* Lindl.). Брест: Полиграфика, 2015. 691 с. [Eremin V. M., Chavchavadze E. S. Anatomiya vegetativnykh organov sosnovykh (*Pinaceae* Lindl.) (Anatomy of vegetative organs of pine family (*Pinaceae* Lindl.)). Brest: Poligrafika, 2015. 691 p. (in Russian)].
- Иванова Г. А. Мониторинг воздействия пожаров на компоненты экосистемы сосняков Средней Сибири // Мат-лы Междунар. науч. конф. «Дистанционные методы зондирования Земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология». Т. 2. Новосибирск: СГГА, 2012. С. 72–77 [Ivanova G. A. Monitoring vozdeystviya pozharov na komponenty ekosistemy sosnyakov Sredney Sibiri (Monitoring the effects of fires on the components of pine ecosystems of Central Siberia) // Mat-ly Mezhdunar. nauch. konf. «Distantsionnye metody zondirovaniya Zemli i fotogrammetriya, monitoring okruzhayushchey sredy, geoekologiya» (Proc. Int. Sci. Conf. «Earth Remote Sensing Methods and Photogrammetry, Environmental Monitoring, Geoecology»). V. 2). Novosibirsk: Sib. St. Geodesy Acad., 2012. P. 72–77 (in Russian with English abstract)].
- Иванова Г. А., Конард С. Г., Макрае Д. Д., Безкоровайная И. Н., Богородская А. В., Жила С. В., Иванов В. А., Ковалева Н. М., Краснощекова Е. Н., Кукавская Е. А., Орешков Д. Н., Перевозникова В. Д., Самсонов Ю. Н., Сорокин Н. Д., Тарасов П. А., Цветков П. А., Шишикин А. С. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2014. 232 с. [Ivanova G. A., Konard S. G., Makrae D. D., Bezkorovaynaya I. N., Bogorodskaya A. V., Zhila S. V., Ivanov V. A., Kovaleva N. M., Krasnoshchekova E. N., Kukavskaya E. A., Oreshkov D. N., Perevznikova V. D., Samsonov Yu. N., Sorokin N. D., Tarasov P. A., Tsvetkov P. A., Shishikin A. S. Vozdeystvie pozharov na komponenty ekosistemy srednetayezhnykh sosnyakov Sibiri (The effect of fires on the ecosystem components of the middle taiga pine forests of Siberia). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 2014. 232 p. (in Russian)].
- Косиченко Н. Е., Снегирева С. Н., Платонов А. Д., Чеботарев В. В. Повреждение микроструктуры ствола сосны после лесного пожара 2010 г. на территории Воронежского учебно-опытного лесхоза // Политемат. сетевой электрон. науч. журн. Кубанск. гос. агр. ун-та. 2012. № 78 (04). С. 206–216 [Kosichenko N. E., Snegireva S. N., Platonov A. D., Chebotarev V. V. Povrezhdenie mikrostruktury stvola sosny posle lesnogo pozhara 2010 g. na territorii Voronezhskogo uchebno-opytного leskhoza (Damage to pine trunk microstructure after the forest fire in the year 2010 at the territory of Voronezh experimental training forestry) // Politemat. setevoy elektron. nauch. zhurn. Kuban. gos. agr. un-ta. 2012. N. 78 (04). P. 206–216 (in Russian with English abstract)].
- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 150 с. [Lotova L. I. Anatomiya kory khvoynykh (Anatomy of coniferous bark). Moscow: Nauka, 1987. 150 p. (in Russian)].
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотех. изд-во, 1948. 127 с. [Melekhov I. S. Vliyanie pozharov na les (Influence of fires on forests). Moscow; Leningrad: Gos. lesotekh. izd-vo (State For. Engineer. Publ.), 1948. 127 p. (in Russian)].
- Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М. Роль сахарозсинтазы в акцепторных органах древесных растений // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 1. С. 13–25 [Moshchenskaya Y. L., Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M. Rol' sakharozosintazy v aktseptornykh organakh drevesnykh rasteniy (The role of sucrose synthase in sink organs of woody plants) // Fiziol. rast. (Plant Physiol.). 2019. V. 66. N. 1. P. 13–25 (in Russian with English abstract)].
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений (для агр. спец.). М.: Колос, 1974. 288 с. [Pausheva Z. P. Praktikum po tsitologii rasteniy (dlya agr. spets.) (Manual on plant cytology: for agricultural specialties)). Moscow: Kolos, 1974. 288 p. (in Russian)].
- 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 [Stasova V. V., Zubareva O. N., Ivanova G. A. Anatomicheskie kharakteristiki luba stvola sosny obyknovennoy posle lesnogo pozhara (Anatomical features of the Scots pine stem phloem after forest fire) // Sib. lesn. zhurn. (Sib. J. For. Sci.). 2015. N. 1. P. 74–86 (in Russian with English abstract)].
- Цветков П. А. Нагар как диагностический признак // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. 23. № 3. С. 132–137 [Tsvetkov P. A. Nagar kak diagnosticheskiy priznak (Char as a fire descriptor) // Khvoynye boreal'noy zony (Conifers of the boreal zone). 2006. V. 23. N. 3. P. 132–137 (in Russian with English abstract)].
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 338 с. [Yatsenko-Khmelevskiy A. A. Osnovy i metody anatomicheskogo issledovaniya drevesiny (Bases and methods of anatomical study of wood). Moscow;

- Leningrad: USSR Acad. Sci. Publ., 1954. 338 p. (in Russian)].
- Alexou M., Dimitrakopoulos A. P. 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.
- Arbellay E., Daniels L. D., Mansfield S. D., Chang A. S. Cambial injury in lodgepole pine (*Pinus contorta*): mountain pine beetle vs fire // *Tree Physiol.* 2017. V. 37. Iss. 17. P. 1611–1621.
- 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.* 2014a. V. 114. N. 2. P. 223–232.
- Arbellay E., Stoffel M., Sutherland E. K., Smith K. T., Falk D. A. Resin duct size and density as ecophysiological traits in fire scars of *Pseudotsuga menziesii* and *Larix occidentalis* // *Ann. Bot.* 2014b. V. 114. N. 5. P. 973–980.
- Evert R. F. Phloem structure and histochemistry // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1977. V. 28. P. 199–222.
- Gricar J., Zupancic M., Cufar K., Koch G., Schmitt U., Oven P. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*) // *Ann. Bot.* 2006. V. 97. N. 6. P. 943–951.
- Lombardero M. J., Ayres M. P., Ayres B. D. Effects of fire and mechanical wounding on *Pinus resinosa* resin defenses, beetle attacks, and pathogens // *For. Ecol. Manag.* 2006. V. 225. P. 349–358.
- McRae D. J., Conard S. G., Ivanova G. A., Sukhinin A. I., Baker S. P., Samsonov Y. N., Blake T. W., Ivanov V. A., Ivanov A. V., Churkina T. V., Hao W. M., Koutzenogij K. P., Kovaleva N. M. Variability of fire behavior, fire effects, and emissions in Scotch pine forests of central Siberia // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change.* 2006. V. 11. N. 1. P. 45–74.
- 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. N. 1. P. 254–263.
- Murmanis L., Sach I. B. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. // *Wood Sci. Technol.* 1969. V. 3. N. 3. P. 177–193.
- Moshchenskaya Y. L., Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M. The role of sucrose synthase in sink organs of woody plants // *Rus. J. Plant Physiol.* 2019. V. 66. N. 1. P. 10–21 (Original Rus. text © Y. L. Moshchenskaya, N. A. Galibina, L. L. Novitskaya, K. M. Nikerova, 2019, publ. in *Fiziologiya rasteniy.* 2019. V. 66. N. 1. P. 13–25).
- 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. P. 238–254.
- 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. Iss. 1. P. 74–87.
- Schmitt C. L., Filip G. M. Understanding and defining mortality in western conifers. R6-FHP-1-05, USDA For. Serv., Pacific Northwest Region, Portland, OR, 2005. 17 p.
- Seifer T., Meincken M., Odhiambo B. O. The effect of surface fire on tree ring growth of *Pinus radiata* trees // *Ann. For. Sci.* 2017. V. 74. P. 34.

POSTFIRE CHANGES OF INNER BARK IN SCOTS PINE STEMS

V. V. Stasova¹, O. N. Zubareva¹, G. A. Ivanova¹, A. B. Bazhenova²

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Science, Siberian Branch
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Siberian Federal University, School of Fundamental Biology and Biotechnology
Svobodnyy pr., 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: vistasova@mail.ru, zon@ksc.krasn.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru, alinchabio@gmail.com

In studies of tree fire damages, attention is usually paid to growth and development of wood (xylem). But for tree vitality a very important role belongs to the tissues outside the cambium – phloem (inner bark). The object of this work was to continue the study of anatomical features and chemical composition of inner bark of Scots pine *Pinus sylvestris* L. stems with different fire scars after prescribed fires of different intensity. The fire experiments were carried out in pine stands in Lower Angara river region of the Angara provenance, Krasnoyarsk Krai, Central Siberia. Anatomic analyses of stem cores of experimental and control trees were carried out by the methods of light microscopy and histochemistry. It was shown that eight years after the low-intensity and 13 years after the medium- and high-intensity fires, the thickness of inner bark increased in all the studied trees, as well as in the control. Moreover, a decrease in the number of annual phloem layers between the cambium and periderm was noted. The number of cells in the radial row of the conducting phloem after a low-intensity fire was almost the same in inner bark of trees damaged by fire and not damaged (control), after a medium-intensity fire, it decreased with an increase of fire scars square, after a high-intensity fire a tendency to increase in trees with severe fire damage was noted. The content of axial parenchyma was found to increase with increase of stem fire damage in trees after a low-intensity fire and decreased after fires of medium and high intensity. There was a tendency to an increase in the frequency of phloem rays in tree trunks with an increase of stem fire damage after a low-intensity fire; after medium-high and high-intensity fires any trends could not be identified. Distribution and amount of starch in the ray and axial parenchyma in the inner bark of all model trees was found to be almost the same. A tendency to increase the accumulation of callose in non-conductive phloem with an increase in the intensity of fire impact to the trunks was revealed. It is confirmed that the annual phloem layers formed after the fire do not contain lignin.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., forest fires, phloem annual increment structure, callosa, starch, lignin, Lower Priangarie.

How to cite: Stasova V. V., Zubareva O. N., Ivanova G. A., Bazhenova A. B. Postfire changes of inner bark in Scots pine stems // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 5. P. 14–27 (in Russian with English abstract and references).