

УДК 632.938

ИММУННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИГОРОДНЫХ СОСНЯКОВ КРАСНОЯРСКА НА РАННЕЙ СТАДИИ АНТРОПОГЕННОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ

© 2014 г. Г. Г. Полякова¹, В. А. Сенашова¹, М. В. Поляков², Н. В. Пашенова¹

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 58/28

² Сибирский государственный аэрокосмический университет им. акад. М. Ф. Решетнева
660014, Красноярск, просп. им. газеты «Красноярский рабочий», 31

E-mail: ggpolyakova@mail.ru, vera0612@mail.ru, winmustdie@mail.ru, pasnat@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 22.06.2014 г.

В 2002–2013 гг. на постоянных пробных площадях (ПП) исследовали состояние пригородных средневозрастных сосняков Красноярска. Была проведена ежегодная оценка параметров иммунного некротического ответа луба ствола у выборочных деревьев на действие экстрактивных веществ из мицелия *Ceratocystis laricicola* (Redfern@Minter). Измеряли размер некроза и его смещение вдоль ствола относительно инокуляционного отверстия. Выбранные сосняки (загрязненный и условно-фоновый) – удобные объекты для поиска критериев изменения их состояния на ранней стадии повреждения. Эти древостои подвергаются действию разных антропогенных факторов, но не различаются по категории состояния, визуально оцененной по 6-балльной шкале Санитарных правил РФ. ПП имеют близкие таксационные характеристики, за исключением ПП на опушке загрязняемого бора, где бонитет снижен. Зарегистрировано достоверное смещение некроза в лубе вверх по стволу в течение двух лет, следующих за годом, когда случился низовой весенний пожар. Это доказывает изменение нормального нисходящего транспорта сахаров на апикальный (в сторону вершины) и возможность использования асимметрии некроза для оценки воздействия пожара на физиологическое состояние древостоев. Увеличение некрозов (снижение иммунитета) после пожара отмечено в более поздний период по сравнению с изменением транспорта ассимилятов в стволе. Влияние химического ожога хвои на апикальное смещение некроза выражено слабее по сравнению с пожаром.

Ключевые слова: *Ceratocystis laricicola*, грибные экстрактивные вещества, флоэма ствола, иммунный ответ, пригородные сосняки, постоянные пробные площадки, антропогенное повреждение, Красноярск.

ВВЕДЕНИЕ

Существует много различных методов оценки состояния древостоев, и это закономерно в связи со сложностью объекта и необходимостью оценки комплекса его характеристик. Методы оценки состояния деревьев и древостоев можно разделить на 2 группы: измерение внешних и «внутренних» (физиологических) параметров.

Оценку внешних параметров обычно проводят по 6-балльной шкале категории состояния Санитарных правил (Алексеев, 1989; Са-

нитарные правила, 1998; Постановление..., 2007). Контроль состояния по 6-балльной шкале, к сожалению, невозможен на ранних этапах ослабления, еще не проявившихся во внешних признаках.

К физиологическим методам относятся живичный индикатор (интенсивность выделения смолы из раневого отверстия) (Положенцев, 1951), азотный индекс (отношение концентрации белкового азота в хвое к небелковому) (Михайлова, Бережная, 2002) и др. Регистрация физиологических характеристик, как правило более трудоемкая по сравнению с оцен-

кой морфологических характеристик, позволяет не только констатировать ослабление, но и судить о его физиологических механизмах.

Представленные исследования посвящены изучению иммунного метода, предложенного для диагностики физиологического состояния древостоев под воздействием негативных факторов (Polyakova et al., 2010). Суть метода заключается в инокуляции ствола выборочных деревьев экстрактивными веществами офиостомового гриба и регистрации параметров некротического иммунного ответа флоэмы (луба), включаемого грибными элиситорами. Термином «офиостомовые грибы» обозначают большую группу аскомицетов, приспособившихся к обитанию в проводящих тканях древесных растений и имеющих тесную связь с насекомыми-ксилофагами (Gibbs, 1999; Six, Wingfield, 2011).

Метод инокуляции ствола мицелием офиостомовых грибов и регистрации параметров некротического ответа флоэмы применяют для изучения механизмов взаимодействия в триаде хвойные – насекомые-ксилофаги – офиостомовые грибы (Reid et al., 1967; Polyakova et al., 2011, Goodsmann et al., 2013). В ходе исследований, проводимых в Институте леса СО РАН, метод был модифицирован – вместо живого мицелия в проводящие ткани ствола хвойных инокулируют экстрактивные вещества из мицелия (Ветрова и др., 1995; Polyakova et al., 2000), что исключает риск распространения инфекции в насаждении при проведении иммунных исследований.

Цель работы – выявить изменения физиологического состояния рекреационных сосняков на ранней стадии антропогенного повреждения с помощью многолетней сравнительной оценки категории состояния и некротического ответа флоэмы ствола на действие метаболитов офиостомового гриба *Ceratocystis laricicola* (Redfern & Minter).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика древостоев на ПП. В пригородных сосняках Красноярска на постоянных пробных площадях (ПП) проведены многолетние наблюдения. Сравнивали морфологические и физиологические характеристики

сосновых деревьев в загрязненных (ПП 1, 2, 7) и условно-фоновых (ПП 3, 4) средневозрастных древостоях. Загрязненные ПП 1, 2, 7 расположены по розе ветров на расстоянии около 7 км от черты города (56°02'25" с. ш., 93°08'54" в. д., 160 м над ур. м.), условно-фоновые (ПП 3, 4) – с противоположной стороны (56°01'55" с. ш., 92°40'52" в. д., 270 м над ур. м.). ПП заложены в соответствии с Инструкцией по проведению лесоустройства в лесном фонде России (1995) и Лесоустроительной инструкцией (2008).

Древостои не различаются по лесорастительным условиям (Красноярско-Канский лесорастительный округ подтаежно-лесостепных сосновых и березовых лесов Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области (Чередникова и др., 1999)), типу леса (сосняк травяно-зеленомошный), но испытывают разную степень техногенного загрязнения, о чем свидетельствуют данные наземного и космического зондирования снежного покрова (Скрипальщикова и др., 2002; Полякова и др., 2012).

Для оценки состояния древостоев на ПП использовали 6-балльную шкалу категорий состояния (Алексеев, 1989; Санитарные правила, 1998). Согласно этой шкале к I категории относятся деревья без признаков ослабления, ко II – ослабленные, к III – сильно ослабленные, к IV – усыхающие, к V – деревья, усохшие в текущем году (свежий сухостой), и к VI категории – деревья, усохшие раньше (старый сухостой).

Таксационная характеристика фоновых древостоев на ПП 3, 4 близка таковым в центре загрязненного бора (площадью около 400 га) на ПП 2 (см. таблицу). Определение таксационной характеристики древостоев на ПП подробно описано ранее (Поляков, Полякова, 2003; Поляков и др., 2008; Полякова и др., 2012).

ПП, на которых проводили многолетние стационарные наблюдения, были заложены в наиболее характерных участках таксируемых насаждений. Деревьям на ПП присвоены индивидуальные номера. На каждой ПП 200–300 деревьев. В год закладки ПП у всех деревьев измерен таксационный диаметр (на высоте 1.3 м), у выборочных деревьев – высота, возраст, годичный прирост по стволовым кернам. Повторное измерение диаметра прово-

Таблица. Таксационная характеристика древостоев на постоянных пробных площадях на 1 га

№ ПП	Год учета	Состав	Полно-та	Ос-нов-ной элемент леса	Сумма площади сечения, м ²	Средние				Запас, м ³		Густота, шт.	
						воз-раст, лет	категория	высота, м	диаметр, см	расту-щего	сухо-стоя	расту-щего	сухо-стоя
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	2002	10СИ+СИ	1.4	СИ	45.0	57	1.6	18.1	18.5	396	6	1671	56
	2003	10СИ+СИ	1.4	»	45.5	58	1.6	18.3	18.8	405	7	1643	77
	2004	10СИ+СИ	1.4	»	46.1	59	1.6	18.5	18.9	415	6	1643	63
	2005	10СИ+СИ	1.4	»	46.6	60	1.6	18.8	19.2	424	7	1608	84
	2006	10СИ+СИ	1.4	»	47.2	61	1.6	19.0	19.5	433	9	1580	91
	2007	10СИ+СИ	1.5	»	47.8	62	1.5	19.2	19.7	443	10	1566	91
	2008	10СИ+СИ	1.5	»	48.3	63	1.4	19.4	19.8	452	6	1566	63
	2009	10СИ+СИ	1.5	»	49.3	64	1.4	19.6	20.0	464	5	1566	42
	2010	10СИ+СИ	1.5	»	49.8	65	1.4	19.8	20.2	473	6	1545	56
	2011	10СИ+СИ	1.5	»	50.3	66	1.4	20.1	20.5	483	6	1524	63
	2012	10СИ+СИ	1.5	»	50.8	67	1.4	20.3	20.8	491	7	1497	77
	2013	10СИ+СИ	1.6	»	51.6	68	1.4	20.4	21.0	502	7	1497	70
2	2002	9СИ+СИ ед.Б	1.5	СИ	48.7	58	1.4	21.3	21.9	489	10	1286	36
	2003	10СИ+СИ ед.Б	1.5	»	49.1	59	1.4	21.6	22.2	498	12	1271	50
	2004	9СИ+СИ ед.Б	1.5	»	49.5	60	1.5	21.8	22.3	508	7	1264	36
	2005	10СИ+СИ ед.Б	1.5	»	50.2	61	1.5	22.1	22.6	520	7	1250	50
	2006	10СИ+СИ ед.Б	1.5	»	50.9	62	1.4	22.3	22.8	532	6	1243	50
	2007	10СИ+СИ ед.Б	1.5	»	51.7	63	1.4	22.6	23.1	545	5	1236	50
	2008	10СИ+СИ ед.Б	1.5	»	51.9	64	1.4	22.8	23.3	552	6	1221	57
	2009	10СИ+СИ	1.6	»	52.7	65	1.4	23.1	23.5	566	6	1214	57
	2010	10СИ+СИ	1.6	»	53.2	66	1.4	23.3	23.8	577	7	1200	64
	2011	10СИ+СИ	1.6	»	54.0	67	1.4	23.5	23.9	589	7	1200	57
	2012	10СИ+СИ	1.6	»	54.0	68	1.4	23.8	24.4	594	12	1157	86
	2013	10СИ+СИ	1.6	»	54.8	69	1.4	24.0	24.6	608	11	1157	79
3	2002	9С1Б ед.Л	1.5	С	46.7	62	1.3	21.1	20.4	472	8	1430	81
	2003	9С1Б ед.Л	1.5	»	47.3	63	1.3	21.3	20.6	482	8	1422	74
	2004	9С1Б ед.Л	1.5	»	47.1	64	1.4	21.7	21.0	486	11	1356	119
	2005	9С1Б ед.Л	1.5	»	47.7	65	1.4	21.9	21.2	497	9	1348	96
	2006	9С1Б ед.Л	1.5	»	48.5	66	1.4	22.2	21.5	509	9	1341	96
	2007	9С1Б ед.Л	1.6	»	49.4	67	1.4	22.4	21.6	522	8	1341	81
	2008	9С1Б ед.Л	1.5	»	49.1	68	1.4	22.6	21.6	523	5	1333	74
	2009	9С1Б ед.Л	1.6	»	49.8	69	1.4	22.8	21.9	535	5	1326	74
	2010	9С1Б ед.Л	1.6	»	50.4	70	1.4	23.0	22.1	545	5	1319	44
	2011	9С1Б ед.Л	1.6	»	51.0	71	1.4	23.2	22.3	556	6	1304	59
	2012	9С1Б ед.Л	1.6	»	51.6	72	1.4	23.5	22.6	565	7	1289	67
	2013	9С1Б ед.Л	1.6	»	52.0	73	1.5	23.7	22.9	576	10	1258	89
4	2002	9С1Л+Б	1.5	С	50.0	62	1.4	20.9	19.6	503	9	1664	172
	2003	9С1Л+Б	1.6	»	50.5	63	1.5	21.1	19.7	513	10	1648	164
	2004	9С1Л+Б	1.6	»	50.7	65	1.5	21.4	20.0	521	11	1609	187
	2005	9С1Л+Б	1.6	»	51.3	67	1.5	21.7	20.2	532	12	1594	187
	2006	9С1Л+Б	1.6	»	51.7	68	1.5	21.9	20.5	541	12	1562	164
	2007	9С1Л+Б	1.6	»	51.9	69	1.5	22.3	20.9	549	12	1508	156
	2008	9С1Л+Б	1.6	»	51.9	70	1.5	22.5	21.0	552	11	1492	133

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
7	2009	9С1Л+Б	1.6	»	51.9	71	1.5	22.8	21.5	559	15	1422	164
	2010	9С1Л+Б	1.6	»	52.2	72	1.6	23.1	21.8	568	17	1398	187
	2011	9С1Л+Б	1.6	»	52.7	73	1.6	23.3	22.1	577	18	1375	187
	2012	9С1Л+Б	1.6	»	52.8	74	1.6	23.6	22.4	583	24	1336	227
	2013	9С1Л+Б	1.6	»	52.2	75	1.6	23.9	23.1	583	34	1250	281
	2005	9С1ЛС1	1.5	С11	42.1	59	1.5	16.3	16.4	339	3	1980	41
	2006	9С1ЛС1	1.5	»	42.7	60	1.5	16.5	16.6	348	3	1973	34
	2007	9С1ЛС1	1.5	»	43.4	61	1.5	16.6	16.8	356	3	1966	27
	2008	9С1ЛС1	1.5	»	43.8	62	1.5	16.8	17.0	364	3	1932	47
	2009	9С1ЛС1	1.5	»	44.0	63	1.5	17.0	17.3	369	5	1878	61
	2010	9С1ЛС1	1.5	»	44.5	64	1.5	17.2	17.4	376	6	1865	74
	2011	9С1ЛС1	1.5	»	45.0	65	1.5	17.4	17.6	384	6	1845	88
	2012	9С1ЛС1	1.5	»	45.2	66	1.5	17.6	17.8	389	8	1811	95
	2013	9С1ЛС1	1.5	»	45.7	67	1.5	17.7	18.0	396	8	1797	88

Примечание: С1 и С11 – сосна первого (материнского) и второго (дочернего) поколений соответственно. 1, 9, 10, +, ед. – коэффициенты участия породы (элемента леса) в составе древостоя, определяемые по запасу растущего леса, т. е. – 10 %, 90, 100, 2–5 и менее 2 % запаса. Данные 2008–2012 гг. на ПП 1–4 приведены с учетом повторного измерения диаметра в 2012 г. и корректировки диаметра в этот период.

дится через 5 лет. Ежегодно в августе осуществляется учет категории состояния каждого дерева по 6-балльной шкале. Моделирование прироста древостоев на ПП разработано с учетом невозможности отбора модельных деревьев в рекреационных древостоях с помощью базы данных, разработанной в приложении MS Access. (Поляков и др., 2003, 2008). В базе накапливаются данные ежегодных учетов, определены уравнения, описывающие связь разных показателей: диаметра и годичного прироста по диаметру, высоты и диаметра, высоты и возраста и др. Запас деревьев на ПП определяется суммированием объема ствола отдельных деревьев.

На ПП 2–4 I бонитет. ПП 1 и 7 представляют наиболее загрязненные участки с наветренной опушки бора – древостои с бонитетами II и III соответственно. Вместе с тем ПП 7 находится вблизи от автострады.

В 1991–1998 гг. в г. Красноярске было отмечено 4-кратное снижение промышленной нагрузки (Государственный доклад..., 2008, 2011). Несмотря на это, в период закладки ПП уровень загрязнения атмосферы фторидами, бензапиреном, сернистым ангидридом и другими токсикантами характеризовался как очень высокий. Суммарное содержание на поверхности хвои таких элементов, как Pb, Cu, Zn, Co, Cr, Mn, Sr, Ni, F, в загрязненном сосняке в 8 раз превосходило фоновый уровень

(Татаринцев, Скрипальщикова, 2003). Содержание загрязняющих веществ в снежном покрове на ПП 1, 2, 7 превысило показатель в условно-фоновом древостое на ПП 3, 4 в 7 раз (37.5 ± 3.7) г/м² против (5.4 ± 0.7) г/м².

Рекреационная нагрузка в равной степени отмечается в загрязненных и условно-фоновых сосняках. Стадия дигрессии 2 (площадь вытопанных участков 30–45 %).

Фитопатологический контроль состояния хвои на ПП. Для фитопатологического анализа отбиралась хвоя сосны обыкновенной с изменением окраски. Чтобы подтвердить или опровергнуть наличие грибной инфекции, полученный материал культивировался во влажных камерах на протяжении 21 дня для получения спороношения и идентификации возбудителя (Семенкова, Соколова, 1992).

Инокуляция ствола грибным экстрактом. Инокуляцию ствола экстрактивными веществами из мицелия офиостомового гриба *Ceratocystis laricicola* проводили на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Инокулировали деревья 1–3 категорий состояния, выбранные случайно на ПП. Инокуляцию осуществляли в середине июля – в фенофазу летней вегетации. В коре ствола на высоте 1.3 м высекали отверстие до заболони диаметром 7 мм. В отверстие вносили 50 мкл раствора, содержащего 0.5 мг грибного экстракта (рис. 1), и закрывали высечкой коры.

Некротический иммунный ответ регистрировали через 4–6 нед. после начала опыта, когда размер некроза уже не увеличивался. Изолирующая перидерма, отделяющая некроз от смежных здоровых тканей флоэмы, к этому времени уже полностью сформирована. После удаления наружной мертвой коры некроз выглядит как вытянутое вдоль ствола пятно эллиптической формы (рис. 2). Внутри этого пятна видно инокуляционное отверстие.

Предварительные эксперименты на разных хвойных породах показали тесную связь длины и площади некроза в лубе ствола, образующегося после поранения луба или инокуляции грибного индуктора ($P > 0.999$). Учитывая эту корреляцию, а также то, что изменчи-



Рис. 1. Внесение в проводящие ткани ствола сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) раствора, содержащего экстрактивные вещества фитопатогенного гриба (*C. laricicola*), с помощью микропипетки.



Рис. 2. Некротическое пятно на поверхности луба ствола сосны обыкновенной через 4 недели после внесения в раневое отверстие 0.5 мг экстрактивных веществ из мицелия гриба *Ceratocystis laricicola*. Мертвая кора удалена.

вость ширины некроза намного меньше, чем изменчивость его длины, при оценке размера некроза измеряли его длину, а не площадь. Также был измерен размер верхней части некроза – расстояние от середины инокуляционного отверстия до верхнего края пятна, чтобы оценить (в процентах) вертикальную асимметричность («смещение») зоны некроза относительно отверстия (см. рис. 2).

Наращивание мицелиальной массы и приготовление грибного экстракта. Музейные культуры грибов поддерживали при 4 °С на агаризованной питательной среде – пивном сусле (4° по Баллингу). Мицелиальную массу наращивали на жидком пивном сусле (без добавления агара) методом «поверхностного» выращивания (the method of batch culture) без встряхивания при 24 °С. В качестве инокуляма использовали 7-дневные культуры гриба. После 10 дней культивирования биомассу гриба собирали фильтрованием (Polyakova et al., 2011).

Мицелиальную массу после предварительного замораживания использовали для приготовления грибного экстракта (Метлицкий и др., 1976). Мицелий гомогенизировали с помощью жидкого азота, затем ультразвука с добавлением кварцевого песка. После исчерпывающей экстракции 70 %-ным этанолом с использованием водяной бани супернатант упаривали досуха. Растворенный в воде остаток (5 мл) подвергали диализу против 4 л воды в течение двух суток с 4-кратной сменой воды при температуре 4–6 °С.



Рис. 3. Некроз хвои сосны обыкновенной в районе исследования на ПП в условно-фоновом древостое в сезон вегетации 2012 г. Фото Т. Н. Отнюковой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В период наблюдений в 2002–2013 гг. у отдельных деревьев в загрязненном древостое на ПП 1, 2, 7 отмечено ежегодное появление некрозов хвои (10–15 % от всей кроны). В отличие от загрязненных сосняков в условно-фоновых древостоях в 2002–2011 гг. такие некрозы хвои не наблюдались. В 2012 г., несмотря на более благоприятное расположение ПП 3, 4 относительно промышленных предприятий города по сравнению с ПП 1, 2, 7, в условно-фоновых древостоях впервые было зарегистрировано появление некротизированной хвои в верхней части кроны отдельных деревьев (10–15 % от всей кроны). Более детальное изучение показало, что пострадала преимущественно хвоя текущего года. При этом кончики хвоинок имели оранжевый цвет (по шкале цветов – ж7) (Кутафьева, 2003), что было вызвано их отмиранием. Мертвая часть резко отграничивалась от зеленой живой узкой темной зоной (рис. 3). Фитопатологический анализ собранных образцов не выявил в тканях хвоинок грибной инфекции. Подобный внешний вид хвои характерен при поражении фтористыми соединениями (Ролл-Хансен, Ролл-Хансен, 1998). В процессе транспирации токсикант переносится к кончику хвоинки и там концентрируется, вызывая отмирание тканей.

Такая симптоматика объяснима, поскольку в Красноярске расположен алюминиевый завод, мощности которого превышают 1 млн т алюминия в год, что как минимум вдвое выше уровня подобных предприятий в мире. Наиболее чувствительными породами хвойных к повреждению фтористыми соединениями являются сосна и ель (Ролл-Хансен, Ролл-Хансен, 1998).

Последующее отмирание и отпад обожженной хвои в условно-фоновом древостое зимой 2012–2013 гг. обусловили изреживание периферийной верхней части кроны поврежденных деревьев. Продолжительность жизни хвои верхней части кроны этих деревьев не превысила 3 лет, что ниже этого показателя в предыдущие годы (5–6 лет).

Категория состояния загрязненных и условно-фоновых древостоев достоверно (на

5 %-ном уровне) не различалась не только в год закладки ПП, но и весь период наблюдения в 2002–2013 гг., несмотря на действие таких антропогенных факторов, как низовой пожар 2004 г. с высотой нагара на стволах до 2 м и химический ожог хвои 2012 г. в условно-фоновых древостоях (рис. 4). Таким образом, выбранные сосняки (загрязненный и условно-фоновый) – удобные объекты для поиска параметров изменения их физиологического состояния на ранней стадии повреждения.

На ПП исследовали возможность использования характеристик некроза в лубе ствола, образующегося в ответ на действие метаболитов фитопатогенного гриба, для оценки значимости воздействия пожара, как и химического ожога хвои на физиологическое состояние выборочных деревьев. В ответ на инокуляцию оциостомовых грибов, как и выделенных из них экстрактов, в проводящие ткани ствола наблюдается сверхчувствительная реакция (Reid et al., 1967; Berryman, 1988, Polyakova et al., 2011). Происходит быстрая некротизация («самоубийство») тканей луба, смежных с инокуляционным отверстием, индуцируемая грибными и растительными элиситорами (Berryman, 1988). На периферии

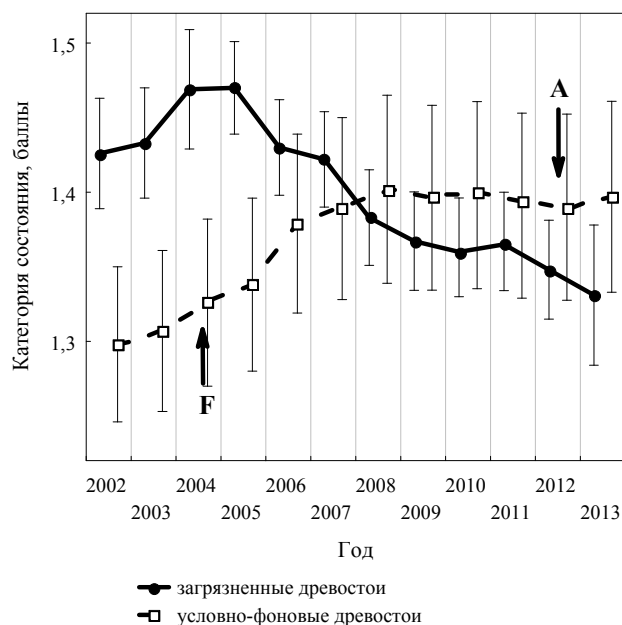


Рис. 4. Категория состояния сосны на ПП в средневозрастных сосняках. Стрелкой со значком «F» отмечено действие низового пожара, «A» – химический ожог хвои верхней части кроны в условно-фоновом древостое. Указаны средние значения и ошибки. Средние значения рассчитаны для 400–600 деревьев, как средневзвешенные по объему стволов.

некроза формируется раневая перидерма, которая изолирует некротическую ткань от здоровых тканей (Solheim, 1999). Образование каллусного валика на периферии раневого отверстия обеспечивает зарастание раны.

Как показали исследования на ПП, формирование каллусного валика по периметру раны происходит со скоростью около 1.5 мм в год. Это обеспечивает полное зарастание инокуляционного отверстия размером 7 мм не более чем через 3 года после инокуляции.

Многолетнее иммунное тестирование древостоев выявило нарушение базального нисходящего транспорта ассимилятов в стволе в течение двух лет (2005 и 2006), следующих за годом, когда случился пожар (2004 г.). Отмечено достоверное смещение некротического пятна вверх по стволу относительно инокуляционного отверстия (рис. 5). Полученные данные согласуются с литературными. После ослабления лиственницы низовым пожаром зарегистрировано двухкратное достоверное пе-

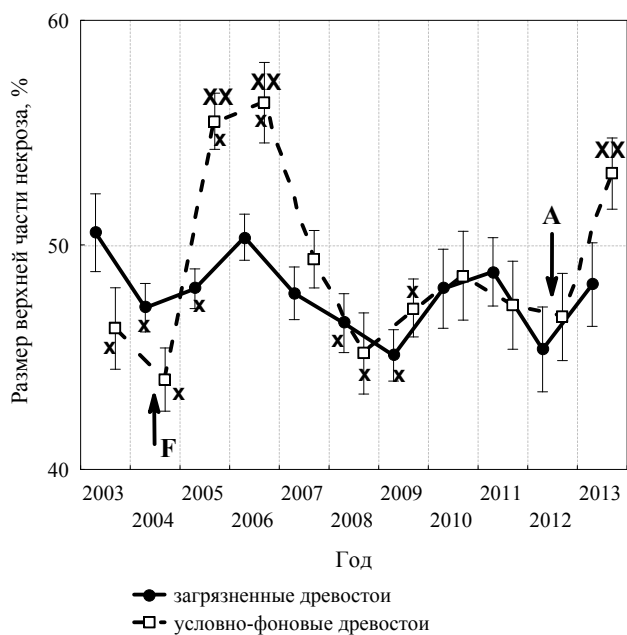


Рис. 5. Размер верхней части некроза относительно инокуляционного отверстия в лубе через 4 недели после внесения 0.5 мг экстракта гриба *C. laricicola* в проводящие ткани ствола сосны на ПП в сосняках. Знаками «XX» отмечены значения, различающиеся в загрязненных и условно-фоновых сосняках ($P > 0.95$), «x» – различия верхней и нижней части некроза ($P > 0.95$), стрелкой со значком «F» – действие низового пожара, «A» – химический ожог хвои верхней части крон в условно-фоновом древостое. Приведены средние для 30–40 деревьев и их ошибки. Размер верхней части некроза оценен в процентах от всей длины некроза.

распределение сахарозы, являющейся, как известно, транспортной формой ассимилятов, из нижней части ствола в верхнюю ($P > 0.95$) (Гирс, 1982).

Возникает вопрос о механизме повреждающего действия низового пожара на деревья. Регистрация температуры воздуха датчиками во время низового пожара показала, что повышение температуры до 100 °C и выше наблюдается не только в нижних слоях, но и на высоте кроны – 10 м (Иванова, 2005, с. 252). В этом случае термическое повреждение хвои неизбежно.

Некроз в условно-фоновом древостое увеличился в послепожарные годы и в 2006, 2008 гг. был достоверно больше, чем в загрязненном древостое, что свидетельствует о снижении иммунитета (рис. 6).

Корреляция между величиной некроза и его смещением вверх по стволу указывает на причинно-следственную связь между нарушением базального транспорта ассимилятов и уровнем иммунной защиты в проводящих тканях ствола (рис. 7).

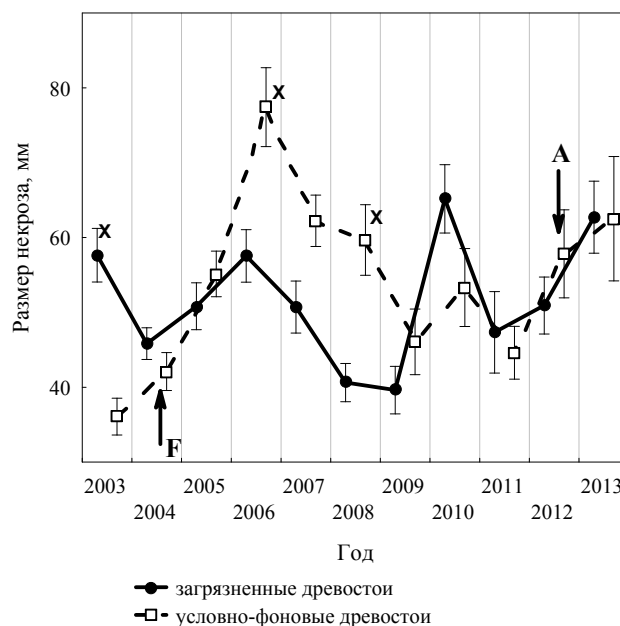


Рис. 6. Размер некроза в лубе через 4 недели после внесения 0.5 мг экстракта гриба *C. laricicola* в проводящие ткани ствола сосны на ПП в сосняках. Знаком «X» отмечены значения, различающиеся в загрязненных и условно-фоновых древостоях, ($P > 0.95$), стрелкой со значком «F» – действие низового пожара, «A» – химический ожог хвои верхней части крон в условно-фоновом древостое. Средние значения рассчитаны для 30–40 деревьев, как средневзвешенные по объему стволов. Указаны ошибки.

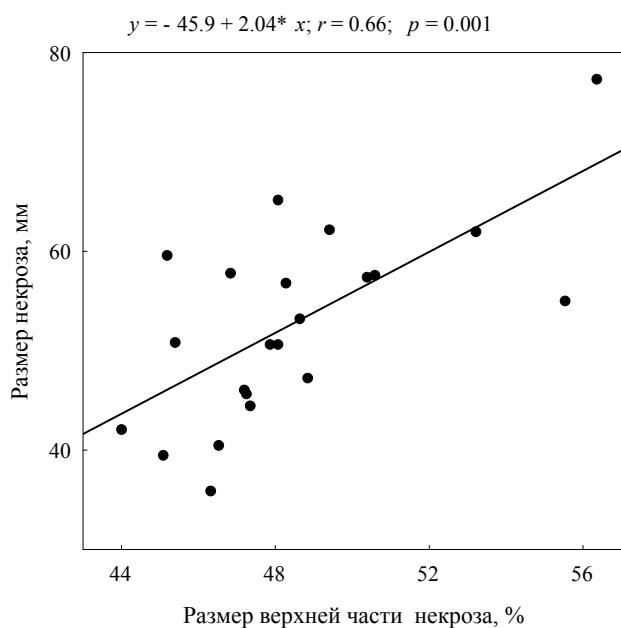


Рис. 7. Корреляция между длиной некроза флоэмы (через 4 недели после инокуляции ствола экстрактом гриба *C. laricicola*) и размером верхней части некроза, выраженным в процентах от всей длины некроза, у деревьев сосны обыкновенной.

Полученные данные позволяют выдвинуть гипотезу: нарушение нормального нисходящего транспорта ассимилятов вызвано повреждением хвои и последующим ее восстановлением, требующим притока ассимилятов. Также сделано предположение, что период восстановления хвои после повреждения можно определить по длительности периода нарушения базипетального транспорта.

Что касается химического ожога хвои, то действие его на иммунные характеристики проявилось только в вертикальном смещении некроза вверх по стволу, выраженном в меньшей степени, чем после пожара. Это смещение, зарегистрированное на 5 %-ном уровне по различию величины верхней части некроза в загрязненных и условно-фоновых древостоях (см. рис. 5), проявилось, как и после пожара, не сразу, а на следующий 2013 г.

Если сравнивать два параметра иммунитета древостоя – среднюю величину некроза и среднее вертикальное смещение (асимметрию) пятна относительно инокуляционного отверстия у выборочных деревьев, то определение средней величины асимметрии требует гораздо меньше трудозатрат по сравнению с первым показателем. Как показали многолетние исследования, среднюю величину некроза

выборочных деревьев тестируемого древостоя следует определять как средневзвешенную по объему стволов, чтобы увеличить значимость более крупных деревьев. В отличие от этого среднее значение асимметрии является информативным и без учета объема стволов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка состояния древостоев по 6-балльной шкале категории состояния не выявила изменений сосняков после низового пожара и химического повреждения хвои. В отличие от этого иммунный критерий (вертикальное смещение некротического пятна вверх по стволу) позволил зарегистрировать изменение физиологического состояния древостоев – нарушение нормального нисходящего транспорта ассимилятов в течение двух лет, следующих за годом, когда случился пожар. Увеличение некрозов (снижение иммунитета) после пожара отмечено в более поздний период по сравнению с нарушением транспорта ассимилятов в стволе. Влияние химического ожога хвои на изменение транспорта ассимилятов выражено в меньшей степени по сравнению с пожаром.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С 51–57.
- Ветрова В. П., Матренина Р. М., Полякова Г. Г., Пашенова Н. В.* Метаболиты патогенных древоокрашивающих микромицетов как индукторы защитных реакций хвойных // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29. Вып. 2. С. 33–38.
- Гирс Г. И.* Физиология ослабленного дерева. Новосибирск. Наука. 1982. 255 с.
- Государственный доклад «О состоянии окружающей среды в Красноярском крае за 2007 год». Красноярск. 2008. 266 с.
- Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2010 год». Красноярск. 2011. 280 с.
- Иванова Г. А.* Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках Средней Сибири: Дис. ... д-ра биол. наук:

- 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2005, 405 с.
- Инструкция по проведению лесоустройства в лесном фонде России. М.: Воениздат, 1995. Ч. 1. 175 с. Ч. 2. 112 с.
- Кутафьева Н. П. Морфология грибов // Новосибирск: Сиб. унив. изд-во. 2003. 215 с.
- Лесостроительная инструкция. М.: МПР РФ, 2008. 104 с.
- Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л., Юрганова Л. А. и др. Индукция фитоалексинов в клубнях картофеля метаболитами гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary // ДАН СССР. 1976. Т. 226. № 5. С 1217–1220.
- Михайлова Т. А., Бережная Н. С. Динамика состояния сосновых лесов при изменении эмиссионной нагрузки // Сиб. экол. журн. 2002. № 1. С. 113–120.
- Положенцев П. А. Метод искусственного ранения для определения жизнеспособности сосны // Лесн. хоз-во. 1951. № 7. С. 26–29.
- Поляков В. И., Полякова Г. Г. База данных постоянных пробных площадей для слежения за состоянием древостоев // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. № 1(32). С. 71–76.
- Поляков В. И., Полякова Г. Г., Стасова В. В. Моделирование прироста древостоев на постоянных пробных площадях // Лесная таксация и лесоустройство. 2008. № 1(39). С. 66–72.
- Полякова Г. Г., Поляков М. В., Чебакова Н. М. и др. Многолетняя динамика таксационной характеристики и категории состояния сосновых насаждений на постоянных пробных площадях // Лесная таксация и лесоустройство. 2012. № 1(47). С. 41–47.
- Постановление Правительства РФ от 29 июня 2007 г. № 414 «Об утверждении правил санитарной безопасности в лесах» (Собрание законодательства Российской Федерации, 2007. № 28. ст. 3431).
- Ролл-Хансен Ф., Ролл-Хансен Х. Болезни лесных деревьев (под ред. В. А. Соловьева) // СПб: СПб ЛТАб. 1998. С. 120.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации // Лесное законодательство Российской Федерации. Сб. нормативных правовых актов. М.: ПАИМС, 1998. С. 310–329.
- Семенкова И. Г., Соколова Э. С. Лесная фитопатология // М.: Экология. 1992. 345 с.
- Скрипальщикова Л. Н., Харук В. И., Зубарева О. Н. и др. Экологический мониторинг техногенных ландшафтов на основе наземных и дистанционных данных // Геогр. и природные ресурсы. 2002. № 3. С. 31–34.
- Татаринцев А. И., Скрипальщикова Л. Н. Основные фитоценозы в зоне многолетнего воздействия антропогенных нагрузок // Геогр. и природные ресурсы. 2003. № 3. С. 53–56.
- Чередникова Ю. С., Молокова Н. И., Краснощекоев Ю. Н., Перевозникова В. Д. Районирование и типологическое разнообразие лесов зеленой зоны Красноярска // Геогр. и природные ресурсы. 1999. № 3. С. 84–91.
- Berryman A. A. Towards a unified theory of plant defence // Mechanisms of woody plant defences against insects / Eds. Mattson W. J., Levieux J., Bernard-Dagan C. New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo: Springer-Verlag, 1988. P. 39–57.
- Gibbs J. N. The biology of *Ophiostomatoid* fungi causing sapstain in trees and freshly cut logs // *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Eds. M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber. 2nd edn. St. Paul, Minnesota, USA: APS PRESS, 1999. P. 153–160.
- Goodsman D. W., Lusebrink I., Landhäusser S. M. et al. Variation in carbon availability, defense chemistry and susceptibility to fungal invasion along the stems of mature trees // *New Phytologist*. 2013. V. 197. Iss. 2. P. 586–594.
- Polyakova G. G., Pashenova N. V., Vetrova V. P. et al. Perspectives of using blue stain fungi for assessment of conifer tree vigour and resistance to insects-vectors and associated pathogens // *New Horizon of bioscience in forest products field*. Cheongju, Korea: Chungbuk Nat. Univ, 2000. P. 26–42.
- Polyakova G. G., Polyakov V. I., Pashenova N. V. et al. Physiological method for evaluation of vigor state of pine stands // *Eurasian J. For. Res.* 2010. V. 13. N. 1. P. 19–24.
- Polyakova G. G., Stasova V. V. and Pashenova N. V. Defense Response of Pine Stem Phloem to Wounding and Treatment with Mycelial Extracts from *Ceratocystis laricicola* // *Russian Journal of Plant Physiolog.* 2011. V. 58. N. 5. P. 819–827.

- Reid R. W., Whitney H. S., Watson J. A. Reactions of lodgepole pine to attack by *Dendroctonus ponderosae* Hopkins and blue stain fungi // *Can. J. Bot.* 1967. V. 45. P. 1115–1126.
- Six D. L., Wingfield M. J. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses; a challenge to the classic paradigm // *Annu. Rev. Entomol.* 2011. V. 56. P. 255–272.
- Solheim H. Ecological aspects of fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typograahus* in Norway // *Ceratocystis and Ophiostoma*. Eds. M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber. 2nd ed. St. Paul, Minnesota, USA: APS PRESS, 1999. P. 235–242.

Defense Response Characteristics of Suburban Pine Stands of Krasnoyarsk City at Early Stage of Anthropogenous Damage

G. G. Polyakova¹, V. A. Senashova¹, M. V. Polyakov², N. V. Pashenova¹

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

² Academician M. F. Reshetnev Siberian State Aerospace University

Prospekt Krasnoyarski Rabochi, 31, Krasnoyarsk, 660014 Russian Federation

E-mail: ggpolyakova@mail.ru, vera0612@mail.ru, winmastdie@mail.ru, pasnat@rsc.krasn.ru

In 2002–2013, on permanent sample plots (PPs), the condition of suburban middle-aged pine stands of Krasnoyarsk was investigated. Annual assessments of parameters of defense response of stem phloem of the sample trees on the action of extractives from mycelium *Ceratocystis laricicola* (Redfern & Minter) were carried out. The size of a phloem necrosis and its shift along a stem relative to inoculation hole were measured. The pine stands (polluted and conditionally background) are convenient for determining condition changes at early stages of damage. These stands are affected by different anthropogenic factors, but don't differ in vigor state as visually estimated on a 6-point scale of Forest Regulation of Russian Federation. PPs have similar forest inventory characteristics, except for PPs on an edge of polluted pine forest where the site class is reduced. Significant shift of necrosis in phloem up on a stem within two years following a year when there was a spring creeping fire is registered. It proves the reversal of normal basipetal transport of assimilates toward crown and feasibility of using necrosis asymmetry for assessment of fire influence on physiological condition of pine stands. The increase of necroses size (decrease of resistance) after a fire was noted during later period in comparison with reversal of transport of assimilates in the stem. Influence of a chemical burn of needles on acropetal shift of necrosis was expressed to a lesser extent in comparison with a fire.

Keywords: *Ceratocystis laricicola*, fungal extractives, stem phloem, defense response, suburban pine stands, permanent sample plots, anthropogenous damage, Krasnoyarsk city.