

УДК 58.032.3:581.19:630*181

ДЕЙСТВИЕ ЗАСУХИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ И АНТИОКСИДАНТНУЮ ЗАЩИТУ КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

© 2015 г. Н. Е. Судачкова, Л. И. Романова, И. Л. Милютин

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 17.03.2015 г.

В полевых условиях имитировали влияние засухи на 8–9-летние саженцы сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. путем изоляции их от атмосферных осадков. Сопоставляли биохимические изменения, характерные для водного стресса, со структурными изменениями годичного кольца древесины. Анализировали образцы хвои текущего и прошлого годов, прикамбиальные слои ксилемы и флоэмы текущего года и камбий стволов и корней. В хвое определяли содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов, а в тканях ксилемы, флоэмы и камбия – пероксида водорода, малонового диальдегида (МДА) и активность ферментов, обеспечивающих антиоксидантную защиту: супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы, глутатионредуктазы, а также содержание сахаров и крахмала. Выявлено, что засуха снижает массу хвоинок, содержание хлорофилла и ширину годичного кольца древесины. В условиях умеренной засухи в камбиальной зоне развивается окислительный стресс и активизируется система защиты от свободных радикалов, что проявляется в высокой активности СОД и накоплении пероксида водорода из-за пониженной активности пероксидазы. В результате ингибировались процессы деления в камбиальной зоне и роста клеток растяжением, что привело к уменьшению ширины годичного кольца вследствие уменьшения числа и размеров трахеид. Установлено, что снижение прироста не связано с недостатком углеводов для процесса ксилогенеза. Водный дефицит повышает концентрацию в тканях низкомолекулярных углеводов, которые лишь частично используются на утолщение клеточной стенки трахеид из-за торможения процессов деления и растяжения камбиальных производных. В результате образуются аномальные трахеиды с уменьшенными размерами клеток и люменов и утолщенными клеточными стенками. Излишки растворимых углеводов откладываются в запас во флоэме корней в виде крахмала. Депонирующая функция флоэмы корней усиливается в условиях водного дефицита.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, засуха, ксилогенез, камбий, флоэма, фотосинтетические пигменты, углеводы, окислительный стресс.

DOI: 10.15372/SJFS20150504

ВВЕДЕНИЕ

Водный дефицит – широко распространенный природный стрессовый фактор, негативно влияющий на продуктивность древесных растений. Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. – один из наиболее хозяйственно ценных видов хвойных, отличающийся высокой засухоустойчивостью, обусловленной адаптивными изменениями метаболизма, определяющими ослабление процесса ксилогенеза, что отрицательно сказывается на приросте по диа-

метру – важнейшем критерии продуктивности древесных растений (Судачкова и др., 2009, 2012; Sudachkova et al., 2009). Представляется важным сопоставить структурные изменения годичного кольца древесины, приводящие к снижению прироста, с биохимическими изменениями, характерными для стрессового состояния дерева при водном дефиците.

По современным представлениям неспецифической реакцией растений на стресс является повышенная интенсивность образования активных форм кислорода в раститель-

ных клетках (Мерзляк, 1989), что подтверждается данными об усилении окислительного стресса в тканях различных видов древесных растений в неблагоприятных условиях (Иванов и др., 2012; Ivanov et al., 2012; Гарифзянов, 2012). Стрессовое состояние, вызванное дефицитом влаги, также может проявляться как окислительный стресс, при котором образуется значительное количество свободных радикалов, представляющих угрозу для жизнедеятельности клеток (Blokhuina et al., 2003). Действие этих сильных окислителей может быть нейтрализовано ответной реакцией эффективной антиоксидантной системы защиты растительных клеток, важнейшими элементами которой являются ферментные системы и ряд метаболитов, участвующих в контроле уровня свободных радикалов. В связи с этим нами поставлена задача сопряженного изучения структуры годичного кольца древесины, трофической обеспеченности процесса ксилогенеза и системы антиоксидантной защиты в тканях сосны обыкновенной в условиях водного дефицита.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Красноярской лесостепи в Емельяновском районе Красноярского края в сосняке зеленомошно-разнотравном на дерново-лесной подзолистой почве. В 2010 г. в опыте, имитирующем почвенную засуху, по 20 экз. самосева сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в возрасте 7 лет пересаживали в две емкости размером 3×6×0.5 м из гидроизоляционного материала, заполненные дерново-лесной почвой. Через год весной опытную емкость защищали от поступления атмосферных осадков навесом из полиэтиленовой пленки. В середине (июль) и в конце (сентябрь) вегетационного периода 2012 г. выкапывали по 6–7 деревьев с контрольного и опытного участков, оставшиеся деревья выкопали осенью (сентябрь) 2013 г. Для анализов использовали средние образцы хвои текущего (хвоя 1) и прошлого (хвоя 2) года, со стволов и скелетных корней снимали кору, включая луб, затем соскабливали прикамбиальный слой ксилемы и флоэмы текущего года. В июле со стороны луба, где в этот период локализуются камбиальные клетки, дополнительно делали тонкий соскоб ткани и выжимали из него сок

(на рисунках обозначается как «камбий ствола»). Для диагностики концентраций веществ и активности ферментов в образцах ксилемы, флоэмы и сока использовали спектрофотометрические методы. Содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в хвое определяли в этанольных экстрактах (Шлык, 1971). В образцах тканей и камбиального сока измеряли содержание пероксида водорода с йодидом калия (Velikova et al., 2000), МДА с тиобарбитуровой кислотой (Dipierro, Leonardis, 1997), активность ферментов, обеспечивающих антиоксидантную защиту: СОД – по ингибированию фотохимического обесцвечивания нитросинего тетразолия в соответствии с методикой Kumar и Knowles (Kumar, Knowles, 1993), пероксидазы – по реакции окисления гваякола пероксидом водорода (Putter, 1974), глутатионредуктазы – по методу Polle с соавторами (Polle et al., 1990). Содержание сахаров определяли по обесцвечиванию жидкости Фелинга (Вознесенский и др., 1962), крахмала – после гидролиза хлорной кислотой (Humphreys, Kelly, 1961). Влажность растительных образцов и почвы устанавливали весовым методом. Структуру годичного кольца древесины изучали с помощью светового микроскопа на срезах на уровне корневой шейки.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Годы 2012-й и 2013-й сильно отличались по количеству и частоте выпадения осадков. Если за вегетационный период (с мая по сентябрь) в 2012 г. было 42 дождливых дня и выпало 131 мм осадков, то в 2013 г. было 80 дождливых дней, принесших 208 мм осадков. Вследствие этого в 2012 г. дефицит влаги наблюдался и в контрольном варианте. В результате имитация засухи в нашем опыте хотя и показала существенные различия во влажности почвы и хвои на опытном и контрольном участках (табл. 1), но не оказала влияния на внешние габариты деревьев в опытном варианте, существенно уменьшилась лишь масса хвоинок (табл. 2).

Таблица 1. Влажность почвы и хвои текущего года в опытном и контрольном вариантах, %

Вариант	Объект	Июль 2012 г.	Октябрь 2012 г.	Сентябрь 2013 г.
Контроль	Почва, глубина 10 см	15.6	14.5	21.9
	То же 30 см	14.5	19.5	17.0
Опыт	>> 10 см	9.4	8.2	5.7
	>> 30 см	10.8	8.5	17.0
Контроль	Хвоя текущего года	65.5	65.6	58.9
Опыт	То же	61.0	58.9	59.7

Таблица 2. Характеристика опытных и контрольных деревьев осенью 2012 г.

Вариант	Возраст, лет	Диаметр корневой шейки	Высота	Длина		Масса 100 хвоинок, г
				верхушечного побега	хвои текущего года	
				см		
Контроль	9.1 ± 0.5	2.5 ± 0.3	193 ± 6	39 ± 3	53.2 ± 0.2	4.3 ± 0.1
Опыт	9.1 ± 0.3	2.5 ± 0.2	189 ± 10	40 ± 3	53.8 ± 0.2	3.2 ± 0.1

Таблица 3. Доля поздней древесины в годичном кольце сосны в контрольном и опытном вариантах, %

Вариант	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.
Контроль	26.5	26.1	32.1	37.3
Опыт	24.5	25.5	31.3	39.8

Засуху в нашем эксперименте следует считать умеренной, поскольку влажность завядания, которая для данной почвы составляет 5.3 %, отмечена осенью 2013 г. лишь в верхнем 10-сантиметровом горизонте, а корни, проникающие до дна емкости, где влажность почвы достигала 17 %, не испытывали дефицита влаги.

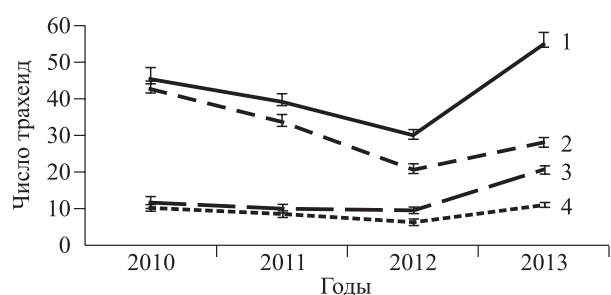
Дефицит влаги в почве вызывал структурные изменения годичного кольца древесины: снижение общего числа трахеид в радиальном

ряду. Эти различия более четко проявились в 2013 г. (рис. 1), поскольку в связи с летней засухой в 2012 г. снизился годичный прирост древесины в контрольном варианте.

В 2013 г. обнаружено увеличение доли поздней древесины в годичном кольце (табл. 3).

Влияние умеренной засухи проявляется в тенденции к изменению программы работы камбия на формирование поздней древесины (см. табл. 3). Поздняя древесина, образовавшаяся во время засухи (опыт), отличается от нормальной (контроль) меньшими размерами клеток и люменов и большей толщиной клеточных стенок (рис. 2).

Кроме уменьшения числа клеток в годичном кольце (см. рис. 1) засуха вызывает небольшое, но достоверное увеличение размеров ранних трахеид и их люменов и существенное снижение размеров клеток и люменов поздней древесины (недостоверны различия лишь в 2013 г.), при этом в опытном варианте достоверно увеличивается толщина клеточных стенок ранних и поздних трахеид. Уменьше-

**Рис. 1.** Число трахеид (всего – 1, 2, поздних – 3, 4) в радиальном ряду годичного слоя древесины сосны на контрольном (1, 3) и опытном (2, 4) участках.

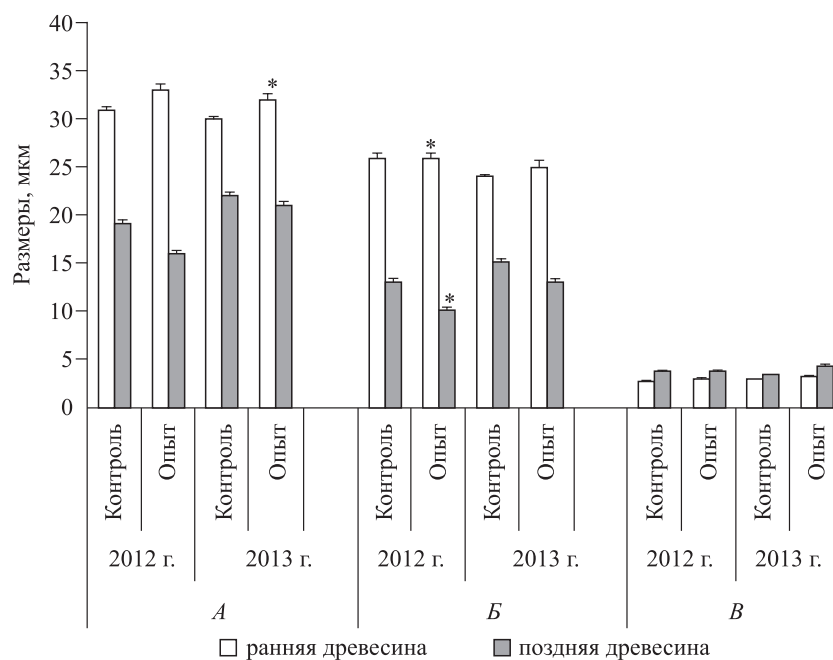


Рис. 2. Радиальные размеры клетки (А), люмена (Б) и толщины клеточной стенки (В) ранних и поздних трахеид в стволе сосны на опытном и контрольном участках. Звездочками отмечены характеристики, достоверно отличающиеся от контрольных, $P \geq 0.05$.

ние размеров трахеид под влиянием засухи фиксировалось и ранее для различных видов хвойных (Abe, Nakai, 1999; Rossi et al., 2009; Gruber et al., 2010).

На рис. 2 приведены средние показатели размеров клеток, но в засушливый период в июле 2012 г. даже в годичном кольце контрольных деревьев обнаружен слой клеток, отличающихся от нормальных существенно меньшими размерами. Подобные аномалии строения отмечены и в 2010 г. как следствие пересадки растений. Сравнение показателей трахеид из аномальных слоев древесины 2010 и 2012 гг. с терминальными трахеидами поздней древесины, образующимися в конце ве-

гетационного периода, показало их большое сходство. Таким образом, разные по своей природе стрессовые факторы могут вызывать сходные изменения структуры трахеид.

Морфологические изменения сопровождаются биохимическими (рис. 3): летом отмечено 5–8%-е увеличение содержания хлорофиллов и каротиноидов в хвое текущего года, к осени с усилением засухи концентрация хлорофилла *a* в хвое снизилась, а хлорофилла *b* и каротиноидов увеличилась. Соотношение хлорофиллы : каротиноиды падает с 5.6 в контроле до 4.2 в опыте, что свидетельствует об усилении антиоксидантной защиты (Weisner et al., 2003).

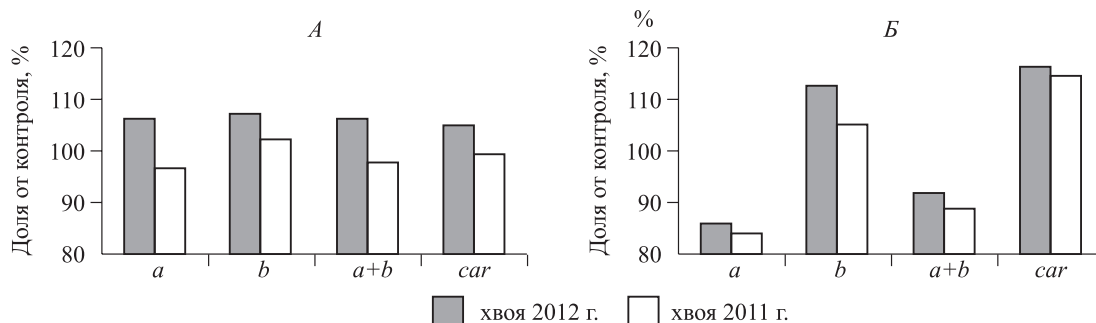


Рис. 3. Доля от контроля фотосинтетических пигментов в хвое сосны текущего и прошлого года: А – июль 2012 г.; Б – сентябрь 2012 г.; а – хлорофилл *a*, *b* – хлорофилл *b*, *car* – каротиноиды.

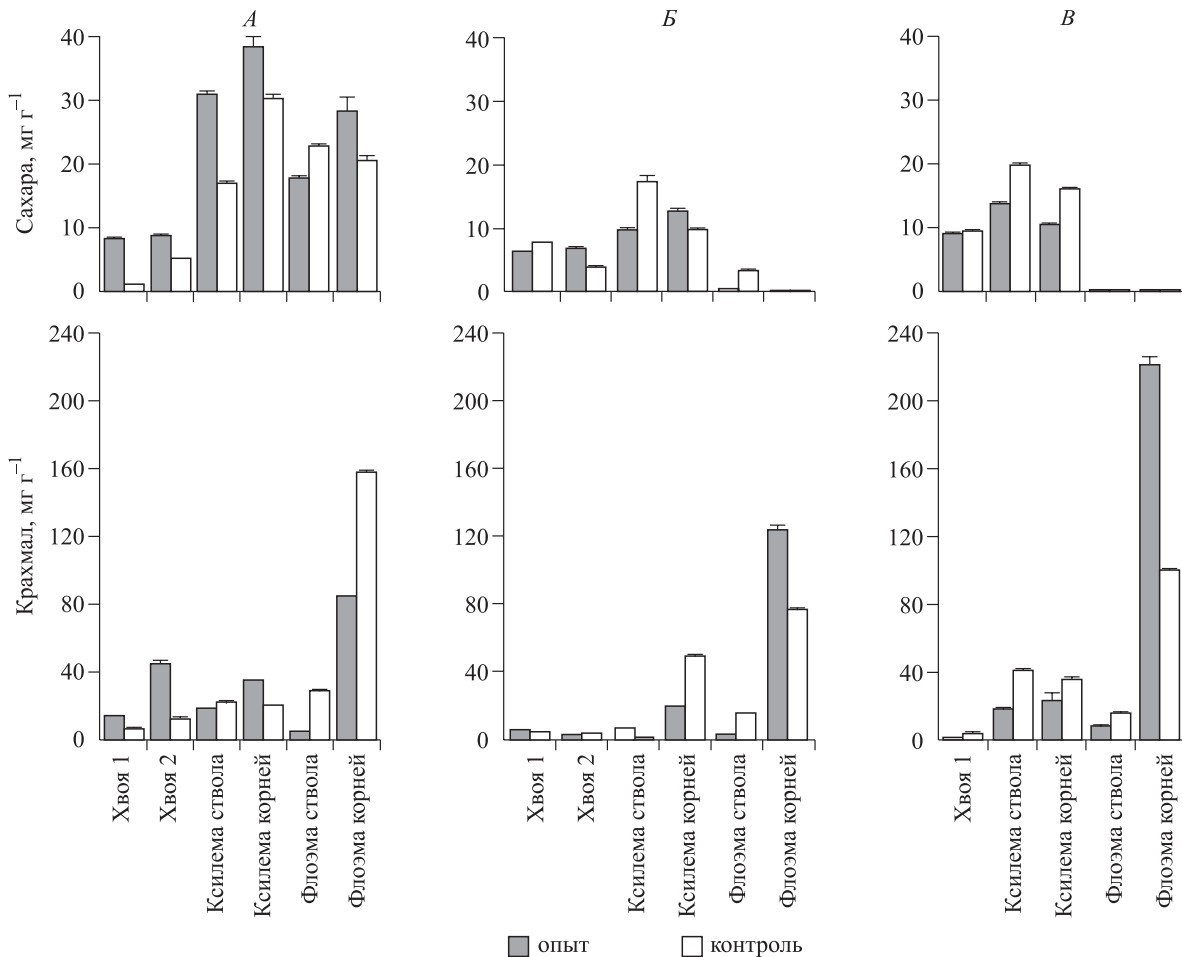


Рис. 4. Содержание сахаров и крахмала (абс. сух. вещества) в тканях сосны обыкновенной под влиянием засухи: А – июль 2012 г., Б – сентябрь 2012 г., В – сентябрь 2013 г.

Поскольку интенсивность камбиальной активности и продуктивность ксилогенеза в первую очередь зависят от снабжения низкомолекулярными углеводами и присутствия легкодоступных запасных форм углеводов, определяли содержание сахаров и крахмала в прикамбиальной зоне и прилежащих тканях ксилемы и флоэмы. Собрать достаточное количество ткани камбия удалось только в июле 2012 г. В этот период засуха привела к значительному увеличению содержания низкомолекулярных углеводов во всех тканях в опытном варианте, кроме флоэмы ствола (рис. 4). Очевидно, что снижение интенсивности ксилогенеза не связано с недостатком строительного материала.

В сентябре 2012 г. с уменьшением влажности почвы во флоэме ствола уровень сахаров сильно снизился, во флоэме корней обнаружили лишь следовые количества сахаров, увеличение наблюдалось только в хвое прошлого

года и ксилеме корней. В сентябре 2013 г. в перерыве между дождливыми периодами уровень сахаров в хвое и ксилеме опытных деревьев оказался ниже, чем в контроле, а во флоэме ствола и корней зафиксированы следовые количества сахаров. По-видимому, осенью в связи с завершением процесса ксилогенеза и вегетационного периода необходимость в неструктурных углеводах в надземной части дерева резко снижается, а хвоя продолжает поставлять фотоассимиляты. В этот период должна усилиться запасующая функция, но в надземной части из-за пониженной температуры воздуха отложение углеводов в виде крахмала ограничено (Лимбергер, Высоцкая, 1976; Pollock, Lloyd, 1987), что приводит к накоплению этого полимера в корнях, где температурные условия более благоприятны.

Содержание крахмала во все три срока максимально во флоэме корней как контрольных, так и опытных деревьев. В июле содержание

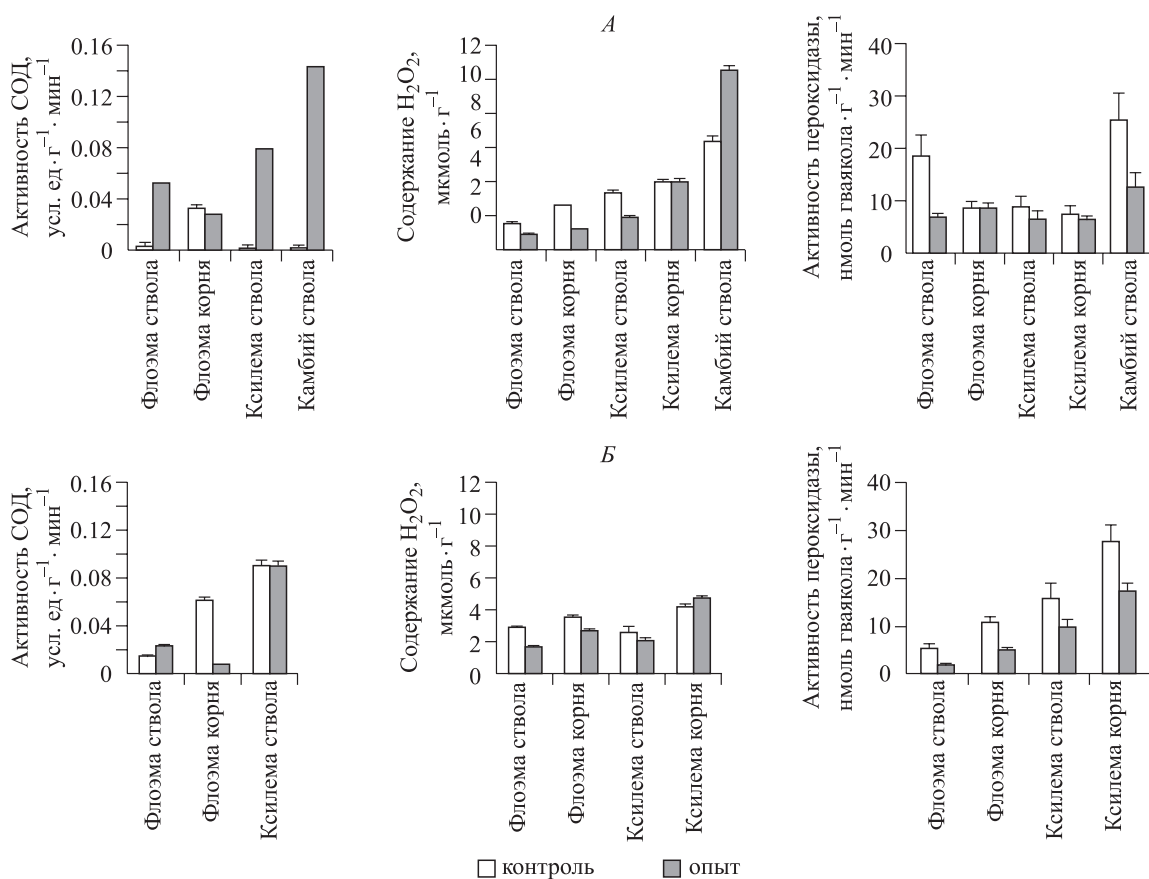


Рис. 5. Активность СОД, содержание пероксида водорода и активность пероксидазы в тканях ствола и корней сосны под влиянием водного дефицита: А – июль 2012 г., Б – сентябрь 2012 г.

крахмала во флоэме корней снижается зеркально повышению содержания растворимых углеводов, осенью происходит резкое накопление крахмала в этой ткани опытных деревьев. Очевидно, что флоэма корней – основная депонирующая крахмал зона, и эта функция усиливается в условиях водного дефицита.

В целом в условиях водного дефицита повышенная концентрация низкомолекулярных углеводов не используется в процессе ксилогенеза. Растворимые углеводы помимо трофической выполняют и сигнальную функцию, регулируя ростовые процессы (Smeekens et al., 2003). Не исключено, что избыток сахаров, наблюдающийся при засухе, может участвовать в регуляции пролиферативной и ростовой активности клеток камбиальной зоны.

Образование избыточного количества свободных радикалов в стрессовых условиях нивелируется усилением антиоксидантной защиты, на переднем плане которой выступает СОД, поскольку основная функция этого фермента – перевод агрессивной формы супероксидного анион-радикала ($O_2\cdot^-$), образующегося

в различных физиологических процессах, в более стабильное соединение H_2O_2 (Potikha et al., 1999). Пероксид водорода в избыточных количествах также вызывает окислительный стресс, и его негативному воздействию противостоит пероксидаза.

Активность СОД в июле резко повышена в зонах образующейся флоэмы, ксилемы и камбия ствола (рис. 5). Для флоэмы и ксилемы ствола явно прослеживается причинно-следственная связь активности СОД с концентрацией пероксида водорода в опытном варианте (повышение активности СОД сочетается со снижением содержания H_2O_2), для флоэмы корня и камбиальной зоны она отсутствует. В целом уровень пероксида водорода в дифференцирующихся тканях снижен, но в камбиальной зоне засуха провоцирует сильный окислительный стресс, который проявляется в накоплении этого окислителя. Пониженный уровень пероксида водорода в нашем опыте нельзя объяснить деятельностью пероксидазы, активность которой во всех тканях снижена или не отличается от контроля. Этот факт

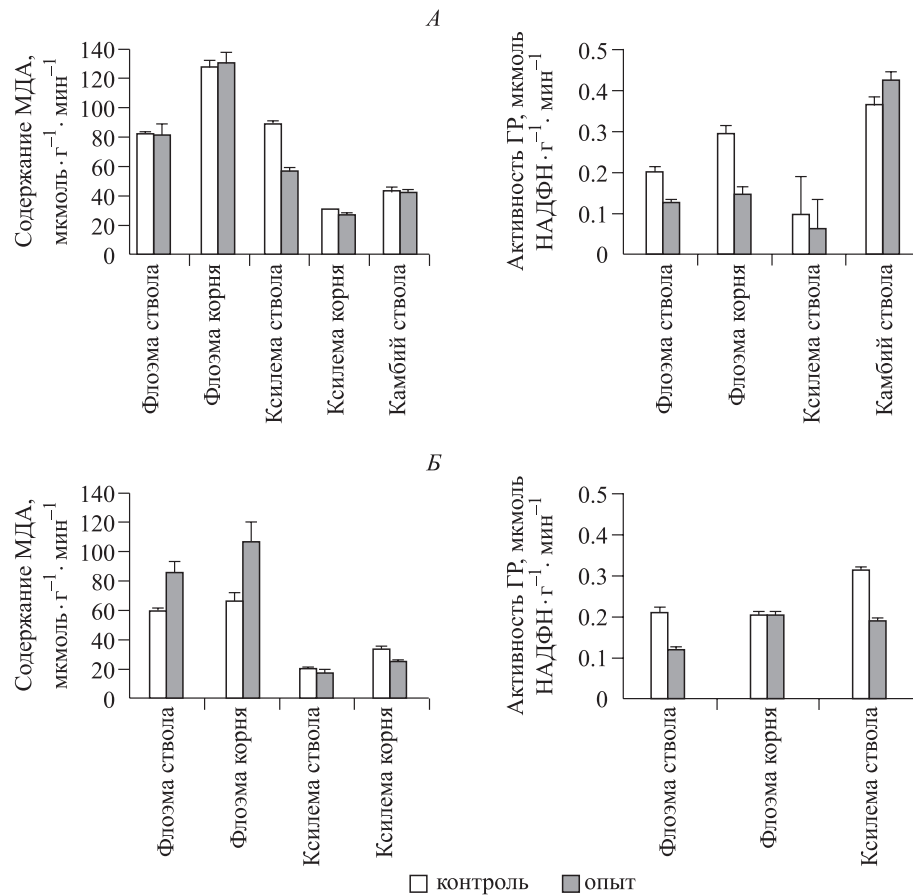


Рис. 6. Содержание МДА и активность глутатионредуктазы в тканях ствола и корней сосны под влиянием водного дефицита: А – июль 2012 г., Б – сентябрь 2012 г.

не следует также однозначно трактовать как отсутствие стрессового состояния, поскольку H_2O_2 помимо многочисленных метаболических выполняет сигнальные функции, контролирующее деление клеток (Hung et al., 2005).

В конце вегетационного периода по сравнению с июлем на фоне снижения влажности почвы во флоэме оказывается сильно сниженной активность СОД, уровень пероксида водорода несколько повышается, но остается ниже контрольных значений, активность пероксидазы в ксилеме достоверно выше, чем во флоэме, но во всех тканях ниже контрольных значений.

Одним из показателей усиления окислительного стресса считается накопление МДА – продукта окисления полиненасыщенных жирных кислот, характеризующее степень окислительного повреждения липидов. Существенное повышение содержания МДА зафиксировано в хвое трехлетних сеянцев пихты *Abies fabri* (Mast.) Craib. (Guo et al., 2010). В нашем эксперименте в июле накопле-

ния МДА не отмечено ни в одной из исследованных тканей (рис. 6).

В сентябре со снижением влажности почвы достоверное увеличение содержания МДА отмечено во флоэме ствола и корней. Можно предположить, что для засухоустойчивой сосны понижение влажности, достигнутое в нашем опыте в июле, не является критическим и антиоксидантная защита не активируется.

Увеличение активности глутатионредуктазы также считается индикатором окислительного стресса. Зафиксировано повышение активности фермента в условиях жесткого водного дефицита в листовом аппарате различных систематических групп в хвое пихты (Guo et al., 2010), листьях эвкалипта (Shvaleva et al., 2006), в гаметофите засухоустойчивого мха *Tortula ruralis* (Hedw.) (Dhindsa, 1991). В нашем случае повышение активности глутатионредуктазы обнаружено только в июле в камбиальной зоне, в остальных тканях активность фермента равна или существенно ниже контроля. Поскольку повышение актив-

ности фермента способствует уменьшению концентрации в ткани окисленного глутатиона, ингибирующего синтез белка, можно сделать вывод об ослаблении защитных функций глутатионредуктазы при длительной засухе. Подтверждением этому служат данные о резком падении активности фермента в листьях пшеницы при длительном водном дефиците (Niedzwiedz-Siegien et al., 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом засуха вызывает существенное уменьшение числа клеток в радиальном ряду годовичного кольца, небольшое, но достоверное увеличение размеров ранних трахеид и их люменов, существенное снижение размеров клеток и люменов поздней древесины, достоверное увеличение толщины клеточных стенок ранних и поздних трахеид. При этом в условиях водного дефицита отмечена повышенная концентрация в тканях низкомолекулярных углеводов, которые частично используются на утолщение клеточной стенки трахеид, но из-за торможения процессов деления и растяжения камбиальных производных не реализуется полностью в процессе ксилогенеза. В результате образуются аномальные трахеиды с уменьшенными размерами клеток и люменов и утолщенными клеточными стенками, что может существенно затруднять восходящий ток воды и тем самым способствовать ее более экономному расходованию. Излишки растворимых углеводов откладываются в запас во флоэме корней в виде крахмала, депонирующая функция флоэмы корней усиливается в условиях водного дефицита.

Засуха инициирует некоторые проявления окислительного стресса: изменяется соотношение фотосинтетических пигментов в хвое в сторону накопления каротиноидов, что можно интерпретировать как усиление антиоксидантной защиты. В дифференцирующихся тканях прикамбиальной зоны ксилемы и флоэмы ствола сосны повышен уровень СОД, что также свидетельствует о наличии окислительного стресса. Между тем классические индикаторы окислительного стресса – пероксид водорода, МДА, пероксидаза, глутатионредуктаза – в дифференцирующихся тканях флоэмы и ксилемы не обнаруживают свойственного им усиления функций при окислительном стрессе

се в условиях умеренной засухи. Возможно, это связано с высокой засухоустойчивостью сосны, поскольку существенное накопление МДА отмечается только в сентябре с усилением засухи.

Особо следует обратить внимание на реакцию на водный дефицит собственно меристематической зоны – камбия. Здесь отмечены повышенное содержание низкомолекулярных углеводов и вдвое сниженное – крахмала, экстремальная активность СОД, повышенная концентрация пероксида водорода, немного повышенная активность глутатионредуктазы и пониженная – пероксидазы. Очевидно, что в камбиальной зоне под влиянием засухи развивается окислительный стресс и активно действует система защиты от свободных радикалов, что проявляется в высокой активности СОД и накоплении пероксида водорода, но нейтрализации последнего не происходит из-за пониженной активности пероксидазы, в результате чего могут ингибироваться процессы деления в камбиальной зоне, что приводит к уменьшению ширины годовичного кольца. В дальнейшем следует более детально изучать метаболические события в зоне роста растяжением производных камбия, включая камбиальные инициалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вознесенский В. Л., Горбачева Г. И., Штанько Т. П., Филиппова Л. А.* Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга // Физиол. раст. 1962. Т. 9. № 2. С. 255–266.
- Гарифзянов А. Р.* Образование перекиси водорода и проявления окислительного стресса в листьях древесных растений в условиях промышленного загрязнения // Фундаментальные исслед. 2012. № 1. С. 151–155.
- Иванов Ю. В., Савочкин Ю. К., Кузнецов В. В.* Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения механизма адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. 2. Функционирование антиоксидантных ферментов в сеянцах сосны при хроническом действии цинка // Физиол. раст. 2012. Т. 59. № 1. С. 57–66.
- Лимбергер Г. Э., Высоцкая Н. Н.* О гидролизе крахмала в тканях коры однолетних побегов яблони в зависимости от температур-

- ного режима // Физиол. раст. 1976. Т. 23. № 4. С. 818–822.
- Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиол. раст. 1989. Т. 6. 167 с.
- Судацкова Н. Е., Милютина И. Л., Романова Л. И. Адаптивная реакция сосны обыкновенной на негативное воздействие абиотических факторов в ризосфере // Экология. 2009. Т. 40. № 6. С. 411–416.
- Судацкова Н. Е., Милютина И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Изд-во «Гео», 2012. 178 с.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Abe H., Nakai T. Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. // Trees. 1999. V. 14. N. 3. P. 124–129.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivative stress: a review // Ann. Bot. 2003. V. 91. N. 2. P. 179–194.
- Dipierro S., Leonardis S. D. The ascorbate system and lipid peroxidation in stored potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers // J. Exp. Bot. 1997. V. 48. N. 3. P. 779–783.
- Dhindsa R. S. Drought stress, enzymes of glutathione metabolism, oxidation injury, and protein synthesis in *Tortula ruralis* // Plant Physiol. 1991. V. 95. N. 2. P. 648–651.
- Gruber A., Strobl S., Veit B., Oberhuber W. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris* // Tree Physiol. 2010. V. 30. N. 4. P. 490–501.
- Guo J., Yang Y., Wang G., Yang L., Sun X. Ecophysiological responses of *Abies fabri* seedlings to drought stress and nitrogen supply // Plant Physiol. 2010. V. 139. N. 4. P. 335–347.
- Humphreys F. R., Kelly J. A method for determination of starch in wood // Anal. Chem. Acta. 1961. V. 24. N. 1. P. 66–70.
- Hung S.-H., Yu C.-W., Lin C. H. Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants // Bot. Bull. Acad. Sci. 2005. V. 46. N. 1. P. 1–10.
- Ivanov Yu. V., Savochkin Yu. V., Kuznetsov V. V. Scots pine as a model plant for studying the mechanisms of conifers adaptation to heavy metal action. 2. Functioning of antioxidant enzymes in pine seedlings under chronic zinc action // Rus. J. Plant Physiol. 2012. V. 59. N. 1. P. 50–58. DOI: 10.1134/S1021443712010098.
- Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free-radical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers // Plant Physiol. 1993. V. 102. N. 1. P. 115–174.
- Niedzwiedz-Siegien I., Bogatek-Leszczynska R., Come D., Corbineau F. Effects of drying rate on dehydration sensitivity of excised wheat seedling shoots as related to sucrose metabolism and antioxidant enzyme activities // Plant Sci. 2004. V. 167. N. 4. P. 879–888.
- Polle A., Chakrabarti K., Schürmann W., Renneberg H. Composition and properties of hydrogen peroxide decomposing systems in extracellular and total extracts from needles of Norway spruce (*Picea abies* L., Karst.) // Plant Physiol. 1990. V. 94. N. 1. P. 312–319.
- Pollock C. J., Lloyd E. J. The effect of low temperature upon starch, sucrose and fructan synthesis in leaves // Ann. Bot. 1987. V. 60. N. 2. P. 231–235.
- Potikha T. S., Collins C. C., Johnson D. I., Delmer D. P., Levine A. The involvement of hydrogen peroxide in the differentiation of secondary walls in cotton fibers // Plant Physiol. 1999. V. 119. N. 3. P. 849–858.
- Putter J. Peroxidases // Methods of enzymatic analysis. Weinheim, New York, San Francisco, London: Verlag Chemie, 1974. V. 2. P. 685–690.
- Rossi S., Simard S., Rathgeber C. B. K., Deslauriers A., De Zan C. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings // Trees. 2009. V. 23. N. 1. P. 85–93.
- Shvaleyeva A. L., Silva C. E., Breia E., Jouve L., Hausman J. F., Almeida V. H., Maroco J. P., Rodrigues M. L., Pereira J. S., Chaves M. M. Metabolic responses to water deficit in two *Eucalyptus globules* clones with contrasting drought sensitivity // Tree Physiol. 2006. V. 26. N. 2. P. 239–248.
- Smeekens S., Ma J., Hanson J., Rolland F. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth // Current Opinion in Plant Biol. 2003. V. 13. N. 3. P. 274–279.

- Sudachkova N. E., Milyutina I. L., Romanova L. I.* Adaptive responses of Scots pine to the impact of adverse abiotic factors on the rhizosphere // *Rus. J. Ecol.* 2009. V. 40. N. 6. P. 87–392. DOI: 10.1134/S1067413609060022.
- Velikova V., Jordanov I., Edreva A.* Oxidative stress and some antioxidant system in acid-rain treated bean plants: protective role of exogenous polyamines // *Plant Sci.* 2000. V. 151. N. 1. P. 59–66.
- Weisner G., Hecke K., Tausz M., Häerle K.-H., Grams T. E. E., Matyssek R.* The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) against oxidative stress // *Ann. For. Sci.* 2003. V. 60. N. 2. P. 131–135.

Drought Impact on Wood Formation and Antioxidant Protection of Scots Pine Cambial Zone

N. E. Sudachkova, L. I. Romanova, I. L. Milyutina

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation
E-mail: biochem@ksc.krasn.ru*

The effect of drought on the 8-9-year-old seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) was simulated in the field by isolating trees from precipitation. The biochemical changes typical of water stress were compared with the structural changes of the annual rings of wood. The samples of the current and last year needles, cambium and adjoining layers of xylem and phloem of stems and roots were analyzed. In the needles, the content of chlorophyll *a* and *b* and carotenoids were determined. The contents of hydrogen peroxide and malondialdehyde (MDA), the activity of enzymes, realizing antioxidant protection: superoxide dismutase (SOD), peroxidase, glutathione reductase and content of sugars and starch were determined in tissues of xylem, phloem and cambium. It was shown that drought reduces the weight of the needles, the chlorophyll content and the width of the annual wood rings. In moderate drought in the cambial zone oxidative stress was developed and also protection system against free radicals was activated, which resulted in a high SOD activity and the accumulation of hydrogen peroxide due to the activity of peroxidase reduction. As a result, the division processes in cambial zone and cells extension growth were inhibited and the width of annual wood rings decreased due to reduction in the number and size of tracheids. It was found that decrease in growth was not due to deficit of carbohydrates for the process xylogenesis. Water deficit increases the concentration of low molecular weight carbohydrates in the tissues, which, due to the inhibition of division and extension cambial derivatives are only partially used for thickening tracheid cell walls. As a result, abnormal tracheides with reduced size of cells and lumens and thickened cell walls were formed. Abundance of soluble carbohydrates was deposited as a reserve pool in the root phloem in the form of starch. The stock function of root phloem was increased under water deficit conditions.

Keywords: *Scots pine, drought, xylogenesis, cambium, phloem, photosynthetic pigments, carbohydrates, oxidative stress.*

How to cite: *Sudachkova N. E., Romanova L. I., Milyutina I. L.* Drought impact on wood formation and antioxidant protection of Scots pine cambial zone // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 5: 54–63 (in Russian with English abstract).