

УДК 582.475.4:575

ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФУНКЦИЙ СОСНЫ ПАЛЛАСА В ПОСТПИРОГЕННЫЙ ПЕРИОД

© 2023 г. В. П. Коба*

*Никитский ботанический сад, ул. Никитский спуск, д. 52, пгт. Никита, Ялта, Республика Крым, 298648 Россия***E-mail: KobaVP@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.08.2021 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

С использованием методов биофизики и визуальной оценки проведено изучение динамики жизненного состояния деревьев сосны Палласа (*Pinus pallasiana* D. Don), поврежденных огнем. Показано, что низовой пожар оказывает заметное влияние на биофизические характеристики сосны Палласа. В постпирогенный период наблюдается изменение электрического сопротивления тканей ствола деревьев, повышение коэффициента его вариации, что отражает ухудшение их жизненного состояния. Выявлена связь показателей коэффициента поляризации тканей ствола с уровнем пирогенного травмирования деревьев сосны Палласа. Интенсивность пожелтения хвои отражает величину стресса, который испытывают после огневого воздействия деревья, что определяется не только уровнем пирогенного воздействия, но и защитной реакцией, связанной с мобилизацией резерва жизненного потенциала в постшоковый период. Негативные последствия стресса проявляются в пролонгирующем снижении жизненного состояния растений. Выявлена дифференциация сосны Палласа по типам ответной реакции на действие повреждающего фактора. Особи повышенной активности регенерационных процессов обеспечивают сохранение группы при сильном кратковременном негативном воздействии. Индивиды со слабой реакцией реализуют свое преимущество в ситуации хронического действия стрессора, консервативно используя резерв жизненного потенциала, что обеспечивает возможность длительного существования в неблагоприятных условиях. В настоящее время в природных популяциях сосны Палласа формируются “ножницы” двух эволюционно разных тенденций естественного отбора. При хроническом действии повреждающих факторов с большей вероятностью выживают индивиды инертной реакции и увеличивается элиминация особей активного ответа на стресс, что влечет за собой снижение устойчивости популяций к сильному деструктивному воздействию.

Ключевые слова: пожар, пирогенное повреждение, сосна Палласа, жизненное состояние, коэффициент поляризация тканей, стресс, дифференциация.

DOI: 10.31857/S0024114823040046, EDN: XRAMMQ

Влияние пожаров на древесные растения, специфика развития лесных биоценозов, подвергшихся воздействию огня, рассматриваются во многих работах (Мелехов, 1948; Иванов, Евдокименко, 2017; Nicholson et al., 2017; Архипов, 2019; Макарова, 2020; Prior, Bowman, 2020). Однако одной из наиболее важных и мало изученных остается проблема оценки состояния поврежденных огнем деревьев, реакции растений на действие теплового шока, анализ механизмов поддержания жизненных функций в постпирогенный период (Судачкова и др., 2016; Kharugin et al., 2016; Коротаева и др., 2017; Casals et al., 2018; Гетте и др., 2020; Карасев и др., 2020).

Естественные насаждения сосны Палласа южного макросклона Главной гряды Крымских гор характеризуются высокой пожарной опасностью,

почти вся их территория отнесена к I классу. В последние десятилетия особую тревогу вызывает увеличение количества крупных пожаров, после прохождения которых поврежденные древостои часто назначаются в санитарную рубку. При этом оценка жизненного состояния деревьев на территории горельников обычно проводится сразу после пожара на основе использования внешних признаков пирогенного повреждения (Савченко, 1978; Цветков, 2006; Краснощеков и др., 2018; Усенья, 2018). Данные подходы во многих случаях не позволяют достаточно адекватно оценить индивидуальные характеристики устойчивости и специфику поддержания жизненных функций поврежденных огнем деревьев. Поэтому в настоящее время одной из главных задач сохранения насаждений сосны Палласа в Горном Крыму является внедре-

ние и использование в практике лесохозяйственной деятельности более точных методов, основанных на тестировании индивидуальных характеристик динамики состояния деревьев, поврежденных огнем.

Одним из перспективных направлений диагностики состояния древесных растений является оценка электрофизиологических характеристик тканей прикамбиального комплекса ствола, измерение его электрического сопротивления (Голиков и др., 2001; Шавнин, 2003; Карасев, Карасева, 2016). Электрическое сопротивление как показатель водного режима прикамбиального комплекса тканей характеризует физиологическое состояние растений. Нарушения водного режима, приводящие к ослаблению растений, диагностируются по уровню изменения электрического сопротивления поврежденных тканей. Используемые в настоящее время методы оценки электрического сопротивления прикамбиального комплекса ствола не нарушают процессов жизнедеятельности растений и получают все большее применение при изучении древесных пород, динамики их состояния в различных условиях произрастания.

Целью исследований являлось изучение биофизических признаков жизненного состояния по показателям изменения на разных частотах электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей ствола деревьев сосны Палласа, поврежденных огнем, оценка специфики внутрипопуляционной дифференциации индивидов по уровню реакции на действие повреждающего фактора.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в естественных лесах сосны Палласа на территории Ялтинского горно-лесного природного заповедника. На участке прохождения пожара, который произошел в начале весны (8 марта) в чистых насаждениях сосны Палласа, тип леса – чернососновый сугрудок ($C_1-S_{кр}$), изучали таксационные показатели (Анучин, 1982), определяли степень повреждения огнем стволов и уровень пожелтения хвои, параллельно проводили оценку биофизических характеристик жизненного состояния деревьев.

Критические значения высоты обгорания стволов деревьев (K) рассчитывали по методике А.Г. Савченко (1978 г.), используя формулу: $K = 0.1522D - 0.90$, где D – диаметр стволов деревьев на высоте 1.3 м в см. Согласно данной методике, считается, что при высоте обгорания – $h < 0.5 K$ деревья пожаром не травмируются, при $0.5 K < h < 0.8 K$ отмечаются незначительные повреждения стволов деревьев. При $0.8 K < h < 1.3 K$ жизнедеятельность отдельных деревьев, преимущественно III–IV классов Крафта, начинает угнетаться, прирост падает. При $h > 1.0 K$ деревья III–IV классов Крафта начинают отмирать, одна-

ко у деревьев I–II классов Крафта наблюдается послепожарная активизация жизнедеятельности, выражающаяся в увеличении радиального прироста. При $h > 1.3 K$ наблюдается массовый отпад деревьев (Савченко, 1978; Савченко, 1984).

Биофизические показатели жизненного состояния определяли два раза в мае и в октябре в год прохождения пожара посредством измерения электрического сопротивления тканей ствола у 100 деревьев на территории горельника (Тарусов, 1938; Рутковский, 1970; Яковлева, 1983). Для этих целей использовали портативный прибор, собранный на основе схемы, разработанной Л. Осипковым (1968 г.). Прибор был создан с применением современных микросхем и цифрового индикатора наблюдаемых параметров. В модифицированном приборе также применялись наиболее оптимальные для работы с древесными растениями стандартные электроды от влагомера древесины ЭВ–2К с расстоянием между иглами 1 см. Для более полной оценки качественных характеристик биологического объекта электрическое сопротивление определяли на низкой (1 кГц) и высокой (1 мГц) частотах. По каждому дереву измерения проводили в пятикратной повторы с южной стороны ствола на высоте 1.3 м от поверхности земли. В качестве контроля были заложены 2 пробные площади размером по 1 га в непосредственной близости к территории прохождения пожара, в районе нижней и верхней границы его распространения, в древостоях сосны Палласа, не затронутых огнем, на которых проводили измерение электрического сопротивления тканей ствола у 30 деревьев. Динамику погодных явлений анализировали, используя данные Ялтинской метеорологической станции. Количественные результаты наблюдений обрабатывали, применяя методы статистического анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пожар, на площади которого проводились исследования, произошел в среднем поясе Ялтинского амфитеатра на склоне хребта Иогграф, охватив территорию около 20 га, в пределах высот 400–600 м над уровнем моря. В целом данный пожар можно характеризовать как низовой, однако негативные погодные условия (небольшое количество осадков в предшествующий период и сильный ветер в момент начала пожара) способствовали практически полному уничтожению подроста и подлеска на территории прохождения огня. Деревья первого яруса также подверглись значительному пирогенному воздействию.

Первые маршрутные обследования территории горельника были проведены в конце весны, через три месяца после прохождения пожара. Таксационные показатели древостоя на площади горельника имели следующие характеристики: средний возраст

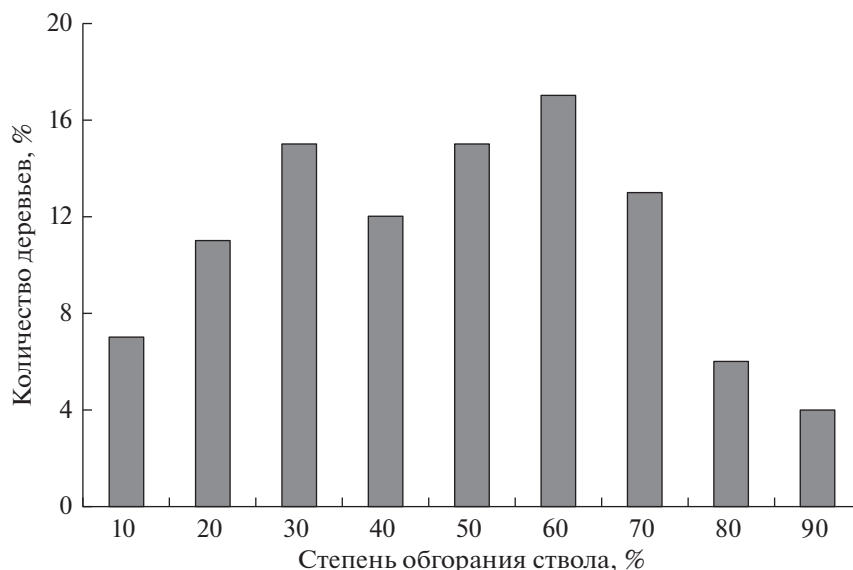


Рис. 1. Количество поврежденных деревьев сосны Палласа огнем по показателю относительной высоты обгорания ствола.

деревьев был 110 лет, средняя высота и диаметр — 14.8 ± 0.2 м и 35.2 ± 0.9 см соответственно.

Оценка уровня пирогенного повреждения показала, что относительная высоты обгорания стволов деревьев в среднем составила 55% от их длины (рис. 1). Из общего объема обследованных деревьев 11% слабо обгорели ($h < 0.5$ К), 14% имели незначительную степень повреждения (0.5 К $< h < 0.8$ К), 23% были травмированы до степени угнетения жизнедеятельности (0.8 К $< h < 1.3$ К) и 52% имели повреждения ($h > 1.3$ К), которые в дальнейшем, согласно применяемой методике, могли вызвать их гибель.

Электрическое сопротивление тканей ствола изучаемых деревьев характеризовалось достаточно высоким уровнем различия. На частоте измерения мГц максимум и минимум были соответственно 57.5 и 24.8 кОм, средний показатель составил 38.6 ± 0.4 , коэффициент вариации — 24.0%. На низкой частоте измерения (кГц) максимальное значение электрического сопротивления было

76.9 кОм, минимальное — 29.3 кОм, средний показатель — 49.3 ± 0.6 , коэффициент вариации — 27.1%. Коэффициент поляризации тканей ствола изменялся в пределах 1.13–1.39, имея среднее значение 1.266 ± 0.002 и величину вариации 4.1%. Если сравнить эти показатели с данными электрического сопротивления тканей ствола сосны Палласа на контрольных пробных площадях (табл. 1), то можно отметить существенное снижение как высокочастотных, так и низкочастотных показателей и заметное повышение коэффициента их вариации. Это, очевидно, отражает результат пирогенного травмирования и изменения жизненного состояния древостоя на территории прохождения пожара.

При изучении электрического сопротивления тканей растений наиболее важной характеристикой их устойчивости к действию неблагоприятных факторов является коэффициент поляризации тканей, который находится как отношение низкочастотного показателя к высокочастотно-

Таблица 1. Характеристика электрического сопротивления тканей ствола сосны Палласа

Показатели	Высота н.у.м., м	Электрическое сопротивление (кОм) тканей ствола на разных частотах				Коэффициент поляризации	
		мГц		кГц			
		M ± s	V (%)	M ± s	V (%)	M ± s	V (%)
Весна	400–600	38.6 ± 0.4	24.0	49.3 ± 0.6	27.1	1.266 ± 0.002	4.1
Осень	400–600	43.9 ± 0.7	21.6	56.4 ± 0.9	23.2	1.288 ± 0.005	5.7
Контроль	400	47.6 ± 1.1	17.2	57.1 ± 1.4	17.3	1.200 ± 0.007	4.3
	600	43.4 ± 1.0	16.9	55.7 ± 1.5	19.8	1.273 ± 0.014	8.2

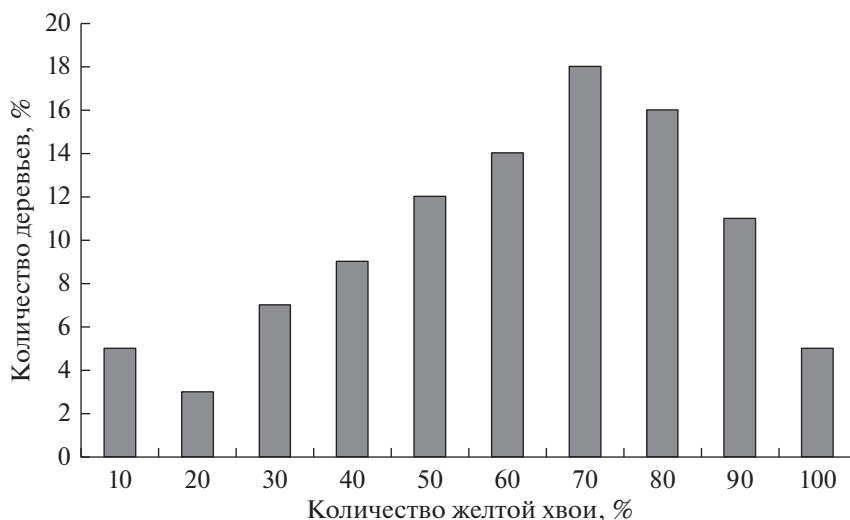


Рис. 2. Состояние хвои сосны Палласа на территории горельника.

му. Наличие поляризационной емкости является одним из признаков, характеризующих состояния живых клеток. При снижении физиологической активности под влиянием тех или иных факторов поляризационная емкость падает (Тарусов, 1938; Рутковский, 1970).

На основе анализа биофизических признаков состояния деревьев с внешними характеристиками их пирогенного повреждения была выявлена отрицательная связь поляризации тканей ствола с величиной относительной высоты его обгорания, коэффициент корреляции составил $r = -0.201 \pm 0.010$ (по *t*-критерию Стьюдента на уровне значимости 0.1%). Аналогичная связь отмечена и для показателя К, однако ее уровень несколько ниже, коэффициент корреляции составил $r = -0.167 \pm 0.01$. Таким образом, при увеличении высоты обгорания стволов деревьев коэффициент поляризации уменьшается, что свидетельствует о снижении их жизненного состояния.

Оценивая степень травмирования деревьев по количеству пожелтевшей хвои, следует отметить, что данный признак должен, казалось бы, давать более надежную характеристику жизненного состояния растений в первые недели и месяцы после пирогенного воздействия (рис. 2). Следует также отметить, что в практической деятельности во время проведения лесохозяйственных мероприятий по расчистке горельников этот признак играет решающую роль при назначении деревьев в рубку. Однако в отличие от двух предыдущих показателей, связь интенсивности пожелтения хвои с коэффициентом поляризации тканей ствола деревьев сосны Палласа проявлялась лишь на уровне тенденции.

Очевидно, интенсивность пожелтения хвои определяется не только степенью огневого воз-

действия, но и процессами защитной реакции растений в постшоковый период, когда мобилизация резерва жизненного потенциала осуществляется за счет отторжения отдельных поврежденных структур растения (Кириллов, 1977; Судачкова, 1998; Коротаяева и др., 2017). Поэтому степень пожелтения хвои не в полной мере отражает изменение жизненного состояния деревьев, подвергшихся негативному воздействию огня. Реакция дефолиации является одним из адаптивных признаков при действии стрессора. Это явление у некоторых видов древесно-кустарниковых растений наблюдается при почвенной засухе и техногенном загрязнении (Павлов, 2005; Браилко, 2018).

Последующие исследования, проведенные на территории горельника осенью через семь месяцев после пожара, показали, что практически все деревья восстановили свои жизненные функции, независимо от степени их изначального повреждения. Главными причинами столь положительного явления можно считать следующие: пожар возник до начала активной вегетации, поэтому процессы регенерации травмированных тканей проходили в наиболее оптимальный период для роста растений; благоприятные климатические условия в послепожарный период.

Количество осадков в условиях южного макросклона Главной гряды Крымских гор является важнейшим фактором, оказывающим непосредственное влияние на рост и развитие растений. Особо повышается их роль в постпирогенный период. До пожара (пожар произошел 8 марта) и в некоторый период после его прохождения, в первой и во второй декаде марта, в районе проведения исследований выпало незначительное количество осадков — 2.2 мм. Однако в третьей декаде прошли обильные дожди, в течение 10 дней выпа-

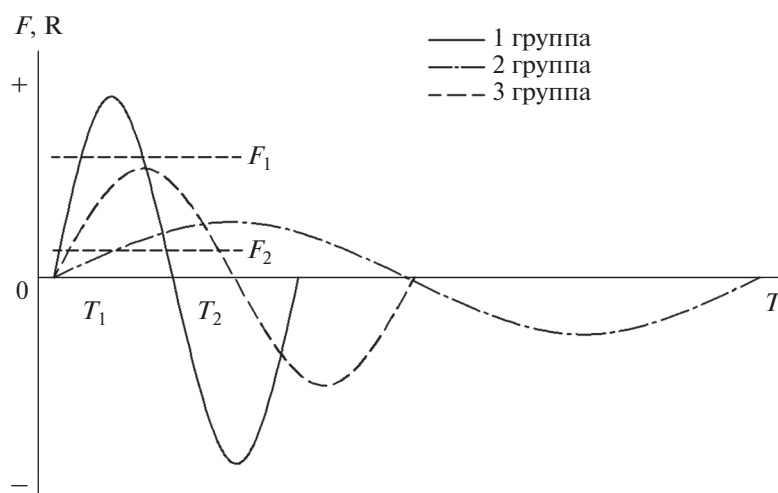


Рис. 3. Дифференциация индивидов по типам реакции на действие стрессора. Условные обозначения: T — фактор времени; F — повреждающий фактор; R — уровень реакции на действие стрессора.

ло 54 мм, общая сумма осадков в марте превысила многолетнюю среднюю норму на 11 мм. В последующие месяцы, за исключением мая, количество осадков было выше многолетней средней нормы для данного района на 30–40%.

Измерения электрического сопротивления тканей по изучаемым деревьям, проведенные в конце октября, выявили заметное его изменение в сравнении с характеристиками, полученными в мае. Величины электрического сопротивления осеннего периода наблюдений практически полностью совпали с контролем (см. табл. 1). Отмечалось также существенное увеличение коэффициента поляризации тканей ствола. Его среднее значение даже несколько превысило показатели контроля, что, очевидно, отражает повышение интенсивности физиологических процессов в связи с активизацией регенерации поврежденных тканей.

Сравнительный анализ результатов измерения электрического сопротивления тканей отдельных деревьев выявил достаточно тесную связь между характеристиками, полученными весной и осенью. На частоте измерения мГц корреляция составила $r = 0.480 \pm 0.008$, на частоте кГц — $r = 0.528 \pm 0.007$. Для коэффициента поляризации тканей эта связь несколько меньше — $r = 0.186 \pm 0.010$. Была также установлена существенная отрицательная связь показателей поляризации тканей, полученных в октябре, с результатами весенней оценки процента пожелтевшей хвои отдельных деревьев, коэффициент корреляции составил $r = -0.343 \pm 0.009$. Это свидетельствует о том, что растения, у которых постшоковая реакция процессов регенерации протекала интенсивно, активно мобилизовали и использовали внутренний резерв, что в последующем проявилось в более резком снижении их жизненного состояния после преодоления кризисной ситуации.

Таким образом, интенсивность пожелтения хвои в большей степени отражает величину стресса, который испытывают растения после пирогенного воздействия (Судачкова и др., 2016; Гетте и др., 2017). Негативные последствия стресса, характеризующиеся этим признаком, через некоторое время проявляются в снижении жизненного состояния растений. В данном случае наблюдалась дифференциация деревьев не только по уровню жизнестойкости, но и по степени мобилизации внутреннего резерва в критической ситуации. По характеристике ответа на негативное действие стрессора можно выделить три типа реакции (рис. 3).

Первый — активная реакция на действие повреждающего фактора, проявляющаяся в интенсивной перестройке функционирования отдельных систем и всего организма (активное пожелтение и сброс поврежденной хвои). Особи данного типа реакции за счет резкой мобилизации внутреннего резерва способны преодолеть высокий уровень воздействия негативного фактора (F_1). Однако в посткризисный период у них наблюдается более значительное снижение жизнестойкости. В случае сокращения временного интервала ($T_1 - T_2$) между негативными явлениями (увеличение частоты прохождения пожаров) или приобретения повреждающим фактором характера хронического воздействия, что наблюдается при техногенном загрязнении, резко снижается возможность выживания таких особей.

Второй крайний тип — инертная реакция на действие повреждающего фактора, незначительная функциональная перестройка организма. При резких изменениях условий произрастания, высоком уровне негативного воздействия в первую очередь происходит элиминация особей данного типа. Однако в ситуации хронического действия ($0 - T_2$) повреждающего фактора (F_2) эти

индивиды имеют определенное преимущество, так как, не проявляя изначально активной реакции, они в большей степени сохраняют резерв жизненного потенциала, что позволяет им длительно существовать в неблагоприятных условиях.

Третий тип имеет промежуточные характеристики в сравнении с первым и вторым. Данные индивиды проявляют некий баланс использования жизненного потенциала, что обеспечивает определенный уровень возможностей в преодолении кризисной ситуации и сравнительно быстрое восстановление жизненных функций в посткризисный период. Особи третьего типа составляют большую часть древостоя. По объектам наших исследований их доля – около 2/3 всего объема выборки.

Анализируя типы реакции отдельных растений с точки зрения процессов микроэволюции, можно предположить, что признак активного ответа на действие стрессора с большей вероятностью закрепится в последующих поколениях в условиях, когда чередование кризисных явлений происходит с временным интервалом, сопоставимым с периодом реабилитации особей данного типа. В этом случае наследственно будут закрепляться такие признаки, как интенсивность процессов регенерации и скорость восстановления резерва жизненного потенциала, который был использован на преодоление кризисной ситуации.

Второй тип реакции, обеспечивающий существование в условиях длительного действия повреждающего фактора, повышает вероятность выживания особей, характеризующихся более инертной функциональной перестройкой, отбор происходит по признаку устойчивости к хроническому действию стрессора, способности экономно и длительно использовать резерв жизненного потенциала.

Оценивая с позиции данных подходов особенности адаптации природных популяций сосны Палласа на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, необходимо отметить, что в древостоях верхнего пояса, где интенсивность пожаров выше, а частота их прохождения меньше (Коба, 2005), трансформация генетической структуры популяций происходит в сторону увеличения представленности особей первого типа. В последние десятилетия в условиях всевозрастающего техногенного загрязнения и глобальных изменений природной среды, которые во многих случаях приобретают характер длительного негативного воздействия, в первую очередь следует ожидать усиление деструктивных процессов в популяциях верхнего пояса, так как эволюционно они менее устойчивы к хроническому действию стрессоров.

В этой связи в настоящее время одной из главных проблем сохранения лесных насаждений является усиление двух крайних тенденций деструктивного воздействия на лесные сообщества.

С одной стороны – техногенное загрязнение, глобальные климатические изменения определяют усиление хронического негативного воздействия, на фоне которого все более часто происходят кризисные явления, связанные с действием пожаров, локальных выбросов высоких концентраций поллютантов и т.д. Таким образом, формируются как бы “ножницы” двух эволюционно разных тенденций, определяющих изменение генетической структуры и адаптивного потенциала популяций: хроническое действие негативных факторов способствует усилению отбора по признаку особей второго типа и вызывает элиминацию особей первого типа, что влечет за собой снижение устойчивости популяций к сильному кратковременному деструктивному воздействию. В ситуации низкой представленности особей первого типа те или иные кризисные явления резко повышают вероятность гибели отдельных популяций.

Это теоретическое положение подтверждается некоторыми экспериментальными данными, полученными при изучении особенностей роста и развития растений в условиях длительного действия стрессора. Установлено, что продолжительное стрессовое воздействие (поступление в окружающую среду токсичных газообразных веществ) приводит к существенным изменениям внутривидовой структуры вида, которые направлены в сторону увеличения доли особей с низкими темпами развития, с низкой относительной скоростью роста листьев (Турбина, 2005; Турбина, 2011). В решении задач совершенствования системы лесохозяйственных мероприятий восстановления поврежденных огнем древостоев следует отметить, что при проведении санитарных рубок на горельниках в первую очередь ликвидируются особи активной реакции на действие стрессора, так как более интенсивное пожелтение хвои традиционно воспринимается как признак гибели деревьев. Тем самым осуществляется отрицательная селекция, снижающая поливариантность по типам реакции и в конечном итоге устойчивость популяций к негативному воздействию факторов внешней среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Огневое воздействие при низовом пожаре оказывает заметное влияние на биофизические характеристики сосны Палласа. В постпирогенный период наблюдается изменение электрического сопротивления тканей ствола деревьев, повышение коэффициента его вариации, что отражает ухудшение их жизненного состояния. Коэффициент поляризации тканей ствола сосны Палласа проявляет отрицательную связь с относительной величиной и критическим уровнем его обгорания, с увеличением степени пирогенного травми-

рования снижается физиологическая активность тканей древесины.

Интенсивность пожелтения хвои отражает величину стресса, который испытывают деревья после огневого воздействия, что определяется не только степенью пирогенного повреждения, но и уровнем защитной реакции, связанной с мобилизацией жизненного резерва в постшоковый период. Пожелтение хвои и развитие процессов дефолиации характеризует активность реакции на действие стрессора и связанные с этим негативные последствия, которые проявляются в пролонгирующем снижении жизненного состояния деревьев.

Выявлена внутривидовая дифференциация сосны Палласа по типам реакции на действие повреждающего фактора. Особи повышенной активности регенерационных процессов обеспечивают сохранение группы при сильном кратковременном негативном воздействии. Индивиды со слабой реакцией реализуют свое преимущество в ситуации хронического действия стрессора, консервативно используя резерв жизненного потенциала, что обеспечивает возможность длительного существования в неблагоприятных условиях.

При проведении санитарных рубок на горельниках с наибольшей вероятностью ликвидируются особи активной реакции на действие стрессора, так как интенсивное пожелтение хвои квалифицируется как признак гибели деревьев. Тем самым осуществляется отрицательная селекция, снижающая поливариантность по типам реакции, и в конечном итоге устойчивость популяций к негативному воздействию факторов внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 512 с.
- Архипов Е.В. Прогноз жизненного и санитарного состояния сосняков Казахского мелкосопочника после воздействия низовых пожаров // Международный научно-исследовательский журн. 2019. № 11(89). Ч. 2. С. 31–36.
- Браилко В.А. Некоторые особенности водного режима листопадных и зимнезеленых видов рода *Lonicera* (Caryophyllaceae) при интродукции на Южном берегу Крыма // Экосистемы. 2018. № 14(44). С. 75–82.
- Гетте И.Г., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Безкоровая И.Н. Влияние теплового стресса на ассимиляционный аппарат хвои сосны обыкновенной в послепожарных сосняках Южной Сибири // Лесоведение. 2017. № 6. С. 437–445.
- Гетте И.Г., Коротаева Н.Е., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Боровский Г.Б. Влияние контролируемого выжигания на содержание стрессовых белков в хвое сосны обыкновенной в условиях Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2020. № 3. С. 195–204.
- Голиков Д.Ю., Шавнин С.А., Овчинников И.С. Оценка состояния сосновых древостоев с помощью измерения электрического импеданса ствола // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТУ, 2001. Вып. 21. С. 264–272.
- Иванов В.В., Евдокименко М.Д. Роль рубок и пожаров в динамике лесов бассейна озера Байкал // Лесоведение. 2017. № 4. С. 256–269.
- Карасев В.Н., Карасева М.А. Диагностика жизненного состояния насаждений хвойных пород по биоэлектрическим показателям // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 2(30). С. 24–35.
- Карасев В.Н., Карасева М.А., Мухомтов Д.И. Диагностика физиологического состояния хвойных деревьев по биоэлектрическим и температурным показателям // Лесоведение. 2020. № 2. С. 162–174.
- Кириллов О.И. Процессы клеточного обновления и роста в условиях стресса. М.: Наука, 1977. 119 с.
- Коба В.П. *Pinus pallasiana* (Pinaceae) как индикатор периодичности пожаров и особенности восстановления ее насаждений в Горном Крыму // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 2. С. 39–48.
- Коротаева Н.Е., Гетте И.Г., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Боровский Г.Б. Белки теплового шока и фотосинтетическая активность хвои сосны обыкновенной в постпирогенный период // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. Биологические науки. 2017. № 10. С. 79–87.
- Краснощечков Ю.Н., Евдокименко М.Д., Онучин А.А. Постпирогенная дигрессия лесных экосистем в горном Прибайкалье // Сибирский лесной журн. 2018. № 6. С. 46–57.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Макарова Н.В. Устойчивость к пожарам древесных пород в лесных насаждениях Ростовской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2020. № 58. С. 31–36.
- Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.–Л.: Гослестехиздат, 1948. 128 с.
- Осинков Л. Полевой прибор селекционера // Радио. 1968. № 8. С. 55–56.
- Павлов И.Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2005. 370 с.
- Рутковский И.В. Применение электрофизиологических методов при сортоиспытании тополей // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 160–164.
- Савченко А.Г. О критической высоте обгорания стволов деревьев сосны крымской при низовых пожарах // Науч. тр. МЛТИ. М., 1978. Вып. 3. С. 27–30.
- Савченко А.Г. Влияние пожаров на прирост и строение древесины сосны крымской // Лесной журн. 1984. № 3. С. 5–8.
- Судаchkova Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
- Судаchkova Н.Е., Романова Л.И., Астраханцева Н.В., Новоселова М.В., Косов И.В. Стрессовые реакции дере-

вьев сосны обыкновенной на повреждение низовым пожаром // Сибирский экологический журн. 2016. № 5. С. 739–749.

Тарусов Б.Н. Электропроводность как метод определения жизнеспособности тканей. Архив биол. наук, 1938. Т. 52. Вып. 2. С. 120–124.

Турбина М.Р. Внутрипопуляционная дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствия длительного стресса // Экология. 2005. № 4. С. 243–251.

Трубина М.Р. Стратегия выживания *Crepis tectorum* L. в условиях хронического атмосферного загрязнения // Экология. 2011. № 2. С. 102–109.

Усена В.В. Послепожарное состояние и восстановление лесных фитоценозов на территории Республики Беларусь // Известия Национальной академии наук Беларуси. Биологические науки. 2018. Т. 63. № 3. С. 316–326.

Цветков П.А. Нагар как диагностический признак // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. 23. № 3. С. 132–137.

Шавнин С.А., Яковлев И.Д., Голиков Д.Ю., Папулов Е.С., Иванченко В.Г. Использование электрофизиологических характеристик тканей прикамбиального комплекса ствола при диагностике состояния деревьев сосны обыкновенной // Леса Урала и хозяйство в них. 2003. Вып. 23. С. 318–329.

Яковлева Л.В. Импеданс как фоновый признак в селекции хвойных на быстроту роста // Бюл. Никит. ботан. сада. 1983. Вып. 52. С. 20–23.

Casals P., Valor T., Rios A.I., Shipley B. Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires // Forest Ecology and Management. 2018. V. 429. P. 158–174.

Khapugin A., Vargot E.V., Chugunov G.G. Vegetation recovery in fire-damaged forests: a case study at the southern boundary of the taiga zone // Forestry Studies. Metsanduslikud Uurimused. 2016. V. 64. P. 39–50.

Nicholson A., Prior L.D., Perry G.L.W., Bowman D.M.J.S. High post-fire mortality of resprouting woody plants in Tasmanian Mediterranean-type vegetation // International J. Wildland Fire. 2017. V. 26. № 6. P. 532–537.

Prior L.D., Bowman D.M.J.S. Classification of post-fire responses of woody plants to include pyrophobic communities // Fire. 2020. V. 3. P. 1–16.

Peculiarities of the Vital Functions Restoration in Pallas Black Pines Following a Forest Fire

V. P. Koba*

Nikitsky Botanical Garden, Nikitsky descent, 52, Nikita twp., Yalta, Republic of Crimea, 298648, Russia

**E-mail: KobaVP@mail.ru*

Using the biophysics and visual assessment methods, a study on the vital state dynamics of the Pallas black pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* D. Don) trees damaged by fire was conducted. It is shown that a ground fire has a noticeable effect on the biophysical characteristics of the Pallas pine. In the post-fire period, there is a change in the electrical resistance of the tree trunk tissues, as well as an increase in its variation coefficient, which reflects the deterioration of their vital condition. The relationship between the parameters of the trunk tissues' polarization coefficient and the level of the pine trees' pyrogenic damage was revealed. The intensity of the needles yellowing reflects the amount of stress the trees experience during the pyrogenic impact, it is determined not only by the severity of the impact, but also by the protective response resulting in the mobilisation of the vitality reserves during the post-shock period. The negative effects of stress are manifested in a prolonged decline of the plants' vital state. Differentiation of the Pallas black pine trees based on the types of response to the damaging impact was revealed. The individuals of an increased regenerative capacity ensure the group preservation under a strong short-term negative impact. Individuals with a weak response realise their advantage in a situation of a lingering stress, conservatively utilising their vitality reserves, which ensures the possibility of long-term survival under inhospitable conditions. Currently, the natural populations of Pallas black pine, are forming "scissors" of two evolutionarily different natural selection tendencies. Under the lingering stressful conditions, individuals with weaker reaction are more likely to survive and the elimination of individuals with a strong response to stress increases, which entails a decrease in the resistance of populations to a strong destructive effect.

Keywords: fire, pyrogenic damage, Pallas black pine, vital state, impedance, stress, differentiation.

REFERENCES

Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.

Arkhipov E.V., Prognoz zhiznennogo i sanitarnogo sostoyaniya sosnyakov Kazakhskogo melkosopochnika posle vozdeystviya nizovykh pozharov (Forecast of life and sani-

tary conditions of pinery of the Kazakh hilly area after influence of low fires), *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2019, No. 11(89), Part 2, pp. 31–36.

Braiklo V.A., Nekotorye osobennosti vodnogo rezhima listopadnykh i zimnezelenykh vidov roda *Lonicera* (Caprifoliaceae) pri introduktsii na Yuzhnom beregu Kryma (Some

- spetures of the water regime of deciduous and winter green *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) species concerning their drought-resistance under introduction on Southern coast of Crimea), *Ekosistemy*, 2018, No. 14(44), pp. 75–82.
- Casals P., Valor T., Rios A.I., Shipley B., Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 429, pp. 158–174.
- Gette I.G., Korotaeva N.E., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Borovskii G.B., Vliyanie kontroliruemogo vyzhiganiya na sodержanie stressovykh belkov v khvoe sosny obyknovnoy v usloviyakh Krasnoyarskoi lesostepi (An effect of the controlled burnout on the content of stress proteins in Scots pine needles in the conditions of Krasnoyarsk forest steppe), *Lesovedenie*, 2020, No. 3, pp. 195–204.
- Gette I.G., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Bezkorovainaya I.N., Vliyanie teplovogo stressa na assimilatsionnyi apparat khvoi sosny obyknovnoy v poslepozharnykh sosnyakakh Yuzhnoi Sibiri (The heat stress effect on assimilatory apparatus of Scots pine needles at post-fire sites in pine forests in Southern Siberia), *Lesovedenie*, 2017, No. 6, pp. 437–445.
- Golikov D.Y., Shavnin S.A., Ovchinnikov I.S., Otsenka sostoyaniya sosnovykh drevostoev s pomoshch'yu izmereniya elektricheskogo impedansa stvola (Assessment of the state of pine stands by measuring the electrical impedance of the stem), In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and management in them), Ekaterinburg: UGLTU, 2001, Vol. 21, pp. 264–272.
- Ivanov V.V., Evdokimenko M.D., Rol' rubok i pozharov v dinamike lesov basseina ozera Baikal (Contribution of fellings and fires to forest dynamics of Lake Baikal Basin), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 256–259.
- Karasev V.N., Karaseva M.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya nasazhdenii khvoinykh porod po bioelektricheskimi pokazatelyam (Diagnostics of species viability on coniferous plantations based on bioelectric indicators), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2016, No. 2 (30), pp. 24–35.
- Karasev V.N., Karaseva M.A., Mukhortov D.I., Diagnostika fiziologicheskogo sostoyaniya khvoinykh derev'ev po bioelektricheskimi i temperaturnym pokazatelyam (Coniferous trees bioelectric and temperature diagnostics), *Lesovedenie*, 2020, No. 2, pp. 162–174.
- Khapugin A., Vargot E.V., G. Chugunov G.G., Vegetation recovery in fire-damaged forests: a case study at the southern boundary of the taiga zone, *Forestry Studies. Metsanduslikud Uurimused*, 2016, Vol. 64, pp. 39–50.
- Kirillov O.I., *Protssy kletochnogo obnovleniya i rosta v usloviyakh stressa* (Processes of cellular renewal and growth under stress), Moscow: Nauka, 1977, 119 p.
- Koba V.P., *Pinus pallasiana* (Pinaceae) kak indikator periodichnosti pozharov i osobennosti vosstanovleniya ee nasazhdenii v Gornom Krymu (*Pinus pallasiana* (Pinaceae) as an indicator of the frequency of fires and features of the restoration of its plantations in the Crimean Mountains), *Ras-titel'nye resursy*, 2005, Vol. 41, No. 2, pp. 39–48.
- Korotaeva N.E., Gette I.G., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Borovskii G.B., Belki teplovogo shoka i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi sosny obyknovnoy v postpirogennyi period (Heat shock proteins and photosynthetic activity of needles of ordinary pine in post-fire period), *Vestnik KrasGAU*, 2017, No. 10, pp. 79–87.
- Krasnoshchekov Y.N., Evdokimenko M.D., Onuchin A.A., Postpirogennaya digressiya lesnykh ekosistem v gornom Pribaikal'e (Postpyrogenic digression of forest ecosystems in the mountain Cis-Baikal region), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 6, pp. 46–57.
- Lakin G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 351 p.
- Makarova N.V., Ustoichivost' k pozharam drevesnykh porod v lesnykh nasazhdeniyakh Rostovskoi oblasti (Resistance to tree fires in forest plantations of Rostov region), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2020, No. 58, pp. 31–36.
- Melekhov I.S., *Vliyanie? pozharov? na? les* (The effect of fires on woodlands), Moscow-Leningrad: Goslestekhzdat, 1948, 127 p.
- Nicholson A., Prior L.D., Perry G.L.W., Bowman D.M.J.S., High post-fire mortality of resprouting woody plants in Tasmanian Mediterranean-type vegetation, *International J. Wildland Fire*, 2017, Vol. 26, No. 6, pp. 532–537.
- Osipkov L., Polevoi pribor selektsionera (Breeder's field instrument), *Radio*, 1968, No. 8, pp. 55–56.
- Pavlov I.N., *Drevesnye rasteniya v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya* (Woody plants in conditions of technogenic pollution), Ulan-Ude: Izd-vo BNTs SO RAN, 2005, 370 p.
- Prior L.D., Bowman D.M.J.S., Classification of post-fire responses of woody plants to include pyrophobic communities, *Fire*, 2020, Vol. 3, pp. 1–16.
- Rutkovskii I.V., Primenenie elektrofiziologicheskikh metodov pri sortoispytaniy topolei (Application of electrophysiological methods in poplar variety testing), In: *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo* (Forest genetics, breeding and seed production), Petrozavodsk: 1970, pp. 160–164.
- Savchenko A.G., O kriticheskoi vysote obgoraniya stvolov derev'ev sosny krymskoi pri nizovykh pozharakh (On the critical height of the burning of trunks of Crimean pine trees during ground fires), *Nauch. tr. MLTI*, 1978, Vol. 3, pp. 27–30.
- Savchenko A.G., Vliyanie pozharov na prirost i stroenie drevesiny sosny krymskoi (Influence of fires on the growth and structure of Crimean pine wood), *Lesnoi zhurnal*, 1984, No. 3, pp. 5–8.
- Shavnin S.A., Yakovlev I.D., Golikov D.Y., Papulov E.S., Ivanchenko V.G., Ispol'zovanie elektrofiziologicheskikh kharakteristik tkanei prikambial'nogo kompleksa stvola pri diagnostike sostoyaniya derev'ev sosny obyknovnoy (The use of electrophysiological characteristics of the tissues of the cambial complex of the trunk in diagnosing the condition of Scotch pine trees), In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and their management), 2003, Vol. 23, pp. 318–329.

- Sudachkova N.E., Romanova L.I., Astrakhantseva N.V., Novoselova M.V., Kosov I.V., Stress reactions of Scots pine trees to injuring by ground fire, *Contemporary problems of ecology*, 2016, Vol. 9, No. 5, pp. 608–616.
- Sudachkova N.E., Sostoyanie i perspektivy izucheniya vliyaniya stressov na drevesnye rasteniya (The state and prospects of researches of the stress effects on woody plants), *Lesovedenie*, 1998, No. 2, pp. 3–9.
- Tarusov B.N., Elektroprovodnost' kak metod opredeleniya zhiznesposobnosti tkani (Electric conductivity as a method of study of vital activity of a tissue), *Arkhiv biologicheskikh nauk*, 1938, Vol. 52, No. 2, pp. 178–181.
- Trubina M.R., Intrapopulation differentiation by the rates of rosette growth and individual plant development in narrow-leaved hawk's beard (*Crepis tectorum* L.): after effects of long-term stress, *Russian J. Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 4, pp. 219–226.
- Trubina M.R., The survival strategy of *Crepis tectorum* L. under conditions of chronic atmospheric pollution, *Russian J. Ecology*, 2011, Vol. 42, No. 2, pp. 103–109.
- Tsvetkov P.A., Nagar kak diagnosticheskii priznak (Scorch marks as a diagnostic feature), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2006, Vol. 23, No. 3, pp. 132–137.
- Usenya V.V., Poslepozharnoe sostoyanie i vosstanovlenie lesnykh fitotsenozov na territorii Respubliki Belarus' (Post-fire condition and renewal of forest phytocenoses on the territory of the Republic of Belarus), *Izvestiya Natsional'noi akademii nauk Belarusi. Biologicheskie nauki*, 2018, Vol. 63, No. 3, pp. 316–326.
- Yakovleva L.V., Impedans kak fonovyi priznak v selektsii khvoinykh na bystrotu rosta (Impedance as a background trait in coniferous breeding for growth rate), *Byul. Nikit. botan. sada*, 1983, Vol. 52, pp. 20–23.