

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*582\*47; 581\*524.12

**АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ  
В ХВОЙНЫХ ДРЕВОСТОЯХ РАЗНОЙ ГУСТОТЫ**

© 2012 г. И. Л. Милютина, Н. Е. Судачкова, Л. И. Романова

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН*

*660036 Красноярск, Академгородок*

*E-mail: biochem@ksc.krasn.ru*

Поступила в редакцию 22.10.2010 г.

Исследовали влияние внутривидовой конкуренции на биометрические параметры, содержание фотосинтетических пигментов, глутатиона, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот, перекиси водорода, активность антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы, аскорбатпероксидазы, каталазы в течение вегетационного периода в хвое сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Показано, что в условиях внутривидовой конкуренции в хвое всех видов обнаруживаются признаки окислительного стресса и уровень активности пероксидазы может быть маркером стрессового состояния хвойных.

*Внутривидовая конкуренция, хвойные, антиоксидантная система, хлорофиллы, каротиноиды, окислительный стресс.*

В последние десятилетия возобновился интерес экологов к изучению взаимоотношений растений в лесных сообществах [16]. Эта тема была популярной у экологов и фитоценологов в 1970–1980-е гг. [2, 5, 7, 20], детально исследовалось негативное влияние конкуренции на рост и накопление биомассы деревьев, но физиологические и биохимические последствия действия конкурентных отношений растений до сих пор остаются недостаточно ясными.

Уникальные объекты для изучения конкуренции представляют собой фитоценозы многолетних древесных растений, где конкурентные взаимоотношения между отдельными особями за основные жизненные ресурсы принимают крайние формы и приводят к естественному изреживанию насаждений в результате гибели значительной части древостоя. Интенсивность конкурентных взаимоотношений между древесными растениями определяется густотой насаждения: чем она выше, тем раньше происходит развитие конкурентных отношений, негативно влияющих на скорость роста и накопление биомассы. Совокупность негативных воздействий на растения в густых посадках вследствие конкуренции за основные жизненные факторы: свет, воду, минеральное питание и жизненное пространство вызывает со-

стояние, обозначаемое как фитоценотический стресс. По современным представлениям неспецифической реакцией растений на стресс является повышенная интенсивность образования активных форм кислорода в растительных клетках, представляющих угрозу для их жизнедеятельности [3]. К активным формам кислорода относятся гидроперекисный радикал ( $\text{HO}_2\cdot$ ), супероксидный анион-радикал ( $\text{O}_2\cdot^-$ ), перекись водорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), гидроксильный радикал ( $\cdot\text{OH}$ ) и синглетный кислород ( $^1\text{O}_2$ ) [7]. Одним из продуцентов синглетного кислорода в растительной клетке является хлорофилл. Негативному влиянию активных форм кислорода противостоит антиоксидантная система защиты растительных клеток, состоящая из ферментных систем, перехватывающих и нейтрализующих активированный кислород: супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы, аскорбатпероксидазы и каталазы, а также ряда метаболитов, участвующих в контроле уровня свободных радикалов: глутатиона, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот [4, 21]. Существенная роль в антиоксидантной защите отводится каротиноидам [12]. Показано изменение активности антиоксидантной системы в тканях хвойных в ответ на различные стрессы [19, 22, 23].

Представляется интересным выяснить, распространяется ли неспецифическая реакция, проявляющаяся в активизации свободнорадикальных процессов, на стрессовое состояние растений, вызванное конкуренцией. В связи с этим была поставлена задача сопряженного изучения содержания фотосинтетических пигментов и активности работы системы антиоксидантной защиты в хвое четырех хозяйственно ценных сибирских видов хвойных в условиях жесткой внутривидовой конкуренции в густых насаждениях.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили 26–28-летние посадки сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), сосны сибирской или кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне южной тайги Средней Сибири в Большемуртинском лесхозе Красноярского края, заложенные сотрудниками лаборатории лесоведения Института на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях с начальной густотой 0.5 и 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup> [1]. В настоящее время густота посадок вследствие естественного изреживания составляет: сосны 0.2 и 17.8 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, лиственницы 0.2 и 18.0 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, ели 0.3 и 24.6 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, кедра 0.2 и 27 тыс. экз. га<sup>-1</sup> соответственно. В течение вегетационного сезона четыре раза с интервалом в 1 месяц проводился отбор образцов однолетней хвои из средней части кроны 5 деревьев. Из собранной свежей хвои готовили средние образцы, из которых отбирались навески 1 г для определения содержания хлорофиллов, перекиси водорода, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот и навески 2 г для определения уровня активности ферментов супероксиддисмутазы (СОД) (КФ 1.15.1.1), каталазы (КФ 1.11.1.6.), пероксидазы (КФ 1.11.1.7), аскорбатпероксидазы (КФ 1.11.1.11), глутатионредуктазы (КФ 1.8.1.7).

Для определения концентраций веществ и активности ферментов использовались спектрофотометрические методы. Концентрацию хлорофиллов и каротиноидов определяли в этанольных экстрактах по оптической плотности при 649, 654 и 663 нм, долю хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали по соответствующим коэффициентам [8]. Содержание перекиси водорода измеряли в соответствии с методом Th, Brennan w Ch. Frenkel [10]. Содержание восстановленного глутатиона определяли с реактивом Элмана [11]. Определение содержания аскорбиновой и дегидроаскорбиновой проводили по методу M.Y. Law с соавт. [15].

Активность супероксиддисмутазы СОД устанавливали по ингибированию фотохимического обесцвечивания нитросинего тетразолия [14]. Активность пероксидазы измеряли по реакции окисления гваякола перекисью водорода [18]. Активность аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы определяли по методу A. Polle с соавт. [17], активность каталазы по изменению концентрации H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, фиксируемой по оптической плотности при 240 нм [9].

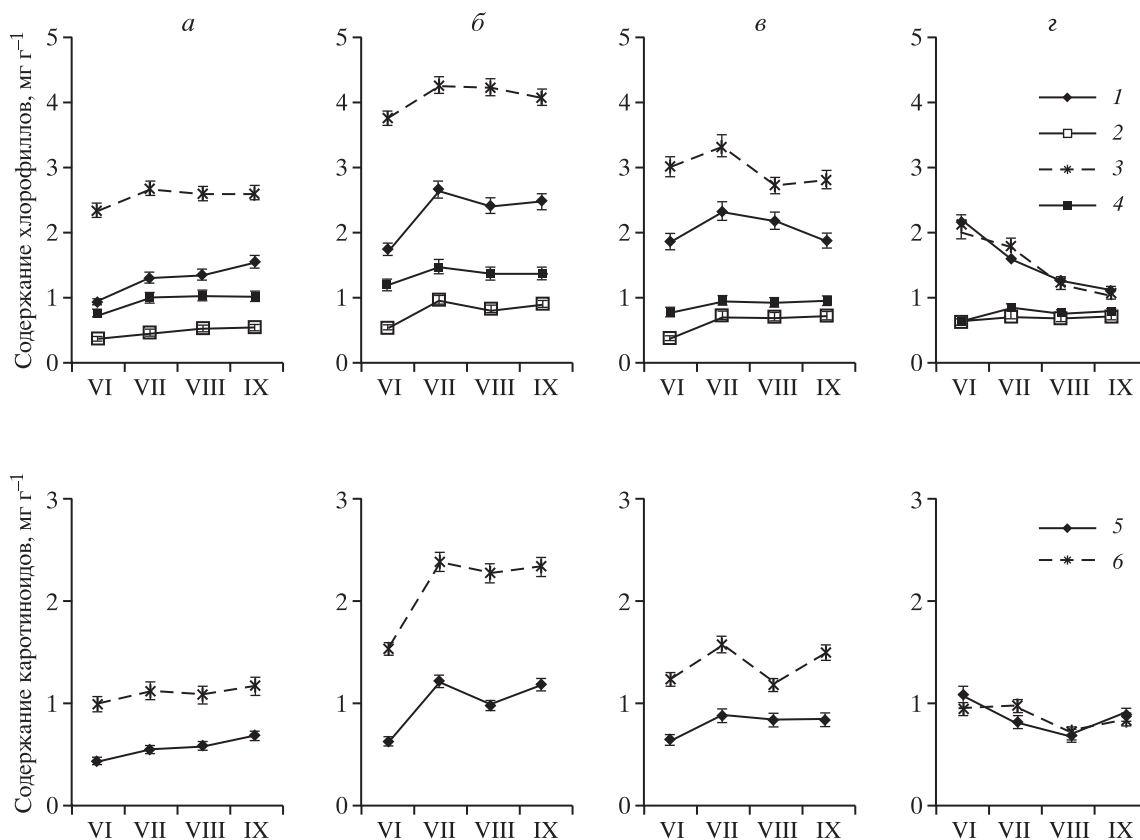
Все анализы проводили не менее чем в трех биологических повторностях. Результаты рассчитывали на единицу абсолютно сухого вещества хвои. В таблицах и рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Деревья ели сибирской, лиственницы сибирской, сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках с начальной густотой 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, растущие в условиях жесткой конкуренции, имеют сниженные морфометрические параметры: диаметр корневой шейки у лиственницы, ели и кедра снизился в 3 раза и у сосны в 4.5 раза, длина хвои у обоих видов сосен сократилась в 1.2–1.3 раза, у ели и лиственницы в 1.8–2 раза, уменьшение массы хвои более выражено и достигает 2–3-кратной величины (табл. 1).

**Таблица 1.** Морфометрические характеристики деревьев разных видов хвойных из насаждений различной начальной густоты

Показатель	Густота, тыс. экз. га <sup>-1</sup>	Сосна	Лиственница	Ель	Кедр
Диаметр корневой шейки, см	0.5	28.8±1.3	18.2±0.2	15.9±0.2	17.9±0.9
	128	6.3±0.8	6.4±0.5	4.8±0.1	5.9±0.7
Длина однолетней хвои (брахибластов), см	0.5	7.5±0.2	2.4±0.1	1.5±0.1	11.5±0.1
	128	5.9±0.1	1.7±0.1	1.0±0.1	9.5±0.1
Масса 100 шт. хвоинок, г	0.5	6.55±0.02	0.31±0.01	0.97±0.02	5.80±0.01
	128	2.93±0.01	0.18±0.01	0.32±0.01	3.01±0.01



**Рис. 1.** Динамика содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в хвое деревьев из разных по густоте посадок ели (*a*), лиственницы (*б*), сосны (*в*), кедра (*г*). 1, 2, 5 – густота 0.5 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 3, 4, 6 – густота 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 1, 3 – хлорофилл *a*, 2, 4 – хлорофилл *б*.

Отмечены существенные различия в содержании хлорофиллов в хвое деревьев из насаждений разной густоты (рис. 1). В хвое деревьев из густых насаждений отмечено значимое повышение концентрации зеленых пигментов у трех видов, в хвое кедра повышение концентрации хлорофиллов в густом насаждении в течение вегетационного периода составляет не более 15%. Превышение суммарного содержания хлорофилла в хвое густых насаждений обеспечивается повышением концентраций хлорофиллов *a* и *б*.

Наряду с хлорофиллами под влиянием фитоценологического стресса в хвое сосны, ели и лиственницы отмечается существенное увеличение

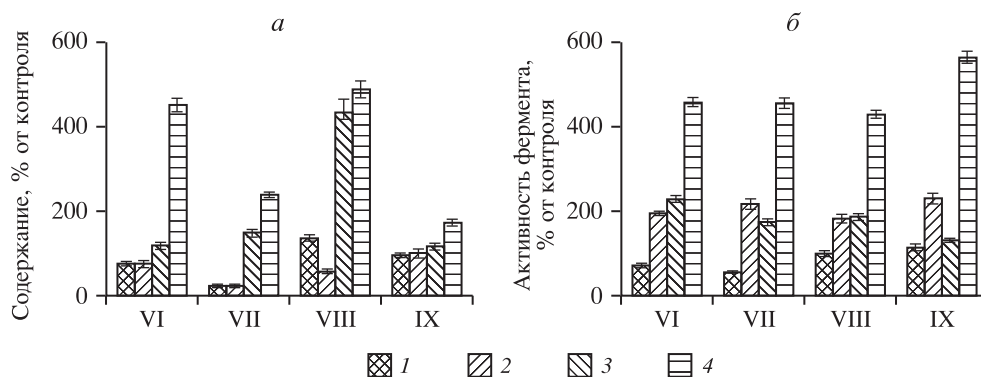
концентрации каротиноидов (рис. 1), что свидетельствует об усилении антиоксидантной защиты [24].

Примечательно, что в составе пигментного комплекса светолюбивых видов (лиственницы и сосны) в условиях конкуренции обнаруживается возрастание доли желтых пигментов, что проявляется в снижении отношения содержания хлорофиллов к каротиноидам (табл. 2). Для теневыносливых ели и кедра соотношение желтых и зеленых пигментов не зависит от густоты.

В комплексе антиоксидантной защиты важная роль принадлежит глутатиону. Восстановленная форма глутатиона в растении противодейству-

**Таблица 2.** Среднее за вегетационный период отношение хлорофиллы: каротиноиды в хвое деревьев из посадок различной начальной густоты

Густота, тыс. экз. га <sup>-1</sup>	Лиственница	Сосна	Ель	Кедр
0.5	3.07	3.31	3.20	2.39
128	2.52	2.80	3.24	2.43



**Рис. 2.** Содержание глутатиона (а) и активность глутатионредуктазы (б) в хвое деревьев из густых посадок, % от свободно растущих: 1 – кедр, 2 – сосна, 3 – лиственница, 4 – ель.

ет окислению свободными радикалами белковых SH-групп, что обеспечивает нормальное протекание ферментативных реакций. Устойчивое существенное превышение уровня глутатиона в течение всего вегетационного периода в высокоплотных посадках обнаруживается в хвое ели, для лиственницы отличия имеют ту же направленность, но достоверны лишь в августе (рис. 2а).

В хвое деревьев из загущенных посадок сосны и кедр преобладает тенденция к снижению содержания восстановленного глутатиона (в отдельные сроки до пятикратного) по отношению к свободнорастущим деревьям. Поскольку образование восстановленной формы глутатиона контролируется глутатионредуктазой, обеспечивающей превращение окисленной формы глутатиона в восстановленную, важно было сопоставить содержание продукта реакции с активностью фермента.

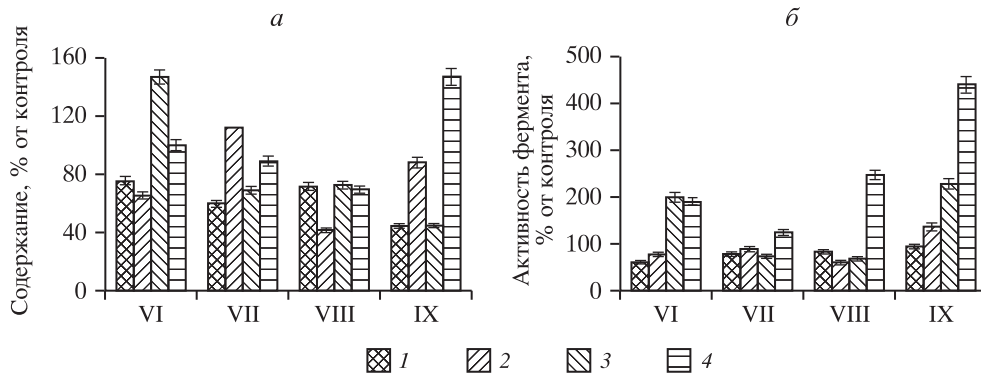
Наиболее эффективно глутатионредуктаза функционирует в системе антиоксидантной защиты ели, где ее активность повышается в хвое деревьев в высокоплотных насаждениях в 4.3–5.6 раза по сравнению с деревьями из низкоплотных посадок (рис. 2 б). В хвое сосны из густых посадок также прослеживается существенное превышение активности в течение всего периода наблюдений, несколько слабее этот эффект выражен в хвое лиственницы. Таким образом, для ели, лиственницы и кедр отмечена прямая связь накопления восстановленного глутатиона с уровнем активности глутатионредуктазы. Отсутствие аккумуляции восстановленного глутатиона в хвое сосны на фоне довольно высокого уровня глутатионредуктазы может быть следствием его быстрого и интенсивного вовлечения в поддержание нормального статуса редокс-системы клетки. В отличие от перечисленных видов в хвое кедр ак-

тивность глутатионредуктазы в основном ниже в загущенных насаждениях, т.е. стрессовое состояние кедр в загущенных посадках не ассоциируется с увеличением активности глутатионредуктазы.

Зависимость содержания восстановленного глутатиона и активности глутатионредуктазы наиболее четко проявляется в хвое ели и не проявляется в хвое кедр, т.е. интенсивность функционирования глутатион-аскорбатного цикла видоспецифична.

Один из важнейших повреждающих клетку агентов из числа активных форм кислорода – перекись водорода способствует возникновению окислительного стресса. В хвое деревьев из загущенных насаждений в большинстве случаев наблюдается снижение концентрации перекиси водорода в сравнении со свободнорастущими, и только раз за вегетационный сезон отмечено превышение на 10% для сосны и на 45% для ели и лиственницы (рис. 3 а). Снижение уровня этого окислительного агента может быть следствием или слабой активности супероксиддисмутазы, контролирующей синтез перекиси, или повышенной активности антиоксидантных ферментов.

Основная функция СОД заключается в переводе супероксидного анион-радикала ( $O_2^-$ ) – реактивной формы кислорода, образующейся в различных физиологических процессах в более стабильное соединение  $H_2O_2$ . Наибольшие различия в активности СОД отмечены для деревьев ели в посадках разной густоты: ответная реакция на фитоценотический стресс в загущенном насаждении проявляется в значительном росте активности СОД – в 1.2–4.4 раза (рис. 3 б). Для лиственницы превышение СОД в 2–2.3 раза зафиксировано только в начале и конце вегетации, в середине вегетации наблюдается снижение ее ак-



**Рис. 3.** Содержание перекиси водорода (а) и активность супероксиддисмутазы (б) в хвое деревьев из густых посадок, % от свободно растущих. Обозначения см рис. 2.

тивности на 30%. Для сосны и кедра характерна сниженная активность СОД у деревьев из высокогустотных насаждений (60–90%), при этом однократное превышение активности фермента на 40% отмечено для сосны в сентябре. Таким образом, реакция СОД на фитocenотический стресс также видоспецифична: для ели она укладывается в классическую схему – повышение активности, для сосны и кедра снижение активности фермента может свидетельствовать о наступлении истощительной фазы стрессового состояния, когда организм утрачивает способность сопротивляться стрессу, или окислительный стресс у этих видов проявляется в образовании органических перекисей без участия СОД. Ранее было показано присутствие различных форм СОД с различными металлами в простетических группах в тканях хвойных [13].

Обычно основная роль в нейтрализации перекиси приписывается каталазе. По нашим данным, активность каталазы в хвое деревьев из высокогустотных насаждений в большинстве случаев снижена по сравнению с активностью фермента в низкогустотных посадках на 10–50% (рис. 4 а). У сосны, ели и лиственницы в течение вегетационного периода зафиксированы лишь однократные превышения этого показателя на 30–60%.

В качестве компонента антиоксидантной защиты, нейтрализующего перекись водорода, в клетках растений наряду с каталазой может рассматриваться пероксидаза. В хвое деревьев в условиях жесткой внутривидовой конкуренции постоянно наблюдается превышение активности фермента в хвое деревьев всех видов, кроме кедра, в 2–9 раз, в хвое кедра только весной в 3 раза, летом и осенью не более 40% от того же показателя у деревьев в разреженных посадках (рис. 4 б). Таким образом, универсальной реакцией на фитocen-

отический стресс является повышение активности пероксидазы в хвое, свидетельствующее об усилении антиоксидантной защиты.

Наряду с рассмотренными выше путями перекись может элиминироваться с помощью аскорбатпероксидазы. Если в начале вегетации отмечено явное превышение активности фермента в хвое деревьев из густых насаждений трех видов: сосны, лиственницы и ели, то к концу вегетации наблюдается тенденция к уменьшению отношения активности фермента в хвое густых и редких посадок, для кедра такой закономерности не выявлено (рис. 4 в). Сравнение превышения активности в густых посадках пероксидазы и аскорбатпероксидазы показывает, что ведущую роль в антиоксидантной защите выполняет пероксидаза.

Аскорбатпероксидаза регулирует также баланс восстановленной и окисленной форм субстратов: аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот [21]. Достоверное превышение содержания аскорбиновой кислоты в хвое сосны и лиственницы зафиксировано в июне и в июле, а у ели только в июне, в остальные сроки для указанных видов и в течение всей вегетации для кедра различия или не достоверны, или наблюдается снижение содержания аскорбата (рис. 5), что подтверждает снижение редокс-потенциала клетки, характерное для окислительного стресса.

Для дегидроаскорбиновой кислоты различия намного существеннее. В хвое сосны, лиственницы и ели явно прослеживается тенденция к повышению содержания дегидроаскорбиновой кислоты у деревьев из загущенных посадок по отношению к концентрации дегидроаскорбата у деревьев из посадок с низкой начальной густотой, что свидетельствует о функционировании антиоксидантной защиты. При этом заслуживает внимания пониженное содержание дегидроаскорбата

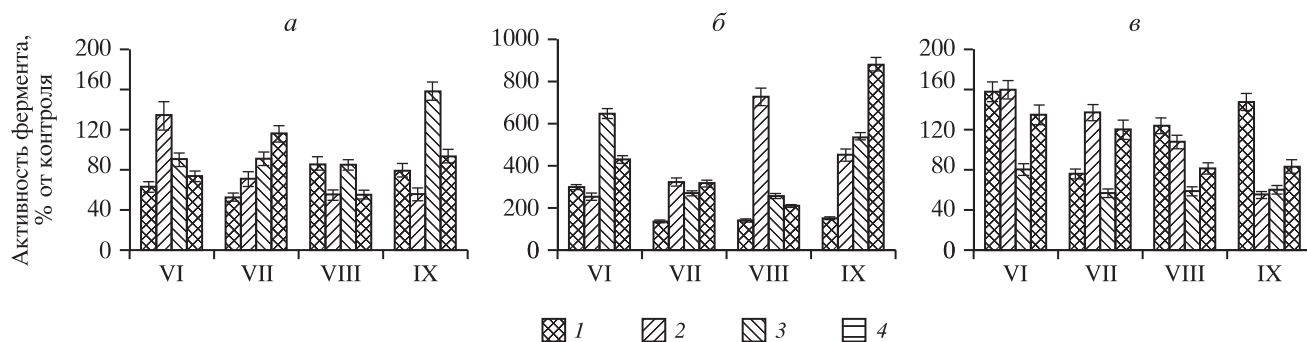


Рис. 4. Динамика активности каталазы (а), пероксидазы (б) и аскорбатпероксидазы (в) в хвое деревьев из густых посадок, % от свободно растущих. Обозначения см. рис. 2.

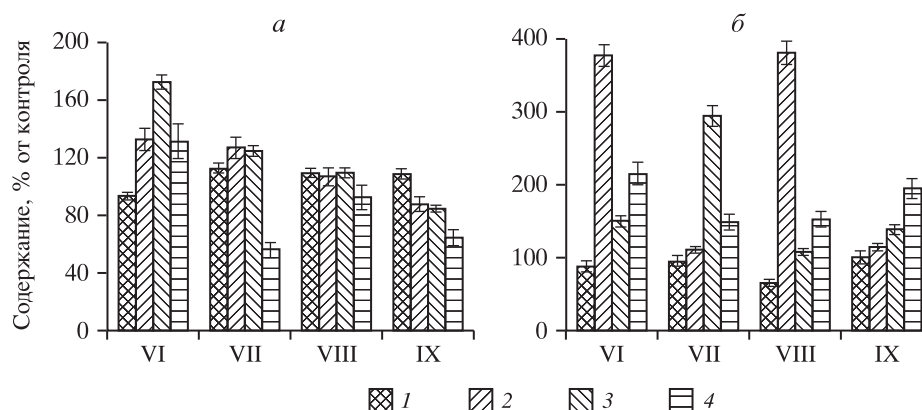


Рис. 5. Содержание аскорбиновой (а) и дегидроаскорбиновой (б) кислот в хвое деревьев из густых посадок, % от свободно растущих. Обозначения см. рис. 2.

в хвое кедра, снижение концентрации достигает 40% у деревьев из высокогустотного насаждения по сравнению со свободнорастущими деревьями. Если принять во внимание, что концентрация дегидроаскорбата в хвое на порядок ниже концентрации аскорбата, становится очевидной второстепенная роль аскорбатпероксидазы в антиоксидантной защите хвои.

**Заключение.** Острая внутривидовая конкуренция, возникающая в насаждениях хвойных высокой плотности, приводит деревья в состояние стресса, проявляющееся в изменении морфометрических параметров и метаболизма деревьев, что было показано ранее [6]. Стрессовое состояние, вызванное недостатком основных ресурсов, необходимых для нормального протекания физиологических процессов, сопровождается окислительным стрессом, о чем свидетельствуют снижение уровня восстановленных соединений в хвое и активизация антиоксидантной защиты. Увеличению концентрации хлорофиллов в хвое деревьев из густых посадок, повышающих генерацию активных форм кислорода, противостоит повышение кон-

центрации каротиноидов, выполняющих функции антиоксидантов. Стратегия антиоксидантной защиты хвойных в условиях внутривидовой конкуренции видоспецифична. В целом из четырех исследованных видов хвойных для трех: сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и ели сибирской достоверными признаками стрессового состояния является повышенная активность пероксидазы, глутатион-редуктазы и повышенная концентрация дегидроаскорбата. Ведущая роль в нейтрализации негативного влияния окислительного стресса в этих условиях в хвое принадлежит пероксидазе, поскольку активизация фермента обнаруживается в хвое всех исследованных видов. Повышение активности СОД в хвое деревьев из густых посадок специфично для ели. В тканях сосны, кедра и лиственницы вследствие повышения активности ферментов, разрушающих перекись водорода, эта форма активированного кислорода успешно элиминируется, но сохраняется опасность накопления свободных радикалов из-за низкой активности СОД. Кедр, судя по морфометрическим показателям и содержанию пигментов,

легче переносит конкуренцию, поэтому уровень повышения активности пероксидазы в хвое его деревьев из густых посадок ниже, а проявление признаков окислительного стресса слабее. Это может быть связано с замедленными темпами роста, свойственными данному виду в ювенильной стадии, или видоспецифичными особенностями механизмов антиоксидантной защиты.

Таким образом, активность пероксидазы в хвое может быть маркером стрессового состояния хвойных в условиях внутривидовой конкуренции и наиболее перспективна для диагностики напряженности фитоценологического стресса по биохимическим показателям.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // Лесоведение. 1999. № 3. С. 38–43.
2. Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с.
3. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. 1989. Т. 6.167 с.
4. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Соросовский образовательный журнал. 1999. № 9. С. 20–26.
5. Основы лесной биогеоценологии // Под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 574 с.
6. Плакшина И.В., Судацкова Н.Е., Бузыкин А.И. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 2003. № 4. С. 47–53.
7. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
8. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
9. Aebi H. Catalase // Methods of Enzymatic Analysis. NY: Acad. Press, 1974. V. 2. P. 673–684.
10. Brennan Th., Frenkel Ch. Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear // Plant Physiol. 1977. V. 59. № 3. P. 411–416.
11. Coşkun G., Zihniçli F. Effect of some biocides on glutathione-S-transferase in barley, wheat, lentil and chickpea plants // Turk. J. Biol. 2002. V. 26. № 2. P. 89–94.
12. Demming-Adams B., Adams W.W. III. Light stress and photoprotection related to the xanthophyll cycle // Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants / Eds. C.H. Foyer and P.M. Mullineaux, CRC Press. Boca Raton, FL, USA, 1994. P. 105–126.
13. Karpinska B., Karlsson M., Schinkel H., Streller S., Süß K.-H., Melzer M., Wingsle G. A novel superoxide dismutase with a high isoelectric point in higher plants. Expression, regulation and protein localization // Plant Physiol. 2001. V. 126. № 4. P. 1668–1677.
14. 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. № 1. P. 115–174.
15. Law M.Y., Charles St.A., Halliwell B. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. The effect of hydrogen peroxide and of paraquat // Biochem J. 1983. V. 210. № 3. P. 899–903.
16. Matyas C., Varga G. Effect of intra-specific competition on tree architecture and above ground dry matter allocation in Scots pine // Invest. Agr. Sist. Recur. For.: Fuera de Serie. 2000. № 1. P. 111–119.
17. 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. № 1. P. 312–319.
18. Putter J. Peroxidases. // Methods of Enzymatic Analysis. NY: Acad. Press, 1974. V. 2. P. 685–690.
19. Richardson C.J., Di Glulio R.T., Tandy N.E. Free-radical mediated processes as markers of air pollution stress in trees // Biologic Markers of Air-pollution Stress and Damage in forests. National Academy Press. Washington. D.C., 1989. P. 251–260.
20. Sakai K.I., Mukaide H., Tomita K. Intraspecific competition in forest trees // Silvae Genetica. 1966. V. 17. № 1. P. 1–5.
21. Smirnoff N. The function and metabolism of ascorbic acid in plants // Ann. Bot. 1996. V. 78. № 6. P. 661–669.
22. Tegischer K., Tausz M., Wieser G., Grill D. Tree- and needle-age-dependent variations in antioxidants and photoprotective pigments in Norway spruce needles at the alpine timberline // Tree Physiol. 2002. V. 22. № 8. P. 591–596.
23. Verhoeven A.S., Swanberg A., Thao M., Whiteman J. Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophyll cycle characteristics in *Taxus media* growing in sun and shade environments // Physiologia Plantarum. 2005. V. 123. № 4. P. 428–434.
24. Weisner G., Hecke K., Tausz M., Häberle 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. № 2. P. 131–135.

## **Activity of the Antioxidant System in Coniferous Stands of Different Density**

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

The effect of intraspecific competition on biometric parameters, the content of photosynthetic pigments, glutathione, ascorbic and dehydroascorbic acids, hydrogen peroxide, and the activity of antioxidant enzymes – superoxide dismutase, peroxidase, ascorbate peroxidase, and catalase – were investigated in needles of *Pinus silvestris* L., *P. sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb, and *Picea obovata* Ledeb during growing periods. Under the intraspecific competition, some features of oxidative stress were shown to detect in the needles of all the species studied. The level of the peroxidase activity can be a marker of the stress state of coniferous trees.