

Стресни поремећаји дрвенастих биљака као посљедица оштећења од високих температура и пожара

Родољуб Ољача, Боривој Крстић,
Драгица Станковић, Јелена Давидовић-Гидас

Сажетак. Биљке су сесилни организми који су под сталним утицајем услова животне средине у којој расту. Све промјене „неживих“ фактора, које имају значајан утицај на раст и развој биљака, називају се заједничким именом „абиотски стрес“. Екстремне температуре, нарочито у промијењеним климатским условима, представљају један од основних штетних абиотских фактора, који изазивају топлотни стрес код биљака. Ефекти високих температура могу се манифестовати кроз различите морфолошке, физиолошке и генетске промјене у биљном организму. Генерално посматрано, биљке се, према температурним захтјевима, могу подијелити у три групе: психрофилне биљке, мезофилне биљке и термофилне биљке. Већина дрвенастих врста убраја се у групу мезофилних биљака, које за успјешан раст и развој захтијевају температуре између 10 и 30 °C. Температура на дневном и сезонском нивоу се мијења у односу на оптимум, па се у биљном организму дешавају промјене које су неопходне процес одржавања раста и хомеостазу ћелија. Без обзира на њихову способност да се прилагођавају температурним

Цитирање: Ољача Р, Крстић Б, Станковић Д, Давидовић-Гидас Ј (2023) Стресни поремећаји дрвенастих биљака као посљедица оштећења од високих температура и пожара. У: Говедар З, Матаруга М, Пржуљ Н (уредници) Одрживи развој и управљање шумским екосистемима. Академија наука и умјетности Републике Српске, Бања Лука, Монографија LI:283-330

Cite as: Oljača R, Krstić B, Stanković D, Davidović-Gidas J (2023) Stress disorders of woody plants as a consequence of damage from high temperatures and fires. In: Govedar Z, Mataruga M, Pržulj N (eds) Sustainable development and management of forest ecosystems. Academy of Sciences and Arts of the Republic of Srpska, Banja Luka, Monograph LI: 283-330

изнад оптималног нивоа, могу да испоље симптоме неповратних оштећења, који се манифестују као топлотни стрес. Генерално посматрано, за ову врсту стреса сматра се да настаје када је температура за 10–15 °C виша од уобичајене у неком периоду године, а траје довољно дуго да изазове неповратна оштећења, односно поремећаје у биљном расту и развоју. Како се мијења интензитет, трајање и степен промјене температуре, тако се јављају и различити ефекти топлотног стреса на биљке. Како би преживјеле, биљке морају да се адаптирају на промјене у условима животне средине и то кроз специфичан одговор који зависи од физиологије и морфологије неке врсте.

Према нивоу толеранције високих температура, биљке се могу подијелити у три категорије: осјетљиве на топлоту, релативно осјетљиве на топлоту и толерантне на топлоту. Облик и јачина толеранције на високе температуре највише зависе од биљне врсте, типа ткива и ћелије који су изложени негативном утицају. Повећање амбијенталне температуре може да доведе у питање и продуктивност пољопривредних култура и шумског дрвећа, а што је било и видљиво посљедњих деценија у свјетлу климатских промјена и пројекција у погледу сигурности снабдијевања храном растуће популације на Земљи. Повреде које настају као посљедица високих температура приликом пожара могу да иницирају каскаду комплексних механизма који утичу на физиологију стабала након пожара.

Откривање тачних физиолошких механизма и одговарајућих специфичних повреда које се јављају на појединачним стаблима, као и у шумским екосистемима, у фокусу су интензивних савремених истраживања. Скорашње студије направиле су критичне кораке напријед у разумијевању физиолошких процеса у стаблима, који се манифестују након повреда од пожара, а ове повреде могу да дјелују на стабло у комбинацији са неким другим стресним условима, као што су суша и напад инсеката и патогена. У овом поглављу приказан је концептуални оквир који обједињава све ове процесе, њихове међусобне интеракције и могуће одговоре, те ставља ове одговоре биљака у контекст постојећих хипотеза о утицајима специфичних поремећаја на биљке и екосистеме. Фокусирањем на угљеник и воду као главне чиниоце функционисања биљног организма, некроза камбијума/флоема и оштећења ксилема су главни ефекти повреда од пожара. Настали недостатак угљеника и хидрауличка дисфункција биљака повезани су са сушом и нападом инсеката.

Процјена прецизних односа приказаних процеса биће пресудна за потпуно разумијевање како пожари могу утицати на функционалност стабла и помоћи ће у побољшању процјене ризика од пожара и предвиђању модела

смртности стабала. Знање о физиолошким одговорима стабала важно је због боље процјене динамике екосистема након пожара и њихове интеракције са климатским поремећајима, а нарочито узимајући у обзир предвиђано повећање учесталости и интензитета пожара.

Кључне ријечи: Стрес, високе температуре, пожари, дрвенасте биљке, ефекти високих температура

10.1. Увод

Већина ткива код виших биљака не може да преживи температуре више од 45 °C, док сува сјемена појединих врста могу да издрже температуре до 120 °C (Teiz and Zeiger 2010). Топлотни стрес код биљака изазива низ биохемијских, морфолошких, физиолошких и молекуларних промјена које имају негативни ефекат на развој биљног организма. Раст и продуктивност биљака заснивају се на различитим биохемијским реакцијама које се дешавају захваљујући протеинима који су осјетљиви на високе температуре.

Када температуре пређу одређени ниво, односно изађу из опсега оптималних вриједности, долази до денатурације протеина која је, у суштини, иреверзибилна (Larkindale et al. 2005). Уколико дође до екстремног повећања температуре, већ након неколико минута долази до озбиљног оштећења, па и смрти ћелија. Међутим, при релативно високим температурама, само дуже излагање довешће до појаве оштећења и смрти ћелија. Повећана пропустљивост липидне компоненте мембрана и денатурација протеина представљају тренутна оштећења при високим температурама, док се постепена оштећења усљед дуже изложености јављају у виду губљења структуре ћелијских мембрана (Durner 2013). Све ове промјене, на крају, доводе до инхибиције раста, отежане размјене јона и накупљања токсичних облика кисеоника (*Reactive Oxygen Species*, ROS).

Температура има важну улогу у контролисању интензитета, времена и обрасца раста и развоја биљака. Због тога је инхибиран раст биљке један од најочигледнијих ефеката топлотног стреса. Код виших биљака диоба и издуживање ћелија знатно су успорени, што даље утиче на величину листова, дужину изданака и висину саме биљке (Żróbek-Sokolnik 2012).

Утицај топлотног стреса на биљку може да варира и у зависности од фазе развоја биљке. Током репродуктивне фазе, чак и краткотрајно излагање биљке високим температурама може да изазове абортирање цвјетних пупољака и отворених цвјетова. Међутим, у току вегетативне фазе, високе

дневне температуре утичу, углавном, само на процес размјене гасова у листовима (Durner 2013).

Код сјемена, дуже излагање високим температурама доводи до појаве дормантности или смањеног вигора сјемена, што има посљедице на клијање, ницање и образовање квалитетних сијанаца. Сматра се да је негативан ефекат високих температура на клијање сјемена посљедица активности ензима који разлажу скроб у сјемену и регулишу/повећавају синтезу абсцисинске киселине (*Abscisic acid*, АВА) (Essemine et al. 2010). Код изданака у фази пораста, високе температуре могу да изазову озбиљно смањење дужине интернодија, суве масе изданака и степена раста, што доводи до преурањеног одумирања биљака или појаве ране сенесценције.

Високе температуре које се јављају током фазе раста могу да изазову претјерано издуживање изданака и појаву хипонастије код неких биљних врста (Durner 2013). Ипак, ефекти високих температура на биљне фенофазе обично варирају у зависности од врсте или генотипа (Hasanuzzaman et al. 2013).

Друге морфолошке промјене, које проистичу из појаве топлотног стреса, укључују појаву ожеготина на листовима и границима, опекотина на изданцима и листовима, смањен пораст изданака и коријена, сенесценцију и одбацавање листова, промјену боје и оштећење плодова (Сл. 10.1), што даље води ка смањењу приноса и продукције биомасе (Hassan et al. 2020). На нивоу ткива и ћелије долази до губитка воде, затварања стома, смањења величине ћелија и повећања броја проводних снопића ксилема у коријену и изданцима. Унутар самих ћелија јављају се промјене у структури тилакоида и губитка структуре гранума (Wahid et al. 2007).

У регионима са умјереном климом, топлотни стрес представља један од најважнијих узрока губитка приноса. Биљке су нарочито осјетљиве на високе температуре у репродуктивној фази, када може доћи до поремећаја у фази мејозе гаметофита, клијања полена, издуживања поленове цијеви, оплодње, раста ендосперма и ембриона (Suzuki and Katano 2018; Hassan et al. 2020). Високе температуре такође утичу на квалитет плодова, изазивајући смањење концентрације биљних регулатора раста и угљених хидрата, што доводи до лошег одметања плодова (Hasanuzzaman et al. 2013). Топлотни стрес, у суштини, изазива биохемијске и физиолошке ефекте, али утиче на раст и развој биљака, редукује раст листова, утиче на њихово увијање, затим утиче на смањење прираста и приноса и убрзава завршетак раста и развоја.



Граф. 10.1. Ефекти топлотног стреса и адаптивни механизми биљака (преузето и прилагођено према Hassan et al. 2020)

Graph 10.1. Effects of heat stress and adaptive mechanisms of plants (taken from and adapted according to Hassan et al. 2020)

10.2. Одговор биљака на топлотни стрес

Штета изазвана топлотним стресом код дрвећа укључује смањење производње органске материје, инхибицију раста, производњу токсина и кисеоникових радикала (Олјаћа 2006, Krstić i sar. 2011). Дрвеће се адаптира на топлотни стрес избегавањем негативних утицаја и прилагођавањем (Hasanuzzaman i sar. 2013). Избегавање се постиже промјеном оријентације лисне површине у односу на смјер сунчевих зрака, хлађењем површине листа транспирацијом, затварањем стома у условима мањка воде. Поред тога, неке врсте дрвећа су еволуирале тако да избјегну топли дио године, остварујући свој репродуктивни циклус у хладнијем дијелу године. Дрвеће

изложено утицају штетних гасова осјетљивије је на стрес (Stanković i sar. 2005, Stanković i sar. 2006, Oljača 2009).

10.2.1. Водни режим биљака

Губитак воде из биљних ткива путем интензивне транспирације, а услед повишене температуре, чешће се јавља у току дана него у току ноћи. Пошто је вода неопходна за нормално одвијање метаболичких реакција, њен недостатак омета и физиолошке процесе у биљкама, што даље негативно утиче на раст и производњу биомасе (Prasad et al. 2008).

Биљке могу да задрже хидратисаност ткива у условима повишене влажности ваздуха и земљишта, без обзира на температуру, при чему се од претјераног загријавања бране појачаном транспирацијом. Међутим, топлотни стрес веома се често јавља истовремено са стресом суше, због чега су, у овом случају, и оштећења која се јављају на биљкама много израженија и озбиљнија (Rampino et al. 2012).

10.2.2. Ћелијске мембране и цитоплазма

Прве промјене настају на самим мембранама ћелија, односно у њиховој структури, гдје долази до промјене јачине водоничних веза и смањења електростатичких интеракција између поларних група протеина. Када се описују биолошке мембране, најчешће се то ради преко модела течног мозаика. Кретања у мембранама ('флип-флоп', дифузија и ротација) зависе од топлотне енергије која утиче на њихову брзину (Ruelland and Zachowski 2010). При повећању температуре, повећава се и брзина покрета, а истовремено долази до слабљења веза између молекула и повећане флуидности мембрана. Појачана флуидност мембранских липида настаје денатурацијом протеина или повећањем садржаја незасићених масних киселина, што доводи до губитка физиолошке функције мембрана (Larkindale et al. 2005). Структурне промјене у мембранама утичу на поремећај њихове пропустљивости, транспорта материја и индиректно негативно утичу на фотосинтезу и дисање, који зависе од активности ензима и протеинских преносилаца у мембранама (Anjana and Allakhverdiev 2017). Промјене у пропустљивости мембрана манифестују се губитком електролита у ћелији и утичу на термостабилност мембрана (Wahid et al. 2007). При високим температурама може доћи и до смањења струјања цитоплазме, повећања њене вискозности и промјене у њеној грађи, као и до

денатурације (разградње) протеина, што у екстремним случајевима доводи до коагулације протоплазме (Wahid et al. 2007).

Под утицајем топлотног стреса, у ћелијама долази и до денатурације молекула ДНК, промјене секундарне структуре РНК, промјена у везивању мРНК за рибозоме, одмотавања ланаца протеина, промјене њихових терцијарних и квартерних структура и до деполаризације елемената цитоскелета (микрофиламената и микротуба) (Ruelland and Zachowski 2010).

10.2.3. Фотосинтеза

Један од физиолошких процеса који је најосјетљивији на топлоту је фотосинтеза (Duan et al. 2015; Anjana and Allakhverdiev 2017). При оптималним или повишеним температурама („нормални“ услови раста и развоја) долази до повећања интензитета фотосинтезе, док при високим температурама долази до поремећаја у функцији фотосинтетских ензима. На високе температуре најосјетљивији су фотосистем II (PSII) и активност рибулоза-бифосфат карбоксилазе/оксигеназе (*Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase*, RuBisCO), због чега су ефекти високе температуре много израженији код C3 него код C4 биљака (Stikić i Jovanović 2012).

Високе температуре доводе до поремећаја активности ензима у транспортном ланцу електрона, метаболизму угљеника и ензимског комплекса за фотолизу воде (*oxygen-evolving complex*, ОЕС) (Anjana and Allakhverdiev 2017). Осјетљивост PSII приписује се одвајању Ca^{2+} , Mn^{2+} и Cl^- јона из комплекса PSII, као и каснијег одвајања спољашњих полипептида из мембрана тилакоида, док је оштећење овог система обично неповратно. С друге стране, ензими фотосистема I (PSI) су термостабилни и настављају са цикличним транспортом електрона (Anjana and Allakhverdiev 2017). Како се температура повећава, долази до опадања интензитета фотосинтезе, али и до повећања фотореспирације, која се одвија много брже. Деактивација RuBisCO-а дешава се на много нижим температурама од оних које доводе до оштећења PSII, па је ово основни разлог за смањење интензитета фотосинтезе (Sharkey and Zhang 2010).

Под утицајем топлотног стреса долази и до деградације хлорофила а и б, што представља већи проблем код одраслих него код младих листова. Овакви ефекти на хлорофил могу се повезати са настанком активних облика кисеоника. Промјена структуре тилакоида, отицање гранума и губитка структуре гранума, убрајају се у веће промјене у хлоропластима под утицајем високих температура. Високе температуре такође утичу на смањење количине фотосинтетских пигмената и то кроз процес

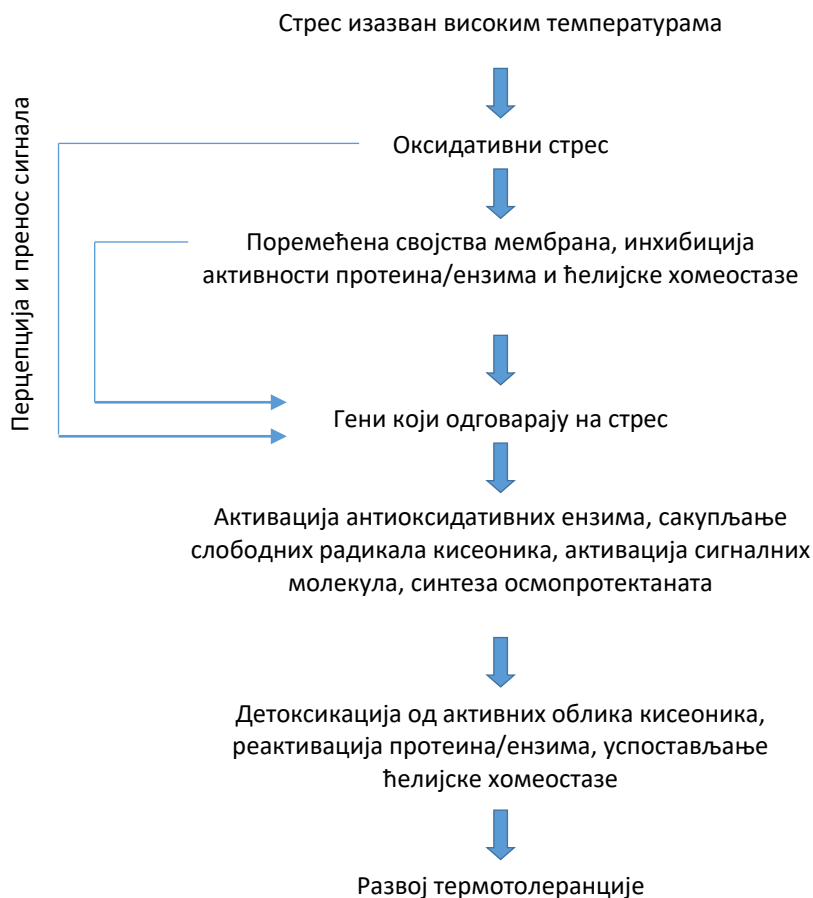
пероксидације липида у мембранама хлоропласта и тилакоида (Djanaguiraman et al. 2010). Високе температуре могу да имају значајан утицај на синтезу скроба и сахарозе, на начин да умањују активност сахароза-фосфат синтазе, ADP глукоза пирозофосфорилазе и инвертазе.

Високе температуре могу значајно да смање асимилацију CO₂ у листовима током вегетативне фазе развоја биљака (Anjana and Allakhverdiev 2017), а затварање стома под утицајем топлотног стреса основни је разлог за смањење садржаја интрацелуларног CO₂, што све води ка слабљењу процеса фотосинтезе (Hasanuzzaman et al. 2013). Недовољна количина RuBisCO-а још један је од фактора који смањују степен асимилације CO₂ у листовима (Sharkey and Zhang 2010). Метаболизам угљеника уstromама хлоропласта, Калвинов циклус, синтеза скроба и синтеза сахарозе у цитоплазми, састоје се од низа ензимских реакција које су онемогућене денатурацијом протеина, што доводи до поремећаја метаболичких процеса и накупљања неких компоненти метаболизма у ћелији (Ruelland and Zachowski 2010). Такође, ограничена је и синтеза скроба и сахарозе јер долази до инхибиције сахароза-фосфат синтазе, приозофосфорилазе ADP-глукозе и инвертазе (Wahid et al. 2007).

10.2.4. Перцепција и пренос сигнала стреса изазваног високим температурама

Истраживања су показала да у условима стреса изазваног високим температурама долази до накупљања Ca²⁺ јона, што утиче на активирање антиоксидативних система и одржање тургора у стоминим ћелијама. Претпоставља се да су температурни сензори, који су смјештени у микродоменима мембрана, способни да детектују промјене у физичким особинама мембрана, које даље утичу на конформационе промјене и/или фосфорилацију/дефосфорилацију у каскади сигналних реакција, након чега слиједи генетско репрограмирање и синтеза таргет молекула. Промјене на нивоу мембрана остварују се преко промјене односа засићених и незасићених масних киселина. Те промјене на нивоу тилакоидних мембрана у хлоропластима могу довести до експресије HPS гена (*Hydrophobic protein from soybean*, HPS) и синтезе HPS протеина. Сигнални молекули, као што су SA (*salicylic acid*), ABA (*abscisic acid*) и H₂O₂ (*hydrogen peroxide*) могу да индукују толеранцију на топлотни стрес тако што смањују оштећења од оксидативног стреса. У овом се открива све већи значај H₂O₂ и NO који могу да активирају каскаду реакција фосфорилације (посебно MAPK) (*mitogen-activated protein kinase*, MAPK) које су неопходне за пренос

сигнала многих стресних фактора (Stikić and Jovanović 2012). Услед стреса изазваног високим температурама настаје оксидативни стрес који узрокује нарушавање ћелијских мембрана. У биљкама се налазе гени који одговарају на стрес и активирају ензиме, сигналне молекуле и долази до сакупљања слободних радикала, након чега долази до детоксикације од активних облика кисеоника, реактивације ензима и на крају развоја термотолеранције (Граф. 10.2).



Граф. 10.2. Шематски приказ механизма перцепције и преноса сигнала индукованих високом температуром и могући пут развоја термотолерантности код биљака (преузето и прилагођено према Anjana and Allakhverdiev 2017)

Graph 10.2. Schematic representation of the mechanism of perception and transmission of signals induced by high temperature and the possible path of development of thermotolerance in plants (taken and adapted according to Anjana & Allakhverdiev 2017)

10.3. Прилагођавање биљака на топлотни стрес

Прилагођавање биљака на високе температуре представља комплексну интеракцију различитих механизма толеранције на стрес и варира у зависности од саме биљне врсте, фазе растења и развића у којој температура дјелује, као и од услова средине. Механизми отпорности биљака на високе температуре укључују:

- механизме избјегавања
- механизме толеранције.

10.3.1. Механизми избјегавања

Механизам избјегавања високе температуре заснива се на морфо-анатомским особинама биљке, које омогућавају заштиту од претјераног загријавања (Stikić and Jovanović 2012). Биљке које расту у топлим климатским подручјима избјегавају претјерано загријавање на начин да смањују апсорпцију соларне радијације. Овај механизам омогућен је присуством длачица на листовима и изданцима, као и присуством кутикула и воштаних превлака. Код таквих биљака, лисне плојке најчешће се окрећу од свјетлости и оријентишу се паралелно са сунчевим зрацима (парахелиотропизам).

Соларно зрачење може бити смањено и увртањем лисних плоча. Биљке се, такође, служе истим анатомским и физиолошким адаптивним механизмима, као у случају недостатка воде, а како би смањиле транспирацију. Код добро хидратисаних биљака, интензивна транспирација спречава топлотни стрес у листовима, а температура листова може бити и 6–10 °C нижа од амбијенталне температуре. Многе врсте су, кроз процес еволуције, развиле различите механизме заштите у најтоплијем дијелу године. Неке од ових стратегија обухватају одбацивање листова, задржавање пупољака који су отпорни на високе температуре, или, као што је случај са пустињским једногодишњим врстама, завршавање цјелокупног репродуктивног циклуса током хладнијих мјесеци. Висока температура може да утиче и на степен увијања листова код многих биљака (Oljača i sag. 2006), а физиолошки ефекат овог механизма огледа се у повећању ефикасности водног метаболизма у ткивима. Током периода активног раста, све биљке јако су осјетљиве на температурни стрес. Неке од копнених биљака повећавају своју отпорност према високим температурама само у љетњем периоду, док друге испољавају највећу отпорност током периода дормантности.

Дормантне биљке постају отпорне на топлотни стрес након што достигну развојну фазу која је индукована осталим факторима животне средине. Стрес изазван високим температурама може да се избјегне и примјеном различитих агротехничких мјера, као што је избор одговарајуће сјетвене методе, термина сјетве и садње, правилним избором сорти, начином наводњавања, итд. (Hasunazzaman et al. 2013).

10.3.2. Механизми толеранције

Адаптација биљака на топлотни стрес може се дефинисати као способност биљака да при условима високе температуре остварују пораст и економски оправдан принос. Биљке су се током еволуције прилагођавале неповољним животним условима развојем механизма за толеранцију стресних услова. Ови механизми могу се подијелити на дугорочне (нпр. фенолошке и морфолошке адаптације) и краткорочне (нпр. хлађење уз помоћ транспирације, промјена структуре мембрана, оријентација листова) (Adams et al. 2001). Код добро хидратисаних биљака, интензивна транспирација одржава температуру листова испод нивоа амбијенталне температуре. Овакве фенолошке и морфолошке адаптације повезане су са биохемијским процесима, као што је фотосинтеза. Толеранција на високе температуре може се код биљака индуковати претходним третманима са високим температурама, што води ка активацији молекуларних механизма одбране од топлотног стреса, нарочито акумулације HSP (Hua 2009).

Индукована термотолеранција код биљака односи се на њихову способност да се изборе са леталним високим температурама, након чега слиједи аклиматизација на сублеталним високим температурама. Биљке могу стећи термотолеранцију након што су изложене краткотрајним сублеталним температурама, или постепеним повећавањем температура до леталног нивоа, а то је чешћа појава у природним условима (Song et al. 2012).

Испитивања код мутаната Арабидопсис-а показала су да се у овај процес укључује пролазна синтеза HSP протеина (HSP32 и HSP101), што указује на то да се, у условима дужег трајања стреса високе температуре, сигнал који је индуковао одговор губи, инактивира или се не препознаје (Stikić i Jovanović 2012). Што је дужи период опоравка од топлотног стреса (или топлотног шока), снажнија ће бити и стечена термотолеранција, што сугерише да се током периода опоравка дешавају одређене физиолошке промјене које су везане за индуковану термотолеранцију. Тако је примијећено да долази до изражене синтезе HSP протеина у периоду опоравка, што може бити додатна заштита од наредног топлотног стреса. У овом процесу, кључну

улогу имају фактори транскрипције топлотног стреса HSFs (*Heat Stress Transcription Factors*), који су одговорни за експресију специфичних гена и додатних молекуларних шаперона (Song et al. 2012). Према Stikić и Jovanović (2012), аклиматизација је краткотрајан феномен, за разлику од механизма адаптације на високу температуру који је дуготрајнији, а основна разлика између ова два феномена је генетска регулација процеса адаптације који се може пренијети на цијелу популацију.

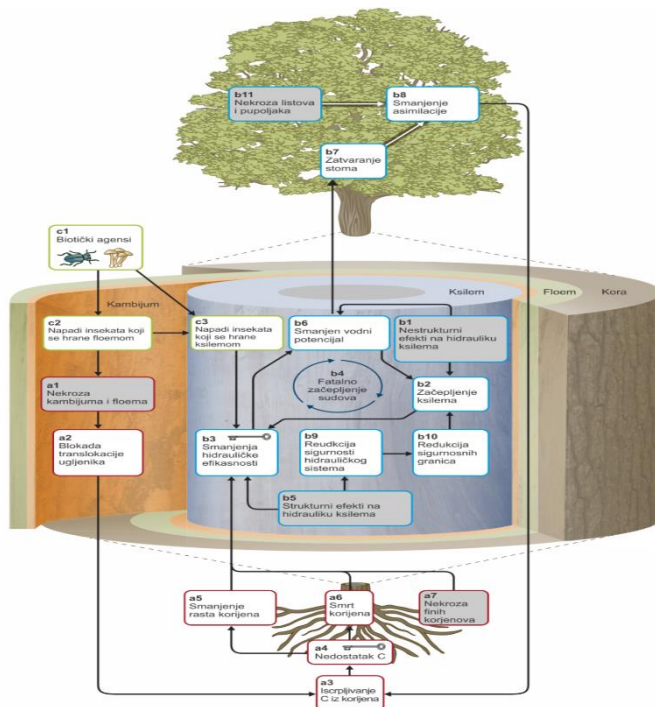
10.4. Пожари

Пожари су један од најважнијих природних поремећаја који дјелују на биљне екосистеме широм свијета. Степен утицаја ватре на вегетацију зависи од топлотних токова који долазе до различитих дијелова биљака, што је резултат различитих параметара понашања пожара, као што су интензитет ватрене линије и времена задржавања (Michaletz and Johnson 2007; O'Brien et al. 2018). Садржај воде, распоред и горивна моћ запаљеног материјала, снажно утичу на понашање и учинке пожара (Bond and Keeley 2005; Keeley 2009). Пожари високог интензитета у крунама стабала конзумирају и живу и мртву биомасу крошње, а изгарање свог лишћа и меристема у крошњи стабла може да проузрокује тренутну смрт, осим ако стабло није у стању да поново израсте из органа који су отпорни на екстремну топлоту (Clarke et al. 2013; Pausas and Keeley 2017). Насупрот овоме, пожари ниског и усмјереног интензитета често не представљају директну смртоносну пријетњу одраслим стаблима, већ могу проузроковати различите повреде које могу накнадном интеракцијом са другим стресним факторима утицати на функционисање цијелог стабла.

Ефекти пожара на дрвеће могу се класификовати у двије категорије: ефекти првог и другог реда. Ефекти првог реда обухватају непосредне утицаје преноса топлоте на биљна ткива (Michaletz and Johnson 2007). Нелеталне топлотне повреде првог реда могу подстаћи ефекте другог реда, као што су физиолошка ограничења у односима угљеника (C) и воде, или повећане осјетљивости на нападе инсеката и патогене инфекције (Michaletz and Johnson 2008). Измијењена физиологија и ослабљена одбрана од биотичких агенаса могу довести до дугорочних ограничења функције цијеле биљке и, на крају, могу узроковати леталну смртност дрвећа након пожара (Сл. 10.1 и 10.2).

Овај преглед укратко сажима ефекте првог и другог реда на коријен, стабло и крошњу (поглавље 10.5), прије сачињавања оквира за унапређење бољег разумијевања физиолошких реакција дрвећа на пожар, а у контексту

хипотеза о смртности дрвећа (поглавља 10.6. и 10.7). Главни нагласак је на стаблу и изданцима јер су они највише проучавани. Фокусирајући се на некрозу камбијума, хидрауличку дисфункцију и биотички стрес, укратко су приказани повезани физиолошки процеси, њихове посљедице, њихове механичке везе и могуће повратне спреге. Детаљни кораци процеса описани су појединачно и илустровани у приказаном концепту (Сл. 10.1).



Сл. 10.1. Концептуални дијаграм са каскадом потенцијалних физиолошких реакција на повреде након пожара у коријену, деблу и крошњи стабла (прилагођено према Bär et al. 2019)

Fig. 10.1. Conceptual diagram with a cascade of potential physiological reaction to injuries after fires in the root, trunk and canopy of the tree (adapted to Bär et al. 2019)

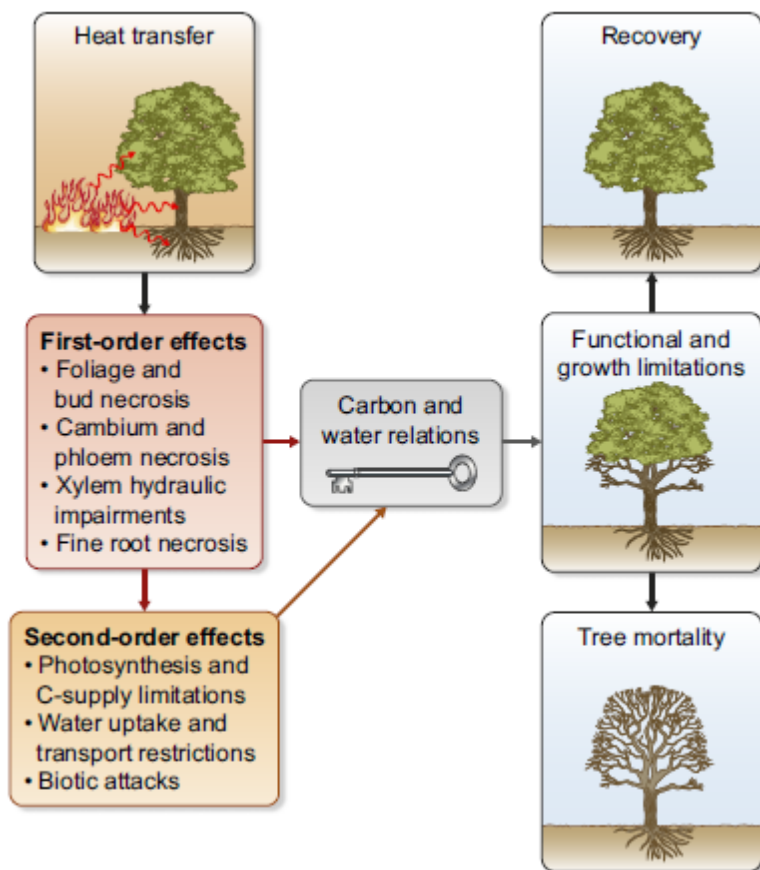
Сви ефекти првог степена (црвени правоугаоник) (Сл. 10.1) могу се видјети и на Сл. 10.3, гдје су приказане детаљне везе са ефектима другог степена и повратним физиолошким информацијама. Недостатак угљеника и смањење хидрауличке ефикасности представљају кључне механизме у односима угљеника и воде, а оvdје на Сл. 10.1. означени су симболом кључа. Сиви правоугаоници означавају ефекте првог степена изазване преносом топлоте, а бијели правоугаоници представљају механизме другог степена

(Сл. 10.1). Правоугаоници са црвеним оквиром (Сл.10.1) (а) описују процесе на које утичу повреде ткива камбијума и флоема. Плави оквири (b) означавају процесе повезане са ефектима пожара на хидраулички систем ксилема (Сл. 10.1). Правоугаоници са зеленим оквирима (c) означавају биотичке агенсе који се појављују након пожара, а могу појачавати процесе који настају под утицајем некрозе камбијума/флоема и хидрауличке дисфункције (Сл. 10.1). Бројеви унутар правоугаоника односе се на физиолошке процесе, који су приказани на Слици 10.3. и у тексту рада. Недостатак угљеника (C) ("гладовање за угљеником") и смањење хидрауличке ефикасности (симбол кључа) представљају пресудне физиолошке везе унутар циклуса угљеника и воде. Озбиљност и трајање ова два кључна процеса зависе од услова околине који су присутни након пожара и могу се испољити као ограничен раст и, на крају, могу одредити да ли ће стабло преживјети или не (Сл. 10.2).

10.5. Ефекти првог и другог степена

Ефекти првог степена резултат су преноса топлоте пламена на ткива коријена, стабла и крошње (Сл. 10.2), док процеси конвекције и зрачења преносе топлоту на ткиво и површину земљишта, топлота се надаље преноси на чврсте материје (честице земљишта и/или биљне дијелове) процесом кондукције (Michaletz and Johnson 2007; Bergman and Incropera 2011). Повреде настале топлотом у коријену настају као резултат преноса топлоте кроз земљиште и узастопно провођење топлоте у унутрашњости коријена (Michaletz and Johnson 2007). Оне се могу манифестовати директно као изумирање коријена, посебно финих корјенова, или могу узроковати некрозу камбијума и флоема. Уобичајено се сматра да се смртност ткива, која је узрокована денатурацијом протеина (Rosenberg et al. 1971), завршава на температури од 60 °C. Међутим, стопа некрозе ћелија експоненцијално се повећава са повећањем температуре, а ниже температуре такође доводе до смрти ћелија уколико су им изложене дужи временски период (Hare 1961; Dickinson and Johnson 2004). Некроза камбијума и флоема у коријену у горњим слојевима земљишта највјероватније ће се десити током површинских пожара, гдје тињајуће изгарање органског слоја земљишта може, током неколико сати или дана, да доведе до значајног загријавања тла и коријена (Ryan and Frandsen 1991; Swezy and Agee 1991; Smirnova et al. 2008). Степен преноса топлоте од ватре на ткива дрвета посредује се преко функционалних особина биљака (Keeley et al. 2011). У изданцима дрвећа топлота се прво мора транспортовати кроз кору како би имала утицаја на друга ткива. Топлотна изолациона способност коре, која се углавном

одређује дебљином коре, густином и садржајем влаге (van Mantgem and Schwartz 2003; Lawes et al. 2011; Brando et al. 2012; Pausas 2015), пресудна је за контролу топлотних токова кроз кору и потенцијалних повреда површинских ткива.



Сл. 10.2. Преглед утицаја пожара на дрвеће (Bär et al. 2019)

Fig. 10.2. Overview of the impact of fire on trees (Bär et al. 2019)

Без довољно изолације коре, флоем и васкуларни камбијум могу премашити потенцијалне температуре за некрозу. Ако је способност изолације прениска, смртоносне температуре могу се постићи не само у ткивима флоема и васкуларног камбијума, него и у ксилему (Chatziefstratiou et al. 2013). Нису утврђени било какви емпиријски подаци о температурама секундарног дрвета током шумских пожара, али симулације на основу измјерених података о камбијуму сугеришу да ксилем често може постићи критичне температуре за појаву некрозе (Michaletz et al. 2012).

Пренос топлоте у крошњу може изазвати тренутну некрозу пупољака и/или листова, као и оштећење камбијума и флоема у гранама. Степен повреда на дијеловима крошње повезан је са њиховим функционалним особинама (термофизичке особине), јачином ватрене линије и временом задржавања пламена, као и са базном висином крошње (Van Wagner 1973; Michaletz and Johnson 2006, 2007). Особине компоненти крошње, као што су ширина, површина, облик, оријентација и степен заштићености листовима, контролишу топлотне токове, док друге особине, попут масе, садржаја воде и специфичног топлотног капацитета, одређују колико је енергије потребно за повећање температуре. На примјер, врсте са релативно великим пупољцима, као што је случај код вајмутовог бора и врсте *Pinus palustris*, далеко су мање осјетљиве на некрозу пупољака од врста са релативно малим пупољцима, као што су сребрнолисни јавор или буква (Michaletz and Johnson 2006).

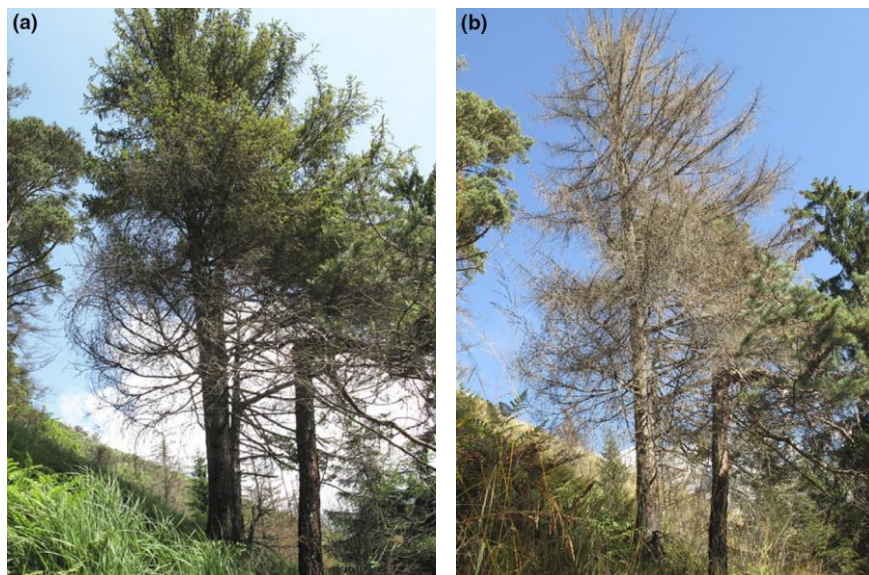
За веће компоненте крошње, као што су гране, плодови и шишарке, постоје интерни температурни градијенти, а провођење унутар њихових ткива постаје важно при појави високих температура. У тим случајевима, пречник игра битну улогу у изолацији ткива од топлотне некрозе, јер се брзина провођења смањује са дубином ткива. Дакле, што се тиче грана, кора може помоћи у изолацији васкуларних ткива и камбијума.

Исто тако, многе шишарке и плодови могу да изолују ембрионе у сјемену од топлотне некрозе. То је широко препознато код серотинских врста које сјеме чувају у ваздушним банкама сјемена, али такође може бити важно и за несеротинске врсте, под условом да се пожар догодио током временског оквира када је сјеме клијало, али још увијек није одбачено са стабла (Michaletz et al. 2013; Pouden et al. 2014).

Ефекти другог степена су сложенији и њихови механизми нису толико добро схваћени као они првог степена. Одговори функција биљака на повреде од пожара могу значајно да варирају. С једне стране, стабла која су преживјела пожар могу имати ослабљену физиолошку функционалност (Сл. 10.3), ослабљен раст и вјероватније ће подлећи задобијеним повредама (Lambert and Stohlgren 1988; van Mantgem et al. 2003, 2011; Granzow-de la Cerda et al. 2012; Nesmith et al. 2015; Maringer et al. 2016; Thompson et al. 2017). С друге стране, познато је да повријеђена стабла такође могу имати и краткорочну или средњерочну корист од смањења конкуренције (Pearson et al. 1972; Keyser et al. 2010; Battipaglia et al. 2014a; Valor et al. 2015, 2018).

Стабло је преживјело шумски пожар у марту 2014. (Абсам, Аустрија), са изгорјелим гранама и листовима и некрозом пупољака у доњим слојевима крошње, али је на крају одумрло сљедеће године. Иако се смрт стабла

десила због интеракције потенцијалних повреда на камбијалним, васкуларним и асимилационим ткивима, није познато да ли је недостатак ('гладовање') угљеника или хидрауличка дисфункција крајњи узрок. Сlike истог стабла снимљене су непосредно прије (Сл. 10.3а – јун 2015. год.) и након његове смрти (Сл. 10.3б – септембар 2015. године).



Сл. 10.3. Примјер одгођене смртности након пожара код јединке обичне смрче (*Picea abies*), прије смрти (а) и након смрти (б) (Bär et al. 2019)
Fig. 10.3. Example of delayed mortality after fire in an individual spruce (Picea abies), before dead (a), after dead (b) (Bär et al. 2019)

Повреде крошње релативно је лако процијенити, а корелације између губитка листова изазваног пожаром и раста или смртности стабала утврђене су у многим претходним студијама (Michaletz and Johnson 2008; Woolley et al. 2012). У теорији, некротично лишће, након пожара, смањује корисну лисну површину захваћених стабала, што доводи до побољшане доступности воде за преостале листове. Након тога, неоштећени листови могу користити доступну воду за повећање стоматалне проводљивости и интензитета фотосинтезе (Reich et al. 1990; Ryan 2000; Wallin et al. 2003). У комбинацији са смањеном конкуренцијом за земљишне ресурсе са зељастим и жбунастим слојевима вегетације, дрвеће са повријеђеним крошњама може показати непромијењену или чак повећану продукцију метаболита и раст након пожара (Pearson et al. 1972; Keyser et al. 2010; Battipaglia et al. 2014b; Valor et al. 2015, 2018). Међутим, ови корисни ефекти могу бити ограничени у случају када је степен некрозе листова висок. Са повећаном некрозом

листова (Сл. 10.3), преостали листови можда неће моћи подржати потребе цијелог стабла за угљеним хидратима, што посљедично може довести до смањеног раста (Pearson et al. 1972; Ryan 1993; Valor et al. 2018), или смањења дјеловања одбрамбених механизма који зависе од угљеника и отпорности на колонизацију инсеката (McHugh et al. 2003; Wallin et al. 2003). Чак и ако преостала крошња може у потпуности подржати метаболичке потребе за угљеником, мање видљиве повреде камбијалних и васкуларних ткива грана може угрозити функционалност стабла, утичући на понашање стома и раст стабла (Battipaglia et al. 2014a; Thompson et al. 2017). Иако је показано да пожари могу знатно смањити биомасу коријена (а7 на Слици 10.1), недовољно је знање о томе како повреде коријена могу угрозити одрживост и продуктивност стабала након пожара. Како деградација коријена смањује усвајање воде, повреде коријена могу хидрауличним ограничењима посредовати у пропадању стабла и смртности (Swezy and Agee 1991; Smirnova et al. 2008). Денатурација аквапорина, који имају пресудну улогу у процесу усвајања воде (Groszmann et al. 2017), може онемогућити радијални транспорт воде у коријену, чак и када топлотно оштећење коријенских ћелија није било смртоносно.

Постоје двије основне хипотезе о томе како повреде од пожара могу утицати на функционалност и смртност (Michletez 2018). Хипотеза о некрози камбијума претпоставља да некроза камбијума и флоема изазвана пожаром ограничава премјештање угљених хидрата и иницира недостатак С (поглавље 10.6), док хипотеза о хидрауличкој дисфункцији претпоставља да врућина шумских пожара може оштетити ксилем дрвећа и узроковати поремећај хидрауличног апарата стабла (хидрауличка дисфункција).

За оба претпостављена механизма сматра се да могу да изазову каскаде физиолошких промјена, које утичу на функцију цијеле биљке и/или, евентуално, могу да изазову смрт стабла, независно или заједно у комбинацији. Генерално посматрано, чак и без утицаја пожара, сложени физиолошки процеси често ступају у интеракцију са биотичким агенсима и доводе до губитка снаге или смртности стабала, што још увијек није у потпуности расвијетљено (McDowell et al. 2008, 2011, 2018; Sala et al. 2010; Sevanto et al. 2014; Anderegg et al. 2015; Hartmann 2015; Mencuccini et al. 2015; Gessler et al. 2017). На примјер, McDowell et al. (2008) поставили су генерализоване хипотезе о физиолошким механизмима смртности под утицајем суше: недостатак С и хидраулички квар. Претпоставља се да се недостатак угљеника догађа када продужено затварање стома током суше ограничава фотосинтетску асимилацију С, па метаболичка потреба за угљеним хидратима мора бити покривена са С из резерви биљке. Уколико се суша наставља у дужем временском периоду, резерве С ће се исцрпити

или се С неће моћи укључити у метаболизам и премјестити унутар биљног организма (Sala et al. 2010; McDowell 2011), па се ћелијски метаболизам више неће моћи одржавати. Очекивано је да се хидраулички квар деси када интензитет суше изазове напетост воденог стуба која премашује хидрауличку сигурносну границу биљке и узрокује значајно формирање зачепљења проводних судова.

Резултирајући смртоносни губици проводљивости могу довести до неповратног исушивања прије него што наступи недостатак С. Додатно, биотички агенси могу дјеловати као појачала за оба механизма, и обрнуто, недостатак С и хидраулички квар могу олакшати нападе инсеката или патогене инфекције слабљењем одбрамбеног система биљака (McDowell et al. 2011; Anderegg et al. 2015).

10.6. Некроза камбијума

Током шумских пожара, изолациона способност коре можда неће бити довољна да спрјечи критично повећање температуре камбијума. Опсег некрозе камбијума око пречника гране зависи од интеракције ватре са начинима кружења ваздуха око гране. Интеракције завјетринског вртлога са покретним линијама пожара повећавају температуру пламена и вријеме задржавања пожара у завјетрини стабла, у односу на вјетровиту страну крошње (Gill 1974; Tunstall et al. 1976; Gutsell and Johnson 1996). Због тога ће се дјелимична некроза камбијума и ожиљци од пожара најприје наћи на завјетринској страни стабла. Ако су температуре пламена, вријеме задржавања пламена и брзине мијешања/конвекције довољно високи или ако је кора довољно танка (нпр. код малих биљака), некроза камбијума се јавља око цијелог дебла. Некрозиани васкуларни камбијум покреће секторизацију и затварање ране као дио процеса стварања ожиљака, како би се избјегла зараза и напад инсеката и патогена, као и враћање функционалности (Shigo 1984; Smith and Sutherland 2001). У зависности од врсте дрвећа и величине ожиљка од ватре, могу проћи године или декаде док се затварање ране не заврши, па чак и дуже док се не успостави континуитет камбијума и пуна физиолошка функционалност (Smith and Sutherland 1999; Smith et al. 2016; Stambaugh et al. 2017).

Током поступка преноса топлоте (за више детаља видјети Michaletz and Johnson 2007) са површине коре на васкуларни камбијум, топлота се проводи кроз ткиво флоема. Топлотни токови и максималне температуре флоема генерално ће бити једнаки, или чак и мало већи од оних у васкуларном камбијуму. Стога се може претпоставити да некрози

камбијума претходи некроза флоема (а1 на Сл. 10.1) (Michaletz and Johnson 2007). Како се регенерација флоема ослања на активност камбијалних ћелија, некроза камбијума узрокује трајни прекид флоемског пута и блокаду транслокације продуката фотосинтезе према коријену (а2 на Сл. 10.1). Ово је еквивалентно појасу изазваном топлотом, ако је захваћен читав опсег дебла (Noel 1970). Из експеримената неvezаних за загријавање добро је познато да опасвање изазива исцрпљивање неструктурних угљених хидрата (растворљиви шећери и скроб) испод зоне опасвања (Daudet et al. 2005; De Schepper et al. 2010; Oberhuber et al. 2017). Исцрпљивање неструктурних угљених хидрата такође је примичењено након загријавања стабла током контролисаних пожара (Varner et al. 2009). У зависности од величине залиха угљеника у коријену, може проћи неколико година или десетина година док се потражња коријена за угљеним хидратима више не може одржати, а резерве угљеника потпуно се исцрпе (а3 на Сл. 10.1) (Noel 1970). Једном када се резерве угљеника у потпуности исцрпе, сматра се да коријен почиње да пати од његовог недостатка (а4 на Сл. 10.1), што ће довести до престанка стварања финих коријенова (а5 на Сл. 10.1) (Marshall and Waring 1985).

Smirnova et al. (2008) открили су масовно смањење биомасе финог коријења након шумског пожара, а губитак су приписали учинку топлотног опасвања у бази дебла (Swezy and Agee 1991). Како се већина усвајања воде одвија кроз површину финог коријења, смањење биомасе финог коријења теоретски доводи до смањеног снабдијевања дебла и крошње водом (b3 на Сл. 10.1). Као посљедица тога, снижени водни потенцијал у лишћу и ксилему (b6 на Сл. 10.1) може подстаћи прерано затварање стома (b7 на Сл. 10.1) и/или потенцијално фатално зачепљење проводних судова (b2 на Сл. 10.1) (Tyree and Zimmermann 2002). Продужени периоди затварања стома ограничавају асимилацију угљеника (b8 на Сл. 10.1), што може смањити раст биљака или довести до смртности цијелих биљака због недостатка угљеника. Потенцијално зачепљење проводних судова, које је на крају индуквано некрозом камбијума и флоема, током фазе недостатка угљеника може узроковати смрт биљке (McDowell 2011; Sevanto et al. 2014), прије него што уђе у неповратно стање исушивања изазвано дефинитивним одумирањем коријена (а6 на Сл. 10.1).

Идеја да топлота може да измијени физиологију дрвећа изазивајући оштећење камбијума и флоема, а тиме и поремећај у транспорту угљених хидрата до коријена, предложена је почетком 1960-их (Hare 1961, 1965; Wagener 1961; Fahnstock and Hare 1964), а убрзо је наведена као стандардно објашњење смртности стабала након пожара. Међутим, директне везе између камбијалног ткива повријеђеног топлотом и одгођене смртности стабла, први пут су испитали Ryan et al. (1988). Они су

процијенили неколико потенцијалних предиктора смртности (нпр. прсни пречник стабала, затим просјечна висина на којој се јављају опекотине и запремина ожеготина на крошњи) и утврдили да је ободни пречник камбијалне некрозе најбољи предиктор смртности за повријеђену дуглазију, осам година након пожара. Смртност се догодила на свим стаблима која су имала некрозу камбијума читавим пречником дебла, што је у складу са хипотезом некрозе камбијума након пожара (Noel 1970; Michaletz et al. 2012; Michaletz 2018).

Некроза камбијума и флоема такође се може појавити у коријену као резултат преноса топлоте кроз земљиште (Michaletz and Johnson 2007). Некроза близу круне коријена највјероватније се дешава током површинских пожара, гдје тињајуће изгарање приземне вегетације током неколико сати или дана може довести до значајног загријавања тла и коријена (Ryan and Frandsen 1991; Swezy and Agee 1991), што узрокује летални поремећај транспорта угљених хидрата према коријену.

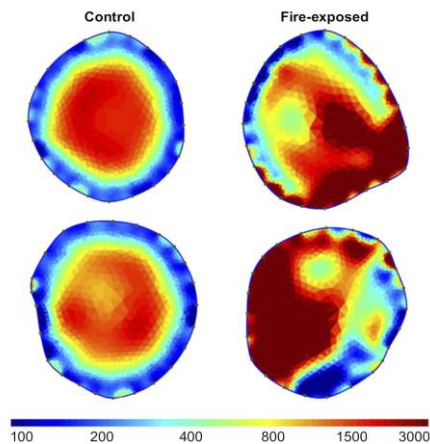
У каснијим студијама изведени су експерименти топлотног опасивања, како би се проучили физиолошки ефекти повреда изазваних загријавањем камбијума приликом изолације повреда крошње (Ducrey et al. 1996) или ксилема (Ryan 2000). Када се изузму поремећаји ксилема узроковани топлотом, смртност се догодила само на дрвећу које је било у потпуности или скоро у потпуности опасно цијелим пречником дебла (Ryan 2000), што указује да су процеси, који нису везани за некрозу камбијума и флоема, били одговорни за смртност стабала чија су дебла била само дјелимично оштећена. У експериментима са опасивањем, гдје је топлота потенцијално могла продријети у ксилем (Ducrey et al. 1996), стабла су показала јасне знакове водног стреса. Непосредно смањење густине протока сокова, смањена проводљивост стома и повећање дневне варијације пречника дебла довеле су до нагађања аутора о могућим хидрауличким ограничењима у ксилему која су повезана са топлотом.

10.7. Хидрауличка дисфункција

У новије вријеме, све већи број истраживања документовало је утицаје пожара на хидрауличку функцију ксилема. Утврђена је снажна потпора хидрауличком механизму који утиче на физиологију стабала након пожара (Balfour and Midgley 2006). Комбиновањем ручног опасивања (кора флоем и камбијум уклоњени су без оштећивања ксилема) с експериментима топлотног опасивања, могли су се анализирати ефекти топлоте на ксилем. Сва термички обрађена стабла одмах су почела одбацивати листове и

испољила су одумирање дебла у року од четири седмице, док ручно опасана стабла нису показала знакове брзог губитка листова. Осипање листова и каснија смрт грана изгорјелих биљака приписани су смањењу површине секундарног дрвета изазване топлотом, што је откривено техникама бојења ткива. Такође, у складу са овим ефектима шумског пожара, студија је показала да се смрт грана код јединки врсте *Protea repens* оштећених пожаром појавила много брже него код ручно опасаних биљака, а била је повезана са хидрауличком дисфункцијом и каснијом дехидрацијом (Midgley et al. 2011).

Даљне индикације за хидрауличку дисфункцију након пожара пружене су визуелизацијом нефункционалног секундарног дрвета помоћу техника бојења (Bear et al. 2018), томографије електричне отпорности (Сл. 10.4) и анатомских посматрања дрвета (Shigo and Marx 1977; Smith and Sutherland 1999, 2001; Schoonenberg et al. 2003; De Micco et al. 2013; Smith et al. 2016).



Сл. 10.4. Томограми електричног отпора контролних и стабала изложених ватри врсте *Picea abies* (Bär et al. 2019)

Fig. 10.4. Tomograms of electrical resistance of control and fire-exposed trees of *Picea abies* species (Bär et al. 2019)

Томографија електричне отпорности може се користити за процјену оштећеног подручја дебла код живих биљака након пожара. Овом неструктивном методом могу се измјерити електричне отпорности на попречним пресецима, као и за разликовање функционалног секундарног од примарног дрвета (Guyot et al. 2013) и ослабљене зоне примарног дрвета (Bieker et al. 2010).

Секундарно дрво које проводи воду појављује се као засебан прстен (плави, ниска електрична отпорност) код нетакнутих контролних стабала. Промјене

отпорности у томографским узорцима дебла, које је било изложено шумском пожару, указују на дубоке губитке функционалних подручја секундарног дрвета. Овдје треба обратити пажњу да је горња граница приказаног распона отпорности постављена на 3000 Ω . Вриједности отпорности у оштећеним зонама могу далеко да премаше ову границу.

Поређења ради, приказани су неоштећени (a, b) и проводни судови оштећени топлотом (c, d). Усисавање ваздушних мјехурића кроз јамице из сусједних, већ зачепљених проводних судова ("засијавање ваздухом") покреће се када је разлика у притиску ($\Delta P = P_w - P_a$; гдје P_w представља негативан притисак у водом испуњеном суду, а P_a атмосферски притисак у ваздуху испуњеном проводном суду) између појединих одјељака премашује кавитацијски притисак потребан за пробијање менискуса у порама мембранских јамица или када дође до квара у механизму заптивања торуса. Током пожара, кавитација и накнадно зачепљење постају извјеснији јер загријавање ксилема смањује површински напон воде у биљном соку, утичући на критични праг кавитационог притиска. Термичко омекшавање полимера ћелијских зидова може резултирати модификацијама пора јамица и/или торуса мембранских јамица, те преусмјеравањем микрофибрила, а обоје утиче на хидрауличку сигурност проводних судова и доводи до повећања могућности уласка ваздушних мјехурића.

Ограничења хидрауличке проводљивости могу бити узрокована топлотом изазваних деформација ћелијског зида које утичу на укупну геометрију зида, пукнућем честица ћелијског зида које зачепљују поре у мембранским јамицама или мијењају њихову геометрију. Низак P_w у судовима испуњеним водом и ваздухом може потенцијално створити додатна напрезања у ћелијским зидовима, односно напрезање обруча и свијање (Naske et al. 2001), који фаворизују деформације и пукнућа током фазе топлотног омекшавања.

Повређивање изазвано пожаром може иницирати стварање обезбојених подручја унутар секундарног дрвета (Smith et al. 2016). Окружена препречним зонама, сматра се да су ова подручја хидраулички изолована од здравог секундарног дрвета, што би довело до смањења функционалне површине секундарног дрвета. Због искључивања ових обезбојених подручја из хидрауличког пута, они остају неокрњени кад се дијелови грана или дебла исперу растворима боје, а такође могу узроковати помаке у отпорности на томограмима електричне отпорности (Сл. 10.4). На крају, показало се да шумски пожари покрећу физиолошке реакције повезане са угроженим хидрауличким системом.

У теорији, проводљивост стома требало би да се повећава на дрвећу са опеченим крошњама због побољшаног снабдијевања водом преосталих листова. Међутим, дјелимично огуљена стабла показала су изненађујуће смањену проводљивост стома, никакву промјену ефикасности коришћења воде и смањени водни потенцијал прије зоре, што веома упућује на оштећење водног транспортног система, изазвано пожаром (Thompson et al. 2017). Дакле, значајни докази указују на пресудну улогу хидрауличке дисфункције у физиологији стабала након пожара. У наставку су сумирани могући основни механизми који се могу категорисати као неструктурни (b1) или структурни ефекти (b5) на Сл. 10.1.

10.7.1. Неструктурни ефекти на хидраулику ксилема

Један од најважнијих неструктурних утицаја топлоте је смањена хидрауличка ефикасност (хидрауличка проводљивост ксилема) због повећаног ризика од стварања зачепљења проводних судова (Michaletz et al. 2012; Lodge et al. 2018). Транспирација листова доводи до испаравања воде из ћелијских зидова мезофила у околну атмосферу (Venturas et al. 2017). Као што је описано теоријом кохезијског отпора (Dixon and Joly 1895), затезне силе на површини која испарава у ћелијским зидовима повлаче молекуле воде кроз хидрауличку мрежу ксилема од земљишта до листова.

Овај водени транспорт захтијева непрекидни метастабилни водени стуб, који се може пореметити кавитацијом при високој напетости (тј. ниском водном потенцијалу) у соку ксилема (Oertli 1971; Pickard 1981). Кавитација ксилема настаје уласком ваздуха из сусједних одјељака испуњених ваздухом и на крају доводи до појаве зачепљења проводних судова (b2 на Сл. 10.1; Cochard et al. 1992; Tyree et al. 1994a; Tyree and Zimmermann 2002). Овај процес покреће се када разлика у притиску између воде и ваздуха у мембранским јамицама премаши притисак кавитације који је неопходан за избацивање менискуса воденог стуба из пора (Oertli 1971; Pickard 1981; Tyree and Zimmermann 2002).

Код четинара, архитектура проводних снопића која подсећа на вентил, може отказати и омогућити улазак ваздуха, при чему силе површинског напона такође могу играти улогу (Tyree and Zimmermann 2002; Hacke and Jansen 2009; Delzon et al. 2010; Losso et al. 2017). Зачепљени проводни канали нису у могућности да транспортују воду и, као посљедица тога, узрокују смањење површине проводљивог ксилема и хидрауличке ефикасности секундарног дрвета (b3 на Сл. 10.1).

Повећане температуре током шумских пожара појачавају кавитацију јер површински напон течности опада са повећањем температуре (Vargaftik et al. 1983). Показало се да снижен површински напон сока има пресудан утицај на осјетљивост на кавитацију (Cochard et al. 2009; Michaletz et al. 2012; West et al. 2016; Losso et al. 2017; Lodge et al. 2018). Ако се хидраулички интегритет зачепљених проводних канала не може обновити допуњавањем течности (Zwieniecki and Holbrook 2009; Nardini et al. 2011; Brodersen and McElrone 2013; Mayr et al. 2014), хидрауличка ограничења могу потрајати и повећати ризик од смртности након пожара, на примјер, индукцијом зачепљења у сржи (b4 на Сл. 10.1) у сушним условима. Међутим, потребан је додатни рад како би се разумјело међусобно дјеловање тренутних ефеката на водни потенцијал и стварање зачепљења проводних судова током пожара, као и дугорочних ефеката на функцију ксилема.

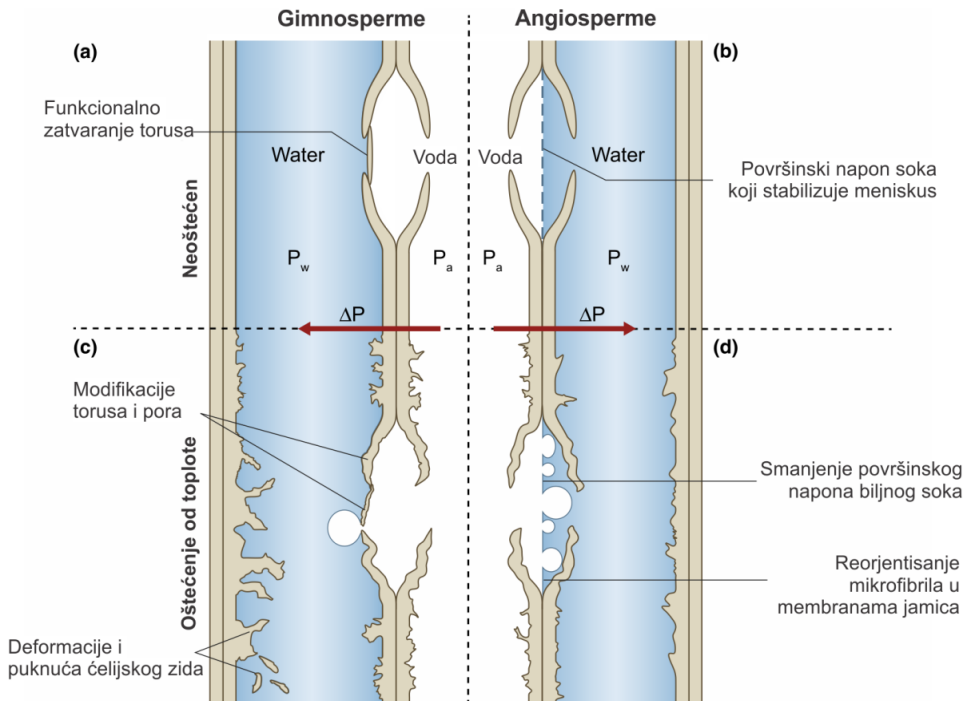
Такође, претпоставља се да шумски пожари узрокују нагла помјерања атмосферских услова, како топли и суви ваздух пожара изненада ствара висок дефицит притиска водене паре (Kavanagh et al. 2010). Биљке реагују на повећање дефицита притиска водене паре затварањем стома, како би спријечиле губитак воде и велике напоне унутар ксилема (Merilo et al. 2017). Међутим, Kavanagh et al. (2010) претпоставили су да одговор стома није довољно брз да спријечи велике губитке воде, смањење водног потенцијала (b6 на Сл. 10.1) и зачепљење ксилема.

Моделирањем водног потенцијала ксилема за стабла изложена високим дефицитима притиска водене паре током пожара, предвидјели су да атмосферски услови током пожара могу узроковати стварање зачепљења. Експерименталну потврду зачепљења ксилема изазваног топлотом (b2 на Сл. 10.1) касније су пружили West et al. (2016), иако је експериментално постигнути дефицит притиска водене паре вјероватно знатно већи од оног који настаје у пожарима, гдје сушење и отпуштање сокова доводе до релативно „влажних“ пожара (O'Brien et al. 2018).

Симулација пламена при температури од 100 °C узроковала је губитак хидрауличке проводљивости и до 80% у изданцима врсте *Eucalyptus cladocalyx* и *Kiggelaria africana* (West et al. 2016). Високи дефицити притиска водене паре могу да буду објашњење за брзу смртност стабала након пожара, јер се сугерише да су тако високи губици проводљивости смртоносни (Adams et al. 2017). Међутим, потребно је више тестова како би се схватио значај овог ефекта.

10.7.2. Структурални ефекти на хидраулику ксилема

За разлику од неструктурних ефеката, загријавање ватром такође може проузроковати структурне ефекте (b5 на Сл. 10.1; Сл. 10.5) повезане са директним, физичким промјенама у проводним судовима ксилема. Зидови проводних судова ксилема састоје се од вискозно-еластичних полимера (лигнин, целулоза и хемицелулоза), који почињу да омекшавају и да се понашају као вискозне течности изнад одређене температуре ("тачка топљења"). Иако се прелаз у течно стање лигнина дешава на температурама између 60 и 90 °C, сматра се да се овај прелаз код хемицелулозе дешава већ на око 50 °C (Irvine 1984; Hillis and Rozsa 1985; Olsson and Salmen 1997, 2004). Међутим, потребна су додатна истраживања како би се боље квантификовали прелази у течно стање код полимера ћелијских зидова и како би се разумјеле могуће интеракције са напетом водом биљних сокова.



Сл. 10.5. Механизми дисфункције ксилема под дејством топлоте за проводне судове (а) голосјеменица и (б) скривеносјеменица (прилагођено према Bär et al. 2019)

Fig. 10.5. Mechanisms of dysfunction of the xylem by the applied heat in the conductive vessels (a) Gymnosperm and (b) Angiosperm of covered (according to Bär et al. 2019)

Када температуре лигнина и хемицелулозе пређу ове критичне тачке, укупна чврстоћа ксилема се смањује и могу настати промјене на зидовима проводних ћелија као одговор на напрезања која ствара вода у биљном соку (Наске et al. 2001). Хлађењем се полимери ћелијских зидова враћају у првобитно стање и структурне промјене изазване топлотом могу се примити у два битна хидрауличка аспекта. Најприје, хидраулична ефикасност може бити трајно смањена структурним промјенама изазваним топлотом (b3 на Сл. 10.1, 10.5) (Michaletz et al. 2012; West et al. 2016; Bear et al. 2018). Током топлотног омекшавања, дестабилисани зидови проводних ћелија склони су деформацији и пуцању. Истовремена појава ниског водног потенцијала у ксилему генерише додатни стрес на ћелијским зидовима (Наске et al. 2001; Cochard et al. 2004; Bouche et al. 2016) и може повећати вјероватноћу дестабилизације. Деформације могу утицати на укупну геометрију зида, као и на геометрију пора јамица, док пукнути дијелови ћелијског зида могу потенцијално зачепити поре јамица мембрана. У теорији, оба аспекта могу довести до смањења хидрауличке проводљивости (Tyree and Zimmermann 2002; Sperry et al. 2006; Choat et al. 2007). Michaletz et al. (2012) били су први који су открили смањење проводљивости ксилема повезано са топлотом у лабораторијским условима на врсти *Populus balsamifera*. Загријавање ксилема на 65 °C узроковало је трајне и значајне губитке проводљивости.

Експериментално индукована, дуготрајна ограничења проводљивости доказана су надаље за *K. africana* (West et al. 2016) и *Fagus sylvatica* (Bear et al. 2018). Први доказ да се хидрауличка проводљивост такође може смањити природним шумским пожарима пружили су Bear et al. (2018), који су утврдили да је ксилем врсте *Fagus sylvatica* 39% мање проводљив у гранама оштећеним пожаром него у неоштећеним контролним гранама, што није био резултат појаве зачепљења проводних судова. У овом истраживању, двије четинарске врсте (*Picea abies* и *Pinus sylvestris*) такође су тестиране на осјетљивост на губитке проводљивости узроковане топлотом. Нису пронађени ефекти повезани са топлотом ни код једне врсте, те се претпоставља да дебела кора или однос дебљине и пречника коре (Наске et al. 2001; Sperry et al. 2006) трахеја четинара може пружити механичку заштиту против дестабилизације изазване топлотом. Иако су у експериментима са топлотом и након пожара видљива смањења проводљивости ксилема изазвана топлотом, доступни подаци су још увијек ограничени, а реакције специфичне за врсту и терманални прагови за структурне промјене морају бити још истражени. Такође, још није обрађена пажња на потенцијалну улогу живих ћелија ксилема, гдје нпр. оштећења аквапорина изазвана топлотом могу наштетити радијалној проводљивости и капацитету (Sevanto et al. 2011).

Смањење хидрауличке ефикасности може имати важан утицај на физиологију биљке након пожара. На примјер, може изазвати нагле промјене водног потенцијала унутар ксилема (Sperry et al. 1993), низак водни потенцијал у листовима и, на крају, губитак тургора (b6 на Сл. 10.1). Како је регулација рада стома уско повезана са статусом воде у листовима (Brodribb et al. 2003; Tombesi et al. 2015), низак водни потенцијал у листовима може подстаћи затварање стома (b7 на Сл. 10.1), нпр. у подне или под утицајем блаже суше. Због тога, смањење хидрауличке проводљивости изазвано топлотом, може, с једне стране, резултирати дугорочним смањењем проводљивости стома и одговарајућим смањењем асимилације и продуктивности фотосинтезе (b8 на Сл. 10.1) (Tyree et al. 1994b; Thompson et al. 2017). Ако резидуална фотосинтетска активност не може подржати биљну метаболичку потребу за угљеником, губитак хидрауличке проводљивости изазван топлотом може покренути каскадни недостатак угљеника (a3, a4 на Сл. 10.1).

С друге стране, са повећањем напона ксилема, кавитација и зачепљење проводних судова (b2 на Сл. 10.1) постају извјеснији (Sperry et al. 1993). Формирање зачепљења може додатно повећати хидраулички отпор и, ако се стоме не затворе, чак довести до затварања протока (b4 на Сл. 10.1) (Tyree and Sperry 1988), што завршава фаталним хидрауличким заказивањем и посљедично неповратним исушивањем цијеле биљке. Уз то, ефекат деформисаних проводних судова на хидрауличку проводљивост може се повећати појавом трауматичног цурења смоле као одговора на повреду изазвану пожаром (Lombardero et al. 2006; Arbellay et al. 2014; Smith et al. 2016). Смола се покреће за затварање опекотина и за изградњу хемијске и физичке баријере против напада инсеката и инфекције патогенима (Franceschi et al. 2005). Ово такође може да утиче на проток воде кроз ткива секундарног дрвета, јер се јамице мембрана проводних судова могу зачепити ослобађањем смоле. Међутим, тренутно није познато у којој мјери блокаде узроковане смолом могу смањити проводљивост ксилема.

С друге стране, на хидрауличку сигурност ксилема могу утицати структурне промјене изазване топлотом (b9 на Сл. 10.1, Сл. 10.5). Постоје специфични прагови водног потенцијала, при којима ваздух може ући у проводне канале испуњење водом (поглавље 10.7.1.) и блокирати транспорт воде. Осјетљивост на појаву зачепљења изазваног сушом, стога, уско је повезан са грађом мембранских јамица и посебно са расподјелом величине пора мембранских јамица и дебљином мембрана јамица (Wheeler et al. 2005; Наске et al. 2006; Li et al. 2016). Сматра се да све физичке неправилности у структурама мембранских јамица смањују отпорност на зачепљење проводних судова (Plavcova et al. 2013). Претпоставља се да омекшани полимери лигнина и хемицелулозе омогућавају кретање целулозних

микрофибрила (који су отпорнији на топлоту) у зидовима проводних судова (Hillis and Rozsa 1985). Кретање микрофибрила може повећати пречнике пора у мембранским јамицама, што повећава вјероватноћу усисавања ваздуха из сусједних судова испуњених ваздухом код ангиосперми (Oertli 1971; Tyree et al. 1994a) и може дестабилисати везу између влакана, хемицелулозе и лигнина унутар зидова проводних судова, што потпомаже пуцање мембранских јамица код гласјеменица (Sperry and Tyree 1990; Cochard et al. 2009; Delzon et al. 2010). У теорији, ликвидација компоненти ћелијских зидова може даље довести до промјена порозног отвора, деформација торуса мембранских јамица, као и одвајање торуса од марго мембране (Fengel 1966; Kollmann and Sachs 1967). Те промјене могу ослабити поузданост механизма за зачепљивање мембранских јамица током стреса суше, што повећава ризик од хидрауличког поремећаја након пожара. Пренос топлоте у ксилем такође може утицати на живе ћелије паренхима повезане са проводним судовима код ангиосперми.

Сматра се да они регулишу састав биљног сока пуштајући површински активне материје у проводне судове (Morris et al. 2018). Према Schenk et al. (2015, 2017), површински активне материје прекривају и стабилишу наномјехуриће, те, према томе, смањују вјероватноћу ширења под негативним притиском и стварања зачепљења. Ако ћелије паренхима, повезане се проводним судовима, буду уништене топлотом, овај механизам регулације могао би потенцијално да се поремети, повећавајући осјетљивост на зачепљење ксилема.

Способност топлоте да помјера прагове осјетљивости испитана је у контролисаним експериментима загријавања код *Populus balsamifera* (Michaletz et al. 2012) и *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *Fagus sylvatica* (Bear et al. 2018) и након намјерно изазваних (Battipaglia et al. 2016) и природних пожара (Bar et al. 2018) код *Pinus pinea*. Топлотни експерименти и шумски пожари изазвали су изражене ефекте на хидрауличку сигурност код *P. sylvestris* и *F. sylvatica*, док су код осталих врста уочени мали или занемариви ефекти. Међутим, мора се споменути да температуре површине изданка и вријеме задржавања пламена за *P. pinea* нису били довољни да изазову некрозу камбијума (Battipaglia et al. 2016), нити кавитацију или деформацију, што захтијева још јаче топлотне токове (Michaletz et al. 2012). Дакле, резултати које су добили Battipaglia et al. (2016) не могу се тумачити као доказ против хипотезе о дисфункцији ксилема. Потребна су даља истраживања како би се схватило како топлота може структурно промијенити хидрауличку сигурност код различитих врста и како би се приказали темељни биофизички процеси.

Смањење хидрауличке сигурности узроковано пожаром подразумеје да се повријеђена стабла морају борити са смањеним хидрауличким „сигурносним границама“ на станишту (b10 на Сл. 10.1), јер су мање толерантна на водни стрес током будућих сушних периода и склонија су кавитацији (b2 на Сл. 10.1). Ово посебно утиче на врсте које већ „раде“ у близини тачке катастрофалног отказивања хидрауличног система (Tyree and Sperry 1988; Choat et al. 2012).

Структурне измјене ксилемских проводних судова утицаће на хидраулички интегритет стабала, све док се одговарајућа подручја секундарног дрвета у потпуности не замијене. Животни вијек секундарног дрвета веома се разликује од врсте до врсте и креће се од неколико година до више од 100 година (Zweifel and Sterck 2018). Врсте са мало активних прстенова у деблу, као што су хрстови, способне су да надокнаде велике количине оштећеног ксилема унутар прве године након пожара (нпр. стабла са животним вијеком секундарног дрвета од 5 година, обнавља око 20% проводног ксилема сваке године). Различито вријеме замијене ослабљеног ксилема може зато помоћи при објашњењу за врсту карактеристичне осјетљивости на пропадање и смрт стабала након пожара.

10.8. Биотички напади

Смртност стабала која су преживјела пожар често је повезана са нападима инсеката и микробним инфекцијама (McHugh et al. 2003; Lombardero et al. 2006; Parker et al. 2006; Hood and Bentz 2007; Breece et al. 2008; Conedera et al. 2010; Maringer et al. 2016; Catry et al. 2017; Westlind and Kelsey 2019). Дрвеће реагује на повреде од ватре изолацијом и затварањем рана како би се избјегла зараза и пропадање стабла. Овај процес може потрајати неколико година, а створене баријере могу се адекватно заштитити од продирања инсеката, патогена и ваздуха (Smith and Sutherland 2001; Smith et al. 2016). За то вријеме, повријеђена стабла посебно су осјетљива јер њихов одбрамбени систем може додатно ослабити под утицајем промјена у динамици угљених хидрата које пожар изазива (McDowell 2011; Wiley et al. 2016). Иако су напади инсеката након пожара често краткотрајни и повуку се у року од неколико година након пожара (Hood and Bentz 2007; Davis et al. 2012), одбрамбени систем дрвећа може имати дугорочне користи од пожара. На примјер, пожари мале моћи стимулишу одбрану са смолом код жутог бора, повећавајући његову отпорност на нападе инсеката. Показало се да та одбрана опада без нових сметњи изазваних пожаром (Hood et al. 2015).

Ватром повријеђена стабла ослобађају велике количине етанола и волатилних терпена, који привлаче поткорњаке и друге инсекте који нападају дрво (Wood 1982; Kelsey and Westlind 2017а,б; Valor et al. 2017). Поткорњаци су један од главних биотичких агенаса који утичу на здравље дрвећа након пожара (Parker et al. 2006). Унутар ових подфамилија пипа (Curculionidae), могу се пронаћи двије различите стратегије исхране.

Већина правих поткорњака (Scolytinae) гради своје галерије за узгој у унутрашњој кори стабала, гдје се ларве хране флоемом и камбијумом (*phloephagous*, *флоефагу*). Супротно томе, инсекти из подфамилије Platypodinae, претежно ксилофаги, колонизирају ксилем за репродукцију. Они активно уносе гљивичне симбионте преко својих тунела све до секундарног дрвета, гдје гљивице обрађују ксилем за храњење ларви.

Ова симбиоза може нанијети озбиљну штету ксилему, а позната је и по флоефагним поткорњацима. Због тога су напади флоефага често праћени нападима ксилофага (Hulcr et al. 2007; Six 2012). Показало се да тврдокрилци (инсекти који припадају фамилијама Buprestidae, Cerambycidae i Siricidae) такође утичу на ксилем стабла који је ослабљен ватром, стварајући рупе и продужене тунеле у секундарном и примарном дрвету, што веома често пружа пролаз за гљивичне инфекције (Parker et al. 2006; Costello et al. 2011; Negron et al. 2016).

Навика храњења и могуће уношење гљивица одлучујуће је за врсту механизма заразе, а тиме и за то како је стабло ослабљено или чак за узрок смртности стабла. Стварање галерија, активности ларви, ширење гљивичног симбионта и одбрамбени одговор стабла (излучена смола такође може утицати на интегритет флоема) током флоефагног напада може проузроковати озбиљну штету на путу транслокације угљених хидрата. За биљке које немају повреде од пожара претпоставља се да пука активност храњења флоемом није примарни узрок смртности (Craighead 1928; Paine et al. 1997; Hubbard et al. 2013; Wiley et al. 2016). Умјесто тога, пратеће уношење гљивица у ксилем може изазвати фатална оштећења хидрауличног система, јер раст гљивица може значајно смањити проводљивост ксилема. Брзи пад протока сока и транспирације, заједно са смањеним водним потенцијалом у раним јутарњим часовима, појављују се након напада ксилофага (Edburg et al. 2012; Hubbard et al. 2013; Frank et al. 2014), који одражавају губитке хидрауличке проводљивости узроковане гљивицама.

Међутим, конзумација флоема повезана са инсектима у дјелимично опасаним стаблима, за која се показало да имају повећану вјероватноћу појаве заразе праћене одумирањем (Amman and Ryan 1991; Rasmussen et al. 1996), додатно смањује ионако ограничену транслокацију угљеника према

коријену. Иако се још увијек не може процијенити тачан допринос активности инсеката одумирању дрвећа, храћење флоемом теоретски може довести до потпуног поремећаја транспортног пута угљеника унутар дјелимично опасаних стабала и покренути каскадне процесе недостатка („гладовања“) угљеника.

Истраживањима је утврђена заштитна функцију коре и отпорност дрвета против секундарних гљивичних инфекција након пожара (Maringer et al. 2016; Conedera et al. 2010). Студије су гљивичној активности приписале висок ризик од смртности након пожара код *F. sylvatica*, којој су погодовале пукотине и отворене лезије у танкој кори и спори одговор биљке на повреду након загријавања. Надаље, уочено је да гљиве које се настањују у коријену (нпр. *Poria* spp., *Leptographium* spp. и *Heterobasidium annosum*) судјелују у пропадању и одумирању стабала након пожара (Littke and Gara 1986; Otrosina et al. 1999, 2002). Пропадање ксилема и зачепљење ткива растом хифа и лучењем смоле током инфекције, могу довести до значајних губитака хидрауличке проводљивости у коријену (Joseph et al. 1998). Сваки додатни губитак проводљивости ксилема узрокован биотичким агенсима може појачати хидрауличка ограничења у стаблима повријеђеним у пожару и стога бити пресудан за преживљавање стабала.

Снажно дрвеће може се успјешно одбрани од биотичких напада одумирањем или зонирањем инвазивних организама. Добро развијени одбрамбени механизми четинара базирани су на смоли која је ускладиштена у аксијалним и радијалним каналима (Franceschi et al. 2005). Када су нападнута, четинарска стабла могу промијенити природу смоле стварањем отровних хемијских једињења и покренути проток смоле до озлијеђеног мјеста, изолујући тако штетни организам од остатка ткива.

Реакција ангиосперми огледа се у накупљању танина, стварању тилоза, и анатомским и хемијским модификацијама како би изоловале заражено подручје (Shigo 1984; Salle et al. 2014). Након тога, стварање калуса у камбијалној зони представља важан поступак затварања и зацјељивања ране који иницира развој перидерма ране и обнављање континуитета флоема и камбијума (Franceschi et al. 2005).

Иако ови механизми могу потенцијално зауставити инсекте и гљивице да изазову фаталну штету на хидрауличком систему стабла, посебно је познато да поткорњаци нападају и уништавају дрвеће које има ослабљени одбрамбени систем (Negron et al. 2016; Catry et al. 2017). Стога је стање одбрамбеног система, које је повезано са стањем стабла прије пожара, обимом озледа од пожара и физиологијом након пожара, пресудно за осјетљивост на биотичке нападе и за опоравак након пожара.

10.9. Закључак

Функционална ограничења након пожара и смртност озлијеђених стабала уређена су сложеним физиолошким механизмима, који могу дјеловати независно или у комбинацији. У складу с тим, процеси који доводе до недостатка угљеника и/или прекида хидрауличког пута могу се покренути одвојено некрозом камбијума, хидрауличком дисфункцијом и биотичким агенсима, или комбинацијом ових окидача. Иако знање о физиолошким реакцијама након пожара расте, наше разумијевање како су ти процеси повезани и како се могу међусобно активирати је непотпуно.

Процјена прецизних односа између ових физиолошких механизма пресудна је за боље разумијевање утицаја пожара на функционални интегритет дрвећа након пожара. Потребно је континуирано истраживање како би се побољшало наше знање о базним биофизичким процесима (нпр. кинетика ћелијских зидова током топлотног омекшавања) и како би се боље разумјело како различите врсте реагују на повреде од пожара у различитим еколошким условима.

Приступ заснован на холистичком процесу, узимајући у обзир процес преноса топлоте, ефекте првог реда и физиолошке ефекте другог реда, побољшаће предвиђања пораста и смртности стабала након пожара. Стога, подаци о функционалним особинама које контролишу пренос топлоте (нпр. изолациона способност коре), отпорност ткива на топлоту, начин затварања ране и хидраулика морају бити повезани са физиолошким параметрима након пожара како би се развили побољшани алати за управљање и процјену ризика. Пренос топлоте у ткива крошње, дебла и коријена посредује се функционалним особинама и може одмах довести до повреда првог степена, које потенцијално могу изазвати ефекте другог степена. Ефекти и првог и другог степена могу довести до физиолошких оштећења односа угљеника и воде, што ограничава функционисање и раст.

Смртност стабала која су преживјела пожар често је повезана са нападима инсеката и микробним инфекцијама. Дрвеће реагује на повреде од ватре изолацијом и затварањем рана како би се избјегла зараза и пропадање стабла. Зависно од услова околине, након пожара и специфичних особина врсте (нпр. способност уравнотежења ограничења воде), погођена стабла могу се опоравити својим одбрамбеним механизмима од проблема након пожара или подлећи наслијеђеним ефектима.

Литература

- Adams S (2001) Effect of Temperature on the Growth and Development of Tomato Fruits. *Annals of Botany* 88(5):869–877
- Adams HD, Zeppel MJB, AndereggWRL, Hartmann H, Landheusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD et al. (2017) A multi-species 2019 The Authors New Phytologist 2019 New Phytologist Trust New Phytologist (2019) 223:1728–1741 www.newphytologist.com New Phytologist Tansley review Review 1737 synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology and Evolution* 1:1285–1291
- Amman GD, Ryan KC (1991) Insect infestation of fire-injured trees in the Greater Yellowstone Area. Research Note INT-398. Odgen, UT, USA: USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station
- Anderegg WRL, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein JW, Macalady K, McDowell N et al. (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208:674–683
- Anjana J, Allakhverdiev SI (2017) High-temperature stress in plants: consequences and strategies for protecting photosynthetic machinery. In: Shabala S (ed) *Plant Stress Physiology*. 2nd Edition, pp 138–154, Oxfordshire (UK): CABI.
- Arbellay E, Stoffel M, Sutherland EK, Smith KT, Falk DA (2014) Resin duct size and density as ecophysiological traits in fire scars of *Pseudotsuga menziesii* and *Larix occidentalis*. *Annals of Botany* 114:973–980
- Balfour DA, Midgley JJ (2006) Fire induced stem death in an African acacia is not caused by canopy scorching. *Austral Ecology* 31:892–896
- Battipaglia G, De Micco V, Fournier T, Aronne G, Carcaillet C (2014a) Isotopic and anatomical signals for interpreting fire-related responses in *Pinus halepensis*. *Trees – Structure and Function* 28:1095–1104
- Battipaglia G, Strumia S, Esposito A, Giuditta E, Sirignano C, Altieri S, Rutigliano FA (2014b) The effects of prescribed burning on *Pinus halepensis* Mill. as revealed by dendrochronological and isotopic analyses. *Forest Ecology and Management* 334:201–208
- Battipaglia G, Savi T, Ascoli D, Castagneri D, Esposito A, Mayr S, Nardini A (2016) Effects of prescribed burning on ecophysiological, anatomical and stem hydraulic properties in *Pinus pinea* L. *Tree Physiology* 36:1–13
- Bär A, Michaletz ST, Mayr S (2019) Fire effects on tree physiology. *New Phytol* 223:1728–1741
- Bear A, Nardini A, Mayr S (2018) Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*. *New Phytologist* 217:1484–1493
- Bergman TL, Incropera FP (2011) *Fundamentals of heat and mass transfer*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons. Bieker D, Kehr R, Weber G, Rust S. 2010. Non-destructive monitoring of early stages of white rot by *Trametes versicolor* in *Fraxinus excelsior*. *Annals of Forest Science* 67:210

- Bond WJ, Keeley JE (2005) Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20:387–394
- Bouche PS, Delzon S, Choat B, Badel E, Brodribb TJ, Burrell R, Cochard H, Charra-Vaskou K, Lavigne B, Li S et al. (2016) Are needles of *Pinus pinaster* more vulnerable to xylem embolism than branches? New insights from X-ray computed tomography. *Plant, Cell & Environment* 39:860–870
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK (2012) Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology* 18:630–641
- Breece CR, Kolb TE, Dickson BG, McMillin JD, Clancy KM (2008) Prescribed fire effects on bark beetle activity and tree mortality in southwestern ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management* 255:119–128
- Brodersen CR, McElrone AJ (2013) Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* 4:1–11
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutierrez MV (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment* 26:443–450
- Valor T, Gonzalez-Olabarria JR, Pique M (2015) Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *Forest Ecology and Management* 343:101–109
- Valor T, Ormeno E, Casals P, Niinemets U (2017) Temporal effects of prescribed burning on terpene production in Mediterranean pines. *Tree Physiology* 37:1622–1636
- Valor T, Casals P, Altieri S, Gonzalez-Olabarria JR, Pique M, Battipaglia G (2018) Disentangling the effects of crown scorch and competition release on the physiological and growth response of *Pinus halepensis* Mill. using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopes. *Forest Ecology and Management* 424:276–287
- van Mantgem PJ, Stephenson NL, Mutch LS, Johnson VG, Esperanza AM, Parsons DJ (2003) Growth rate predicts mortality of *Abies concolor* in both burned and unburned stands. *Canadian Journal of Forest Research* 33:1029–1038
- van Mantgem P, Schwartz M (2003) Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests: testing some model assumptions. *Forest Ecology and Management* 178:341–352
- van Mantgem PJ, Stephenson NL, Knapp E, Battles J, Keeley JE (2011) Long-term effects of prescribed fire on mixed conifer forest structure in the Sierra Nevada, California. *Forest Ecology and Management* 261:989–994
- Van Wagner CE (1973) Height of crown scorch in forest fires. *Canadian Journal of Forest Research* 3:373–378
- Vargaftik NB, Volkov BN, Voljak LD (1983) International tables of the surface tension of water. *Journal of Physical and Chemical Reference Data* 12:817–820

- Varner JM, Putz FE, Brien JJO, Hiers JK, Robert J, Gordon DR (2009) Post-fire tree stress and growth following smoldering duff fires. *Forest Ecology and Management* 258:2467–2474
- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG (2017) Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology* 59:356–389
- Gessler A, Schaub M, McDowell NG (2017) The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytologist* 214:513–520
- Gill AM (1974) Toward an understanding of fire-scar formation: field observation and laboratory simulation. *Forest Science* 20:198–205
- Granzow-de la Cerda I, Lloret F, Ruiz JE, Vandermeer JH (2012) Tree mortality following ENSO-associated fires and drought in lowland rain forests of Eastern Nicaragua. *Forest Ecology and Management* 265:248–257
- Groszmann M, Osborn HL, Evans JR (2017) Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins. *Plant, Cell & Environment* 40:938–961
- Gutsell SL, Johnson EA (1996) How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effects. *Canadian Journal of Forest Research* 26:66–174
- Guyot A, Ostergaard KT, Lenkopane M, Fan J, Lockington DA (2013) Using electrical resistivity tomography to differentiate sapwood from heartwood: application to conifers. *Tree Physiology* 33:187–194
- Davis RS, Hood S, Bentz BJ (2012) Fire-injured ponderosa pine provide a pulsed resource for bark beetles. *Canadian Journal of Forest Research* 42:2022–2036
- Daudet FA, Ameglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoite A (2005) Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* 56:135–144
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell & Environment* 33:2101–2111
- De Micco V, Zalloni E, Balzano A, Battipaglia G (2013) Fire influence on *Pinus halepensis*: wood responses close and far from the scars. *IAWA Journal* 34:446–458
- De Schepper V, Steppe K, Van Labeke M-C, Lemeur R (2010) Detailed analysis of double girdling effects on stem diameter variations and sap flow in young oak trees. *Environmental and Experimental Botany* 68:149–156
- Dickinson MB, Johnson EA (2004) Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. *Canadian Journal of Forest Research* 34:546–559
- Dixon HH, Joly J (1895) On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B: Biological Sciences* 186:563–576
- Djanaguiraman M, Prasad PVV, Seppanen M (2010) Selenium protects sorghum leaves from oxidative damage under high temperature stress by enhancing antioxidant defense system. *Plant Physiology and Biochemistry* 48(12):999–1007
- Duan Y, Zhang M, Gao J, Li P, Goltsev V, Ma F (2015) Thermotolerance of apple tree leaves probed by chlorophyll a fluorescence and modulated 820 nm reflection during seasonal shift. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 152:347–356

- Durner EF (2013) Principles of Horticultural Physiology. Oxfordshire (UK): CABI, pp 160-192
- Ducrey M, Duhoux F, Huc R, Rigolot E (1996) The ecophysiological and growth responses of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) to controlled heating applied to the base of the trunk. Canadian Journal of Forest Research 26:1366–1374
- Edburg SL, Hicke JA, Brooks PD, Pendall EG, Ewers BE, Norton U, Gochis D, Gutmann ED, Meddens AJH (2012) Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. Frontiers in Ecology and the Environment 10:416–424
- Essemine J, Ammar S, Bouzid S (2010) Impact of Heat Stress on Germination and Growth in Higher Plants: Physiological, Biochemical and Molecular Repercussions and Mechanisms of Defence. Journal of Biological Sciences 10(6):565–572
- Żróbek-Sokolnik A (2012) Temperature stress and responses of plants. In: Ahmad P, Prasad MNV (Eds) Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. New York: Springer, pp 113-134
- Zweifel R, Sterck F (2018) A conceptual tree model explaining legacy effects on stem growth. Frontiers in Forests and Global Change 1:1–9
- Zwieniecki MA, Holbrook NM (2009) Confronting Maxwell's demon
- Irvine GM (1984) The glass transitions of lignin and hemicellulose and their measurement by differential thermal analysis. Tappi Journal 67:118–121
- Joseph G, Kelsey RG, Thies WG (1998) Hydraulic conductivity in roots of ponderosa pine infected with black-stain (*Leptographium wageneri*) or annosus (*Heterobasidion annosum*) root disease. Tree Physiology 18:333–339
- Kavanagh KL, Dickinson MB, Bova AS (2010) A way forward for fire-caused tree mortality prediction: modeling a physiological consequence of fire. Fire Ecology 6:80–94
- Keeley JE (2009) Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. International Journal of Wildland Fire 18:116–126
- Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. Trends in Plant Science 16:406–411
- Kelsey RG, Westlind DJ (2017a) Physiological stress and ethanol accumulation in tree stems and woody tissues at sublethal temperatures from fire. BioScience 67:443–451
- Kelsey RG, Westlind DJ (2017b) Ethanol and primary attraction of red turpentine beetle in fire stressed ponderosa pine. Forest Ecology and Management 396:44–54
- Keyser TL, Smith FW, Shepperd WD (2010) Growth response of *Pinus ponderosa* following a mixed-severity wildfire in the Black Hills, South Dakota. Western Journal of Applied Forestry 25:49–54
- Kollmann FFP, Sachs IB (1967) The effects of elevated temperature on certain wood cells. Wood Science and Technology 1:14–25
- Krstić B, Oljača R, Stanković D (2011) Fiziologija drvenstih biljaka. Univerzitet u Banjoj Luci, Univerzitet u Novom Sadu, str. 352

- Lambert BS, Stohlgren TJ (1988) Giant sequoia mortality in burned and unburned stands. *Journal of Forestry* 86:44–46
- Larkindale J, Mishkind M, Vierling E (2005) Plant Responses to High Temperature. In: Jenks MA, Hasegawa PM (eds) *Plant Abiotic Stress* Oxford (UK). Blackwell Publishing Ltd, pp 100–144
- Larkindale J, Huang B (2005) Effects of Abscisic Acid, Salicylic Acid, Ethylene and Hydrogen Peroxide in Thermotolerance and Recovery for Creeping Bentgrass. *Plant Growth Regulation* 47(1):17–28
- Lawes MJ, Richards A, Dathe J, Midgley JJ (2011) Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* 212:2057–2069
- Lipiec J, Doussan C, Nosalewicz A, Kondracka K (2013) Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics* 27(4):463–477
- Li S, Lens F, Karimi Z, Klepsch MM, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S (2016) Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* 37:152–171
- Littke WR, Gara RI (1986) Decay of fire-damaged lodgepole pine in south-central Oregon. *Forest Ecology and Management* 17:279–287
- Lodge AG, Dickinson MB, Kavanagh KL (2018) Xylem heating increases vulnerability to cavitation in longleaf pine. *Environmental Research Letters* 13:055007
- Lombardero MJ, Ayres MP, Ayres BD (2006) Effects of fire and mechanical wounding on *Pinus resinosa* resin defenses, beetle attacks, and pathogens. *Forest Ecology and Management* 225:349–358
- Losso A, Beikircher B, Deamon B, Kikuta S, Schmid P, Mayr S (2017) Xylem sap surface tension may be crucial for hydraulic safety. *Plant Physiology* 175:1135–1143
- Maringer J, Ascoli D, Kuffer N, Schmidlein S, Conedera M (2016) What drives European beech (*Fagus sylvatica* L.) mortality after forest fires of varying severity? *Forest Ecology and Management* 368:81–93
- Marshall JD, Waring RH (1985) Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Canadian Journal of Forest Research* 15:791–800
- Mayr S, Schmid P, Laur J, Rosner S, Charra-Vaskou K, Damon B, Hacke UG (2014) Uptake of water via branches helps timberline conifers refill embolized xylem in late winter. *Plant Physiology* 164:1731–1740
- Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martinez-Vilalta J, Heolteeta T (2015) Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist* 208:396–409
- Merilo E, Yarmolinsky D, Jalakas P, Parik H, Tulva I, Rasulov B, Kilk K, Kollist H (2017) Stomatal VPD response: there is more to the story than ABA. *Plant Physiology* 176:851–864

- Midgley JJ, Kruger LM, Skelton R (2011) How do fires kill plants? The hydraulic death hypothesis and Cape Proteaceae 'fire-resisters'. *South African Journal of Botany* 77:381–386
- Michaletz ST, Johnson EA (2006) A heat transfer model of crown scorch in forest fires. *Canadian Journal of Forest Research* 36:2839–2851
- Michaletz ST, Johnson EA (2007) How forest fires kill trees: a review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22:500–515
- Michaletz ST, Johnson EA (2008) A biophysical process model of tree mortality in surface fires. *Canadian Journal of Forest Research* 38:2013–2029
- Michaletz ST, Johnson EA, Tyree MT (2012) Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. *New Phytologist* 194:254–263
- Michaletz ST, Johnson EA, Mell WE, Greene DF (2013) Timing of fire relative to seed development may enable non-serotinous species to recolonize from the aerial seed banks of fire-killed trees. *Biogeosciences* 10:5061–5078
- Michaletz ST (2018) Xylem dysfunction in fires: towards a hydraulic theory of plant responses to multiple disturbance stressors. *New Phytologist* 217:1391–1393
- Morris H, Plavcova L, Gorai M, Klepsch MM, Kotowska M, Schenk HJ, Jansen S (2018) Vessel-associated cells in angiosperm xylem: highly specialized living cells at the symplast–apoplast boundary. *American Journal of Botany* 105:151–160
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG et al. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719–739
- McDowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology* 155:1051–1059
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution* 26:523–532
- McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Brando P, Brienen R, Chambers J, Christoffersen B, Davies S, Doughty C, Duque A et al. (2018) Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219:851–869
- McHugh CW, Kolb TE, Wilson JL (2003) Bark beetle attacks on ponderosa pine following fire in northern Arizona. *Environmental Entomology* 32:510–522
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S (2011) Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science* 180:604–611
- Negron JF, McMillin J, Sieg CH, Fowler JF, Allen KK, Wadleigh LL, Anhold JA, Gibson KE (2016) Variables associated with the occurrence of Ips beetles, turpentine beetle and wood borers in live and dead ponderosa pines with post-fire injury. *Agricultural and Forest Entomology* 18:313–326

- Nesmith JC, Das AJ, O'Hara KL, van Mantgem PJ (2015) The influence of prefire tree growth and crown condition on postfire mortality of sugar pine following prescribed fire in Sequoia National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 45:910–919
- Noel ARA (1970) The girdled tree. *Botanical Review* 36: 162–195.
- Oberhuber W, Gruber A, Lethaus G, Winkler A (2017) Stem girdling indicates prioritized carbon allocation to the root system at the expense of radial stem growth in Norway spruce under drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 138:109–118
- O'Brien JJ, Hiers JK, Varner JM, Hoffman CM, Dickinson MB, Michaletz ST, Loudermilk EL, Butler BW (2018) Advances in mechanistic approaches to quantifying biophysical fire effects. *Current Forestry Reports* 4:161–177
- Oertli JJ (1971) Stability of water under tension in the xylem. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 65:195–209
- Olsson A-M, Salmen L (1997) The effect of lignin composition on the viscoelastic properties of wood. *Nordic Pulp and Paper Research Journal* 12:140–144
- Olsson AM, Salmen L (2004) The softening behavior of hemicelluloses related to moisture. *ACS Symposium Series* 864:184–197
- Oljača R, Krstić B, Pajević S (2006): *Fiziologija biljaka*. Univerzitet u Banja Luci, Šumarski Fakultet
- Oljača R, Govedar Z, Lukić D (2009) Uticaj aerozagađenja na gustinu stoma ispitivanih vrsta divljeg kestena (*Aesculus hippocastanum* L.) i pajasena (*Ailanthus altissima* (Mill. Swingle)) u uslovima Banjaluke. *Glasnik Šumarskog fakulteta* 10, str 15–24
- Otrosina WJ, Bannwart D, Roncadori RW (1999) Root-infecting fungi associated with a decline of longleaf pine in the southeastern United States. *Plant and Soil* 217:145–150
- Otrosina WJ, Walkinshaw CH, Zarnoch SJ, Sung S, Sullivan BT (2002) Root disease, longleaf pine mortality, and prescribed burning. *Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference*. Asheville, NC, USA: USDA Forest Service, Southern Research Station, pp 551–557
- Paine TD, Raffa KF, Harrington TC (1997) Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology* 42:179–206
- Parker TJ, Clancy KM, Mathiasen RL (2006) Interactions among fire, insects and pathogens in coniferous forests of the interior western United States and Canada. *Agricultural and Forest Entomology* 8:167–189
- Pausas JG (2015) Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology* 29:315–327
- Pausas JG, Keeley JE (2017) Epicormic resprouting in fire-prone ecosystems. *Trends in Plant Science* 22:1008–1015
- Pearson HA, Davis JR, Schubert GH (1972) Effects of wildfire on timber and forage production in Arizona. *Journal of Range Management* 25:250–253

- Pickard WF (1981) The ascent of sap in plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 37:181–229
- Plavcova L, Jansen S, Klepsch M, Hacke UG (2013) Nobody's perfect: can irregularities in pit structure influence vulnerability to cavitation? *Frontiers in Plant Science* 4:1–6
- Pounden E, Greene DF, Michaletz ST (2014) Non-serotinous woody plants behave as aerial seed bank species when a late-summer wildfire coincides with a mast year. *Ecology and Evolution* 4:3830–3840
- Prasad PVV, Pisipati SR, Ristic Z, Bukovnik U, Fritz AK (2008) Impact of Nighttime Temperature on Physiology and Growth of Spring Wheat. *Crop Science* 48(6):2372–2380
- Rampino P, Mita G, Fasano P, Borrelli GM, Aprile A, Dalessandro G, Perrotta C (2012) Novel durum wheat genes up-regulated in response to a combination of heat and drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 56:72–78
- Rasmussen LA, Amman GD, Vandygriff JC, Oakes RD, Munson AS, Gibson KE (1996) Bark beetle and wood borer infestation in the greater Yellowstone area during four postfire years. Research Paper INT-RP-487. Odgen, UT, USA: USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station
- Reich PB, Abrams MD, Ellsworth DS, Kruger EL, Tabone TJ (1990) Fire affects ecophysiology and community dynamics of central Wisconsin oak forest regeneration. *Ecology* 71:2179–2190
- Rosenberg B, Kemeny G, Switzer RC, Hamilton TC (1971) Quantitative evidence for protein denaturation as the cause of thermal death. *Nature* 232:471–473
- Ruelland E, Zachowski A (2010) How plants sense temperature. *Environmental and Experimental Botany* 69(3):225–232
- Ryan KC, Peterson DL, Reinhardt ED (1988) Modeling long-term fire-caused mortality of Douglas-fir. *Forest Science* 34:190–199
- Ryan KC, Frandsen WH (1991) Basal injury from smoldering fires in mature *Pinus ponderosa* Laws. *International Journal of Wildland Fire* 1:107–118
- Ryan KC (1993) Effects of fire-caused defoliation and basal girdling on water relations and growth of ponderosa pine. Dissertation, University of Montana, Missoula, MT, USA
- Ryan KC (2000) Effects of fire injury on water relations of ponderosa pine. *Fire and forest ecology: innovative silviculture and vegetation management*. Tall Timbers Fire Ecology Conference Proceedings, no. 21. Tallahassee, FL, USA: Tall Timbers Research Station, pp 58–66
- Sala A, Piper F, Hoch G (2010) Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186:274–281
- Salle A, Nageleisen L, Lieutier F (2014) Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe: current knowledge and future prospects in a context of climate change. *Forest Ecology and Management* 328:79–93

- Sevanto S, Heolteea T, Holbrook NM (2011) Effects of the hydraulic coupling between xylem and phloem on diurnal phloem diameter variation. *Plant, Cell & Environment* 34:690–703
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014) How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment* 37:153–161
- Smirnova E, Bergeron Y, Brais S, Granstream A (2008) Postfire root distribution of Scots pine in relation to fire behaviour. *Canadian Journal of Forest Research* 38:353–362
- Smith KT, Sutherland EK (1999) Fire-scar formation and compartmentalization in oak. *Canadian Journal of Forest Research* 29:166–171
- Smith KT, Sutherland EK (2001) Terminology and biology of fire scars in selected central hardwoods. *Tree-Ring Research* 57:141–147
- Smith KT, Arbelle E, Falk DA, Sutherland EK (2016) Macroanatomy and compartmentalization of recent fire scars in three North American conifers. *Canadian Journal of Forest Research* 46:535–542
- Song L, Jiang Y, Zhao H, Hou M (2012) Acquired thermotolerance in plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 111(3):265–276
- Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell & Environment* 13:427–436
- Sperry JS, Alder NN, Eastlack SE (1993) The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany* 44:1075–1082
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93:1490–1500
- Stambaugh MC, Smith KT, Dey DC (2017) Fire scar growth and closure rates in white oak (*Quercus alba*) and the implications for prescribed burning. *Forest Ecology and Management* 391:396–403
- Stanković D, Krstić B, Igić R (2005) Sadržaj mangana u zemljištu i lišću nekih vrsta drveća u NP „Fruška Gora“. *Glasnik Šumarskog fakulteta* 91, 207–217, Beograd
- Stanković D, Unkašević M, Babić V (2006) Rezultati istraživanja klimatskih činilaca i vazdušnih polutanata na Iriškom Vencu – NP Fruška gora. *Šumarstvo* 1–2, 89–103, Beograd
- Stikić R, Jovanović Z (2012) Fiziologija stresa biljaka. Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, str 46–56
- Suzuki N, Katano K (2018) Coordination Between ROS Regulatory Systems and Other Pathways Under Heat Stress and Pathogen Attack. *Frontiers in Plant Science* 9(490):1–8
- Sharkey TD, Zhang R (2010) High Temperature Effects on Electron and Proton Circuits of Photosynthesis. *Journal of Integrative Plant Biology* 52(8):712–722

- Shigo AL, Marx HG (1977) Compartmentalization of decay in trees. Agriculture Information Bulletin No. 405. Washington, DC, USA: USDA Forest Service. Six DL. 2012. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle - fungus symbioses. *Insects* 3:339–366
- Shigo AL (1984) Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annual Review of Phytopathology* 22:189–214
- Schenk HJ, Steppe K, Jansen S (2015) Nanobubbles: a new paradigm for air-seeding in xylem. *Trends in Plant Science* 20:199–205
- Schenk HJ, Espino S, Romo DM, Nima N, Do AYT, Michaud JM, Papahadjopoulos-Sternberg B, Yang J, Zuo YY, Steppe K (2017) Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory. *Plant Physiology* 173:1177–1196
- Schoonenberg T, Pinard M, Woodward S (2003) Responses to mechanical wounding and fire in tree species characteristic of seasonally dry tropical forest of Bolivia. *Canadian Journal of Forest Research* 33:330–338
- Swezy DM, Agee JK (1991) Prescribed-fire effects on fine-root and tree mortality in old-growth ponderosa pine. *Canadian Journal of Forest Research* 21:626–634
- Teiz L, Zeiger E (2010) *Plant Physiology*, 5th Edition, pp 591–623. USA: Sinauer Associates, Inc
- Tombesi S, Nardini A, Frioni T, Soccolini M, Zadra C, Farinelli D, Poni S, Palliotti A (2015) Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific Reports* 5:12449
- Tunstall BR, Walker J, Gill MA (1976) Temperature distribution around synthetic trees during grass fires. *Forest Science* 22:269–276
- Thompson MTC, Koyama A, Kavanagh KL (2017) Wildfire effects on physiological properties in conifers of central Idaho forests, USA. *Trees* 31:545–555
- Tyree MT, Sperry JS (1988) Do woody-plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water-stress? Answers from a model. *Plant Physiology* 88:574–580
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994a) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA Journal* 15:335–360
- Tyree MT, Kolb KJ, Rood SB, Patino S (1994b) Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiology* 14:455–466
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Germany, Springer
- Fahnestock GR, Hare RC (1964) Heating of tree trunks in surface fires. *Journal of Forestry* 62:799–805
- Fengel D (1966) On the changes of the wood and its components within the temperature range up to 200 C - Part III. *Holz als Roh- und Werkstoff* 11:529–536

- Frank JM, Massman WJ, Ewers BE, Huckaby LS, Negrón JF (2014) Ecosystem CO₂/H₂O fluxes are explained by hydraulically limited gas exchange during tree mortality from spruce bark beetles. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 119:1195–1215
- Franceschi VR, Krokene P, Christiansen E, Krekling T (2005) Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* 167:353–376
- Hare RC (1961) Heat effects on living plants. Occasional Paper 183. New Orleans, LA, USA: USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station. Hare RC. 1965. Chemical test for fire damage. *Journal of Forestry* 63:939
- Hartmann H (2015) Carbon starvation during drought-induced tree mortality – are we chasing a myth? *Journal of Plant Hydraulics* 2:e-0005
- Hassan MU, Chattha MU, Khan I, Chattha MB, Barbanti L, Aamer M, Aslam MT (2020) Heat stress in cultivated plants: nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies—a review. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology* 1–24
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M, Roychowdhury R, Fujita M (2013) Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* 14(5):9643–9684.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457–461
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26:689–701
- Hacke UG, Jansen S (2009) Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. *New Phytologist* 182:675–686
- Hillis WE, Rozsa AN (1985) High temperature and chemical effects on wood stability. *Wood Science and Technology* 19:57–66
- Hood S, Bentz B (2007) Predicting postfire Douglas-fir beetle attacks and tree mortality in the northern Rocky Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 37:1058–1069
- Hood S, Sala A, Heyerdahl EK, Boutin M (2015) Low-severity fire increases tree defense against bark beetle attacks. *Ecology* 96:1846–1855
- Hua J (2009) From freezing to scorching, transcriptional responses to temperature variations in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 12(5):568–573
- Hubbard RM, Rhoades CC, Elder K, Negrón J (2013) Changes in transpiration and foliage growth in lodgepole pine trees following mountain pine beetle attack and mechanical girdling. *Forest Ecology and Management* 289:312–317
- Hulcr J, Mogia M, Isua B, Novotny V (2007) Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological Entomology* 32:762–772

- Catry FX, Branco M, Sousa E, Caetano J, Naves P, Nobrega F (2017) Presence and dynamics of ambrosia beetles and other xylophagous insects in a Mediterranean cork oak forest following fire. *Forest Ecology and Management* 404:45–54
- Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE (2013) Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197:19–35
- Conedera M, Lucini L, Vales E, Ascoli D, Pezzati GB (2010) Fire resistance and vegetative recruitment ability of different deciduous trees species after low- to moderate-intensity surface fires in southern Switzerland. *Proceedings of the VI International Conference on Forest Fire Research, Coimbra, Portugal*, pp 15–18
- Costello SL, Negrón JF, Jacobi WR (2011) Wood-boring insect abundance in fire-injured ponderosa pine. *Agricultural and Forest Entomology* 13:373–381
- Cochard H, Breda N, Granier A, Aussenac G (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). *Annals of Forest Science* 49:225–233
- Cochard H, Froux F, Mayr S, Coutand C (2004) Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiology* 134:401–408
- Cochard H, Heolteea T, Herbette S, Delzon S, Mencuccini M (2009) New insights into the mechanisms of water-stress-induced cavitation in conifers. *Plant Physiology* 151:949–954
- Craighead FC (1928) Interrelation of tree-killing barkbeetles (*Dendroctonus*) and blue stains. *Journal of Forestry* 26:886–887
- Chatziefstratiou EK, Bohrer G, Bova AS, Subramanian R, Frasson RPM, Scherzer A, Butler BW, Dickinson MB (2013) FireStem2D – A two-dimensional heat transfer model for simulating tree stem injury in fires. *PLoS ONE* 8:1–14
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752–755
- Choat B, Cobb AR, Jansen S (2007) Structure and function of bordered pits: new discoveries and impact on whole-plant function. *New Phytologist* 177:608–626
- Wagener WW (1961) Guidelines for estimating the survival of fire-damaged trees in California. *Miscellaneous Paper 60*. Berkeley, CA, USA: USDA Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station.
- Wallin KF, Kolb TE, Skov KR, Wagner MR (2003) Effects of crown scorch on ponderosa pine resistance to bark beetles in northern Arizona. *Environmental Entomology* 32:652–661
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad M (2007) Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61(3):199–223.
- West AG, Nel JA, Bond WJ, Midgley JJ (2016) Experimental evidence for heat plume-induced cavitation and xylem deformation as a mechanism of rapid postfire tree mortality. *New Phytologist* 211:828–838

- Westlind DJ, Kelsey RG (2019) Predicting post-fire attack of red turpentine or western pine beetle on ponderosa pine and its impact on mortality probability in Pacific Northwest forests. *Forest Ecology and Management* 434:181–192
- Wiley E, Rogers BJ, Hodgkinson R, Landheusser SM (2016) Nonstructural carbohydrate dynamics of lodgepole pine dying from mountain pine beetle attack. *New Phytologist* 209:550–562
- Wood DL (1982) The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology* 27:411–446
- Woolley T, Shaw DC, Ganio LM, Fitzgerald S (2012) A review of logistic regression models used to predict post-fire tree mortality of western North American conifers. *International Journal of Wildland Fire* 21:1–35
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UWEG, Hoang N (2005) Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants. *Plant, Cell & Environment* 28:800–812

Stress disorders of woody plants as a consequence of damage from high temperatures and fires

Rodoljub Oljača, Borivoj Krstić,
Dragica Stanković, Jelena Davidović-Gidas

Symmary

Plants are sessile organisms that are under the constant influence of the environmental conditions in which they grow. Any change in "inanimate" factors that have a significant impact on plant growth and development is collectively referred to as "abiotic stress". Extreme temperatures, especially in changed climatic conditions, are one of the most harmful abiotic factors, which cause heat stress in plants. The effects of high temperatures can be manifested through various morphological, physiological and genetic changes in the plant organism.

Generally speaking, plants can be divided into three groups according to temperature requirements: psychrophilic plants, mesophilic plants and thermophilic plants. Most woody species belong to the group of mesophilic plants, which require temperatures between 10 and 30 °C for successful growth and development. As the temperature changes on a daily and seasonal basis in relation to the optimal range, certain changes occur in the plant organism that are necessary to maintain cell growth and homeostasis.

Regardless of their ability to adapt to temperature oscillations, plants that have been exposed to temperatures above the optimal level for a long time can show symptoms of irreversible damage, which manifest as heat stress. Generally speaking, this type of stress is considered to occur when the temperature is 10-15 °C higher than usual at some time of the year, and lasts long enough to cause irreversible damage or disturbances in plant growth and development. As the intensity, duration and degree of temperature change change, so do the various effects of heat stress on plants.

In order to survive, plants must adapt to changes in environmental conditions through a specific response that depends on the physiology and morphology of a species. According to their level of tolerance to high temperatures, plants can be divided into three categories: heat-sensitive, relatively heat-sensitive, and heat-tolerant. The shape and strength of tolerance to high temperatures mostly depend on the plant species, tissue type and cells that are exposed to negative influences.

The increase in ambient temperature can also jeopardize the productivity of agricultural crops and forest trees, which has been visible in recent decades in

light of climate change and projections regarding the security of supply of the growing population on Earth.

Injuries resulting from high temperatures during a fire can initiate a cascade of complex mechanisms that affect the physiology of trees after a fire. The discovery of exact physiological mechanisms and corresponding specific injuries that occur on individual trees, as well as in forest ecosystems, are the focus of intensive modern research. Recent studies have made critical strides in understanding the physiological processes in trees that manifest after fire injuries, and these injuries can affect the tree in combination with some other stressful conditions, such as drought and insect and pathogen attacks. The paper presents a conceptual framework that combines all these processes, their mutual interactions and possible responses, and puts these plant responses in the context of existing hypotheses about the impacts of specific disturbances on plants and ecosystems.

By focusing on carbon and water as the main factors in the functioning of the plant organism, this paper presents cambium/phloem necrosis and xylem damage as the main effects of fire injuries. The resulting lack of carbon and hydraulic dysfunction of plants are associated with drought and insect attack. Assessing the precise relationships of the processes presented will be crucial to fully understanding how fires can affect tree functionality and will help improve fire risk assessment and predict tree mortality models. Knowledge of the physiological responses of trees is important for a better assessment of ecosystem dynamics after a fire and their interaction with climate disturbances, and especially taking into account the predicted increase in the frequency and intensity of fires.

Keywords: Stress, high temperatures, fires, woody plants, effects of high temperatures