

Сезонная динамика состояния фотосинтетического аппарата прямостоячих и стелющихся видов сосновых на примере *Pinus sibirica* и *P. pumila*

Seasonal dynamics of the photosynthetic apparatus parameters of upright and prostrate pine species using the example of *Pinus sibirica* and *P. pumila*

Бендер О. Г.

Bender O. G.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: obender65@mail.ru
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Изучали интенсивность фотосинтеза и состояние фотосинтетического аппарата семенного потомства двух видов рода *Pinus* различных жизненных форм в сезонной динамике: *P. sibirica* – прямостоячее дерево, *P. pumila* – стелющийся вид. Возраст семенного потомства составлял двенадцать лет. Интенсивность фотосинтеза у обоих видов увеличивалась с мая по июль, была максимальной в июле и составила $9,2 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ с.в. ч}^{-1}$ у сосны сибирской и $7,8 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ с.в. ч}^{-1}$ у сосны стланиковой, в августе начиналось снижение активности ассимиляции у обоих видов. Исследования показали, что в летний период *P. sibirica* имела значения видимого фотосинтеза на 15–20 % выше, чем у *P. pumila*. В зимние месяцы содержание хлорофиллов у видов достоверно не отличалось, в то же время в течение вегетационного периода сосна сибирская содержала больше фотосинтетических пигментов, чем сосна стелющаяся. Оценка функциональной активности фотосинтетического аппарата показала, что сезонная динамика максимального квантового выхода (Fv/Fm) фотохимии фотосистемы II (ФСII), величина реального квантового выхода ФС II (ФpsII) у обоих видов имела сходный характер: Fv/Fm резко уменьшался с ноября по февраль, возрастал с марта по июнь, достигал максимальных значений и практически не изменялся в июне – сентябре и уменьшался в октябре. Скорость транспорта электронов (ETR) была минимальной с ноября до апреля, резко возрастала в мае, имела максимальные значения в мае, июне, июле. В августе наблюдали значительное снижение ETR. Скорость транспорта электронов достоверно отличалась между видами в мае – сентябре и была достоверно выше у кедрового сибирского. Показанные отличия между прямостоячим видом *P. sibirica* по сравнению со стелющимся *P. pumila* свидетельствуют о видовых особенностях физиологических параметров.

Ключевые слова. Каротиноиды, фотосинтез, флуоресценция хлорофилла, хлорофиллы, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*.

Summary. The seed progeny photosynthesis intensity and the photosynthetic apparatus state of genus *Pinus* species of different life forms were studied in seasonal dynamics: *P. sibirica* is an upright tree, *P. pumila* is a prostrate species. The seed progeny age was twelve years old. The photosynthesis intensity of both species increased from May to July, was maximum in July and amounted to $9.2 \text{ mg CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ fr. m. h}^{-1}$ in Siberian stone pine and $7.8 \text{ mg CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ fr. m. h}^{-1}$ in Siberian dwarf pine, in August the assimilation activity began to decrease in both species. Studies have shown that in summer *P. sibirica* had photosynthesis values 15–20 % higher than those of *P. pumila*. In the winter months, the chlorophyll content did not differ significantly between the species; at the same time, during the growing season, Siberian stone pine contained more photosynthetic pigments than Siberian dwarf pine. An assessment of the photosynthetic apparatus functional activity showed that the seasonal dynamics of the maximum quantum yield photochemistry (Fv/Fm) of photosystem II (PSII), the real quantum yield of PS II (ФpsII) in both species had a similar character: Fv/Fm sharply decreased from November to February, increased from March to June, reached its maximum values and practically did not change in June-September and decreased in October. The electron transport rate (ETR) was minimal from November to April, increased sharply in May, and had maximum values in May, June, and July. In August, a significant decrease in ETR was observed. The rate of electron transport significantly differed between species in May-September and was significantly higher in Siberian stone pine. The shown differences between the *P. sibirica* – upright species, compared to *P. pumila* – prostrate species, indicate species specific physiological parameters.

Key words. Carotenoids, chlorophylls, chlorophyll fluorescence, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*, photosynthesis.

Введение. Одним из следствий глобального изменения климата стало уменьшение количества осадков в зимний период (Trenberth, 2011). В зимние месяцы уменьшение толщины снежного покрова вызывает вымерзание травянистой и древесной растительности в результате глубокого промерзания почвы, иссушения надземной части растений и просто их механического повреждения ветрами. Северные и высокогорные древесные растения приобрели карликовость и стелющиеся формы роста для защиты от низких температур под слоем снега. Целью настоящей работы было исследование сезонной динамики состояния фотосинтетического аппарата сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосны стланиковой (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.). Выбор объектов был определен различной жизненной формой этих двух видов. Сосна сибирская кедровая – это прямостоячее дерево, крона взрослых особей в зимний период находится целиком над снегом, только подрост высотой до 1 м зимует под толщей снега. Сосна стланиковая в процессе эволюции приобрела свойство полежать с наступлением холодов и зимовать полностью в подснежном состоянии.

Материалы и методы. Семена кедрового сибирского были собраны в природных популяциях на юге Томской области (Нижне-Сеченовский кедровник) и кедрового стланика в Забайкалье (Северо-Муйский хребет). Семенное потомство кедрового стланика было выращено на научном стационаре «Кедр» (30 км от г. Томска) в природном субстрате. На момент проведения исследований возраст деревьев составил двенадцать лет. Активность фотосинтеза измеряли на второй год вегетации хвои в пяти биологических повторностях с мая по сентябрь с использованием газоанализатора Li-6400 XT (LiCor, США). Для определения содержания фотосинтетических пигментов и параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла образцы однолетней хвои отбирали с ноября 2017 г. по октябрь 2018 г. Флуоресценцию хлорофилла определяли в пяти биологических повторностях с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6400 XT (LiCor, США). Содержания фотосинтетических пигментов проводили в пяти биологических повторностях на спектрофотометре UV-1600 (Shimadzu, Япония).

Результаты и обсуждение. Исследования, проведенные с мая по сентябрь, показали, что интенсивность фотосинтеза у обоих видов увеличивалась с мая по июль, была максимальной в июле и составляла $9,2 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ с.в. ч}^{-1}$ у сосны сибирской и $7,8 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ с.в. ч}^{-1}$ у сосны стланиковой, в августе поглощение углекислоты начинало снижаться (рис. 1). В сентябре интенсивность поглощения CO_2 у видов практически не отличалась. В летние месяцы интенсивность фотосинтеза была достоверно выше у сосны сибирской на 15–20 %. Возможно, различия в интенсивности фотосинтеза можно объяснить различным содержанием фотосинтетических пигментов в хвое сосны сибирской и сосны стланиковой.

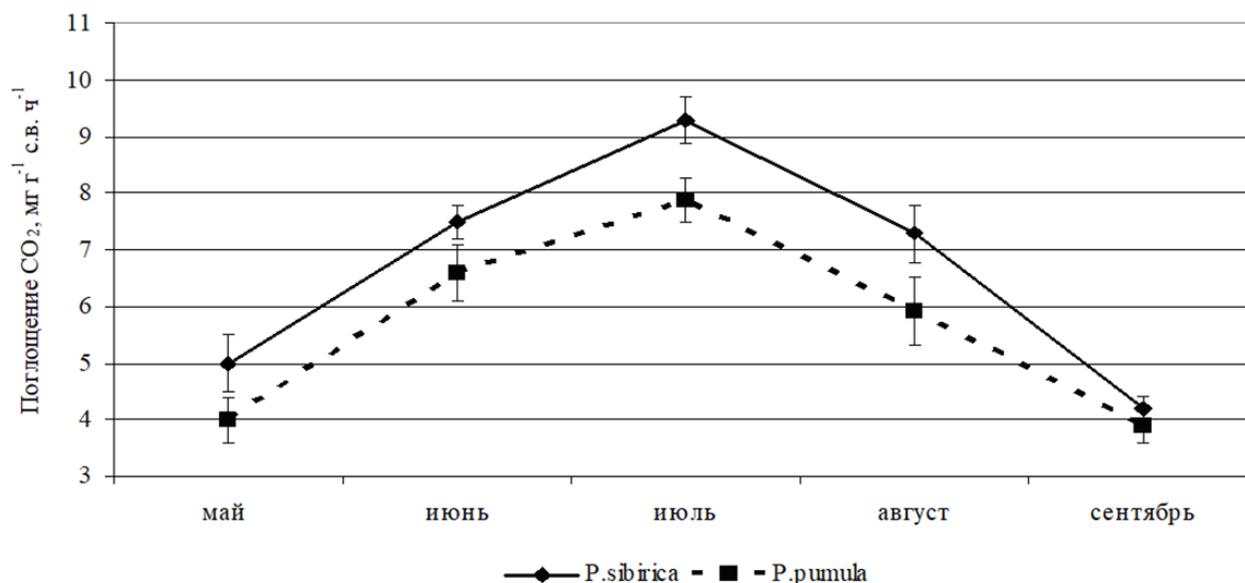


Рис. 1. Изменение интенсивности фотосинтеза двухлетней хвои *Pinus sibirica* и *P. pumila*.

Проведенные исследования выявили, что содержание пигментов у всех исследованных видов имело сезонную динамику и различалось, как количественно, так и качественно (рис. 2). Сравнение

пятихвойных сосен показало, что с ноября по февраль содержание зеленых пигментов не различалось между видами, было минимальным, и их содержание было ниже на 35 и 38 % по сравнению с июнем у *P. sibirica* и *P. pumila*, соответственно. В марте содержание хлорофиллов резко снижалось у сосны кедровой. Значительное мартовское снижение пула хлорофиллов можно объяснить разрушением пигментов под воздействием сильной инсоляции в данный период. Аналогичное снижение содержания хлорофиллов наблюдалось у кедрового стланика, но на месяц позже, в апреле. В этот период стланик выходит из-под снега и фотосинтетический аппарат так же подвергается разрушающему воздействию солнца. У обоих видов максимальное количество зеленых пигментов наблюдали в июне, в последующие месяцы их количество уменьшалось. Следует отметить, что пул фотосинтетических пигментов с апреля по октябрь был достоверно выше у сосны кедровой. Расчеты показали, что интенсивность фотосинтеза с мая по сентябрь тесно коррелировала с содержанием суммы хлорофиллов *a* и *b*. Коэффициент корреляции составил $r = 0,54$ у *P. sibirica* и $r = 0,61$ у *P. pumila*.

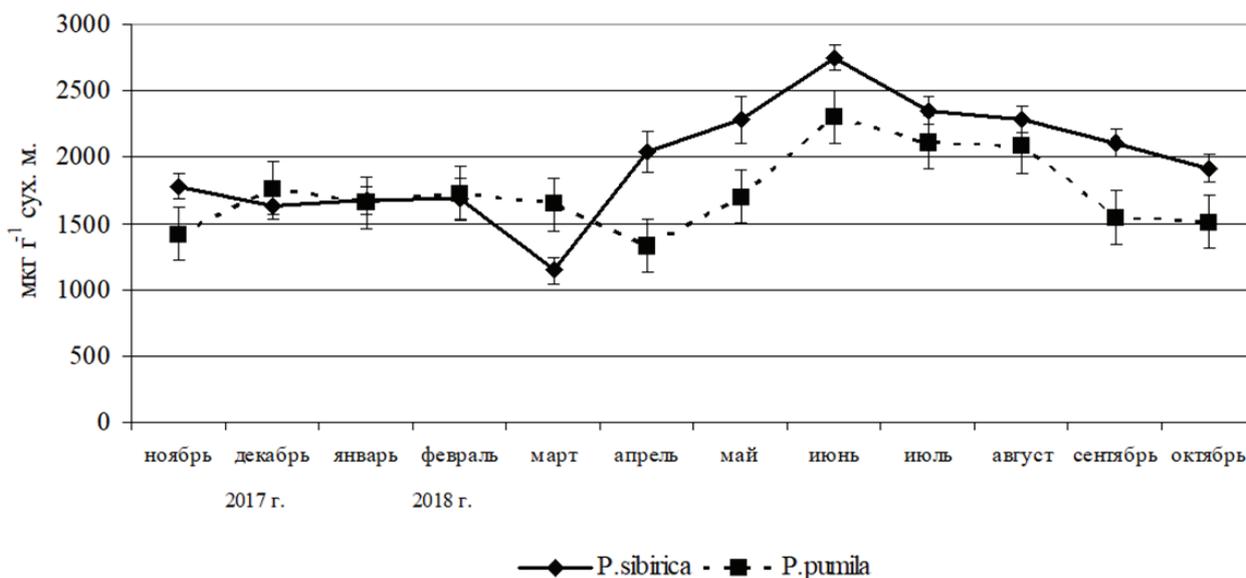


Рис. 2. Сезонная динамика содержания суммы хлорофиллов *a* и *b* в хвое *Pinus sibirica* и *P. pumila*.

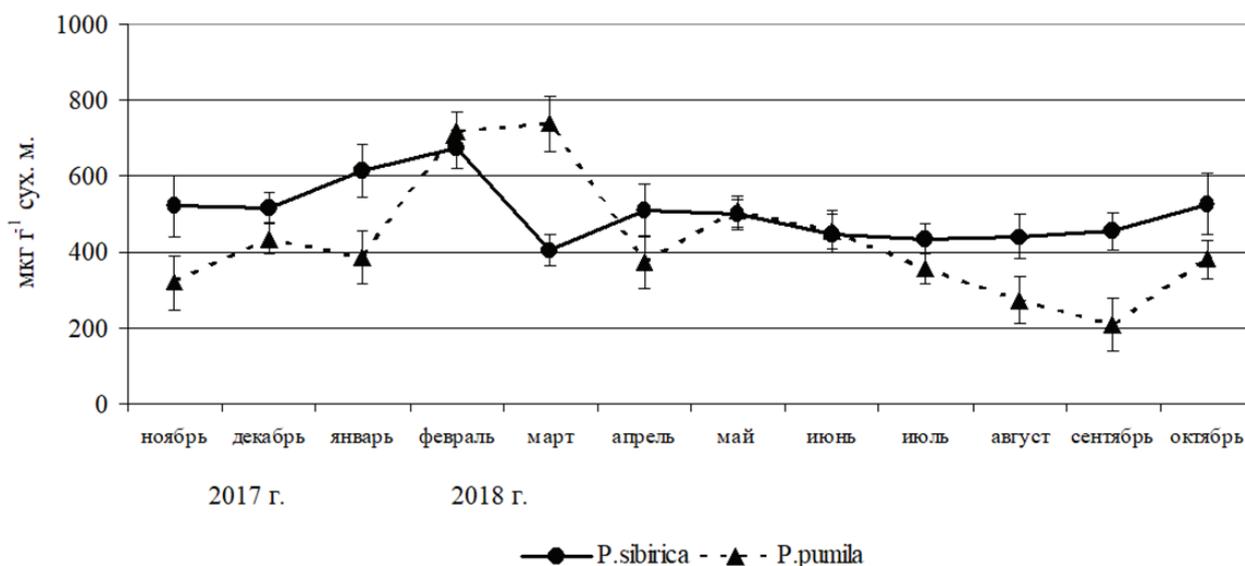


Рис. 3. Сезонная динамика содержания каротиноидов в хвое *Pinus sibirica* и *P. pumila*.

Если содержание зеленых пигментов в зимние месяцы снижалось, то количество каротиноидов наоборот зимой увеличивалось, но в марте, наряду с хлорофиллами, резко падало у сосны кедровой и в апреле особенно у сосны стланиковой (рис. 3), поэтому они слабо выполняли свою основную функцию защиты хлорофилла от фотовыцветания, который, как указано выше, в данный период сильно разрушался. Интересно, что динамика каротиноидов, играющих большую роль в устойчивости хлоропластов и в целом всего растения (Соловченко, Мерзляк, 2008), у кедра и стланика немного различна. Во-первых, в содержании каротиноидов у стланика наблюдаются большие сезонные колебания по сравнению с кедром, во-вторых, количество желтых пигментов после мартовского подъема у кедрового стланика снижается в течение всех летних месяцев, у кедра же их содержание почти постоянно с апреля по сентябрь.

Метод измерения флуоресценции хлорофилла используется для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений (Гольцев и др., 2016). Исследования флуоресценция хлорофилла а показали, что сезонная динамика максимального квантового выхода (Fv/Fm) фотохимии фотосистемы 2 (ФС II) отражающего количество активных комплексов у обоих видов имела сходный характер: Fv/Fm резко уменьшался с ноября по февраль, возрастал с марта по июнь, достигал максимальных значений и практически не изменялся в июне – сентябре и уменьшался в октябре (табл.).

Таблица
Изменение максимального квантового выхода (Fv/Fm), реального квантового выхода (ФpsII), скорости транспорта электронов (ETR) в хвое *Pinus sibirica* и *P. pumila*

Периоды наблюдений		<i>P. sibirica</i>			<i>P. pumila</i>		
		Fv/Fm	ФpsII	ETR	Fv/Fm	ФpsII	ETR
2017 г.	Ноябрь	0,31	0,15	17,0	0,23	0,10	13,0
	Декабрь	0,15	0,12	20,0	0,11	0,10	18,0
2018 г.	Январь	0,07	0,11	21,0	0,04	0,08	18,0
	Февраль	0,04	0,09	22,0	0,02	0,08	21,9
	Март	0,12	0,11	25,3	0,06	0,05	22,7
	Апрель	0,55	0,21	24,6	0,28	0,13	27,1
	Май	0,59	0,14	69,2	0,59	0,23	66,8
	Июнь	0,81	0,45	66,5	0,80	0,27	60,5
	Июль	0,83	0,51	70,0	0,81	0,42	65,0
	Август	0,83	0,38	49,6	0,80	0,38	34,5
	Сентябрь	0,82	0,34	26,0	0,77	0,25	19,4
	Октябрь	0,60	0,37	7,6	0,45	0,20	5,9

Количество активных комплексов было одинаковым у исследованных видов в июне – сентябре. В позднеосенний, зимний и весенний периоды наблюдений параметр Fv/Fm был достоверно выше у сосны сибирской. Величина реального квантового выхода ФС II (ФpsII), характеризующая долю световой энергии, используемой комплексами ФС II в процессе электронного транспорта, имела максимальные значения в летние месяцы и составила 0,08–0,1. Минимальные значения 0,01–0,02 наблюдали в период с ноября по март. Практически весь срок наблюдений ФpsII была выше у сосны сибирской. Скорость транспорта электронов в ЭТЦ тилакоидов хлоропластов (ETR) была минимальной с ноября до апреля, резко возрастала в мае, имела максимальные значения в мае, июне, июле. В августе наблюдали значительное снижение ETR. Скорость транспорта электронов достоверно отличалась между видами в мае – сентябре и была достоверно выше у *P. sibirica*.

Таким образом, показаны достоверно более высокие значения активности фотосинтеза с мая по август в хвое у *P. sibirica*, по сравнению с хвоей *P. pumila*. Скорость поглощения углекислоты тесно коррелировала с содержанием зеленых пигментов у обоих видов. В пигментном комплексе хлоропластов двухлетней хвои *P. sibirica* и *P. pumila* постоянно происходят метаболические изменения, при которых пигменты разрушаются и образуются вновь. Количество фотосинтетических пигментов и функциональная активность фотосинтетического аппарата во время вегетационного периода больше у сосны сибирской по сравнению с сосной стланиковой.

Показанные отличия между прямостоячим видом *P. sibirica* по сравнению со стелющимся *P. pumila* свидетельствуют о видовых особенностях физиологических параметров.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FWGR-2021-0007).

ЛИТЕРАТУРА

Гольцев В. Н., Каладжи Х. М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С. И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений, 2016. – Т. 63, № 6. – С. 881–907.

Соловченко А. Е., Мерзляк М. Н. Экранирование видимого и УФ излучения как механизм фотозащиты у растений // Физиология растений, 2008. – Т. 55, № 6. – С. 803–822.

Trenberth K. E. Changes in precipitation with climate change // Climate reseach, 2011. – Vol. 47. – P. 123–138.