

Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза и дыхания у широтных экотипов *Pinus sibirica*: исследование *ex situ*

Seasonal photosynthesis and respiration dynamics of *Pinus sibirica* latitudinal ecotypes: *ex situ* study

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. Фотосинтез и дыхание являются температурозависимыми процессами. Поэтому важно понимать, как эти физиологические процессы будут реагировать на изменение климата в ближайшие десятилетия. Изучали сезонный углекислотный газообмен вегетативного потомства сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) широтного профиля, выращенного на научном стационаре «Кедр» на юге Томской области. Широтный профиль был представлен двумя экотипами: южным экотипом (Томск) и северным экотипом (Уренгой). Возраст привитых деревьев на момент исследования составил 26 лет. Видимое поглощение CO_2 у хвои северного экотипа начиналось на неделю раньше, чем у южного, при достижении длины хвои 35 и 40 % от конечной у южного и северного экотипов, соответственно. По достижении длины хвои 45–52 % от конечной у обоих экотипов фотосинтез достигает максимальных величин. У северного экотипа скорость ассимиляции углекислоты сохраняла высокие значения до второй декады июля, затем его интенсивность падала. У южного экотипа падение фотосинтеза наблюдали в начале августа. У полностью развитой хвои интенсивность фотосинтеза между экотипами достоверно не отличалась. У обоих экотипов темновое дыхание было максимальным в начале роста хвои, затем значительно уменьшалось, было практически постоянным в июле и имело минимальные значения в конце вегетационного периода. На начальных этапах роста хвоя южного экотипа имела высокие значения темного дыхания, которое в 2 раза превышало аналогичный показатель у северного экотипа. В процессе роста к первой декаде июля различия между экотипами практически нивелировались. В дальнейшем темновое дыхание северного экотипа стало выше, чем у южного в 2 раза, однако, оставалось невысоким по сравнению с начальными этапами роста хвои. У закончившей рост хвои дыхание снижалось в 8–10 раз. Отрицательный баланс между фотосинтезом и дыханием у обоих экотипов сохраняется до тех пор, пока хвоя не превысила 40 % и 35 % от конечной длины у северного и южного экотипов, соответственно. Положительный баланс CO_2 наблюдали по достижении длины хвои 45 % у северного и 52 % у южного и экотипов. В течение летних месяцев баланс CO_2 был достоверно выше у томского экотипа. В сентябре и октябре в результате увеличения доли дыхания в газообмене баланс CO_2 у северного экотипа становился ниже, чем у южного. Мы полагаем, что высокая интенсивность дыхания у северного экотипа кедра сибирского является наследственно обусловленной, поэтому значительные затраты на дыхание негативно скажутся на продуктивности растений высоких широт и их адаптации к потеплению климата.

Ключевые слова. Дыхание, фотосинтез, широтные экотипы *ex situ*, *Pinus sibirica*.

Summary. Photosynthesis and respiration are temperature dependent processes. Therefore, it is important to understand how the physiological processes of photosynthesis and respiration will respond to climate change in the future. Seasonal carbon dioxide gas exchange of vegetative scion Siberian stone pine ecotypes (*Pinus sibirica* Du Tour) of latitudinal transect grown in the scientific station “Kedr” in the south of the Tomsk region were studied. The latitudinal transect was represented by two ecotypes: the southern ecotype (Tomsk) and the northern ecotype (Urengoy). The age of the grafted trees was 26 years. Apparent uptake of CO_2 of the southern ecotype began a week earlier than the one of the southern ecotype, when the needle length reached 35 and 40 % of the final length of the southern and southern ecotypes, respectively. Photosynthesis reaches its maximum values when the needle length was 45–52 % of the final length of both ecotypes. The carbon dioxide assimilation rate of the southern ecotype remained high until the second decade of July, then its intensity decreased. Photosynthetic rate of the southern ecotype decreased in early August. In fully developed needles, the photosynthetic intensity between ecotypes did not differ significantly. The dark respiration of both ecotypes was maximum at the beginning of needle growth, then decreased significantly, was almost constant in July, and had minimum values at the end of the growing season. At the initial growth stages the needles of the southern ecotype had high values of dark respiration, which was 2 times higher than that of the southern ecotype. In the growth process by the first ten days of

July, the differences between ecotypes were practically leveled. Subsequently, the dark respiration of the southern ecotype became 2 times higher than that of the southern one, however, it remained low compared to the initial stages of needle growth. The respiration of needle finished growing decreased by 8–10 times. The negative balance between photosynthesis and respiration of both ecotypes maintained until the needle length exceed 40 % and 35 % of the final length in the northern and southern ecotypes, respectively. Positive balance CO₂ was observed when the needle length reached 45 % in the northern and 52 % in the southern ecotypes. During the summer months the CO₂ balance was significantly higher for the Tomsk ecotype. In September and October the CO₂ balance of the northern ecotype became lower than of one the southern one due to increased part of respiration of gas exchange. We believe that the high respiratory intensity of the Siberian stone pine northern ecotype is hereditary, therefore significant respiratory costs will have negative impact the productivity of high latitude plants and their adaptation to climate warming.

Key words. Latitudinal ecotypes *ex situ*, photosynthesis, *Pinus sibirica*, respiration.

Введение. Реакция видов на наблюдаемое в настоящее время потепление климата может проявляться в изменении площадей ареалов и также сдвига южных, северных и высотных границ (Zu et al., 2021). В этой связи важно понимать, как физиологические процессы – фотосинтез и дыхание – будут реагировать на изменение климата в будущем. Фотосинтез и дыхание – температурнозависимые процессы. Фотосинтез может увеличиваться при повышении температуры до определенного максимума и выходить на плато. Дальнейшее увеличение температуры вызовет уменьшение фотосинтеза (Медведев, 2012). Интенсивность дыхания увеличивается линейно с увеличением температуры, достигает определенного максимума при температуре значительно выше максимума фотосинтеза, затем резко падает (Головки, 1999). Высокая скорость ассимиляции углерода при более теплом вегетационном периоде может быть результатом сдвига температурного оптимума фотосинтеза на более высокие температуры (Nikosaka et al., 2006). Компенсируют ли эти плюсы потерю углерода из-за увеличения частоты дыхания при подъеме температуры, еще до конца неясно. Тепловая акклимация темного дыхания и фотосинтеза через изменение биохимических и биофизических параметров может помочь растениям поддерживать положительный углеродный баланс в условиях потепления (Crous, 2019).

Цель настоящей работы состояла в изучении сезонной динамики интенсивностей газообменных процессов в онтогенезе хвои двух широтных экотипов кедра сибирского.

Материалы и методы. Материал был собран на научном стационаре «Кедр» в 30 км к югу от г. Томска. Объектом исследования служили привои кедра сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев из естественных насаждений кедра. Для исследований были отобраны два экотипа из крайних точек произрастания: северный – Уренгой, южный – Томский экотип был взят для сравнения как местный из оптимума произрастания. Для исследований в каждом экотипе были отобраны три дерева разных клонов, возраст которых на момент исследования составил 26 лет. Средняя высота и диаметр деревьев составили 9,0 м и 18 см у южного экотипа и 5,6 м и 13 см у северного экотипа.

Жизненное состояние деревьев определяли в баллах (Алексеев, 1989). Шкала оценки жизненного состояния деревьев: 1 – здоровое дерево, нет внешних повреждений кроны и ствола; 2 – поврежденное (ослабленное), снижение охвоения на 30 %; 3 – сильно поврежденное (сильно ослабленное) – снижение охвоения до 60 %; 4 – отмирающее дерево – крона разрушена, густота менее 15–20 %.

Для физиологических исследований побеги второго порядка ветвления длиной не менее 20 см срезали в верхней трети кроны. Их нижние концы помещали в емкость с водой, еще раз обрезали под водой, чтобы избежать кавитации проводящих тканей. После этого немедленно приступали к замерам газообмена на инфракрасном газоанализаторе Li 6400 XT (LiCor, США). Замеры проводили с 10 до 13 часов. С конца мая по июль, в период активного роста хвои, наблюдения проводили каждую неделю. В период затухания активных физиологических процессов (август, сентябрь, октябрь) замеры проводили раз в месяц. За весь вегетационный период было сделано 13 точек наблюдений.

Результаты. Результаты оценки жизненного состояния деревьев по протяженности и охвоению кроны показали, что все деревья Томского экотипа характеризовались, как здоровые, и имели высшую балловую оценку (табл.). У северного экотипа балловая оценка деревьев варьировала от 1 до 3. Чтобы объяснить различное жизненное состояние деревьев широтного профиля с физиологической точки зрения, нами были проанализированы дополнительные параметры, характеризующие морфологию кроны. Было показано, что между экотипами не наблюдались различия по среднему количеству ветвей в мутовке и максимальному возрасту хвои. Значительные и достоверные отличия отмечены между южным и северным экотипом по протяженности кроны, длиной побега текущего года и его охвоению (табл.).

Таблица

Морфологические характеристики деревьев кедров сибирского широтных экотипов

Экотип	Клон	Протя- женность живой кроны, м	Диаметр проекции кроны, м	Среднее количество ветвей в мутовке, шт.	Длина побега текущего года, см	Количество пучков хвои на побеге текущего года, шт.	Жизненное состояние, балл
Томск	36	9,0	5,5	8 ± 2	19,4 ± 3,1	55 ± 5	1
	83	8,0	6,0	7 ± 2	21,0 ± 2,0	60 ± 6	1
	84	8,5	6,0	7 ± 2	21,2 ± 2,6	58 ± 7	1
Уренгой	1	3,6	3,2	7 ± 2	14,3 ± 1,3	36 ± 2	2
	2	4,5	4,0	8 ± 2	15 ± 1,8	38 ± 3	1
	8	2,1	2,0	6 ± 2	11 ± 0,9	26 ± 2	3

Наши исследования показали, что в процессе развития хвои происходит существенное изменение ее фотосинтетической активности. В начале роста хвои отмечается только выделение CO₂, но затем фотосинтез усиливается, а дыхание ослабевает (рис. 1А).

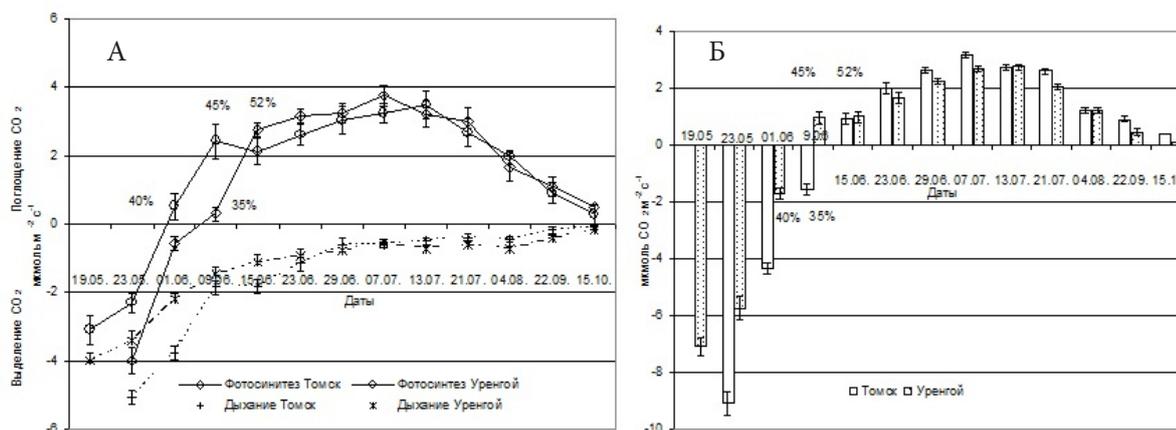


Рис. 1. Видимый фотосинтез, темновое дыхание (А) и их баланс (Б) в онтогенезе хвои сосны кедровой сибирской широтных экотипов. Цифрами на графиках показана длина хвои в % от конечной.

Видимое поглощение CO₂ у хвои северного экотипа начинается на неделю раньше, чем у южного, при достижении при достижении длины хвои 35 и 40 % от конечной у южного и северного экотипов, соответственно. По достижении длины хвои 45–52 % от конечной у обоих экотипов фотосинтез достигает максимальных величин. У северного экотипа скорость ассимиляции углекислоты сохраняла высокие значения до второй декады июля, затем его интенсивность падала. У южного экотипа падение фотосинтеза наблюдали в начале августа. Следует отметить, что у полностью развитой хвои интенсивность фотосинтеза между экотипами достоверно не отличалась.

Более раннее наступление положительного газообмена у северного экотипа можно объяснить более сформированной хвоей. Как было показано выше, она раньше начинает рост, и к моменту ассимиляции CO₂ ее длина составляет 40 % от конечной, к этому времени длина хвои южного экотипа составляла только 22 % от конечной. По данным А. Г. Ковалева, О. В. Антиповой (1983) у хвои сосны обыкновенной, достигшей 30–40 % ее конечной длины, размеры клеток и число хлоропластов в клетке практически равны этим показателям у хвои, окончившей рост, т. е. дифференциация мезофилла завершена, и с этого этапа хвоя начинает работать на себя.

Значительные отличия между экотипами в процессе онтогенеза хвои наблюдались по интенсивности темнового дыхания. У обоих экотипов темновое дыхание было максимальным в начале роста хвои, затем значительно уменьшалось, было практически постоянным в июле и имело минимальные значения в конце вегетационного периода. У закончившей рост хвои дыхание снижалось в 8–10 раз. На

начальных этапах роста хвоя южного экотипа имела высокие значения темнового дыхания, которое в 2 раза превышало аналогичный показатель у северного экотипа. В процессе роста к первой декаде июля различия между экотипами практически нивелировались. В дальнейшем темновое дыхание северного экотипа стало выше, чем у южного, в 2 раза, однако, оставалось невысоким по сравнению с начальными этапами роста хвоя.

В литературе широко обсуждается вопрос о связи онтогенетического хода дыхания с ростовыми процессами и фотосинтетической функцией листа, которая меняется по мере формирования листовой поверхности и перехода от потребления органических веществ растущим листом к экспорту продуктов фотосинтеза листом, завершающим ростовые процессы. В начале онтогенеза рост листа практически полностью зависит от притока органических веществ из зрелых, уже сформированных листьев или из запасующих тканей. Импорт углерода происходит особенно интенсивно, пока молодой лист не достигнет 30–40 % своей окончательной площади и сохраняется на довольно высоком уровне до тех пор, пока лист не сформирует 50 % площади. Затем, по мере прекращения роста, скорость поступления ассимилятов резко падает, и лист переходит к экспорту собственных продуктов фотосинтеза, иными словами, лист переходит от акцепторной к донорной функции (Цельникер и др., 1993).

По знаку газообмена нельзя судить о том, в какой степени хвоя способна обеспечить ассимилятами свои ростовые (акцепторные) функции и в какой мере она использует вещества из хвои прошлых лет формирования (донорные функции). Для выяснения этого вопроса были проведены расчеты баланса CO_2 на разных этапах формирования хвои (рис. 1Б). Из рисунка 1Б видно, что отрицательный баланс у обоих экотипов сохраняется до тех пор, пока хвоя не превысит 40 % и 35 % от конечной длины у северного и южного экотипов, соответственно. Положительный баланс CO_2 наблюдали по достижении длины хвои 45 % у северного и 52 % у южного и экотипов (рис. 1Б). В течение летних месяцев баланс CO_2 был достоверно выше у томского экотипа. В сентябре и октябре в результате увеличения доли дыхания в газообмене баланс CO_2 у северного экотипа становился ниже, чем у южного.

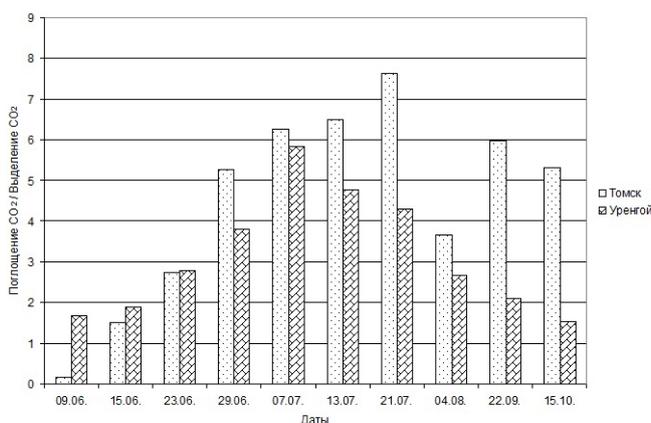


Рис. 2. Соотношение фотосинтеза и дыхания в онтогенезе хвои кедра сибирского широтных экотипов.

Баланс двух газообменных процессов еще более наглядно демонстрирует их соотношение (A/R) (рис. 2). Расчеты провели с момента, когда баланс стал положительным (9 июня). Анализ полученных данных показал, что на начальных этапах роста у северного экотипа A/R выше, чем у южного вследствие более высоких значений фотосинтеза, так как к этому времени хвоя северного экотипа имела практически сформированный мезофилл. В дальнейшем соотношение фотосинтеза и дыхания становится выше у южного экотипа, т.к. с середины лета дыхание у северного экотипа превышает этот показатель у южного экотипа. В осенние месяцы различия становятся наиболее выраженными.

Можно предположить, что совокупность характеристик кроны: короткая хвоя, слабое охвоевание побегов являются причиной уменьшения общей ассимилирующей поверхности кроны северного экотипа и как следствие недостаточного синтеза углеводов. Наши предположения подкрепляются работой A. Fierravanti с сотрудниками (2019). Авторы показали, что при искусственной дефолиации кроны на 1–33, 33–66, and 66–100 % у 4–6 метровых *Abies balsamea* (L.) Mill. и *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns, Poggenb. прирост диаметра деревьев уменьшался пропорционально степени дефолиации. Через несколько лет наступала гибель деревьев с 66–100 % дефолиацией, которую авторы связывают со слабой фотосинтетической продуктивностью хвои и недостаточным накоплением углеводов. Весенние ростовые процессы потребляли значительное количество ассимилятов, которое не в полной мере восполнялось за вегетационный период. Действительно, значительное количество углеводов потребляется в процессе весеннего роста растений. Так, в процессе весеннего роста было потрачено 95 % углеводов, накопленных в побегах *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* (Klein et al., 2016). На рост хвои

у *Larix gmelinii* в весенний период было потреблено 50 % углеводов, синтезированных в предыдущий год (Kagawa et al., 2010).

Заключение. Таким образом, сравнение активности фотосинтеза и дыхания однолетней хвои северного и южного экотипов кедров сибирского, выращенных в одинаковых условиях юга Томской области показало, что соотношение этих процессов было выше у южного экотипа вследствие более высокого дыхания хвои северного экотипа. Совокупность низкой фотосинтетической продуктивности кроны и значительных затрат ассимилятов на дыхание являются причиной низкого жизненного состояния деревьев уренгойской популяции. Мы полагаем, что высокая интенсивность дыхания у северного экотипа кедров сибирского является наследственно обусловленной, поэтому значительные затраты на дыхание негативно скажутся на продуктивности растений высоких широт и их адаптации к потеплению климата.

Благодарности. Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А.** Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение, 1989. – № 4. – С. 51–57.
- Головкин Т. К.** Дыхание растений (физиологические аспекты). – СПб.: Наука, 1999. – 204 с.
- Ковалев А. Г., Антипова О. В.** Влияние интенсивности света на анатомо-морфологическое строение хвои сосны // Лесоведение, 1983. – № 1. – С. 29–34.
- Медведев С. С.** Физиология растений: учебник. – СПб.: БХВ-Петербург, 2012. – 512 с.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г.** Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. – М.: Наука, 1993. – 256 с.
- Crous K.** Plant responses to climate warming: physiological adjustments and implications for plant functioning in a future, warmer world // Am. J. Bot., 2019. – Vol. 106, № 8. – P. 1–3. DOI: 10.1002/ajb2.1329
- Fierravanti A., Rossi S., Kneeshaw D., Grandpré L. D., Deslauriers A.** Low non-structural carbon accumulation in spring reduces growth and increases mortality in conifers defoliated by spruce budworm // Front. For. Glob. Change, 2019. – Vol. 1. – P. 1–13. DOI: 10.3389/ffgc.2019.00015
- Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidai A., Muller O., Onoda Y.** Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate // Journal of Experimental Botany, 2006. – Vol. 57, № 2. – P. 291–302. DOI: 10.1093/jxb/erj049
- Kagawa A., Sugimoto A., Maximov T. C.** Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ¹³C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings // New Phytol., 2010. – Vol. 171, – P. 793–804. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01780.x
- Klein T., Vitasse Y., Hoch G.** Coordination between growth, phenology and carbon storage in three coexisting deciduous tree species in a temperate forest // Tree Physiol., 2016. – Vol. 36. – P. 847–855. DOI: 10.1093/treephys/tpw030
- Zu K., Wang Z., Zhu X., Lenoir J., Shrestha N., Lyu T., Luo A., Li Y., Ji C., Peng S., Meng J., Zhou J.** Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change // Science of the Total Environment, 2021. – Vol. 783, № 7. – P. 1–10. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146896