

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ФИТОИНДИКАЦИЯ

УДК 581.543:582.475.4

DOI: 10.14258/pbssm.2019097

Структурные и функциональные особенности хвои кедрового стланика в условиях юга Западной Сибири

Structural and functional features of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine needle in the south part of Western Siberia

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 Siberian Branch of RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Проведен анализ сезонной динамики состояния фотосинтетического аппарата и особенностей водного обмена вегетативного потомства кедрового стланика (*Pinus sibirica*) и кедрового стланика (*Pinus pumila*) в условиях юга Западной Сибири. Установлена видовая и сезонная специфика содержания фотосинтетических пигментов, показателей флуоресценции хлорофилла, содержания свободной и связанной воды в подснежной и надснежной хвое. Показана большая пластичность кедрового стланика при адаптации к низким температурам в зимний период.

Ключевые слова. Водный режим, содержание пигментов, флуоресценция хлорофилла, хвоя, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*.

Summary. Seasonal dynamics of the state of photosynthetic apparatus and the water metabolism characteristics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) and Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) vegetative progeny in the south of Western Siberia are researched. The species-specific and seasonal specificity of the photosynthetic pigment contents, chlorophyll fluorescence traits, free and bound water contents in the snow covered and snow-free needles was established. The great plasticity of Siberian Stone pine was shown during adaptation to winter low temperatures.

Key words. Chlorophyll fluorescence, pigment content, needles, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*, water relations.

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) имеют различные жизненные формы: кедр сибирский – прямостоячее дерево, крона взрослых особей в зимний период находится целиком над снегом, только подрост высотой до 1 м зимует под толщей снега. Кедровый стланик растет в форме стланика и в процессе эволюции приобрел свойство полежать с наступлением холодов и благополучно зимовать полностью в подснежном состоянии (Бобров, 1978). Однако в условиях юга Западной Сибири прививки кедрового стланика на высокие подвои кедрового стланика, не имеют возможности перезимовать под снегом. Результатом надснежного существования прививок является частичная или полная гибель хвои кедрового стланика весной. Прививки кедрового стланика из тех же мест обитания довольно благополучно переносят зимний период при интродукции на юге Западной Сибири.

Целью настоящей работы было исследование сезонной динамики состояния фотосинтетического аппарата и особенностей водного обмена кедрового стланика и кедрового стланика. Вегетативное потомство кедрового стланика и стланика было выращено на научном стационаре «Кедр» (30 км от г. Томска) в природном субстрате до семилетнего возраста. В декабре первая группа объектов (5 кедров и 5 стлаников) были полностью засыпаны снегом. Со второй группы растений (так же по 5 особей) снег удалялся в течение всего периода наблюдений, т. е. объекты зимовали в надснежном состоянии.

С декабря по ноябрь отбирали образцы однолетней хвои в 5 биологических повторностях в обеих группах для определения содержания фотосинтетических пигментов, параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла и фракций воды. Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили по методике А. А. Шлыка (1971) в спиртовой вытяжке спектрофотометрическим методом (спектрофотометр UV-1600 Shimadzu, Япония). Флуоресценцию хлорофилла измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6400 XT (LiCor, США). Содержание свободной и связанной воды в хвое определяли по методике Х. Н. Починка (1976) с использованием рефрактометра.

Исследования, проведенные с декабря по апрель, показали, что содержание хлорофиллов и каротиноидов в надснежной и подснежной хвое различалось у обоих видов и имело определенную сезонную динамику (табл.). Однако если у кедрового содержание фотосинтетических пигментов снижалось в зимние месяцы, как в надснежной, так и в подснежной хвое, то у кедрового стланика количество пигментов в подснежной хвое изменялось незначительно, а в надснежной уменьшалось до 50 %. Это, вероятно, является результатом длительной адаптации перезимовки хвои данного вида под снегом. Следует отметить, что расчет размеров пигмент-белковолипидных комплексов хлоропластов показал, что в зимний период в большей степени разрушались молекулы хлорофилла, входящие в антенные комплексы и принимающие непосредственное участие в транспорте электронов в фотосинтетических реакциях. Доля же светособирающего комплекса в общем пигментном фонде увеличивалась с 50 до 53 % в надснежной и до 56 % в подснежной хвое у кедрового стланика. У кедрового стланика ССК уменьшался с 48 % до 44 % в надснежной хвое и возрастал с 66 % до 71 % в подснежной хвое. О значительных изменениях в организации фотосинтетического аппарата надснежной хвои кедрового стланика в зимний период свидетельствуют дальнейшее изучение флуоресцентных свойств хлорофилла.

Таблица

Сезонная динамика содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в хвое *Pinus sibirica* и *Pinus pumila*, мг/г сыр. массы

Вид	Месяц	Хла	Хлб	Каротиноиды	ССК, %
<i>P. sibirica</i>	XII	$1,26 \pm 0,02$	$0,37 \pm 0,01$	$0,53 \pm 0,07$	50,7
		$1,27 \pm 0,04$	$0,38 \pm 0,01$	$0,52 \pm 0,09$	50,3
	I	$1,28 \pm 0,03$	$0,39 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,03$	51,4
		$1,31 \pm 0,02$	$0,32 \pm 0,03$	$0,53 \pm 0,05$	42,9
	II	$1,29 \pm 0,03$	$0,39 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,02$	51,2
		$1,11 \pm 0,01$	$0,35 \pm 0,01$	$0,60 \pm 0,05$	53,3
	III	$1,02 \pm 0,02$	$0,33 \pm 0,04$	$0,61 \pm 0,04$	53,6
		$1,17 \pm 0,03$	$0,40 \pm 0,03$	$0,44 \pm 0,03$	56,3
IV	$1,58 \pm 0,02$	$0,56 \pm 0,04$	$0,67 \pm 0,04$	57,2	
	$1,48 \pm 0,03$	$0,45 \pm 0,03$	$0,61 \pm 0,03$	51,2	
<i>P. pumila</i>	XII	$1,07 \pm 0,03$	$0,30 \pm 0,02$	$0,38 \pm 0,07$	48,3
		$1,23 \pm 0,04$	$0,53 \pm 0,01$	$0,44 \pm 0,09$	66,4
	I	$0,94 \pm 0,02$	$0,25 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,03$	46,4
		$1,13 \pm 0,02$	$0,52 \pm 0,03$	$0,39 \pm 0,05$	69,2
	II	$0,89 \pm 0,03$	$0,22 \pm 0,02$	$0,30 \pm 0,02$	44,2
		$1,17 \pm 0,02$	$0,56 \pm 0,02$	$0,85 \pm 0,05$	71,3
	III	$0,47 \pm 0,02$	$0,14 \pm 0,02$	$0,43 \pm 0,04$	51,0
		$1,20 \pm 0,03$	$0,44 \pm 0,03$	$0,74 \pm 0,03$	58,8
IV	$1,11 \pm 0,03$	$0,37 \pm 0,02$	$0,66 \pm 0,04$	56,1	
	$0,98 \pm 0,03$	$0,35 \pm 0,03$	$0,37 \pm 0,03$	57,9	

Примечание: ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса. В числителе содержание пигментов в надснежной хвое, в знаменателе в подснежной.

Сезонная динамика максимального квантового выхода фотохимии ФС II (Fv/Fm), отражающего количество активных комплексов была сходной у обеих групп и видов: уменьшалась с декабря по февраль, и затем увеличивалась в апреле (рис. 1). Во время всего периода наблюдений в надснежной

группе растений величина F_v/F_m была выше у кедр сибирского, чем у кедрового стланика в 1,5–2 раза. Противоположная картина наблюдалась в подснежной группе объектов: в зимние месяцы величина F_v/F_m у кедр сибирского была ниже, чем у кедрового стланика в 2–3 раза. Ранней весной количество активных комплексов у кедр сибирского превышало их число у кедрового стланика на 45 % в марте и 10 % в апреле. Расчеты величин реального квантового выхода фотохимической активности ФС II (ФпсII) характеризующих долю световой энергии, используемой в процессе электронного транспорта показали, что ФпсII имела низкие значения в зимние месяцы и возрастала на 30–55 % в апреле (рис. 1). Величина ФпсII в надснежной хвое обоих видов была ниже, чем в подснежной на 15–30 %. У кедр сибирского в надснежной и в подснежной хвое доля световой энергии, используемой в процессе электронного транспорта, была выше, чем у кедрового стланика на 20–30 %. Скорость транспорта электронов в мембранах тилакоидов (ETR) имела минимальные значения в декабре-феврале, в марте-апреле наметилась тенденция к увеличению ETR (рис. 1). Во все сроки наблюдений подснежная хвоя кедр и стланика имела более высокую скорость транспорта электронов, чем хвоя соответствующих надснежных образцов.

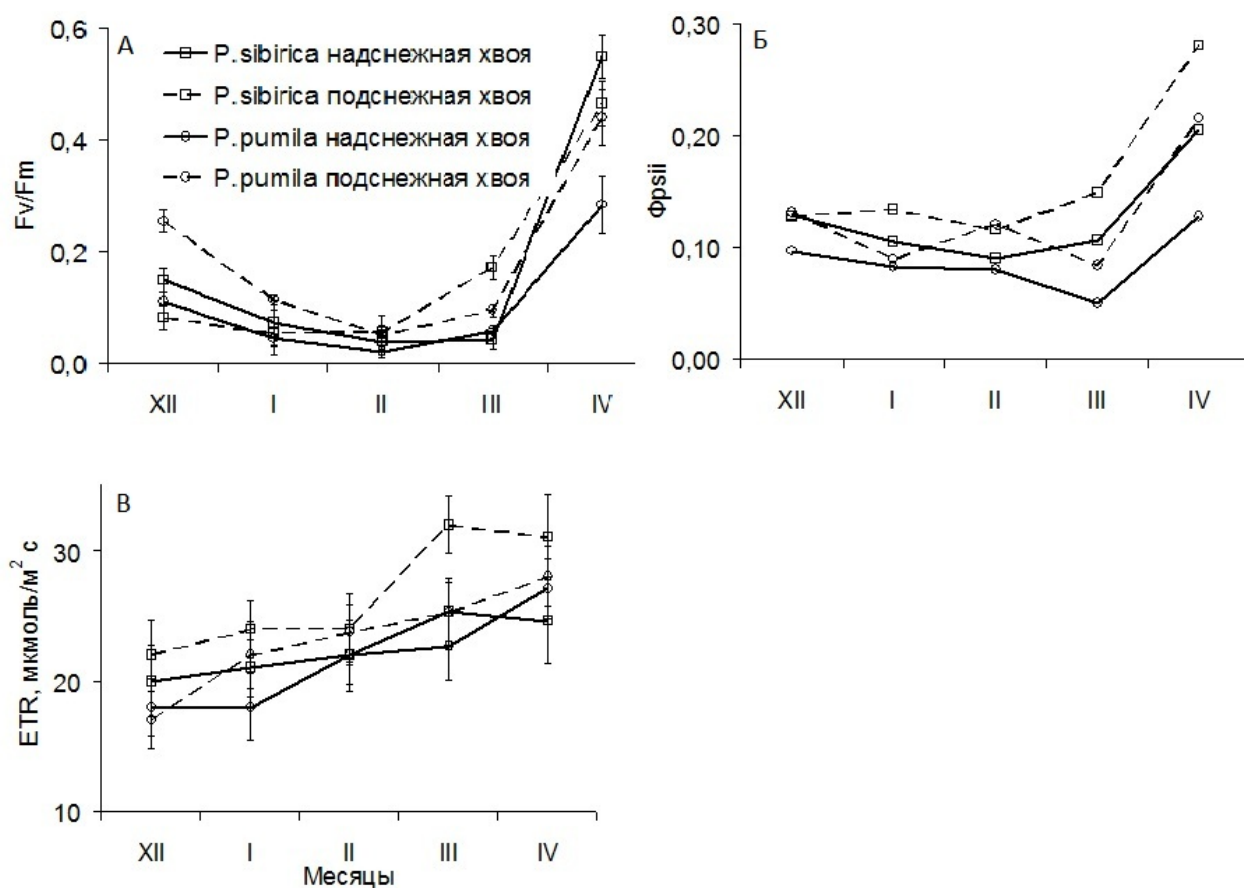


Рис. 1. Средние значения максимального квантового выхода фотохимии ФС II (А), реального квантового выхода фотохимической активности ФС II (Б) и скорость транспорта электронов в мембранах тилакоидов (В) в надснежной и подснежной хвое *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в зимний и ранневесенний период.

Оценка доли тепловой диссипации (D) показала, что наибольшие потери энергии возбуждения происходили у всех видов с декабря по март и составили 0,85–0,95 от световой энергии, поглощенной ФС II. В апреле величина D возрастала на 10–20 %. Показатель D был достоверно ниже в хвое подснежной группы, причем кедр сибирский имел более низкие значения, чем стланик. В надснежном варианте величина тепловой диссипации была максимальной у кедрового стланика.

Исследования водного обмена показали, что оводненность хвои была приблизительно одинаковой в холодное время года и имела сходную динамику в надснежной и подснежной хвое кедр и стланика (рис. 2). Максимальные значения содержания общей воды отмечались в обоих вариантах наблюдений у кедр и стланика в феврале, марте (58 %), минимальные в мае (51 %). Снижение оводненности хвои в мае во всех вариантах возможно связано с потерями воды в процессе транспирации при дневных положительных температурах воздуха, в то же время поглощение воды корневыми системами и ее поступление в органы растений еще не активно в связи с низкими температурами почвы. В то же время содержание свободной и связанной воды имело видовую и сезонную специфику. Так у кедр сибирского возрастала доля связанной воды в надснежной хвое в феврале и марте до 31–36 %, в то же время в подснежной хвое связанная вода в эти месяцы не превышала 25%. Наблюдаемые незначительные колебания количества связанной воды в подснежной хвое кедр с декабря по май, вероятно, связаны с более благоприятными условиями перезимовки под защитой снега от низких температур. Напротив, значительное увеличение фракции связанной воды у надснежной незащищенной хвои свидетельствует об адаптации листового аппарата к зимним условиям. Следует отметить значительное увеличение доли свободной воды у кедр в мае и июле (40–45 %).

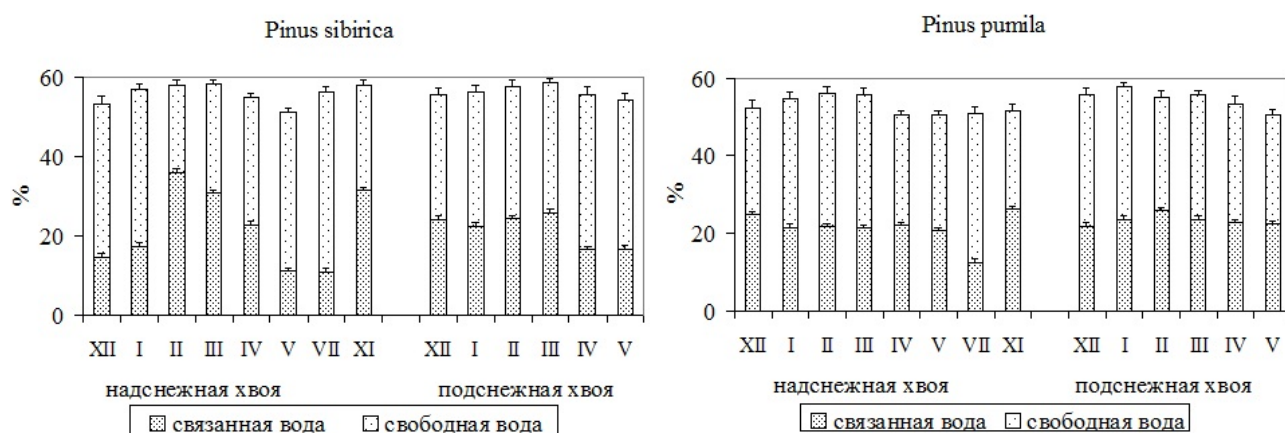


Рис. 2. Сезонная динамика содержания свободной и связанной воды в надснежной и подснежной хвое *Pinus sibirica* и *Pinus pumila*.

У кедрового стланика фракция связанной воды с февраля по май изменялась незначительно в обоих опытах и составила от 21 до 25 %. Таким образом, у стланика не наблюдалась адаптация надснежной хвои к зимним температурам, через увеличение доли связанной воды как у кедр. Возможно, это связано со способностью стланика полегать при наступлении низких температур и зимовать в подснежном положении, где хвоя не испытывает влияния резких температурных изменений. Очевидно, адаптация к подснежному зимнему состоянию настолько глубокая, что при надснежном нахождении растений не происходит перестройки водного режима стланика, путем увеличения фракции связанной воды. Можно предположить, что отмеченное низкое весеннее содержание свободной формы воды у стланика по сравнению с кедром связано с более высокими потерями воды в результате зимнего иссушения, которое в свою очередь связано с высокой устьичной плотностью у стланика.

Исследования показали, что число устьиц на единицу площади поверхности хвои имеет минимальные значения у кедр – 69,4 и максимальные у стланика – 77,4 шт./мм². Еще большие различия наблюдаются при расчете числа устьиц на объем хвои. Так у кедрового стланика этот показатель на 30 % больше, чем у кедр сибирского. Следует отметить, что существует разница между видами и по размерам устьиц. Длина устьица увеличивается в следующей последовательности: стланик — кедр.

Сезонные изменения фракционного состава воды можно объяснить ее различной физиологической ролью в растении. Свободная вода достаточно подвижна и обуславливает интенсивность физиологических процессов. Связанная вода обладает большой плотностью, трудно замерзает, труднее испаряется, удерживается в клетках за счет осмоса и коллоидов протоплазмы, играет большую роль в

устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Естественно, что в зимний стрессовый период у изучаемых видов содержание связанной воды выше, чем свободной. В летний период, когда интенсивность роста и развития максимальны, приоритетным становится не устойчивость растения, а высокая скорость метаболических процессов, поэтому значительно увеличивается содержание свободной воды в клетках растений.

Таким образом, проведенные исследования в целом показали, что кедр сибирский, кедровый стланик в одинаковых условиях произрастания отличаются уровнем фотосинтетических пигментов и показателями водного режима. В зимний период отсутствие снежного покрова в большей степени ингибировало функциональную активность фотосинтетического аппарата кедрового стланика. Кедр сибирский является более пластичным видом: надснежные и подснежные варианты всегда более эффективно использовали фотосинтетическую активную радиацию, чем кедровый стланик.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 18–04–00833.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. – Киев. Изд-во: Наукова думка, 1976. – 334 с.
Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.