

О. Г. Бендер¹✉

Оценка продуктивности хвои горных экотипов кедра сибирского

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Российская Федерация
e-mail: obender65@mail.ru

Аннотация. Исследовали особенности фотосинтеза, дыхания и продуктивность хвои разного возраста горных экотипов *Pinus sibirica* Du Tour, выращенных на юге Томской области. Исследовали два горных экотипа: нижняя часть лесного пояса (350 м над ур. м.) и граница верхней части лесного пояса (окрестности Западно-Саянского перевала, 1900 м над ур. м.). Возраст привитых деревьев составил 20 лет. В начале роста, на свету отмечали только выделение углекислоты. По достижении 51% у высокогорного и 48% у низкогорного длины хвои от конечной отмечали начало поглощения CO₂. Во второй декаде июня интенсивность фотосинтеза выходила на плато, значимо не отличалась между экотипами и начинала снижаться в августе. В октябре фотосинтез у обоих экотипов был одинаковый и меньше в 6–8 раз по сравнению с летним периодом. Значительное снижение и выход на плато темнового дыхания у обоих экотипов отмечали по окончании роста хвои. Видимый фотосинтез двухлетней хвои возрастал в мае, выходил на стабильные высокие значения в июне – июле, снижался в августе. В октябре ассимиляция CO₂ была минимальной. Темновое дыхание возрастало с мая по июль, оставалось стабильным и самым высоким в июле–сентябре, и уменьшалось в октябре. Весь вегетационный период, выделение углекислоты было достоверно выше у высокогорного экотипа. Фотосинтетическая продуктивность однолетней хвои обоих экотипов значимо не отличалась и составила 6,2 (350 м над ур. м.) и 6,39 (1900 м над ур. м.) г CO₂ · г⁻¹ сухой массы за вег. период. Продуктивность двухлетней хвои составила 12,43 и 11,05 г CO₂ · г⁻¹ сухой массы за вег. период в низкогорье и высокогорье, соответственно.

Ключевые слова: дыхание, фотосинтез, горные экотипы ex situ, *Pinus sibirica*

О. G. Bender¹✉

The needle productivity evaluation of Siberian stone pine mountain ecotypes

¹Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russian Federation
e-mail: obender65@mail.ru

Abstract. The photosynthesis, respiration and productivity of different age needles of the *Pinus sibirica* Du Tour mountain ecotypes grown in the south of the Tomsk region were studied. Two mountain ecotypes were studied: the lower part of the forest boundary (350 m above sea level) and the upper part of the forest boundary (the vicinity of the West Sayansky Pass, 1900 m above sea level). The age of the grafted trees was 20 years. At the beginning of needle growth, only the carbon dioxide emission in the light was noted. Upon reaching 51% needles length of the high-mountain ecotype and 48% needles length of the low-mountain ecotype, the beginning of CO₂ absorption was noted. In the second decade of June, the photosynthesis intensity reached a plateau, did not significantly differ between ecotypes, and began to decrease in August. In October, photosynthesis of both ecotypes was the same and reduced by 6–8 times compared to the summer period. A significant decrease and reaching the plateau of dark respiration in both ecotypes was noted at the end of the

needle growth. The netto-photosynthesis of two-year-old needles increased in May, reached stable high values in June and July, and decreased in August. In October, CO₂ assimilation was minimal. Dark respiration increased from May to July, remained stable and highest in July-September, and decreased in October. Throughout the growing season, carbon dioxide emissions were significantly higher in the high-mountain ecotype. The photosynthetic productivity of current- year-old needles of both ecotypes did not differ significantly and amounted to 6,2 (350 m above sea level) and 6,39 (1900 m above sea level) g CO₂ • g⁻¹ dry weight growth period⁻¹. The productivity of one-year-old needles was 12,43 and 11,05 g of CO₂ • g⁻¹ dry weight growth period⁻¹ in the low- mountain and high-mountain ecotypes, respectively.

Keywords: respiration, photosynthesis, mountain ecotypes ex situ, *Pinus sibirica*

Введение

Бореальные леса представляют собой один из крупнейших наземных источников углерода на Земле [1]. Ранние исследования показали постоянное увеличение запасов углерода в бореальных лесах с усиливающимися тенденциями в области поглощения углерода, как в Евразии, так и в Северной Америке [2]. Однако бореальные леса могут превратиться из чистого поглотителя углерода в чистый источник углерода в ответ на потепление климата [1]. Годовой чистый обмен углекислым газом в экосистеме представляет собой небольшую разницу между ежегодным интегрированным дыханием экосистемы и поглощением углекислого газа в результате фотосинтеза [3].

Фотосинтез и дыхание в листьях составляют важные глобальные потоки углерода, которые тесно связаны внутри растения с помощью биохимических и физиологических механизмов, которые чутко реагируют на изменение температуры окружающей среды. Согласно моделям Crous с сотрудниками [4], потепление климата может вызвать снижение интенсивности фотосинтеза и увеличение дыхания, в этом случае сток углерода уменьшится. Либо при потеплении интенсивность фотосинтеза не изменится, но увеличится эмиссия CO₂ в результате увеличения активности дыхания. Модели реакций бореальных древесных растений на потепление климата очень противоречивы и вызывают многочисленные споры в научных кругах.

В нашем исследовании мы попытались имитировать потепление климата, перемещая высокогорный экотип кедра сибирского в условия более теплого климата юга Томской области и оценить отклик газообменных процессов.

Цель настоящего исследования состояла в выявлении особенностей фотосинтеза, дыхания и продуктивности хвои разного возраста горных экотипов *Pinus sibirica* Du Tour, при выращивании в условиях юга Томской области.

Методы и материалы

Исследования проводили на научном стационаре «Кедр» в 30 км к югу от г. Томска. Объектом исследования служили привои кедра сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев на саженцы местного экотипа. Маточные деревья произрастали вдоль Западно-Саянского высотного профиля.

Для исследования были выбраны два горных экотипа: нижняя часть лесного пояса (окрестности г. Абаза, 350 м над ур. м.) и граница верхней части лес-

ного пояса (окрестности Западно-Саянского перевала, 1900 м над ур. м.). На момент исследований возраст привитых деревьев составил 20 лет. Для измерений газообменных процессов были выбраны по пять деревьев в каждом экотипе. Средняя высота и диаметр деревьев составили 9,6 м и 20 см у низкогорного экотипа и 7,3 м и 15 см у высокогорного экотипа. Показатели CO_2 -газообмена хвои прошлого (двухлетняя хвоя) и текущего года (однолетняя хвоя) формирования измеряли при помощи инфракрасного портативного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, Ltd, США) и листовой камеры Standart 2×3 (Li-Cor Ltd, США). Определение видимого фотосинтеза проводили при освещении в камере $1500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и температуре в пределах 22–24 °С. Значения газообмена при ФАР равным нулю принимали как активность темнового дыхания. Измерения проводили с конца мая до середины октября. За весь вегетационный период было сделано 12 точек наблюдений. Статистическую значимость различий между независимыми выборками оценивали с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica 8.

Результаты

Исследования динамики роста хвои текущего года формирования показали, что в первую дату наблюдений длина хвои высокогорного экотипа была больше, чем у низкогорного (табл.1). Рост хвои с высоты 1900 м над ур. моря заканчивался на две недели раньше, чем с 350 м над ур. моря.

Таблица 1

Динамика линейного роста однолетней хвои кедров сибирского горных экотипов

Примечание. В числителе приведены средние значения и стандартные ошибки. В знаменателе, длина хвои в процентах от конечной длины. Жирным шрифтом выделены длины и даты окончания роста хвои.

В связи с различными темпами роста и развития хвои у горных экотипов, наблю-

Высота над ур. моря, м	Даты наблюдений								
	24.05.	02.06.	09.06.	15.06.	23.06.	29.06.	07.07.	17.07.	21.07.
350	<u>13,3±2</u> 12	<u>33,7±2</u> 30	<u>34,3±3</u> 30	<u>54,0±4</u> 48	<u>76,0±4</u> 67	<u>95,7±4</u> 84	<u>108,3±5</u> 95	<u>113,3±5</u> 99	<u>113,5±3</u> 100
1900	<u>18,3±3</u> 23	<u>43,5±3</u> 54	<u>40,7±3</u> 51	<u>55,3±4</u> 69	<u>79,0±5</u> 98	<u>79,7±5</u> 99	<u>80,0±3</u> 99	<u>80,0±4</u> 99	<u>80,6±3</u> 100

дали отличия интенсивности газообменных процессов (рис. 1).

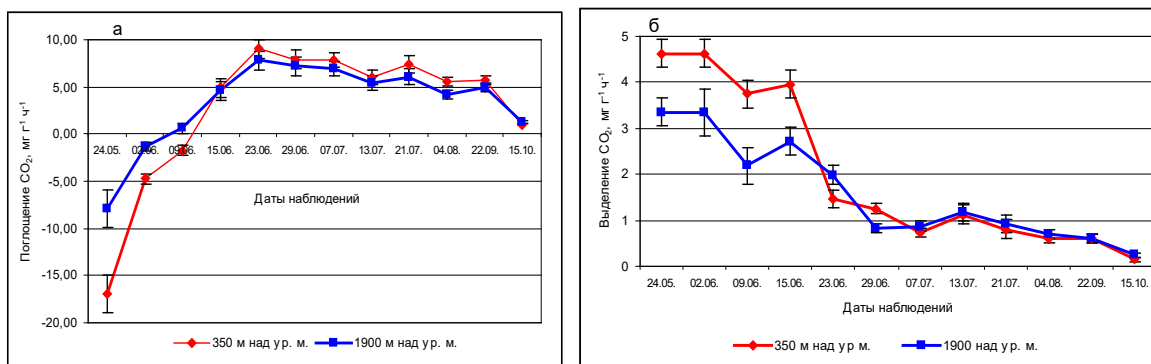


Рис. 1. Сезонная динамика фотосинтеза (а) и дыхания (б) однолетней хвои горных экотипов кедров сибирского.

Так, на начальных этапах роста на свету отмечали только выделение углекислоты (рис. 1, а). При этом величина дыхания хвои на свету с границы леса была достоверно меньше в два раза. Возможно, это связано с тем, что хвоя высокогорья начинает раньше свой рост и имеет более сформированный фотосинтетический аппарат в начале вегетационного периода. По достижении 51% у высокогорного и 48% у низкогорного длины хвои от конечной отмечали начало поглощения CO_2 . Во второй декаде июня интенсивность фотосинтеза выходила на плато, значимо не отличалась между экотипами и начинала снижаться в августе. В октябре интенсивность фотосинтеза была в у обоих экотипов одинаковой и меньше в 6–8 раз по сравнению с летним периодом.

В начале роста хвои интенсивность темнового дыхания характеризовалась высокими значениями, при этом у высокогорного экотипа была на 30 % меньше, чем у низкогорного (рис. 1, б). Значительное снижение и выход на плато темнового дыхания у обоих экотипов отмечали по окончании роста хвои. В октябре выделение углекислоты было минимальным и в 3–5 раз меньше, чем в летние месяцы.

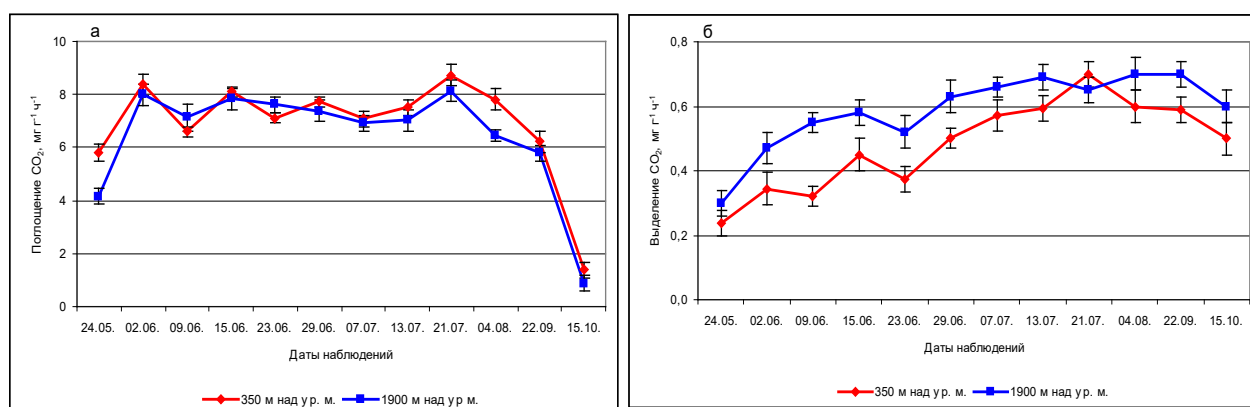


Рис. 2. Сезонная динамика фотосинтеза (а) и дыхания (б) двухлетней хвои горных экотипов кедров сибирского.

Другой характер сезонных изменений газообмена отмечали у двухлетней хвои горных экотипов. Значения видимого фотосинтеза возрастали в мае, выходили на стабильные высокие значения в июне – июле, начинали снижаться в августе (рис. 2, а). В октябре интенсивность ассимиляции CO_2 была минимальной, в 6 раз ниже, чем в летний период. Значимые отличия между двумя экотипами по активности фотосинтеза отмечали в мае и августе, в остальные даты наблюдений, отличия были недостоверны.

В отличие от однолетней хвои, где наблюдали постепенное снижение интенсивности темнового дыхания в течение вегетационного периода, у двухлетней хвои дыхание возрастало с мая по июль, оставалось стабильным и самым высоким в июле-сентябре, и уменьшалось в октябре (рис. 2, б). Следует отметить, что практически весь вегетационный период, выделение углекислоты было достоверно выше у высокогорного экотипа.

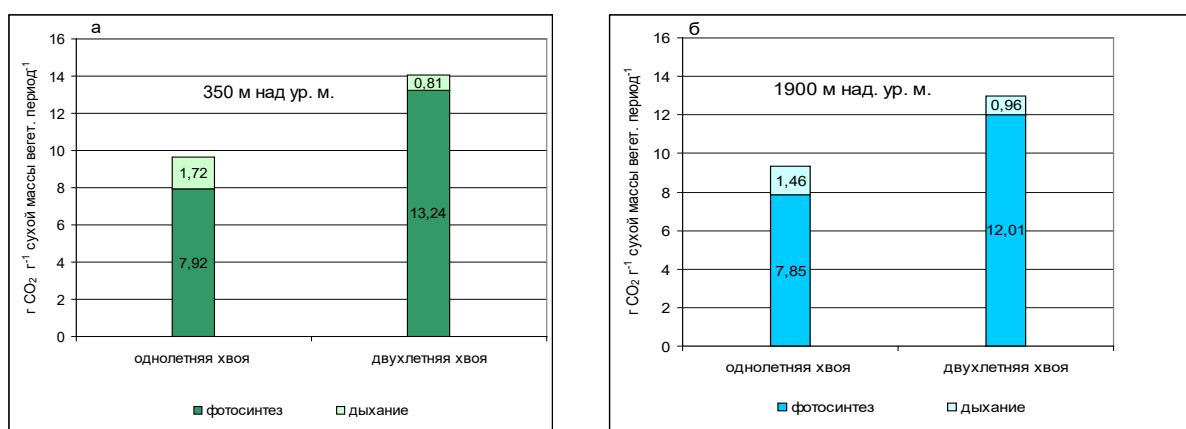


Рис. 3. Поглощение и выделение углекислоты однолетней и двухлетней хвоей низкогорного (а) и высокогорного (б) экотипов кедра сибирского за вегетационный период.

Для оценки продуктивности хвои различных экотипов за вегетационный период были рассчитаны величины поглощенного и выделенного углекислого газа (рис. 3). Фотосинтетическую продуктивность определяли как разность между поглощенной и выделенной углекислотой за период наблюдений, который составил 146 дней. Анализ полученных данных показал, что фотосинтетическая продуктивность однолетней хвои обоих экотипов значимо не отличалась и составила 6,2 и 6,39 г $\text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1}$ сухой массы за вегетационный период у низкогорного и высокогорного экотипов, соответственно. Достоверно большей продуктивностью характеризовалась двухлетняя хвоя с нижней точки профиля по сравнению с хвоей аналогичного возраста с верхней точки. Их величины составили 12,43 и 11,05 г $\text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1}$ сухой массы за вегетационный период в низкогорье и высокогорье, соответственно. Следует отметить, вклад двухлетней хвои в продукционный процесс был более высоким, чем однолетней хвои у обоих экотипов. Так, продуктивность двухлетней хвои низкогорного экотипа была в 2 раза выше, чем од-

нолетней. У высокогорного экотипа этот показатель двухлетней хвои превышал продуктивность однолетней хвои в 1,7 раза.

Обсуждение

Анализ фотосинтетической и дыхательной деятельности однолетней хвои горных экотипов показал, что изучаемые газообменные процессы зависели от степени сформированности хвои. Световое дыхание высокогорного экотипа имело более низкие значения и положительный баланс CO_2 наступал раньше, т.к. хвоя имела более сформированную структуру и раньше заканчивала рост, чем хвоя из низкогорья. Тесная связь между активностью фотосинтеза, дыхания и степенью сформированности листового аппарата была показана ранее на сосне обыкновенной. Максимальная интенсивность фотосинтеза наступала при достижении хвоей сосны около 70 % от конечной площади и продолжалась 1,5 – 2 месяца [5]. Наши результаты показали, что, действительно, максимальные значения фотосинтеза у хвои низкогорного экотипа наблюдались при достижении длины хвои 69 % от конечной. В отличие от предыдущего результата, максимальная активность ассимиляции у высокогорного экотипа наступала только по достижении 98 % длины хвои. Возможно, это связано с тем, что при высоких темпах роста хвои высокогорья, при делении клеток мезофилла не успевают сформироваться количественно и качественно хлоропласты. Наши предположения подтверждаются данными Цельникер с соавторами [5], которые показали видоспецифичность формирования ассимиляционного аппарата хвойных пород. Так к моменту начала нетто-фотосинтеза концентрация хлорофилла составляла 70 % у хвои ели и 40 % у сосны от его уровня в период максимальной интенсивности фотосинтеза.

На начальных этапах роста однолетняя хвоя потребляет на свое развитие ассимилянты, поступающие из хвои предыдущих лет формирования. Поэтому понятна высокая ассимилирующая активность двухлетней хвои, которая должна поставить пластические вещества в растущую хвою и неассимилирующие органы. У обоих экотипов двухлетняя хвоя имеет высокие значения поглощения CO_2 уже в начале вегетационного периода, при этом они сохраняются до сентября.

Снижение продуктивности двухлетней хвои у высокогорного экотипа обусловлено более низким фотосинтезом в начале и конце вегетационного периода. Возможно, это связано с особенностями функционирования ассимиляционного аппарата в естественных условиях произрастания маточных для деревьев в условиях короткого горного лета и эти особенности закреплены генетически. Продуктивность хвои с границы леса снижается и в результате более высокого темнового дыхания. Ранее Семихатовой с соавторами [6] было показано, что высокая интенсивность дыхания характерна для растений холодных местообитаний, у которых возрастает потребность в интермедиатах и энергии для успешного существования в суровых условиях севера. Наши предыдущие исследования так же показали более высокое темновое дыхание у северных экотипов кедра сибирского [7]. Таким образом, показанная нами высокая интенсивность дыхания у се-

верного экотипа кедра сибирского свидетельствует о наличии наследственной составляющей в температурной адаптации.

Заключение

Таким образом, показали, что продуктивность однолетней хвои за вегетационный период не отличалась у низкогорного и высокогорного экотипов. У обоих экотипов фотосинтетическая продуктивность двухлетней хвои значительно превышала аналогичный показатель однолетней хвои. Двухлетняя хвоя с нижней части профиля характеризовалась большей продуктивностью, чем двухлетняя хвоя с границы леса благодаря более высокой интенсивности фотосинтеза в начале и конце вегетации. Дальнейшие исследования и расчет продуктивности всей кроны и дыхательных затрат неассимилирующими органами (ствол и ветви) позволят выяснить причины отставания в росте высокогорных экотипов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания ИМКЭС СО РАН.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Bradshaw C. J. A., Warkentin I. G. Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux // *Glob. Planet. Chang.* 2015. V. 128. P. 24–30.
2. Yang H., Ciais P., Frappart F., Xiaojun Li X., Brandt M., Fensholt R., Fan L., Saatchi S., Besnard S., Deng Z., Bowring S., Wigneron J.-P. Global increase in biomass carbon stock dominated by growth of northern youngforests over past decade // *Nat. Geosci.* 2023. V. 16. P. 886–892.
3. Chapin F. S., Woodwell G. M., Randerson J. T., Rastetter E. B., Lovett G. M., Baldocchi D. D., Clark D. A., Harmon M. E., Schimel D. S., Valentini R., Wirth C., Aber J. D., Cole J. J., Goulden M. L., Harden J. W., Heimann M., Howarth R. W., Matson P. A., McGuire A. D., Melillo J. M., Mooney H. A., Neff J. C., Houghton R. A., Pace M. L., Ryan M. G., Running S. W., Sala O. E., Schlesinger W. H., Schulze E.-D. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods // *Ecosystems.* 2006. V. 9. P. 1041–1050.
4. Crous K. Y. Plant responses to climate warming: physiological adjustments and implications for plant functioning in a future, warmer world // *American Journal of Botany.* 2019. V. 106. P. 1–3.
5. 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.
6. Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // *Физиология растений.* 2009. Т. 56. № 3. С. 340–350.
7. Бендер О. Г. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедра сибирского в опыте *ex situ* // *Сибирский лесной журнал.* 2020. № 5. С. 28–36.

© О. Г. Бендер, 2025