

АЛЕКСАНДРА АНДРЕЕВНА ЕРКОЕВАмладший научный сотрудник Института биологии, Карельский научный центр РАН
erkoeva@mail.ru**ЕКАТЕРИНА СТАНИСЛАВОВНА ХОЛОПЦЕВА**кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии, Карельский научный центр РАН
holoptseva@krc.karelia.ru**СТАНИСЛАВ НИКОЛАЕВИЧ ДРОЗДОВ**доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института биологии, Карельский научный центр РАН
drozdov@krc.karelia.ru

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

Исследовали эколого-физиологические характеристики интактных сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разного географического происхождения по влиянию свето-температурных факторов среды на CO_2 -обмен растений. Показано, что их свето-температурная характеристика значительно варьирует: с продвижением на юг границы светового оптимума смещаются в сторону более низкой освещенности, а нижняя граница температурного – в сторону повышенных значений.

Ключевые слова: сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), CO_2 -обмен интактных растений, свето-температурные характеристики, оптимум и максимум нетто-фотосинтеза

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) благодаря своим многочисленным разновидностям в Евразии занимает полосу, которая проходит от северной Шотландии и Норвегии через всю европейскую бореальную зону до Тихого океана [20]. Она резко отличается от других хвойных и лиственных пород европейской части России своей способностью формировать древостой на бедных песчаных почвах и в условиях олиготрофного ряда заболачивания. Сосна обыкновенная образует границу леса в Фенноскандии, а вместе с елью – на Кольском полуострове [9], [13]. В Карелии большую часть покрытой лесом площади занимают сосняки (64 %), произрастающие в самых различных экологических условиях в пределах ареала, что свидетельствует о большом резерве ее внутривидовой изменчивости. Последнее подтвердили ранее проведенные исследования ряда генетических структур и фенотипических признаков [23], [25]. Их изменение наиболее заметно происходит с севера на юг вслед за фотопериодом и другими макроклиматическими параметрами [8], [9], [19], [22]. Дальнейшее изучение характеристики внутривидовой изменчивости этого уникального вида необходимо при проведении селекционной работы, разработке агротехники выращивания, особенно саженцев в защищенном грунте. Большой интерес представляют прогнозирование возможных смещений границ ареала в связи с изменением климата [21], а также разработка методов поддержания стабильности и сохранения биоразнообразия лесных экосистем в регионе [5], [7].

© Еркoeва А. А., Холопцева Е. С., Дроздов С. Н., 2011

В связи с расширением масштабов искусственного лесовозобновления особое значение приобретает экофизиологическая характеристика экотипов сосны на ранних фазах ее развития. Одним из методов изучения экологической характеристики растений на конкретной фазе их развития является определение интенсивности ведущих факторов внешней среды, обеспечивающих заданный уровень, в том числе потенциальный, одного из основополагающих физиологических процессов, чутко реагирующего на условия среды. Так как в естественных условиях сочетание интенсивности факторов, обеспечивающее проявление потенциального максимума любого биологического процесса, бывает крайне редко, комфортными (оптимальными) условиями среды для конкретного генотипа растения являются условия ее фоновой зоны [3], [11]. Физиологическим процессом, отвечающим указанным требованиям, является CO_2 -обмен интактных растений, который хорошо дистанционно контролируется и чутко реагирует на изменение основных факторов внешней среды. Специалистами ведущая роль в формировании древесных насаждений отводится свету [1], [15], [16], а температуре, тесно связанной с ним в природе, уделяется значительно меньше внимания. Возможность управления факторами среды в фитотроне позволяет использовать методики измерений, основанные на системном подходе, с планированием экспериментов [2], [10].

Задачей данной работы было изучение свето-температурной характеристики сеянцев сосны обыкновенной путем определения параметров

света и температуры, обеспечивающих достижение потенциального максимума и зоны оптимума их видимого фотосинтеза.

Исследования проводили с сеянцами сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) разного географического происхождения (табл. 1). Перед посевом семена помещали на 3 часа в 0,05 % раствор перманганата калия, затем просушивали до воздушно-сухого состояния в течение суток и высевали в пластиковые сосуды объемом 0,5 л по 20–30 шт. в каждый. Растения выращивали в песчаной культуре при факторостатном режиме: фотопериод – 14 ч, освещенность – 100–120 Вт/м², температура воздуха – 25/20 °С (день / ночь), учитывая кислотность почвы в естественных условиях прорастания семян [12]. Полив проводили ежедневно питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов при pH 4,5 до его протекания в поддон. По достижении сеянцами двухмесячного возраста удаляли нетипичные всходы. Далее по три сосуда с растениями, не имеющими внешних повреждений или отклонений в росте, помещали в установку для исследования CO₂-газообмена открытого типа [10] с газоанализатором Infralyt-IV (Германия) и осветительным блоком ламп, со спектром излучения, близким к естественному. Интенсивность газообмена определяли при концентрации CO₂ в воздухе, близкой к естественной, по разности содержания углекислого газа в воздухе на входе и выходе воздушного потока установки по 7-точечному плану (табл. 2, 3). Экспозиция ступени плана – 40–60 мин [18], время выполнения одной повторности – 8 ч. Интенсивность газообмена рассчитывали на единицу сухой массы растения (табл. 4).

Таблица 1
Региональное и географическое место сбора семян сосны обыкновенной

№ п/п	Место сбора семян / регион	С. ш.	В. д.	Природная зона
1	Ковдозеро / Мурманская область	66°45'40"	31°33'39"	Лесотундра
2	Юшкозеро / Карелия	64°44'01"	32°05'53"	Северная тайга
3	Поросозеро / Карелия	62°43'05"	32°45'37"	Средняя тайга

Обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа, с использованием программ Statgraphic, Statistica, позволила получить уравнения-модели взаимосвязи видимого фотосинтеза интактных растений сосны обыкновенной с температурой и освещенностью:

$$P_n = a_0 + a_1T + a_2E + a_3T^2 + a_4E + a_5E^2,$$

где P_n – интенсивность нетто-фотосинтеза (мгСО₂/г · ч); E – освещенность, Вт/м²; T – температура, °С; a_0 – a_5 – численные коэффициенты; коэффициент множественной детерминации модели – не менее 0,8.

Таблица 2

План двухфакторного эксперимента

№ блока эксперимента	Кодировка / натуральные значения	Место сбора семян					
		Ковдозеро		Юшкозеро		Поросозеро	
		T, °С	E, Вт/м ²	T, °С	E, Вт/м ²	T, °С	E, Вт/м ²
I блок	-1	5	100	5	100	7	100
	0	15	200	15	200	20	200
	1	25	300	25	400	30	300
II блок	-1	10	100	10	100	10	100
	0	20	250	20	200	25	350
	1	35	500	35	300	35	500

Таблица 3

Экспериментальные значения нетто-фотосинтеза интактных сеянцев сосны обыкновенной

№ блока эксперимента	План эксперимента		Нетто-фотосинтез, мгСО ₂ /г · ч		
	T, °С	E, Вт/м ²	Ковдозеро	Юшкозеро	Поросозеро
I блок	-1	-1	0,9	0,3	0,68
	1	-1	2,997	2,74	1,95
	-1	1	2,28	2,03	1,61
	1	1	1,8	0,6	0,41
	1	0	4,143	3,83	1,67
	0	1	3,7	3,2	2,57
	0	0	1,675	2,1	1,34
	0	-1	1,9	3,33	2,24
II блок	-1	-1	2,116	0,8	1,01
	1	-1	3,8	3,28	1,15
	-1	1	0	0,04	0,6
	1	1	1,1	2,3	0,1
	1	0	3,9	3,73	1,2
	0	1	2,3	1,05	0,71
	0	0	3,173	2,7	2,21
	0	-1	2,116	2,58	2,22

Анализ модели численными методами показал, что потенциальный максимум нетто-фотосинтеза всходов сосны обыкновенной разного географического происхождения у исследуемых экотипов значительно различается. Наибольших значений он достигает при pH среды 4,5 у всходов семян, собранных в Юшкозерском лесхозе, – 4,08 мгСО₂/г · ч, наименьшие значения зафиксированы в Поросозерском лесхозе – 2,7 мгСО₂/г · ч. Сеянцы заметно различались и по экологическим параметрам. Наиболее светлюбивы всходы северного происхождения, зона их оптимальной освещенности находится в диапазоне 290–570 Вт/м². Значительно менее светлюбивы всходы более южного происхождения, но они теплолюбивее.

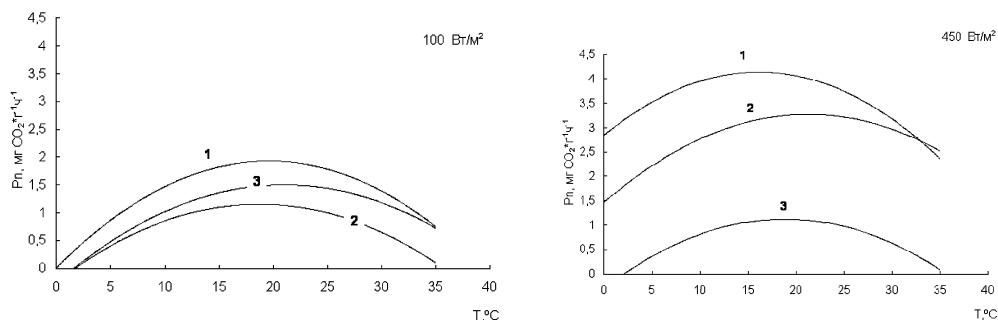


Рис. 1. Влияние температуры на нетто-фотосинтез интактных растений сосны обыкновенной при различных уровнях освещенности. Место сбора семян: 1 – Ковдозеро, 2 – Юшкозеро, 3 – Поросозеро

Графическое изображение влияния температуры на нетто-фотосинтез всходов исследуемых экотипов сосны при различном уровне освещенности показывает, что температурные кривые имеют плосковершинный характер при всех уровнях освещенности, что свидетельствует о ее относительно слабом влиянии на фотосинтез (рис. 1). С повышением температуры воздуха до 14–19 °С в зависимости от уровня освещенности видимый фотосинтез увеличивается, достигая максимальной величины с последующим снижением при возрастании температуры. При этом влияние температуры на нетто-фотосинтез зависит как от интенсивности освещенности, так и от географического происхождения семян, положения границы их фоновой зоны. Поэтому у семян, выращенных из семян, собранных в районах Ковдозеро и Юшкозеро, нетто-фотосинтез при 450 Вт/м² увеличивается, а у растений, выращенных из семян района Поросозеро, при увеличенной освещенности остается почти на прежнем уровне, так как освещенность 450 Вт/м² приближается и, возможно, выходит за его верхнюю границу оптимума (табл. 4). Повышение температуры за пределы фоновой зоны ведет к снижению нетто-фотосинтеза во всех вариантах, в основном за счет усиления составляющей дыхания поддержания в зоне ее закаливающего влияния [4], [14].

Таблица 4

Потенциальный максимум и оптимум нетто-фотосинтеза интактных растений сосны обыкновенной в фазу всходов и свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие их достижение при естественном содержании в воздухе CO_2 и $\text{pH} = 4,5$

Место сбора семян	Нетто-фотосинтез ($\text{mgCO}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$)		Условия среды, обеспечивающие достижение нетто-фотосинтеза			
	max	opt	потенциального максимума*		оптимума**	
			Вт/м²	°С	Вт/м²	°С
Ковдозеро	3,86	3,48	430	14	290–570	6–24
Юшкозеро	4,08	3,69	350	19	240–480	9–28
Поросозеро	2,7	2,5	360	16	230–460	10–25

* – интенсивность освещенности и температуры, обеспечивающих достижение потенциального максимума при естественном уровне сопутствующих факторов внешней среды.

** – диапазон интенсивности освещенности и температуры – фоновая зона, обеспечивающая достижение 90 % нетто-фотосинтеза от его потенциального максимума.

Графическое изображение влияния света на нетто-фотосинтез семян сосны при разной температуре показало, судя по наклону кривых, более сильное его воздействие на фотосинтез, чем температуры (рис. 2). С повышением освещенности до 350–430 Вт/м² в зависимости от температуры и географического происхождения семян сосны скорость их видимого фотосинтеза возрастает.

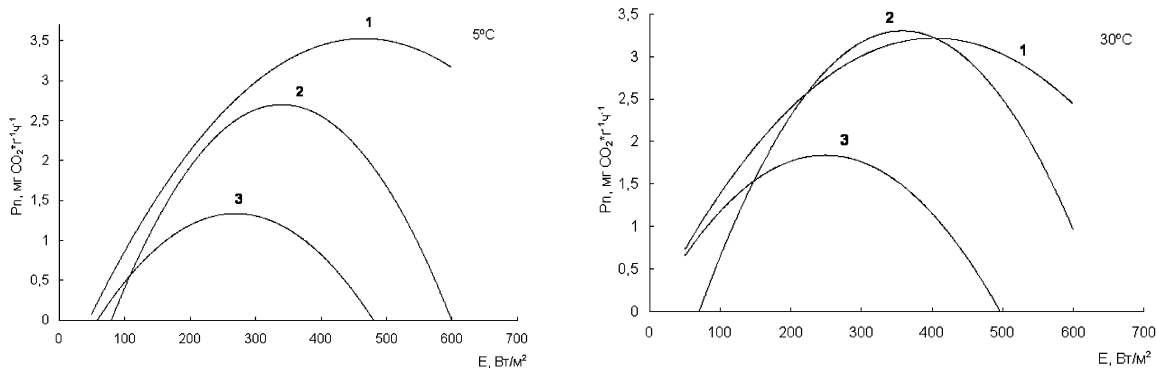


Рис. 2. Влияние освещенности на нетто-фотосинтез интактных растений сосны обыкновенной при различных температурах. Место сбора семян: 1 – Ковдозеро, 2 – Юшкозеро, 3 – Поросозеро

Дальнейшее увеличение освещенности ведет к ее снижению в связи с дисбалансом световой и темновой фаз фотосинтеза [6], [17]. При этом саженцы разного географического происхождения значительно различаются по их реакции на интенсивность освещенности. Судя по наклону кривых, сила влияния освещенности на нетто-фотосинтез значительно меньше у сеянцев более северного происхождения, особенно в области повышенной освещенности, в широком температурном диапазоне.

Имеющиеся литературные данные о влиянии ведущих факторов внешней среды на нетто-фотосинтез сосны обыкновенной, полученные в естественных условиях среды, свидетельствуют об их значительном варьировании в зависимости от места и времени проведения исследований [1], [15], [23].

Характер изменений CO_2 -обмена по исследуемым параметрам и свидетельствует о наличии

у сосны обыкновенной внутривидового экологического разнообразия, которое необходимо учитывать как в селекционной работе, так и при разработке режимов выращивания посадочного материала.

Потенциальный максимум видимого фотосинтеза у трех исследуемых образцов интактных сеянцев сосны обыкновенной Восточной Финляндии при рН среды 4,5 находится в диапазоне 1,49–2,90 $\text{мгCO}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$ и достигается в зависимости от места происхождения при температурах от 14 до 19 °С и освещенности от 350 до 430 Вт/м^2 . Полученные при проведении планируемых многофакторных экспериментов светотемпературные зависимости CO_2 -обмена можно считать эколого-физиологическими характеристиками сеянцев разного географического происхождения на исследуемой фазе их развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Болондинский В. К. Динамика CO_2 -газообмена побегов сосны обыкновенной в условиях среднетаежной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 28 с.
2. Голикова Г. И., Панченко Л. А., Фридман М. З. Каталог планов второго порядка. Вып. 47. Ч. 1. М.: МГУ, 1974. 387 с.
3. Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 170 с.
4. Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Попов Э. Г., Таланов А. В., Холопцева Е. С., Курец В. К. Роль дыхания в формировании терморезистентности растений // Физиология и биохимия растений. 2005. Т. 37. № 1. С. 73–78.
5. Ильинов А. А., Раевский Б. Р. Внутривидовое разнообразие сосны и ели // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 91–97.
6. Кислюк И. М. Функциональные и структурные изменения в клетках листьев теплолюбивых растений при действии низких положительных температур на свету и в темноте // Биофизика. 1964. 9.4. С. 463–469.
7. Кищенко И. Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцентных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2000. 211 с.
8. Козубов Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1962. 16 с.
9. Куллерво К. Динамика бореальных хвойных лесов. Ювяскя; Репол, 1991. 210 с.
10. Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
11. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 280 с.
12. Морозова Р. М., Федорец Н. Г. Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1992. 281 с.
13. Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 322 с.
14. Попов Э. Г., Курец В. К., Дроздов С. Н., Таланов А. В. Влияние температуры на составляющие дыхания (на примере огурца) // Тез. докл. на конф. «Карелия и РФФИ». Петрозаводск, 2002. С. 39.
15. Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных в условиях Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2009. 195 с.
16. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 214 с.
17. Цельникер Ю. Л. Функциональная и структурная организация фотосинтетического аппарата лесных древесных растений // Труды Всесоюзного совещания «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях». Иркутск, 1983. С. 5–15.
18. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
19. Щербатюк А. С., Каплин В. М., Янькова Л. С., Русакова Л. В. Фотосинтетический и дыхательный газообмен хвойных // Труды Всесоюзного совещания «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях». Иркутск, 1983. С. 37–44.
20. Янбаев Ю. А., Тренин В. В., Шигапов З. Х., Бактиерова Р. М. Генетическая изменчивость и дифференциация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 25–32.
21. Andersson F. Ecosystem of the world: Coniferous forests. Elsevier. 2005. 633 p.
22. Mattiñes Vilalta J., Lopez B. C., Adell N., Badiella A. Twentieth century increases of Scots pine radial growth in NE Spain swos strong climate interaction // Global change biology. 2008. Vol. 14. P. 2868–2881.
23. Mellander P.-E., Bishop K., Lundmark T. The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation in a young Scots pine stand // Forest Ecol. Manage. 2008. Vol. 195. P. 15–28.
24. Oleksyn J., Reich P. B., Zytkowski R., Karolewski P., Tjoelker M. G. Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations // Oecologia. 2003. P. 220–235.
25. Oleksyn J., Reich P. B., Zytkowski R., Tjoelker M. G., Karolewski P. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* population // Ann For Sci. 2002. Vol. 59. P. 1–18.