ОНТОГЕНЕЗ, 2023, том 54, № 5, с. 323–340

ОРИГИНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*УДК 630*161.32:582.47(571.53)*

КСИЛОГЕНЕЗ, ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, РАСТУЩИХ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ (РОССИЯ)

© 2023 г. Г. Ф. Антонова[a], *, В. В. Стасова[a], Г. Г. Суворова[b], В. А. Осколков[b]

[a]*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ул. Академгородок, 50, Красноярск, 660036 Россия*

[b]*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033 Россия*

**e-mail: antonova_cell@mail.ru*

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.
После доработки 18.07.2023 г.
Принята к публикации 06.08.2023 г.

Основными факторами, влияющими на образование древесины у растений, являются фотосинтез и дыхание, обеспечивающие ростовые процессы ассимилятами и энергией. Температура и осадки влияют на фотосинтез и дыхание и, соответственно, на ростовые процессы в дереве. Целью нашего исследования было охарактеризовать взаимосвязь ростовых процессов (активность камбия и депонирование биомассы) в стволах *Pinus sylvestris* L. (сосны обыкновенной) с фотосинтетической активностью кроны и дыханием ствола в годы с контрастными летне-погодными условиями. Формирование клеток ксилемы и флоэмы, накопление биомассы клеточных стенок, продуктивность фотосинтеза и стволовое дыхание изучали у деревьев *P. sylvestris*, произрастающей в Восточной Сибири (Россия). Мы оценивали количество клеток в зонах дифференциации и морфологические параметры клеток, продуцируемых камбием; определяли на отдельных этапах формирования древесины годичных колец активность камбия, накопление биомассы в стенках трахеид и их связь с фотосинтетической продуктивностью кроны и затратами на стволовое дыхание. Оказалось, что деление клеток камбия в сторону ксилемы или флоэмы зависит от сочетания температуры и осадков в отдельные периоды сезона, а также от реакции фотосинтеза и дыхания на эти факторы. Накопление биомассы имело бимодальный характер с максимумами в июне (развитие ранней древесины) и преимущественно в августе (развитие толстостенных поздних трахеид). Это соответствовало оптимальному сочетанию температуры и влажности воздуха, обеспечивающему достаточный приток ассимилятов и их низкий расход на дыхание. Мы также показали, что камбиальная активность и накопление биомассы в стенках клеток годичных колец древесины зависят от кумулятивного влияния температуры и осадков на фотосинтез и дыхание ствола в ходе вегетационного периода. Варьирование внешних факторов изменяет баланс между поступлением фотоассимилятов и их утилизацией. В результате фотоассимиляты используются не только для синтеза биомассы клеточных стенок, но и частично превращаются в запасные вещества, в частности, в крахмал. Наше исследование расширяет представления о процессах развития растения, которые приводят к формированию древесины под воздействием внешних факторов.

Ключевые слова: Pinus sylvestris L., активность камбия, биомасса, фотосинтез, дыхание, температура, осадки

DOI: 10.31857/S0475145023050038, **EDN:** KABNSZ

ВВЕДЕНИЕ

Продуктивность древесных растений, их рост и накопление биомассы годичных колец зависят от углеродного баланса продуктов фотосинтеза и их затрат на дыхание, связанных как с ростом новообразованных, так и поддержанием живых органов и тканей в стебле. Было изучено влияние температурного и водного стресса на фотосинтез и дыхание растущих деревьев (Gordon, Larson, 1968; Загирова, Кузин, 1998; Болондинский, Кайбияйнен, 2003; Deslauriers, Morin, 2005; Gruber et al., 2009; Begum et al., 2013; Deslauriers et al., 2014; Суворова, 2009; Alam et al., 2017; Chan et al., 2018). Следующие признаки были использованы для установления связи между продуктивностью роста деревьев и затратами на дыхание за сезон: диаметр ствола дерева, ширина радиального прироста на образцах, извлеченных из ствола дерева (Ryan 1990; Lavigne et al., 2004; Zha et al., 2004; Acosta et al., 2008; Chan et al., 2018), объем живых

клеток заболони (Ryan, Waring, 1992), количество дифференцирующихся клеток ксилемы (Lavigne et al., 2004; Gruber et al., 2009; Zabuga, Zabuga, 2014), массу проростков или вегетативных органов (Забуга, Забуга, 2006; Zabuga, Zabuga, 2014).

У хвойных реальная биомасса содержится в стенках трахеид ранней и поздней древесины, радиальный диаметр и толщина стенок которых различны. Их формирование и развитие в течение вегетационного периода происходят раздельно во времени и пространстве, и каждый из ростовых процессов по-разному реагирует на внешние факторы в соответствии с физиологическим состоянием клеток и биохимическими реакциями в клетках (Antonova, Stasova, 1993; 2015). Очевидно, что потребность в продуктах фотосинтеза (ассимилятах) для создания структуры клеточных стенок и затраты на дыхание (поток CO_2) также должны быть разными. Следует ожидать изменения не только общего дыхания, дыхания роста и дыхания поддержания, но и соотношения между дыханием и фотосинтезом в зависимости от внешних условий и степени развития клеток ксилемы. Понимание клеточных процессов и вклада в них фотосинтеза, контролируемого температурой, необходимо для лучшего понимания механизмов роста деревьев (Ryan, 2011).

Цена стволового дыхания может также зависеть от объема живых клеток флоэмы как транспортной сети для доставки углеводов из фотосинтезирующих и/или запасающих тканей в зоны активного роста и метаболизма (Savage et al., 2016). У европейской ели из северной Швеции 75 и 80% объема живых клеток в стеблях находится во флоэме (Stockfors, Linder, 1998). В стволах 200-летних деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в России (60° с.ш., 89° в.д.), количество живых клеток в лубе составляло 55–69% и зависело от условий вегетационного периода и скорости роста по диаметру (Астраханцева, Антонова, 2011).

Отложение биомассы в стенках трахеид ранней и поздней древесины при формировании годичных колец в стволах сосны обыкновенной в Восточной Сибири и связь этих процессов с фотосинтетической продуктивностью кроны и дыханием ствола в зависимости от температуры воздуха и осадков изучались для погодных условий в 1999 г. (Суворова и др., 2015). Климатические условия региона очень контрастны. Летом, когда протекают основные ростовые процессы, осадки и температура могут сильно различаться в отдельные периоды вегетационного сезона. По сравнению с 1999 г., в сезоне 2001 г. в июне были очень высокие температуры, а в июле выпало необычно много осадков. Для лучшего понимания взаимосвязи между камбиальной активностью, накоплением биомассы в клетках ксилемы, фотосинтезом и дыханием важно определить динамику этих процессов в течение вегетационного периода при различных погодных условиях.

Целью исследования было: 1) оценить активность камбия и депонирование биомассы в стволах *Pinus sylvestris* L. и взаимосвязь этих процессов с фотосинтетической активностью кроны и дыханием ствола в отдельные сезонные периоды 2001 г.; 2) сравнить камбиальную активность и накопление биомассы в контрастных летне-погодных условиях 1999 и 2001 гг. и проанализировать зависимость процессов от активности фотосинтеза и стволового дыхания при формировании годичных колец в эти сезоны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Формирование годичных колец наблюдали у 25-летних деревьев *Pinus sylvestris* L., произрастающих в искусственном насаждении на экспериментальной территории Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (СИФИБР СО РАН), расположенной в 80 км от юго-западного побережья оз. Байкал (Россия).

Из стволов 10–12 сосен в сезоны 1999 и 2001 гг. специальным пробойником извлекали керны (диаметром 0.8 см) каждые 8–11 дней на высоте около 1.3 м над землей, избегая кольцевания ствола. Отмершую наружную кору удаляли перед отбором проб. Образцы содержали все слои сформировавшейся флоэмы и не менее 2–3 сформировавшихся слоев ксилемы. На место отбора проб сразу наносили масляную краску, защищающую дерево от контакта с кислородом воздуха и вредителями.

Количество клеток в 4–5 радиальных рядах годичных колец древесины двух предыдущих сезонов подсчитывали на срезах кернов, окрашенных 0.05% водным раствором крезил-виолета (Антонова, Шебеко, 1981). Для дальнейших наблюдений использовали десять деревьев, у которых количество клеток в радиальных рядах описывалось кривой Гаусса. Такой подход к выбору деревьев минимизирует стандартные отклонения, поскольку выбранные деревья одинаково реагируют на внешние воздействия. Этот метод отбора деревьев и отбора проб использовался ранее (Antonova, Stasova, 1993; 1997).

На двух поперечных срезах каждого керна подсчитывали количество клеток флоэмы и ксилемы в зонах роста клеток расширением, вторичного утолщения стенки и в сформированных слоях ксилемы. Все клетки, имеющие примерно одинаковые малые радиальные размеры, оценивались как клетки камбиальной зоны. Начало видимого

увеличения диаметра клеток принимали за начало радиального расширения клеток. Завершение роста радиального диаметра и начало формирования вторичной клеточной стенки определяли по появлению границ ямок и закруглению углов клеток (Murmanis, Sachs, 1969). Окончание зоны созревания определяли по отсутствию видимых следов цитоплазмы в просветах трахеид. Все измерения проводились на 8–10 радиальных рядах (по 3–4 ряда каждого керна) трахеид с большим радиальным диаметром, поскольку они отражают реальные ростовые процессы. Это важно, поскольку трахеиды (веретеновидные клетки) проникают между концами других клеток при их интрузивном росте, и на поперечных срезах могут присутствовать клетки с узкими радиальными диаметрами.

На срезах подсчитывали клетки в камбиальной зоне, новообразованной флоэме и ксилеме в зонах роста расширением, вторичного утолщения стенки и зонах зрелой ксилемы. Полученные данные использовали для оценки количества начальных делений клеток камбием в сторону ксилемы или флоэмы и на этой основе активности камбия в каждый период по методу (Mahmood, 1971). Согласно этому методу, одно деление инициальной клетки камбия дает две материнские клетки ксилемы, которые, в свою очередь, дают четыре клетки ксилемной ткани. Напротив, одно деление инициали камбия в сторону флоэмы дает две клетки флоэмы. Количество клеток в радиальных рядах подсчитывали с помощью светового микроскопа при увеличении в 100 раз.

На каждой стадии дифференциации измеряли радиальные и тангентальные размеры трахеид и их люменов с помощью окуляр-микрометра при 950-кратном увеличении. Число измерений было 70–80 (десять деревьев, по два среза каждой сердцевины и 3–4 ряда трахеид). Радиальные и тангенциальные размеры трахеид в зоне вторичного утолщения использовали для расчета площади поперечного сечения стенок клеток. Площади принимали за показатель накопленной в стенках клеток биомассы. Этот показатель использовался в наших предыдущих исследованиях (Antonova, Stasova, 1993; 1997) для оценки биомассы, отложенной в клеточных стенках древесины годичных колец. Разница площадей поперечного сечения клеточных стенок между последующим и наблюдаемым периодами представляет собой биомассу, накопленную за отдельный период вегетации.

Поглощение углекислого газа кронами деревьев и дыхание стволов измеряли на 10-летних соснах, растущих в древостое, расположенном близко к указанному выше. Поглощение CO_2 2х-летними побегами регистрировали каждый дневной час в течение 3–4 дней каждую неделю. Данные суммировались: 1) по дням каждого периода, 2) по периодам.

Дыхание ствола дерева регистрировали на высоте 1.3 м в течение суток многоканальным прибором, смонтированным на базе инфракрасного газоанализатора “Инфралит-4” (Щербатюк, 1990). Данные, полученные за каждый час, суммировались: 1) за дневное и ночное время каждого периода, 2) за сутки каждого периода, 3) за период. Данные по дыханию нормализовали к 10°C. Температурный коэффициент дыхания (Q_{10}) измеряли в середине октября, когда все ростовые процессы в дереве завершились.

Температура воздуха и осадки регистрировались каждый час, а затем рассчитывалась как средняя за сутки и за период. Связь составляющих продукционных процессов (накопление биомассы, фотосинтез, дыхание) с погодными условиями каждого сезонного периода рассчитывали с помощью программы MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Камбиальная активность и погодные условия

Вегетационные периоды 1999 и 2001 гг. различались по температуре воздуха и осадкам по летним погодным условиям. В 2001 г. высокая температура воздуха наблюдалась в июне (дневная температура до 30°C) и низкая – в июле. В июне 2001 г. среднемесячная температура воздуха в июне была на 4°C выше, а в июле менее чем на 1.5°C ниже по сравнению с июлем 1999 г. В 1999 и 2001 гг. количество осадков в июне составило 129 мм и 51 мм, в июле – 139 и 246.3 мм, в августе – 29.3 и 80.7 мм соответственно. Средние значения температуры и осадков в отдельные периоды 1999 (а) и 2001 (б) лет представлены на рис. 1.

Камбиальная активность, определенная по количеству делений камбиальных инициалей в сторону ксилемы и/или флоэмы, и накопление биомассы, рассчитанное по приросту площади поперечного сечения клеточной стенки, в 2001 г. представлены на рис. 2.

На рис. 2 и последующих рисунках показана продукция клеток ксилемы и флоэмы камбием в первые дни июня. Однако очевидно, что реактивация камбия происходила в первой-второй декаде мая, когда температура воздуха колебалась от 8 до 14°C. Для сосны обыкновенной дневных температур выше порога 5°C достаточно, чтобы инициировать камбиальную активность (Seo et al., 2008). У хвойных, таких как *Larix decidua*, *P. cembra* и *P. abies*, камбиальная активность и дифференциация ксилемы происходят выше порога среднесуточной температуры, который колебался от 5.6 до

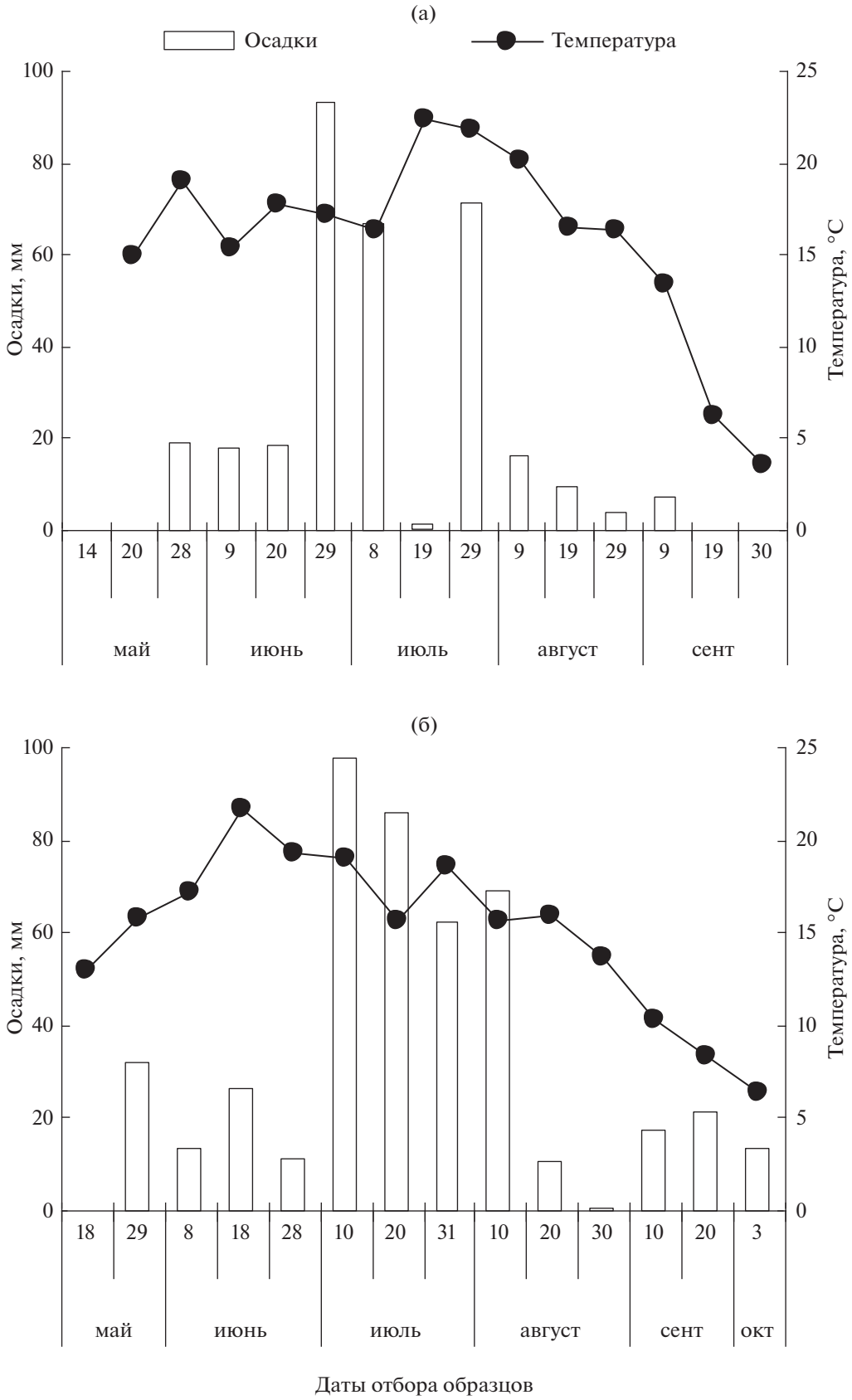

Рис. 1. Средние значения температуры и сумма осадков в отдельные периоды 1999 (а) и 2001 (б) гг.

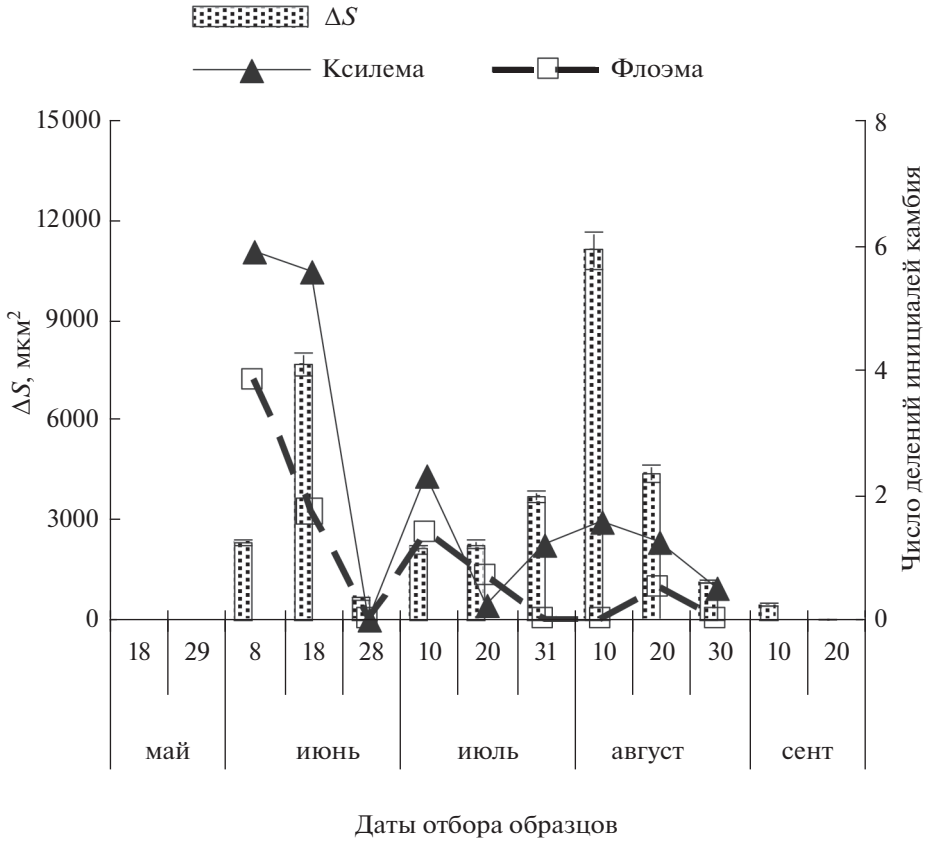

Рис. 2. Камбиальная активность, как число делений инициальных клеток камбия в сторону ксилемы и/или флоэмы, и прирост площади поперечного сечения клеточной стенки (ΔS, мкм^2) в отдельные периоды 2001 г.

8.5°C (Rossi et al., 2007, 2008). Пороговые температуры различаются для разных видов, даже если деревья растут в одинаковых климатических условиях (Begum et al., 2013). По нашим наблюдениям (Antonova, Stasova, 1993; 2015) оптимальная дневная температура для деления камбиальных клеток в стволе сосны обыкновенной составляет 18–20°C.

Температура воздуха (17–18°C) в начале июня 2001 г. и достаточное накопление влаги в почве в зимне-весенний период стимулировали деление камбиальных инициалей как в сторону ксилемы, так и в сторону флоэмы (рис. 2). Повышение среднесуточной температуры воздуха до T = 21.7°C и дневной температуры до 30°C во второй декаде июня (рис. 1) провоцировало резкое снижение активности камбия (рис. 2). Повышенная температура воздуха особенно негативно влияет на образование клеток флоэмы. Температура воздуха выше 15°C угнетает деление клеток камбия в сторону флоэмы (Antonova, Stasova, 2015). Повышение максимальной суточной температуры до 27–29°C и значительное уменьшение количества осадков в последней декаде июня резко снижали продукцию камбием клеток флоэмы и ксилемы (рис. 2). Обильные осадки в начале июля (рис. 1) стимулировали деление инициалей камбия в сторону флоэмы. Последние производные флоэмы, продуцируемые камбием, появились в середине августа.

Деление камбия в сторону ксилемы особенно активно происходило в начале июня, в течение всего июля и в начале августа 2001 г., тогда как в 1999 г. это явление происходило только в июне и августе (рис. 2). Высокая активность камбия в начале июня 2001 г. была обусловлена умеренной температурой воздуха и достаточной влажностью почвы. В начале июля активность камбия возросла в результате обильных осадков и дневной температуры воздуха, не превышающей 21–22°C (рис. 1). Это находится в диапазоне оптимальном для транспорта веществ через плазмалемму (20–25°C) (Carr, 1976; Gamalei et al., 1996). Сильные осадки до и после конца июля–начала августа 2001 г. в сочетании с оптимальной температурой воздуха способствовали образованию клеток ксилемы в этот период.

Влияние температуры на ростовые процессы

Деление камбиальных инициалей в сторону ксилемы объясняется специфичным сочетанием факторов в каждой 8–11-дневной части вегетационного периода. В течение всего вегетационного периода 2001 г. продукция клеток ксилемы имела слабую положительную связь с температурой воздуха ($R^2 = 0.25$, $P < 0.05$), тогда как в июле и августе связь была сильной ($R^2 = 0.84$, $P < 0.001$). В июле это может быть обусловлено обильными осадками, а в августе – низкими температурами. У пихты бальзамической в Канаде (Квебек) влияние температуры воздуха на образование трахеид было отмечено во время развития ранней древесины (с конца мая до середины июля) (Deslauriers, Morin, 2005).

В отличие от ксилемы флоэма имела отрицательную корреляцию с температурой воздуха. В засушливый 1999 г. температура воздуха отрицательно коррелировала ($R^2 = 0.48$ при $P < 0.05$) с делением камбиальных инициалей в сторону флоэмы (Суворова и др., 2015). В 2001 г., напротив, наблюдали увеличение числа клеток флоэмы, особенно в июле. Как отмечалось (Gričar, Čufar, 2008; Fajstavr et al., 2020), формирование флоэмы контролируется скорее эндогенными причинами, чем факторами окружающей среды. По данным Fajstavr et al. (2020), ткань флоэмы менее чувствительна к экзогенным факторам. То же было отмечено (Miller et al., 2020) при изучении сезонной динамики формирования ксилемы и флоэмы ели европейской по градиенту высот. У сосны обыкновенной формирование флоэмы начинается при более низкой температуре воздуха по сравнению с клетками ксилемы (Астраханцева, Антонова, 2011; Swidrak et al., 2014).

Дневные и ночные температуры воздуха в каждый из периодов вегетации по-разному влияли на деление камбия в сторону ксилемы и/или флоэмы. В ночное время в июне камбиальные клетки делились преимущественно в сторону флоэмы ($R^2 = 0.37$, $P < 0.05$), а продукция клеток ксилемы практически отсутствовала ($R^2 = 0.015$, $P < 0.05$). В июле основным регулятором деления камбиальных клеток на стороне ксилемы была дневная температура воздуха ($R^2 = 0.91$ против $R^2 = 0.64$ при образовании клеток флоэмы). В августе дневные и особенно ночные температуры положительно влияли на продукцию клеток ксилемы. Очевидно, эти различия коррелируют с изменениями содержания воды, запасенной в тканях деревьев, и зависят, в свою очередь, от температуры воздуха, транспирации, влажности почвы (Кайбияйнен и др., 1981; Schulze et al., 1985; Oberhuber et al., 2015), т.е. от градиента водного потенциала в тканях древесины.

Изучение почасового радиального роста ствола семи видов деревьев умеренного пояса показало, что деревья растут в основном ночью, а реакция роста на водный потенциал почвы сильно зависит от времени суток (Zweifel et al., 2021). Наши наблюдения за суточным ростом клеток показали, что интенсивный рост трахеид сосны растяжением происходит в любое время суток и зависит от температурного режима как дня, так и ночи, а также водообеспеченности тканей ствола (Antonova et al., 1995).

Влияние водного режима на ростовые процессы

Градиент водного потенциала в тканях дерева имеет решающее значение для деления клеток камбия и особенно для камбиальных производных ксилемы путем растяжения (Nonami, Bouer, 1990; Cosgrove, 1997). В условиях 2001 г. деление клеток камбия продолжалось до середины августа (рис. 2). Клетки, образованные камбием в мае и июне, формируют вторичные клеточные стенки в июле и включаются в ранний слой ксилемы. За это время завершается, как правило, формирование раннего слоя ксилемы (Antonova, Stasova, 1993; 2015). Трахеиды, продуцируемые камбием в июле, развиваются далее как трахеиды поздней древесины. В Восточной Сибири, особенно в засушливые годы, деятельность камбия прекращается, как правило, в начале–середине августа.

В августе осадки и благоприятные температуры могут спровоцировать возобновление камбиальной активности и образование клеток с большими радиальными диаметрами. В результате в годичных кольцах древесины появляются ложные годичные кольца. Например, такие раннеподобные трахеиды были отмечены в зоне роста позднего слоя *Pinus pinea* L. (Balzano et al., 2018). В июне 2001 г. осадки оказали положительное влияние на деление камбиальных инициальных клеток в сторону ксилемы ($R^2 = 0.34$, $P < 0.05$). Корреляция была сильнее в июле ($R^2 = 0.45$, $P < 0.05$) и особенно в августе ($R^2 = 0.6$, $P < 0.05$). В последнем случае связь более адекватно описывалась полиномиальным уравнением, согласно которому оптимальными для образования клеток ксилемы являются суточная температура воздуха 14–15°C и осадки 50–60 мм.

Засуха провоцирует изменение гидравлических свойств формируемой древесины и уменьшение прироста годичных колец (McDowell, 2011; Deslauriers et al., 2014). Сильная зависимость радиального прироста деревьев *Pinus sylvestris* от летней засухи отмечена в лесостепных экотонах юга Сибири (Tabakova et al., 2020). Вторичный рост средиземноморских хвойных деревьев (*Pinus*

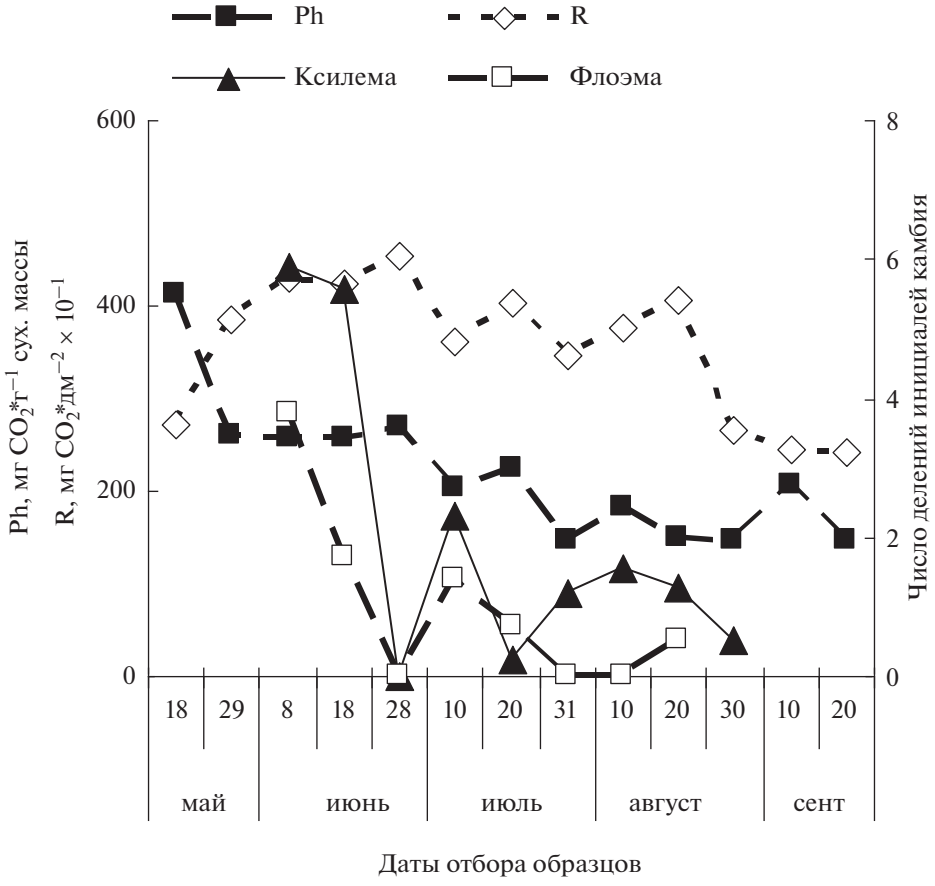

Рис. 3. Камбиальная активность как число делений инициалей камбия в сторону флоэмы и/или ксилемы, фотосинтез (Ph) и общее дыхание (R) в отдельные периоды 2001 г.

pinaster) вдоль градиента континентальной засушливости в основном зависел от наличия воды и объяснял до 64.7% дисперсии роста ранней древесины (Arzac et al., 2018). В засушливых районах, таких как район Средиземноморья, засуха может быть вызвана не только недостатком осадков, но и высокой температурой воздуха. Эти условия вызывают дефицит давления пара (Williams et al., 2012) и, следовательно, снижает водный потенциал. Недостаток влаги изменяет многие физиологические и биохимические процессы в развивающихся растительных клетках и, как следствие, их морфологические параметры. Мета-анализ реакции растений на водный стресс выявил увеличение количества активных форм кислорода (АФК) и изменение содержания ферментативных и неферментативных антиоксидантов (Sun et al., 2020). Водный статус тканей деревьев влияет на лигнификацию трахеид как ранней, так и поздней древесины, а также на структуру лигнина сосны обыкновенной (Antonova et al., 2019).

Камбиальная активность и фотосинтез

Зависимость между фотосинтезом, общим дыханием и продукцией камбием клеток ксилемы и флоэмы в отдельные периоды 2001 г. показана на рис. 3.

Продукция камбием клеток ксилемы имела относительно слабую положительную связь с фотосинтезом в течение всего вегетационного периода ($R^2 = 0.21$, $P < 0.05$). Однако в летние месяцы наблюдалась другая зависимость. В июне и июле она была неявной или отрицательной, а в августе зависимость достоверно возрастала ($R^2 = 0.42$, $P < 0.05$). Очевидно, что корреляция между фотосинтезом и делением камбиальных клеток на ксилему контролируется как внутренними, так и внешними факторами. Отрицательная корреляция, обнаруженная для июня и июля, может быть связана с высокими дневными температурами воздуха, подавляющими фотосинтез. По данным Щербатюка и соавт. (1990), оптимальная температура для видимого фотосинтеза сосны обыкновенной, про-

израстающей в насаждении у озера Байкал, составляет 16°С. В августе, хотя температура воздуха была благоприятна для фотосинтеза, есть еще одна область, требующая ассимилятов. В это время происходит активный синтез веществ во вторичных стенках толстостенных трахеид поздней древесины и, следовательно, наблюдается некоторое напряжение в потреблении фотосинтетатов.

Корреляция между делением клеток камбия в сторону флоэмы и фотосинтезом должна быть положительной, поскольку клетки флоэмы обеспечивают транспорт продуктов фотосинтеза. Однако прямой связи между этими показателями за весь сезон практически не было, хотя наблюдалась значимая нелинейная зависимость ($R^2 = 0.32$, $P < 0.05$). Как упоминалось выше, оптимальная температура для деления камбиальных инициалей в сторону флоэмы составляет 15°С (Antonova, Stasova, 2015). В июне 2001 г., особенно в третьей декаде, связь между фотосинтезом и активностью камбия во флоэме была отрицательной ($R^2 = 0.24$, $P < 0.01$) из-за высокой температуры (рис. 1б). Такая же отрицательная зависимость ($R^2 = 0.48$, $P < 0.05$) наблюдалась и в погодных условиях 1999 г. из-за доступности влаги и особенно температуры. В начале июля 2001 г. обильные осадки и понижение дневных температур воздуха способствовали фотосинтезу и усилению деления камбиальных инициалей в сторону флоэмы (рис. 3). За счет этого увеличивается количество клеток в транспортной сети и, как следствие, усиливается поступление продуктов фотосинтеза. Поэтому деление камбиальных инициалей в сторону флоэмы показало сильную положительную корреляцию с фотосинтезом ($R^2 = 0.96$, $P < 0.001$) в начале июля 2001 г.

Деление клеток и рост растяжением требуют определенного уровня водного потенциала (Nonami, Bouer, 1990; Cosgrove, 1997; Antonova, Stasova 1993; 2015). Недавно было показано прямое влияние водного потенциала на тургорное расширение клеток (Cabon et al., 2020). Наши данные показывают, что зависимость образования клеток ксилемы/флоэмы камбием от фотосинтеза возникает при определенном сочетании температуры и осадков.

Камбиальная активность и дыхание

Дыхательная активность и динамика делений камбиальных клеток в сторону ксилемы и/или флоэмы представлены на рис. 3. В сезоне 2001 г. корреляция между дыханием и камбиальной активностью была отрицательной в июне и июле ($R^2 = 0.48$, $P < 0.05$) и положительной в августе с $R^2 = 0.78$ ($P < 0.001$). У деревьев сосны обыкновенной в бореальных условиях обнаружена положительная линейная зависимость между среднемесячным дыханием ствола дерева в течение вегетационного периода и скоростью роста по диаметру ствола (т.е. образованием и расширением клеток камбия) (Забуга, Забуга, 1985; Загирова, Кузин, 1998; Zha et al., 2004, 2004). Как и в случае фотосинтеза, корреляция между дыханием и активностью камбия варьировала в зависимости от периодов вегетации. Корреляция была отрицательной в июне и июле ($R^2 = 0.48$, $P < 0.05$) и положительной в августе ($R^2 = 0.78$, $P < 0.001$). Очень сильная зависимость между числом живых клеток ксилемы и выделением CO_2 в августе была обнаружена у *Pinus cembra* L. в Центральной части Альп, хотя активность камбия прекратилась (Gruber et al., 2009). В условиях Восточной Сибири (Россия) деление камбия продолжалось до конца августа (рис. 2). В этот период происходит утолщение вторичной стенки поздних трахеид. Синтез компонентов клеточной стенки требует много энергии, особенно трахеид поздней древесины, которые намного толще, чем у клеток ранней древесины. Таким образом, высокий уровень выделения CO_2 в августе (рис. 3) свидетельствует в основном о накоплении биомассы во вторичных стенках поздних трахеид. Затраты дыхания на продукцию клеток ксилемы камбием (и радиальный рост) в это время меньше. Корреляция между дыханием и делением камбиальных клеток в сторону флоэмы в течение вегетации 2001 г. была слабоположительной ($R^2 = 0.16$, $P < 0.05$). Согласно (Ryan, 1990), живые клетки флоэмы *P. contorta* и *P. cembra* составляют лишь 7% всех стволовых клеток и не вносят существенного вклада в выделение CO_2 в течение вегетационного периода. В условиях холодного климата, когда количество клеток флоэмы в годичных кольцах роста увеличивается, как это наблюдается на северных территориях (Stockfors, Linder, 1998; Gričar, Čufar, 2008; Астраханцева, Антонова, 2011), взаимосвязь между дыханием и продукцией камбиальных клеток флоэмы может усиливаться.

Отложение биомассы и фотосинтез

Основная биомасса годичных колец накапливается во вторичных стенках трахеид. Первичные стенки трахеид, образованные камбием, содержат 7–8% всей биомассы, накопленной в годичном слое древесины за вегетационный период (Grozdits, Ifyu, 1984). В условиях Восточной Сибири формирование годичных колец древесины в стволах сосны обыкновенной продолжается с начала/середины мая до конца/середины сентября. Начало и конец образования колец зависят от температуры воздуха. Накопление веществ в стенках трахеид ранней древесины обычно происходит в июне–июле, а в поздней – с конца июля до сере-

дины/конца сентября (Antonova, Stasova, 1993; 1997). Стенки трахеид ранней древесины содержат меньше биомассы, чем поздней, что напрямую зависит от продолжительности развития клеток в зоне вторичного утолщения (Антонова; Стасова, 1992; Antonova, Stasova, 2015).

В 1999 г. годичные кольца в стволах начали формироваться в начале мая, и этот процесс продолжался до середины сентября. В вегетационный период 2001 г. трахеиды ранней древесины (рост и вторичное утолщение стенки) развивались с конца мая до конца июля, а трахеиды поздней древесины – с конца июня до середины сентября. Накопление биомассы, выраженное в приросте площади поперечного сечения стенок трахеид, и изменения фотосинтеза и дыхания в отдельные периоды сезонов 1999 и 2001 гг. представлены на рис. 4.

В 1999 и 2001 гг. динамика накопления биомассы в стенках трахеид годичных слоев древесины в стволах сосны обыкновенной была бимодальной с максимумами в июне и августе (рис. 4), хотя в июле этих сезонов имелись различия по температуре и влажности. (рис. 1). Бимодальная динамика депонирования биомассы наблюдалась в период ежегодного формирования древесины в *Larix sibirica* Ldb. (Antonova, Stasova, 1997) и отмечалось (Qaderi et al., 2019). Это обусловлено различиями во времени развития первичной и вторичной стенок трахеид ранней и поздней древесины при формировании древесины у хвойных и сочетанием внешних факторов в эти периоды (Antonova, Stasova, 2015).

Фотосинтез в июне, июле и августе 2001 г. был в 1.6, 1.5 и 1.1 раза выше, чем в 1999 г. Однако в июне 2001 г. прирост площади клеточной стенки (ΔS) составил только 0.89 от данных 1999 г. В июле площадь клеточных стенок в годичных слоях 2001 г. была в 1.82 раза больше, чем в том же месяце 1999 г. (8110 против 4456 мкм^2). Процессы синтеза при развитии вторичных стенок ранних трахеид протекали более интенсивно в июле 2001 г. из-за увеличения количества осадков и понижения температуры воздуха. В августе 2001 г. выпадение биомассы составило 0.75 по сравнению с 1999 г., из-за разницы в осадках (80.7 и 29.3 мм соответственно).

В 2001 г. корреляция между приростом биомассы и фотосинтезом была отрицательной в июне ($R^2 = 0.38$, $P < 0.05$) и июле ($R^2 = 0.86$, $P < 0.001$) и положительной в августе ($R^2 = 0.93$, $P < 0.001$). В августе-сентябре связь более адекватно описывалась полиномиальной кривой ($R^2 = 0.98$, $P < 0.05$). Это предполагает оптимальный уровень фотосинтеза, за пределами которого его продукты могут быть использованы в каком-либо другом процессе. В 1999 г. корреляция между приростом биомассы и фотосинтезом была положительной в мае–июне ($R^2 = 0.89$, $P < 0.05$) и августе ($R^2 = 0.94$, $P < 0.001$) и отрицательной в июле ($R^2 = 0.12$, $P < 0.05$).

Связь между депонированием биомассы и фотосинтезом в разное время сезона не всегда ясна, хотя очевидно, что синтетические процессы в клетках зависят от субстратов, поступающих в результате фотосинтеза. Это свидетельствует о конкуренции за фотоассимиляты в ростовых процессах в изменяющихся условиях. Следует также иметь в виду, что накопление биомассы зависит от дыхания и его компонентов, энергия которых расходуется на клеточные процессы.

Отложение биомассы и дыхание

Суммарное дыхание, рассчитанное для отдельных периодов вегетационного периода (рис. 4), специфически связано с процессами роста клеток.

В сезоне 1999 г. корреляция между депонированием биомассы и дыханием отличалась от таковой в 2001 г. из-за изменения внешних факторов, в основном осадков (рис. 1а). Она была положительной ($R^2 = 0.25$ при $P < 0.05$) на протяжении всей вегетации, очень высокой в мае–июне ($R^2 = 0.92$, $P < 0.001$), заметно снижалась в июле ($R^2 = 0.38$, $P < 0.05$) и снова повышалась в августе–сентябре ($R^2 = 0.60$, $P < 0.05$). Особенно сильная корреляция между отложением веществ клеточных стенок и дыханием, обнаруженная для мая, предположительно, была связана с благоприятными осадками и температурой воздуха, которые обеспечивали все ростовые процессы продуктами фотосинтеза.

В 2001 г. накопление биомассы во вторичных стенках трахеид слабо положительно коррелировало с дыханием ($R^2 = 0.14$, $P < 0.05$), если рассчитывать на весь вегетационный период. Аналогичная связь наблюдалась в июне ($R^2 = 0.13$, $P < 0.05$), тогда как в июле она усиливалась ($R^2 = 0.66$, $P < 0.05$). Увеличение зависимости в июле вероятно связано с различиями между активностью физиологических процессов и их потребностью в энергии. В июле это необходимо для синтеза веществ вторичных стенок трахеид ранней древесины. Однако, они имеют более тонкую стенку по сравнению с трахеидами поздней древесины. Поэтому повышение дыхания может быть результатом других биохимических процессов. В августе–сентябре, в период вторичного утолщения стенок трахеид поздней древесины, связь между накоплением биомассы и дыханием становится положительной ($R^2 = 0.40$, $P < 0.05$). У сосны обыкновенной южной тайги корреляция между радиальным приростом ствола и GPP несколько ослабевает в конце лета по сравнению с его началом (Chan et al., 2018).

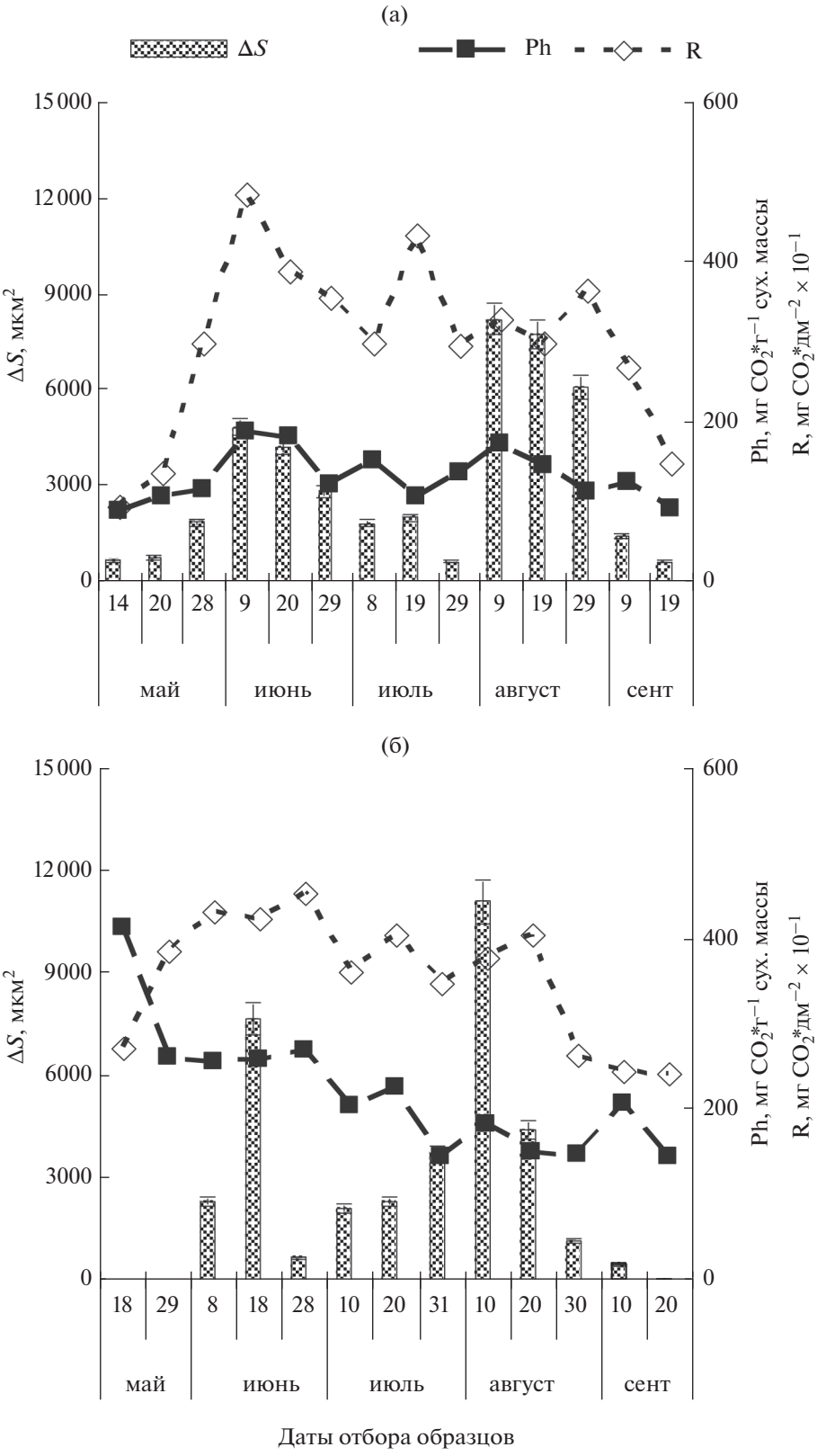

Рис. 4. Накопление биомассы в стенках трахеид (ΔS, мкм^2), фотосинтез (Ph) и общее дыхание (R) в отдельные периоды 1999 (а) и 2001 (б) гг.

Это свидетельствует о том, что другие процессы в дереве, кроме синтеза компонентов стенок, потребляют энергию в этот период времени.

Сравнение данных 1999 и 2001 гг. показало, что общее дыхание в июне 1999 г. было в 0.94 раза меньше, чем в июне 2001 г., а прирост площади вторичной клеточной стенки был больше в 1.12 раза. Продуктивность фотосинтеза в июне 2001 г. была в 1.6 раза выше, чем в 1999 г. В июле 2001 г. дыхание было всего в 1.08 раза выше, чем в 1999 г., тогда как прирост биомассы в 2001 г. был в 1.82 раза выше, чем в 1999 г. В августе 2001 г продуктивность фотосинтеза была выше в 1.46 раза, чем в 1999 г. При этом прирост площади вторичных клеточных стенок был в 1.3 раза больше в 1999 г., чем в августе 2001 г., хотя продуктивность фотосинтеза и дыхание были ниже (0.89 и 0.9 от значений 2001 г. соответственно). Значительно более высокая биомасса, накопленная в стенках клеток в августе 1999 г. по сравнению с 2001 г., показывает, что продукты фотосинтеза расходуются в основном на накопление биомассы. Снижение депонирования биомассы в августе 2001 г. произошло, вероятно, из-за обильных осадков (рис. 1) и низкой активности биохимических процессов в этих условиях. По-видимому, дыхание роста и поддержания также изменяются при изменении внешних факторов в эти месяцы, что должно влиять на депонирование биомассы.

Полученные данные указывают, что депонирование биомассы в клетках годичных колец в течение сезона зависит от колебаний фотосинтеза (Ph) и дыхания (R), а их соотношение зависит от температуры и влагообеспеченности. Изменение отношения Ph/R в зависимости от температуры показано на рис. 5.

В начале сезонного роста высокое значение отношения Ph/R при относительно низкой температуре указывает на значительный избыток продуктов фотосинтеза по сравнению с затратами на дыхание (рис. 5). Повышение температуры воздуха уменьшало соотношение, т.е. потребление ассимилятов на дыхание превышало их поступление от фотосинтеза. В начале июня 1999 г. понижение температуры воздуха, наоборот, усилило поступление фотоассимилятов и относительно уменьшило их потребление ростовыми процессами. В результате накопление биомассы в клеточных стенках увеличивалось (рис. 4а). В вегетационный период 2001 г. влияние температуры воздуха на Ph/R было слабо выражено из-за осадков в июле, в отличие от всего остального сезона, за исключением сентября (рис. 5б). Связь между депонированием биомассы, субстраты для которой поступают в результате фотосинтеза, и затратами на дыхание, энергетическим показателем этого процесса, также может быть выражена отношением CO_2, поглощенного при фотосинтезе, к CO_2, выделившемуся при дыхании. Изменения соотношения фотосинтез/дыхание (Ph/R) и биомассы в клеточных стенках за сезоны 1999 и 2001 гг. представлены на рис. 6.

Среднемесячные значения Ph/R в 2001 г. были выше, чем в 1999 г. (0.60, 0.51 и 0.46 для июня, июля и августа соответственно). Отношение прироста биомассы в 2001/1999 гг. в эти месяцы составило 0.89, 1.82 и 0.75 соответственно. Это указывает, что накопление биомассы в стенках клеток не всегда зависит от Ph/R (рис. 6б) и что в деревьях существуют другие процессы, влияющие на стволовое дыхание и утилизацию фотоассимилятов. Максимальное отложение биомассы проходило в августе обоих сезонов, когда завершались некоторые ростовые процессы в дереве, и основным субстрат-зависимым процессом было накопление веществ во вторичных стенках трахеид поздней древесины. Неожиданно высокое отношение Ph/R в июле 1999 г. и довольно высокий уровень в 2001 г. при отсутствии значительных затрат на синтез биомассы свидетельствуют о других физиологических процессах, в которых используются фотоассимиляты. Увеличение Ph/R отмечалось также в начале сентября 2001 г., когда завершались все ростовые процессы у деревьев.

Одним из процессов может быть синтез/распад крахмала. Изменения запасенных крахмальных гранул и капель липидов до реактивации камбия и во время формирования клеток ксилемы, а также увеличение содержания крахмала в конце вегетационного периода отмечались (Sauter, van Cleve, 1994; Судачкова и др.; Oribe et al., 2003; Hoch, Körner, 2003; Begum et al., 2010, 2013).

Стратегия развития тропических деревьев в отношении накопления крахмала и липидов была подробно изучена (Herrera-Ramirez et al., 2021). Мы наблюдали изменения содержания крахмала во флоэме (клетки лучей и осевой паренхимы) и ксилеме (клетки лучей и смоляных ходов). Крахмал, ранее накопленный в клетках ксилемы за счет активации фотосинтеза с началом вегетационного периода, распался к концу мая–началу июня. Крахмальные гранулы в клетках ксилемы вновь могут появиться в середине–конце августа, когда фотоассимиляты используются не только для вторичного утолщения трахеид поздней древесины, но и для синтеза крахмала (и липидов) в качестве запаса углерода. Крахмал в структурных компонентах флоэмы более подвижен. Динамика содержания крахмала (в баллах) в клетках лучей и осевой паренхимы флоэмы в сезоны 1999 и 2001 гг. представлена на рис. 7.

Исчезновение крахмала в лучах и осевой паренхиме флоэмы в июле 1999 г. (рис. 7а) и одно-

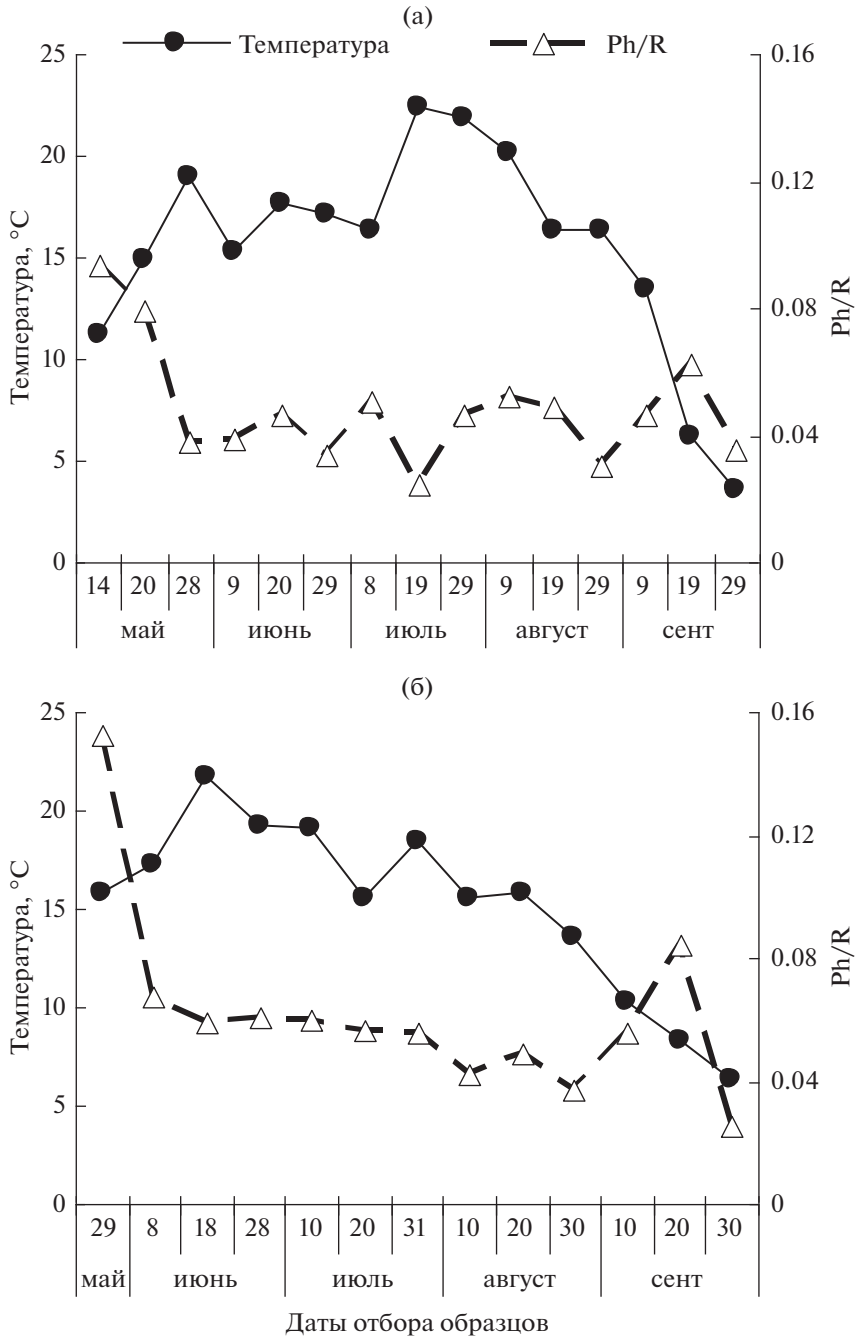

Рис. 5. Изменения температуры (средней за период) и отношения фотосинтез/дыхание (Ph/R) в отдельные периоды 1999 (а) и 2001 (б) гг.

временное необычное усиление общего дыхания (рис. 4а) могут свидетельствовать об окислении крахмала, отложившегося в клетках лучей флоэмы. В течение вегетационного периода 2001 г. содержание крахмала во флоэме менялось в зависимости от погодных условий (рис. 7б). К началу июля наблюдалось исчезновение крахмальных зерен в лучевых клетках и увеличение в осевых клетках паренхимы. Значительные осадки в июле усилили фотосинтез. Содержание крахмала и размер их зерен в клетках луба сначала снижались, а затем к августу неуклонно возрастали. В августе 2001 г. усилилось дыхание, уменьшилось отложение биомассы в клеточных стенках ксилемы

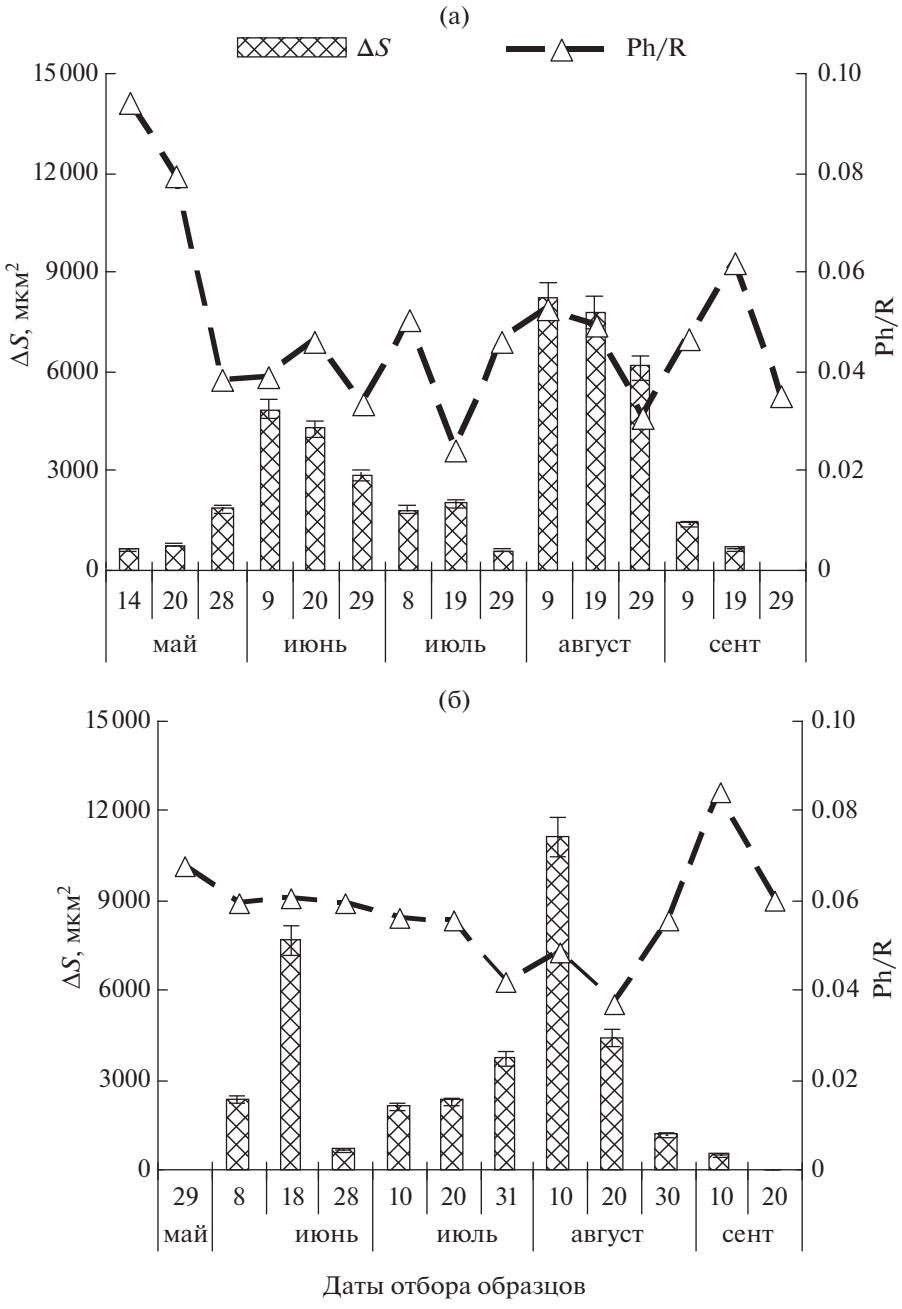

Рис. 6. Отношение фотосинтез/дыхание (Ph/R) и прирост площади поперечного сечения стенок трахеид (ΔS, мкм^2) в отдельные периоды 1999 (а) и 2001 (б) лет.

(рис. 4б), и избыток фотоассимилятов отложился в виде крахмала как в клетках флоэмы (рис. 7б), так и в лучах ксилемы.

Таким образом, внешние факторы регулируют баланс между поступлением фотоассимилятов и расходом энергии на физиологические и биохимические процессы. Это, в свою очередь, влияет на накопление биомассы в клеточных стенках ксилемы сосны и запасание углерода как источника энергии для ростовых процессов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые изучена продукция клеток ксилемы и флоэмы камбием и накопление биомассы в стенках клеток ксилемы, продуктивность фотосинтеза и стволового дыхания у деревьев сосны обык-

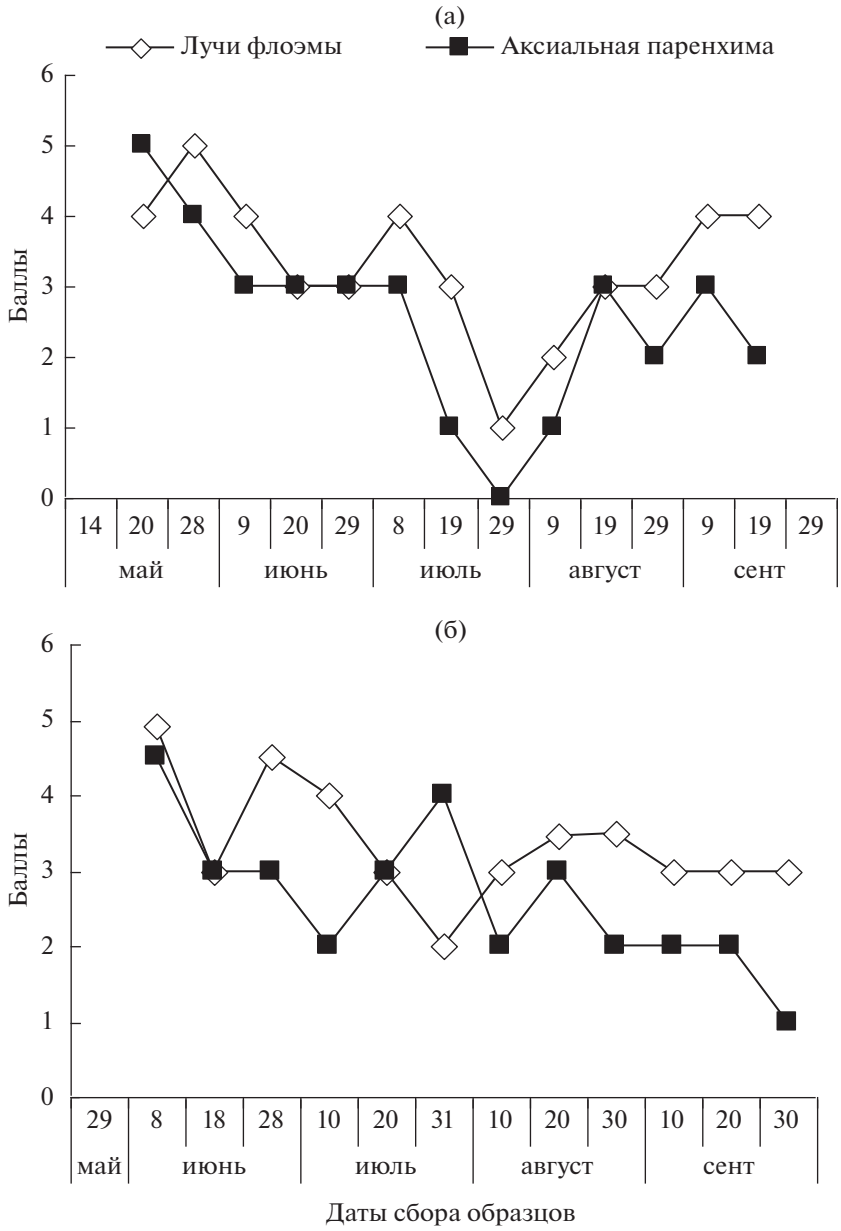

Рис. 7. Содержание крахмала (баллы) в лучах и осевой паренхиме флоэмы в 1999 (а) и 2001 (б) гг.

новенной, произрастающих в Восточной Сибири (Россия) в отдельные периоды двух сезонов с контрастными летне-погодными условиями. Деятельность камбия, продуцирующего клетки ксилемы и флоэмы, зависела от температуры и осадков, но прежде всего от их совместного действия на фотосинтез и дыхание в течение всего сезона. Изменения внешних факторов одновременно модулируют фотосинтез и дыхание, что, в свою очередь, влияет на деятельность камбия и развитие его производных. Накопление биомассы в стенках клеток развивающейся ксилеме стволов сосны обыкновенной проходило в мае–июне и, главным образом, в августе при развитии толстостенных трахеид поздней древесины. Каждый из этих временных интервалов характеризовался оптимальными температурами как для фотосинтеза, так и для дыхания, что положительно сказывалось на отложении биомассы в клеточных стенках. Модификация внешних факторов изменяет баланс между поступлением ассимилятов и их расходом на энергетические затраты, что, в свою очередь, влияет на использование продуктов фотосинтеза для накопления биомассы в клеточных

стенках деревьев сосны обыкновенной. Снижение потребности в фотоассимилятах для биосинтеза структурных компонентов стенок трахеид приводит к их избытку, который запасается в виде крахмала как источник энергии для ростовых процессов. Наши данные убедительно показали, что накопление биомассы в стенках трахеид годичных колец сосны контролируется сочетанием температуры воздуха и осадков, влияющих как на фотосинтез, так и на дыхание. Такой подход к оценке влияния внешних факторов на фотосинтез и дыхание позволяет лучше понимать ростовые процессы в дереве и развитие клеток ксилемы в фазах дифференциации.

Очевидно, что такие компоненты дыхания, как дыхание роста и дыхание поддержания, изменяются в зависимости от температуры воздуха и влагообеспеченности и, в свою очередь, влияют на депонирование биомассы в стенках трахеид.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана Грантом № 30.24-2013 комплексного проекта “Живая природа” (№ 01201354989 о государственной регистрации) Программ фундаментальных исследований Президиума РАН и выполнена частично по Проекту фундаментальных исследований (№ 0356-2019-0025) СО РАН.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данном исследовании люди и животные в качестве объектов не использовались.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ВКЛАД АВТОРОВ

Г.Ф. Антонова (концепция, анализ/интерпретация данных, написание рукописи, рисунки), В.В. Стасова (морфометрический анализ), Г.Г. Суворова (замысел, проведение эксперимента, сбор данных), В.А. Осколков (сбор данных). Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование крезилового фиолетового для изучения формирования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.

Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Развитие годичного яруса в стволовой древесине *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* L. // Лесоведение. 1992. № 5. С. 19–27.

Астраханцева Н.В., Антонова Г.Ф. Морфологические изменения в структуре ксилемы и флоэмы в стволах деревьев сосны обыкновенной разной скорости роста // Материалы: Международной конференции “Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors” June 20–24, 2011. Институт леса Карельского научного центра. Петрозаводск, 2011. С. 16–21.

Болондинский В.К., Кайбиянен Л.К. Динамика фотосинтеза в сосновых насаждениях // Физиология растений. 2003. № 50. С. 105–114.

Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Взаимосвязь дыхания и радиального роста ствола у сосны обыкновенной // Физиология растений. 1985. № 32. С. 718.

Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Дыхание растущих побегов сосны обыкновенной // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 1. С. 68–74.

Загирова С.В., Кузин С.Н. Камбиальная активность и CO_2-обмен в стволе *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 735–740.

Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Титов П.В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981. № 2. С. 27–34.

Щербатюк А.С. Многоканальные установки с CO2-газоанализаторами для лабораторных и полевых исследований // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 38–54.

Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Русакова Л.В. Эколого-физиологические особенности газообмена у хвойных // Лесоведение. 1990. № 4. С. 3–10.

Судачкова Н.Е., Милютина И.Л., Семенова Г.П. Определение аккумулирующих функций внутренней коры и древесины лиственницы Гмелина (Pinaceae) при воздействии низкотемпературных и гипоксических стрессов в ризосфере // Ботанический журнал. 2001. Т. 6. № 1. С. 89–97.

Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири // Новосибирск: “GEO” “ГЕО”, 2009. 192 с.

Суворова Г.Г., Осколков В.А., Стасова В.В., Антонова Г.Ф. Соотношение ростовой активности, затрат дыхания и фотосинтетической эффективности кроны сосны обыкновенной // Известия Иркутского государственного университета. 2015. Серия “Биология. Экология” № 11. С. 2–12.

Alam S.A., Huang J.-G., Start K.J. et al. Photosynthetic Productivity on the Radial Growth of White Spruce in Western Canada // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 1915. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01915

Acosta M., Pavelka M., Pokorny R. et al. Seasonal Variation in CO_2 Efflux of Stems and Branches of Norway Spruce Trees // Annals of Botany. 2008. V. 101. P. 469–477. https://doi.org/10.1093/aob/mcm304

Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems // Trees. 1993. V. 7. P. 214–219. https://doi.org/10.1007/BF00202076

Antonova G.F., Cherkashin V.P., Stasova V.V., Varaksina T.V. Daily dynamics in xylem cell Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1995. V. 10. P. 24–30. https://doi.org/10.1007/bf00197776

Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stem // Trees. 1997. V. 11. P. 462–468. https://doi.org/10.1007/PL00009687

Antonova G.F., Varaksina T.N., Zheleznichenko T.V., Bazhenov A.V. Changes in lignin structure during earlywood and latewood formation in Scots pine stems // Wood Science and Technology. 2019. V. 53. P. 927–952. https://doi.org/10.1007/s00226-019-01108-w

Antonova G.F., Stasova V.V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameter and wall thickness of Scots pine tracheids // Siberian J. Forest Science. 2015. № 2. P. 33–40.

Arzac A., Rozas V., Rozenberg P., Olano J.M. Water availability controls Pinus pinaster xylem growth and density: A multiproxy approach along its environmental range // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 250–251. P. 171–180. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.257

Balzano A., Čufar K., Battipaglia G. et al. Xylogenesis reveals the genesis and ecological signal of IADFs in *Pinus pinea* L. and *Arbutus unedo* L. // Ann Bot. 2018. V. 121. P. 231–1242. https://doi.org/10.1093/aob/mcy008

Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. Changes in the localization and levels of starch and lipids in cambium and phloem during cambial reactivation by artificial heating of main stems of Cryptomeria japonica trees // Ann Bot. 2010. V. 106. P. 885–895. https://doi.org/10.1093/aob/mcq185

Begum S., Nakaba S., Yamagishi Y., Oribe Y., Funada R. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees // Physiol Plantarum. 2013. V. 147. P. 46–54. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x

Cabon A., Fernández-de-Uña L., Gea-Izquierdo G. Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge // New Phytol. 2020. V. 225. P. 209–221. https://doi.org/10.1111/nph.16146

Carr D.J. Plasmodesmata in growth and development // In: *Gunning BES, Robards AW* (Eds.). Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata. Berlin, Springer. 1976 P. 243–290.

Chan T., Berninger F., Kolari P., Nikinmaa E., Hölttä T. Linking stem growth respiration to the seasonal course of stem growth and GPP of Scots pine // Tree Physiol. 2018. V. 38. № 9. P. 1356–1370. https://doi.org/10.1093/treephys/tpy040

Cosgrove D.J. Relaxation in a high-stress environment: the molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement // Plant Cell. 1997. V. 9. P. 1031–1041.

Denne M. Xylem development in conifers. // In: Proceed of symposium "Physiology of tree crops", 25–26 March 1969. Bristol, L, NY Acad. Press. 1970. P 83–97.

Deslauriers A., Morin H. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables // Trees. 2005. V. 19. P. 402–408. https://doi.org/10.1007/s00468-004-0398-8

Deslauriers A., Beaulieu M., Balducci L. et al. Impact of warming and drought on carbon balance related to wood formation in black spruce // Ann Bot. 2014. V. 114. P. 335–345. https://doi.org/10.1093/aob/mcu111

Fajstavr M., Giagli K., Vavrčík H. et al. The cambial response of Scots pine trees to girdling and water stress // IAWA J. 2020. V. 51. № 4. P. 1–27. https://doi.org/10.14214/sf.1760

Gamalei Yu.V., Pakhomova M.V., Syutkina A.V. Regulation of assimilate translocation by plasmodesmata: effect of temperature and water stress // In: Lucas W., Zichron-Yakov (Eds), Basic and applied research in plasmodesmatal biology. Israel. 1996. P. 132–134.

Gordon J.C., Larson P.R. Seasonal Course of Photosynthesis, Respiration, and Distribution of ^{14}C in Young Pinus resinosa Trees as Related to Wood Formation // Plant Physiol. 1968. V. 43. P. 1617–1624.

Gričar J., Čufar K. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought // Russ. J. Plant. Physiol. 2008. V. 55. P. 538–543. https://doi.org/10.1134/S102144370804016X

Grozdits G.A., Ifju G. Differentiation of tracheid in developing secondary xylem of *Tsuga canadensis* (L.) Carr. Changes in morphology and cell wall structure // Wood Fiber Sci. 1984. V. 16. P. 20–36.

Gruber A.J., Wieser G., Oberhuber W. Intra-annual dynamics of stem CO_2 efflux in relation to cambial activity and xylem development in *Pinus cembra* // Tree Physiology. 2009. V. 29. № 5. P. 641–649. https://doi.org/10.1093/treephys/tpp001

Herrera-Ramïrez D., Sierra C.A., Römermann C. et al. Starch and lipid storage strategies in tropical trees relate to growth and mortality // New Phytologist. 2021. V. 230. P. 139–154 https://doi.org/10.1111/nph.17239

Hoch G., Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison // Oecologia. 2003. V. 135. P. 10–21. https://doi.org/10.1007/s00442-002-1154-7

Lavigne M.B., Little C.H.A., Ridin R.T. Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration // New Phytol. 2004. V. 162. P. 81–93. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01004.x

Mahmood A. Number of initial division as a measure of activity in the early cambial growth in *Pinus*. // Pak. J. For. 1971. V. 21. № 1. P. 27–42.

Maier C.A., Zarnoch S.J., Dougherty P.M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation // Tree Physiol. 1998. V. 18. P. 11–20. https://doi.org/10.1093/treephys/18.1.11

Mäkelä A., Valentine H.T. The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development //

Tree Physiol. 2001. V. 21. № 14. P. 1015–1030. https://www.researchgate.net/publication/11786808

Miller T.W., Stangler D.F., Larysch E. et al. Plasticity of seasonal xylem and phloem production of Norway spruce along an elevational gradient // Trees. 2020. V. 24. P. 43–52. https://doi.org/10.1007/s00468-020-01997-6

McDowell N.G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality // Plant Physiol. 2011. V. 155. P. 1051–1059. https://doi.org/10.1104/pp.110.170704

Murmanis L., Sachs J.B. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobes* L. // Wood Sci. Technol. 1969. V. 3. P. 177–193.

Nonami H., Boyer J.S. Primary events regulating stem growth at low water potentials // Plant Physiol. 1990. V. 93. P. 1601–1609. https://doi.org/10.1104/pp.93.4.1601

Qaderi M.M., Martel A.B., Dixon S.L. Environmental Factors Influence Plant Vascular System and Water Regulation // Plants. 2019. V. 8. № 3. P. 65 https://doi.org/10.3390/plants8030065

Oberhuber W., Kofler W., Schuster R., Wieser G. Environmental effects on stem water deficit in co-occurring conifers exposed to soil dryness // Int. J. Biometeorol. 2015. V. 59. P. 417–426. https://doi.org/10.1007/s00484-014-0853-1

Oribe Y., Funada R., Kubo T. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters // Trees. 2003. V. 17. P. 185–192. https://doi.org/10.1007/s00468-002-0231-1

Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes // Oecologia. 2007. V. 152. № 1. P. 1–12. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7

Rossi S., Deslauriers A., Griçar J. et al. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // Glob. Ecol. Biogeogr. 2008. V. 17. P. 696–707. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x

Ryan M.G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii* // Can. J. For. Res. 1990. V. 20. P. 48–57. https://doi.org/10.1139/x90-008

Ryan M.G., Waring R.H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest // Ecology. 1992. V. 73. P. 2100–2108. https://doi.org/10.2307/1941458

Ryan M.G., Gower S.T., Hubbard R.M., Waring R.H., Gholz H.L., Wendell P., Cropper W.P., Running S.W. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates // Oecologia. 1995. V. 101. P. 133–140. https://doi.org/10.1007/BF00317276

Ryan M.G. Temperature and tree growth // Tree Physiol. 2011. V. 30. P. 667–668. https://doi.org/10.1093/treephys/tpq033

Sauter J.J., Van Cleve R. Storage, mobilization and interrelation of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees // Trees: Structure and Function. 1994. V. 8. № 6. P. 297–304.

Savage J.A., Clearwater M.J., Haines D. et al. Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? // Plant Cell Env. 2016. V. 39. P. 709–725. https://doi.org/10.1111/pce.12602

Seo J.W., Eckstein D., Jalkanen R., Rickebusch S., Schmitt U. Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach // Tree Physiol. 2008. V. 28. P. 105–112. https://doi.org/10.1093/treephys/28.1.105

Schulze E.-D., Čermák J., Matyssek R. Canopy transpiration and flow rate fluxes in the xylem of the trunk of Larix and Picea trees-a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements // Oecologia (Berlin) 1985. V. 66. № 4. P. 475–483.

Stockfors J., Linder S. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees // Tree Physiol. 1998. V. 18. P. 155–166.

Sun Y., Wang C., Chen H.Y.H., Ruan H. Response of Plants to Water Stress: A Meta-Analysis // Front Plant Sci. 2020. V. 11. P. 978. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00978

Swidrak I., Gruber A., Oberhuber W. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought // Trees. 2014. V. 28. P. 1161–1171. https://doi.org/10.1007/s00468-014-1026-x

Tabakova M., Arzac A., Martínez E., Kirdyanov A.V. Climatic factors controlling Pinus sylvestris radial growth along a transect of increasing continentality in outhern Siberia // Dendrochronologia. 2020. V. 62. P. 125709. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125709

Williams A.P., Allen C.D., Macalady A.K. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality // Nature Climate Change. 2012. V. 3. P. 292–297.

Zabuga V.F., Zabuga G.A. Assessment of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Respiration at Culmination Stage of Its Current Growth in Forest_Steppe Zone of Pre_Baikal Area // Contemporary Problems of Ecology. 2014. V. 7. № 1. P. 72–83.

Zha T., Kellomäki S., Wang K., Ryyppö A., Niinistö S. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions // Annals of Botany. 2004. V. 94. P. 889–896.

Zweifel R., Sterck F., Braun S. et al. Why trees grow at night // New Phytologist. 2021. V. 231. № 6. P. 2174–2185 https://doi.org/10.1111/nph.175521

Xylogenesis, Photosynthesis and Respiration in Scots Pine Trees Growing in Eastern Siberia (Russia)

G. F. Antonova[1, *], V. V. Stasova[1], G. G. Suvorova[2], and V. A. Oskolkov[2]

[1]Sukachev Instute of Forest, SB of RAS, Krasnoyarsk, Russia

[2]Siberian Institute of Physiology and Biochemistry of Plants, SB of RAS, Irkutsk, Russia

**e-mail: antonova_cell@mail.ru*

Wood formation (xylogenesis) in trees depends on photosynthesis and respiration. Temperature and precipitation affect photosynthesis and respiration and accordingly growth processes in a tree. We studied xylem and phloem cell formation, cell wall biomass accumulation, photosynthesis productivity, and trunk respiration in Scots pine trees growing in eastern Siberia (Russia) in the years with contrasting summer-weather conditions. The number of cells in the differentiation zones and the morphological parameters of the cells produced by the cambium were determined on samples taken mainly after 10 days of the growing season from the trunks of 10 trees. The activity of cambium and the accumulation of cell wall biomass at individual stages of tree ring wood formation and their relationship to the photosynthetic productivity of the crown and the cost of stem respiration were assessed. The division of cambial cells into xylem or phloem sides depended on the combination of temperature/precipitation in separate periods of the season and on reactions of photosynthesis and respiration to these factors. Biomass accumulation was bimodal with maxima in June (development of early wood) and predominantly in August (development of thick-walled late tracheids). This was due to the optimal combination of air temperature and moisture, which provided a sufficient influx of assimilates and their low consumption by respiration. It is shown that cambial activity and accumulation of biomass in the cell walls of Scots pine annual wood rings depend on the cumulative effect of temperature and precipitation on photosynthesis and stem respiration throughout the growing season. Fluctuations in external factors changed the balance between the inflow of photoassimilates and their utilization. As a result, photoassimilates were used not only for the synthesis of cell wall biomass, but were also partly converted to reserve substances, in particular, into starch. Our study expands understanding of the internal processes that lead to the formation of wood under the influence of external factors.

Keywords: Pinus sylvestris L., cambium activity, biomass, photosynthesis, respiration, temperature, precipitation