



УДК 630*161.32:582.47(571.53)

Соотношение ростовой активности, дыхательных затрат ствола и фотосинтетической продуктивности кроны сосны обыкновенной

Г. Г. Суворова¹, В. А. Осколков¹, В. В. Стасова², Г. Ф. Антонова²

¹Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск

²Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск

E-mail: suворова@sifibr.irk.ru

Аннотация. У хвойного растения – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) исследовали соотношение первичных механизмов депонирования углерода в течение периода вегетации. Показана температурная регуляция дыхательных затрат ствола и корреляция фотосинтеза кроны с дыхательной активностью ствола в весенний и осенний периоды. По максимальным значениям процессов выявлена согласованность дыхания роста с темпами накопления биомассы в клеточных стенках ксилемы, а также дыхания поддержания с фотосинтетической активностью кроны. Наиболее высокие за период вегетации уровни дыхания роста и дыхания поддержания при низкой интенсивности фотосинтеза и самых низких темпах формирования древесины ствола отмечены в летний период в условиях температурного и водного стресса.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, фотосинтетическая продуктивность хвои, дыхательные затраты ствола, дыхание роста, дыхание поддержания, формирование клеток ксилемы ствола, факторы среды.

Введение

Консервируя в своей биомассе фотосинтетически поглощенный диоксид углерода атмосферы, бореальные леса вносят важный вклад в регулирование наземного цикла углерода и предотвращают нарастание глобальных негативных изменений климата на планете. К настоящему времени проведено много исследований по оценке пулов, потоков и бюджета углерода в лесных экосистемах [7; 8; 13; 14; 29; 32]. Исследована первичная брутто-продукция растительных экосистем мира [25; 31] и нетто-продукция биомов России [5; 11]. Вместе с тем наряду с фотосинтезом полноправным элементом продукционного процесса является дыхание ассимилирующих и неассимилирующих органов дерева [4; 12; 15–17]. Для древесных растений, масса неассимилирующих органов которых относительно велика, это имеет большое значение, так как доля углерода, расходуемого на дыхание поддержания живых тканей и на дыхание, связанное с ростом, постоянно меняется [1; 6; 21; 24; 27]. Практически отсутствуют работы по комплексному

исследованию потоков углерода с учётом фотосинтеза, дыхания и депонирования углерода в столовой части дерева, где аккумулируется основная биомасса годовичного прироста, в зависимости от погодных-климатических условий отдельных периодов вегетации. Имеющиеся многочисленные работы по изучению влияния факторов среды на годовичный прирост с применением методов дендрохронологии [3; 28; 30] не позволяют конкретизировать вклад фотосинтеза и дыхательной активности в распределение углерода и его аккумуляцию в стволах в течение вегетации. Продуктивность хвойных деревьев зависит от фотосинтетической активности хвои и затрат на дыхание, связанных с ростом вновь образованных и поддержанием уже имеющихся живых органов и тканей ствола, а также с адаптацией к неблагоприятному воздействию условий среды. В дыхание ствола значительный вклад вносит флоэма [2; 18]. Поэтому ростовая составляющая дыхания, как и дыхание поддержания, будут связаны не только с формированием ксилемы, но и флоэмы. Все это обуславливает сложность анализа баланса фотосинтетического и дыхательного углерода при формировании годовичного прироста древесины.

Целью исследования является изучение особенностей соотношения фотосинтетической продуктивности кроны, дыхательных затрат и ростовой активности ствола сосны обыкновенной в разных условиях вегетации на юге Восточной Сибири.

Материалы и методы

Изучение первичных механизмов депонирования углерода проводили на примере представителя одного из видов хвойных, определяющих высокую продуктивность древостоев многих регионов России – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Климатические условия региона проведения исследований (Иркутская область) характеризуются продолжительной зимой с промерзанием почвенной толщи до двух м. Погодные условия вегетации отличаются контрастностью: неравномерное выпадение осадков, высокие температуры и засушливость начала летнего периода сменяются оптимальным температурным режимом и высоким уровнем атмосферного увлажнения.

Наблюдения проводили в вегетационные периоды 1999–2001, 2006–2011 гг. в насаждении, заложенном в 1984 г. на окраине Иркутска. Углекислотный газообмен хвои и дыхательную активность стволов сосны обыкновенной исследовали круглосуточно в течение трёх дней каждой недели. Поглощение углекислого газа охвоенными побегами прошлого года и дыхательную активность участка ствола на высоте 1,3 м регистрировали многоканальной установкой, смонтированной на основе ИК-газоанализатора «InfraLyt-4» (Junkalor Dessau, Германия) [22].

В опытах использовали два-три дерева для определения интенсивности фотосинтеза, на одном из которых устанавливалась стволовая камера. Датчиками для определения температуры окружающей среды и в одной из ассимиляционных камер служили константановые термометры, для измерения интенсивности радиации над пологом насаждения использовался пиранометр Янишевского. Показания факторов среды регистрировали с помощью

автоматических потенциометра КСП-3 и уравновешенного моста КСМ-3 (Теплоприбор, Россия), относительную влажность воздуха – недельного гигрографа с проверкой показаний по психрометру, температуру почвы на глубине 5 и 20 см – термометров Савинова. Суммарный запас доступной влаги в слое почвы 0–50 см определяли и рассчитывали по общепринятой методике. Значения дневной фотосинтетической продуктивности рассчитывали по показаниям видимого фотосинтеза за каждый час дня для светового периода суток, дыхательной активности ствола – за 24 ч [10]. При анализе связи фотосинтетической продуктивности с дыхательными затратами использовали энергетические единицы ($\text{ммоль CO}_2/\text{м}^2/\text{день}^{-1}$), с показателями формирования тканей ствола – весовые ($\text{мг CO}_2/\text{г}^{-1}\text{сухой хвои}/\text{день}^{-1}$). Продолжительность фотосинтеза кроны и стволового дыхания сосны составляла 75–90 сут. за период вегетации.

Размах колебаний годовых значений фотосинтетической продуктивности хвои и дыхательных затрат участка ствола проанализирован по данным за все годы исследований (1999–2001, 2006–2011 гг.). Сравнительный анализ зависимости дыхания и фотосинтеза от факторов среды проведён по данным 1999 и 2001 гг. Исследование связи фотосинтетической активности кроны и дыхания ствола с приростом ксилемы в стволе выполнено по данным 1999 г., характеризовавшегося засушливыми условиями вегетации. Условия вегетации 2001 г. по увлажнению были оптимальными для фотосинтетической активности хвои (табл.).

Таблица

Гидротермические условия вегетации в 1999 и 2001 гг.

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Среднемесячное количество осадков, мм							
1999	15	29	59	146	49	12	14
2001	6	42	61	247	80	52	23
Среднее многолетнее за 100 лет [9]	16	32	70	92	85	44	21
Средняя месячная температура воздуха, °С							
1999	2,7	12,4	15,2	19,6	16,2	10,0	1,3
2001	2,5	10,2	19,5	18,2	16,6	10,7	2,2
Среднее многолетнее за 100 лет [9]	1,0	8,4	14,8	17,6	15,0	8,1	0,5

Для определения характеристик роста и формирования тканей со стволов 10 деревьев, расположенных в той же экспериментальной группе, на высоте 1,3 м через 7–11 дней отбирали высечки. Анализ образцов древесины проводили с использованием программы ScopePhoto v. 3.1 для Windows. В каждом образце последовательно определяли число клеток, образованных камбием за период наблюдения в сторону флоэмы и ксилемы, радиальные и тангентальные размеры клеток и их люменов в зонах роста растяжением и вторичного утолщения стенок ксилемы. Данные использовали для расчета

числа делений камбиальных инициалей в сторону ксилемы и флоэмы [23] и площади поперечного сечения стенок трахеид за периоды наблюдений. Эти показатели определяют величину биомассы, откладывающейся в стенках клеток формирующегося годичного слоя. Динамику накопления биомассы в клетках годичного слоя оценивали по приросту площади поперечного сечения стенок ксилемы за последовательные периоды вегетации, что позволило соотносить показатели фотосинтеза, дыхания и ростовых процессов.

Для расчета связи фотосинтетической активности кроны и дыхательных затрат ствола с темпами прироста биомассы клеточных стенок использованы наборы данных по фотосинтезу и дыханию, соответствующие нескольким периодам наблюдений (7–11 сут.), проводимым в разные сезоны года. Средние значения показателей фотосинтеза и дыхания в сутки экстраполировали на весь период наблюдений. Дополнительно рассчитывали дыхательные затраты на рост и поддержание за тот же период [20; 26].

Результаты

Фотосинтез – дыхание ствола. За девятилетний период наблюдений (1999–2001, 2006–2011 гг.) фотосинтетическая активность крон и дыхательная активность стволов изменялись в зависимости от погодных условий в разной степени. В течение этих лет фотосинтетическая активность была более стабильна, чем дыхание: минимальные и максимальные показания годичной продуктивности фотосинтеза изменялись в 2 раза (4,5–10,7 молей $\text{CO}_2/\text{м}^2$), в то время как годовые дыхательные затраты участка ствола – более чем в 6 раз (26,6–178,7 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$). Минимальные уровни фотосинтетической продуктивности были отмечены в 1999 и 2006 гг., вегетационные сезоны этих лет характеризовались низким количеством осадков и высокими температурами воздуха. Низкая дыхательная активность ствола отмечалась в периоды вегетации с умеренным увлажнением (2000, 2009 гг.). В высокопродуктивные по фотосинтезу годы (9,1–10,7 молей $\text{CO}_2/\text{м}^2$) дыхательная активность могла быть как высокой, так и низкой (33,0–141,4 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$).

Связь суммарной за сутки дыхательной активности ствола со среднесуточной температурой воздуха показана на рис. 1. Корреляционная зависимость стволового дыхания от температуры воздуха была более выраженной весной и осенью ($R^2 = 0,71\text{--}0,85$), такая зависимость отмечена и в отношении фотосинтеза [19]. В середине периода вегетации в условиях температурного оптимума и его превышения зависимость дыхания от температуры воздуха либо отсутствовала ($R^2 = 0,09$) (засушливые условия 1999 г.), либо была слабой ($R^2 = 0,42$) (умеренно влажные условия 2001 г.) (см. рис. 1). Корреляция дыхательных затрат ствола, а также фотосинтетической продуктивности кроны и температуры подтверждает положение о регуляторном значении температурного фактора для этих процессов.

В осенние периоды вегетации определенная корреляция проявлялась между дыхательными затратами ствола и фотосинтетической активностью хвои как в условиях оптимального 2001 г. ($R^2 = 0,78$), так и засушливого 1999 г. ($R^2 = 0,46$) (рис. 2). Согласно данным 1999 г., в середине вегетации

(июль) с повышением дневной температуры до 24 °С и ночной до 19 °С и при отсутствии осадков в течение 20 сут. интенсивность фотосинтеза снижалась, тогда как дыхание роста и дыхание поддержания возрастали. В этот период корреляция между показателями фотосинтеза и дыхания была отрицательной при $R^2 = 0,66$, что обусловлено собственной реакцией процессов на экстремальные погодные условия и их сочетание.

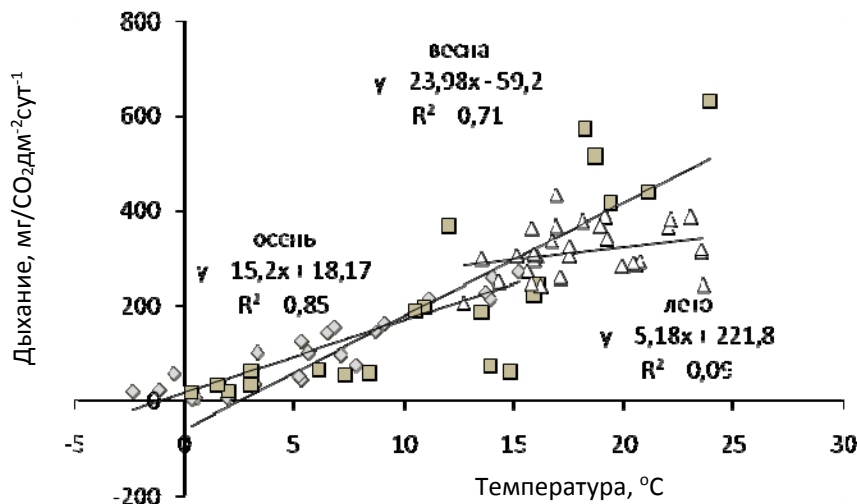


Рис. 1. Зависимость дыхательной активности ствола сосны обыкновенной от среднесуточной температуры воздуха в течение периода вегетации 1999 г. Квадратные символы – весна (13.04–10.06), треугольные – лето (16.06–26.08), ромбы – осень (7.09–3.11)

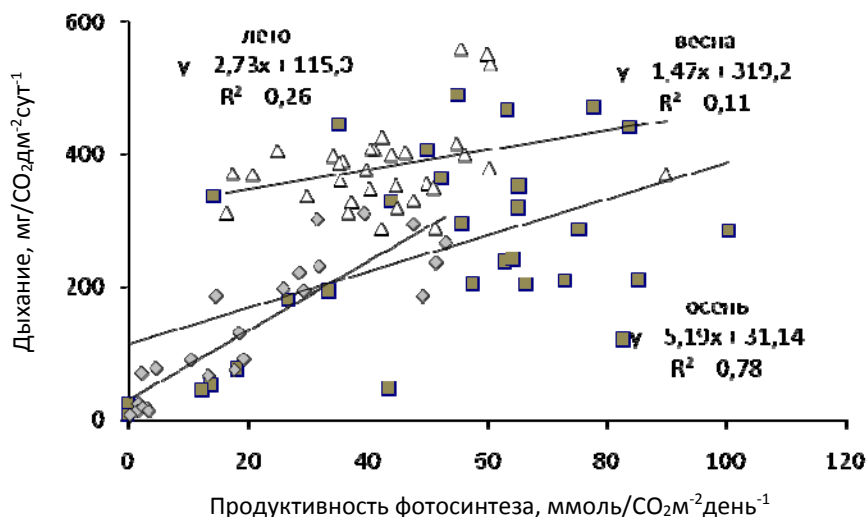


Рис. 2. Зависимость дыхательной активности ствола сосны обыкновенной от фотосинтетической продуктивности кроны в течение периода вегетации 2001 г. Квадратные символы – весна (10.04–14.06), треугольные – лето (19.06–30.08), ромбы – осень (4.09–31.10)

Ростовая активность – фотосинтез. Ростовую активность ствола в 1999 г. оценивали, как указано выше, по числу делений камбиальных инициалей за период наблюдений и приросту площади поперечного сечения стенок трахеид.

При высоком значении запаса почвенной влаги в конце мая камбиальные инициалы наиболее активно делились в сторону ксилемы при среднесуточной температуре 15 °С. Снижение запаса почвенной влаги, отсутствие осадков и повышение температуры в июле отрицательно влияли на активность деления камбия. В августе при средней температуре дня 18 °С и ночи 15 °С на фоне увеличения количества осадков активность камбия по производству клеток ксилемы резко возрастала. Строгой зависимости активности камбия по производству клеток ксилемы от температуры в ходе периода вегетации 1999 г. обнаружено не было, тогда как число делений инициалей в сторону флоэмы имело слабую отрицательную связь со среднесуточной температурой воздуха ($R^2 = 0,48$). В то же время при среднесуточной температуре до 20 °С активность фотосинтеза имела слабую положительную связь с числом делений камбия в сторону ксилемы ($R^2 = 0,31$) и слабую отрицательную связь с числом делений в сторону флоэмы ($R^2 = 0,23$).

Темпы накопления биомассы годичного слоя ксилемы, выраженного приростом площади поперечного сечения стенок трахеид, и динамика суммарной фотосинтетической продуктивности за отдельные периоды наблюдений показаны на рис. 3. Корреляционная зависимость процессов положительна при $R^2 = 0,28$ за все периоды наблюдений, включая экстремально засушливый период (июль). Однако в наиболее активные по делению инициалей месяцы (июнь и август) корреляция между отложением биомассы в стволе интенсивностью фотосинтеза, т. е. количеством доступных ассимилятов, была несколько выше ($R^2 = 0,44$).

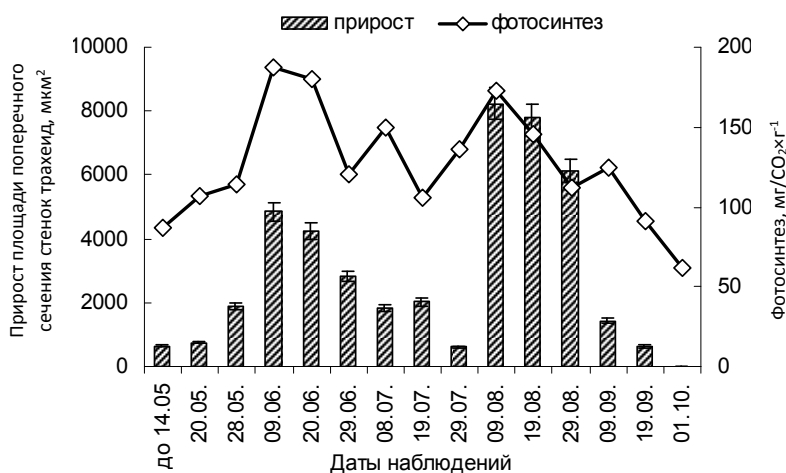


Рис. 3. Прирост площади поперечного сечения стенок ксилемы ствола и продуктивность фотосинтеза кроны сосны обыкновенной в течение периода вегетации 1999 г.

Дыхание – рост ствола. Две составляющих дыхания – дыхание роста и дыхание поддержания косвенно характеризуют затраты пластических веществ на формирование древесины и поддержание живых тканей ствола – камбия, формирующихся клеток ксилемы и флоэмы, а также функционирующих слоев флоэмы текущего и прошлого годов. Соотношение дыхания роста и дыхания поддержания в связи с приростом биомассы ствола показано на рис. 4. Исходя из представленных данных, дыхание поддержания по максимальным значениям в большей степени, чем дыхание роста, совпадало с ходом фотосинтетической продуктивности кроны. При этом наряду с депрессией фотосинтеза происходило одновременное адаптивное увеличение и дыхания поддержания, и дыхания роста. Дыхание роста больше соответствовало темпам формирования стенок трахеид (см. рис. 4). Наиболее высокие значения дыхания роста отмечены при самых низких за период вегетации темпах прироста площади клеточных стенок в засушливых условиях второй декады июля (08.07–20.07.1999). Корреляционные коэффициенты в этот период показывают более выраженную связь дыхания роста ($R^2 = 0,32$) с приростом веществ в стенках трахеид по сравнению с дыханием поддержания ($R^2 = 0,05$).

Доля дыхания, связанного с ростом, постепенно возрастала при повышении запаса почвенной влаги в августе, в то время как доля дыхания поддержания до конца периода вегетации оставалась на более низком уровне.

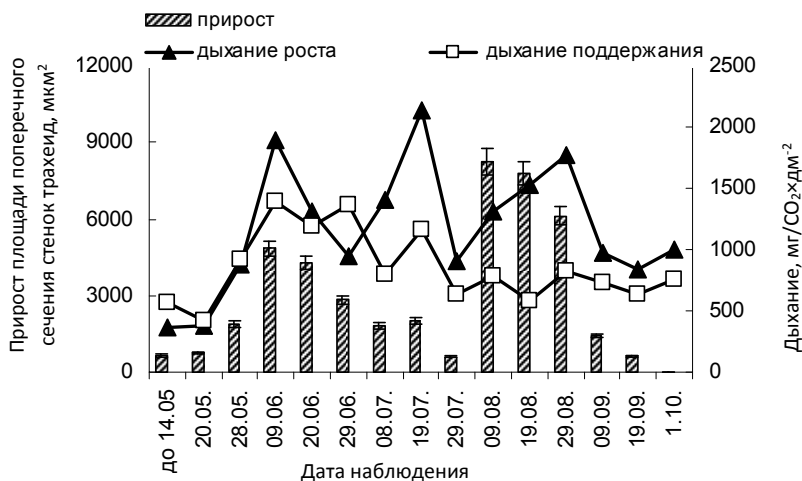


Рис. 4. Прирост площади поперечного сечения стенок трахеид ксилемы, дыхание роста и дыхание поддержания ствола сосны обыкновенной в течение периода вегетации 1999 г.

Обсуждение

У хвойного дерева *Pinus sylvestris* L. нами прослежены корреляционные связи между фотосинтетической активностью кроны, дыханием и ростовыми процессами ствола. Собственно камбиальная активность, как по производству клеток ксилемы, так и флоэмы, имеет слабую связь с фотосинтетической активностью кроны. Процесс накопления биомассы в клеточных стенках, за исключением экстремально засушливого периода, более тесно связан с процессом фотосинтеза как источником поступления ассимилятов. Общие дыхательные затраты ствола осенью коррелируют как с фотосинтетической активностью кроны, так и с темпами формирования клеточных стенок. Это позволяет предположить возможность прямой трофической регуляции в осенний период ростовых процессов и дыхательной активности ствола со стороны фотосинтезирующей кроны. Если судить по абсолютным величинам, в процессе вегетационного развития преимущество в потреблении ассимилятов имеет дыхание роста, связанное с процессами формирования годичного кольца. Уровень затрат на дыхание поддержания ниже и, по-видимому, регулируется текущим уровнем фотосинтетической продуктивности кроны. В условиях экстремального воздействия высоких температур и ограничения водопотребления темпы отложения биомассы в клеточных стенках снижаются и сопровождаются резким возрастанием обеих составляющих дыхания, но в большей степени – дыхания роста. Это свидетельствует о чрезвычайно высоких адаптивных затратах, связанных с ростом и поддержанием живых тканей ствола в экстремальных условиях летнего периода.

Снижение дыхания поддержания во второй половине вегетации может быть обусловлено как процессами отмирания элементов флоэмы прошлого года, так и исчерпанием фонда текущих ассимилятов на поддержание живых тканей во время предшествующего экстремального воздействия температуры и засухи. Постепенное восстановление высокого уровня дыхания роста в августе может быть связано не только с усилением темпа развития клеточных стенок, но и с восстановлением процесса формирования новых флоэмных элементов текущего года, как это отмечалось ранее для сосны обыкновенной, растущей в Средней Сибири [2]. Эти факты, а также выявление особенностей влияния условий среды и фотосинтетической активности кроны на формирование флоэмы требуют проведения дополнительных исследований. Отдельного рассмотрения заслуживают результаты исследования первичных механизмов депонирования углерода у хвойного растения в высокопродуктивные годы.

Авторы выражают благодарность Л. Д. Копытовой, М. В. Ивановой, Л. С. Янковой за помощь в получении экспериментального материала. Исследование выполнено при поддержке гранта Программы Президиума РАН «Биоразнообразии природных систем» №. 1.29.12.

Список литературы

1. Автотрофное дыхание лесостепных дубрав / М. Г. Романовский [и др.]. – Архангельск, 2008. – 90 с.
2. Антонова Г. Ф. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной / Г. Ф. Антонова, В. В. Стасова // Онтогенез. – 2006. – Т. 37, № 5. – С. 1–16.
3. Ваганов Е. А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин. – Новосибирск : Наука, 2000. – 232 с.
4. Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты) / Т. К. Головки. – СПб. : Наука, 1999. – 204 с.
5. Голубятников Л. Л. Модельные оценки влияния изменения климата на ареалы зональной растительности равнинных территорий России / Л. Л. Голубятников, Е. А. Денисенко // Изв. РАН. Сер. биол. – 2007. – № 2. – С. 212–228.
6. Забуга В. Ф. Дыхание сосны обыкновенной / В. Ф. Забуга, Г. А. Забуга. – Новосибирск : Наука, 2013. – 207 с.
7. Замолодчиков Д. Г. Система конверсионных отношений для расчета чистой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений / Д. Г. Замолодчиков, А. И. Уткин // Лесоведение. – 2000. – № 6. – С. 54–63.
8. Карелин Д. В. К оценке запасов углерода в наземных экосистемах тундровой и лесотундровой зон Российского Севера: фитомасса и первичная продукция / Д. В. Карелин, Т. Г. Гильманов, Д. Г. Замолодчиков // Докл. Акад. наук. – 1994. – Т. 335, № 4. – С. 530–532.
9. Климат Иркутска / ред. Н. А. Швер, Н. П. Форманчук. – Л. : Гидрометеиздат, 1981. – 246 с.
10. Лонг С. П. Измерение ассимиляции CO₂ растениями в полевых и лабораторных условиях. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / С. П. Лонг, Д. Е. Холлгрэн ; под ред. А. Т. Мокроносова. – М. : ВО Агропромиздат, 1989. – С. 115–165.
11. Моисеев Б. Н. Оценка и картографирование составляющих углеродного и азотного балансов в основных биомсах России / Б. Н. Моисеев, И. О. Алябина // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2007. – № 5. – С. 1–12.
12. Молчанов А. Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах / А. Г. Молчанов. – Тула : Гриф и К, 2007. – 284 с.
13. Оценка запасов и годовичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России / А. С. Исаев [и др.] // Лесоведение. – 1993. – № 5. – С. 3–10.
14. Оценка углерододепонирующей способности лесов: от пробной площади – к автоматизированной системе пространственного анализа / В. А. Усольцев [и др.] // Лесная таксация и лесоустройство. – 2008. – № 1 (39). – С. 183–190.
15. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе / О. А. Семихатова. – Л. : Наука, 1990. – 72 с.
16. Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее / О. А. Семихатова // Бот. журн. – 2000. – Т. 85. – С. 15–32.
17. Семихатова О. А. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор / О. А. Семихатова, М. Г. Николаева // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 3. – С. 450–461.
18. Строение и развитие луба и вторичной ксилемы в стволах деревьев *Pinus sylvestris* (PINACEAE) / Н. В. Астраханцева [и др.] // Бот. журн. – 2010. – Т. 95, № 2. – С. 46–58.

19. Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Г. Г. Суворова. – Новосибирск : Наука, 2009. – 258 с.
20. Цельникер Ю. Л. Вертикальный градиент дыхания стволов ели, дуба и березы / Ю. Л. Цельникер, И. С. Малкина, А. М. Якшина // Лесоведение. – 1990. – № 4. – С. 11–18.
21. Цельникер Ю. Л. Соотношение нетто- и гросс-продукции и газообмен CO₂ в высокопродуктивных сосняках и березняках / Ю. Л. Цельникер, А. Г. Молчанов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – СПб. : Гидрометеиздат, 2005. – Т. XX. – С. 174–190.
22. Щербатюк А. С. Многоканальные установки с CO₂-газоанализаторами для лабораторных и полевых исследований / А. С. Щербатюк // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. – М. : Наука, 1990. – С. 38–54.
23. Antonova G. F. Effect of environmental factors on wood formation in Scots pine stem / G. F. Antonova, V. V. Stasova // Trees. – 1993. – Vol. 7, N 4. – P. 214–219.
24. Boysen-Jensen P. Die Stoffproduktion der Pflanzen / P. Boysen-Jensen. – Jena, 1932. – 108 s.
25. Hall D. O. Biomass production. Appendix B / D. O. Hall, J. Coombs, J. M. O. Scurlock // Techniques in bioproductivity and photosynthesis / ed. J. Coombs [et al.]. – Oxford : Pergamon, 1987.
26. Lavigne M. B. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites / M. B. Lavigne, M. G. Ryan // Tree Physiology. – 1997. – N 17. – P. 543–551.
27. Makela A. The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development / A. Makela, H. T. Valentine // Tree Physiology. – 2001. – Vol. 21. – P. 1015–1030.
28. Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the central Alps / B. Moser [et al.] // European Journal of Forest Research. – 2010. – Vol. 129. – P. 625–633.

The Ratio of Growth Activity, Respiratory Costs and Photosynthetic Efficiency of Crown in Scots Pine

G. G. Suvorova¹, V. A. Oskolkov¹, V. V. Stasova², G. F. Antonova²

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk

² Institute of Forest by V.N. Sukatshev SB RAS, Krasnojarsk

Abstract. The interrelation of primary mechanisms of carbon deposition in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) during the vegetation season was studied. The regulation of trunk respiratory costs by temperature and the correlation of crown photosynthesis with the respiratory activity of the trunk in spring and autumn periods have been shown. Growth respiration has been found to be in consistency with the rates of biomass accumulation in stem as well as maintenance respiration with photosynthetic activity of crown. The highest levels of growth respiration and maintenance respiration at low level of photosynthesis and the lowest activity of wood formation in stem were observed in mid summer because of temperature and water stress.

Keywords: Scots pine, photosynthetic efficiency of crown; trunk respiratory costs; growth respiration; maintenance respiration; xylem cell formation in stem; environmental factors.

Суворова Галина Георгиевна
доктор биологических наук, ведущий
научный сотрудник
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
тел.: (3952)42–46–92
e-mail: suvorova@sifibr.irk.ru

Suvorova Galina Georgievna
Doctor of Sciences (Biology),
Leading Research Scientist
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132, Lermontov st., Irkutsk, 664033
tel.: (3952) 42–46–92
e-mail: suvorova@sifibr.irk.ru

Осколков Владимир Александрович
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
тел.: (3952)42–46–92
e-mail: vosk@sifibr.irk.ru

Oskolkov Vladimir Aleksandrovich
Candidate of Sciences (Biology)
Senior Research Scientist
Siberian Institute of Plant Physiology and
Biochemistry SB RAS
132, Lermontov st., Irkutsk, 664033
tel.: (3952) 42–46–92
e-mail: vosk@sifibr.irk.ru

Стасова Виктория Викторовна
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Институт леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН
660036, г. Красноярск, Академгородок,
50 стр. 28
тел.: (3912)49–46–14
e-mail: roman@akadem.ru

Stasova Viktoria Viktorovna
Candidate of Sciences (Biology)
Senior Research Scientist
Institute of Forest by V.N. Sukatshev SB
RAS
50 b. 28, Akademgorodok, Krasnojarsk,
660036
tel.: (3912) 49–46–14
e-mail: roman@akadem.ru

Антонова Галина Феодосиевна
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Институт леса им. В.Н. Сукачева
СО РАН
660036, г. Красноярск, Академгородок,
50 стр. 28
тел.: (3912) 49–46–14
e-mail: antonova_cell@mail.ru

Antonova Galina Feodosievna
Doctor of Sciences (Biology),
Leading Research Scientist
Institute of Forest by V. N. Sukatshev SB
RAS
50 b. 28, Akademgorodok, Krasnojarsk,
660036
tel.: (3912) 49–46–14
e-mail: antonova_cell@mail.ru