

**Оценка акклимации горных экотипов *Pinus sibirica ex situ*
по показателям CO₂-газообмена**

**Assessment of acclimation of *Pinus sibirica* mountain ecotypes *ex situ*
on CO₂-gas exchange parameters**

Бендер О. Г.

Bender O. G.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: obender65@mail.ru
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Изучали углекислотный газообмен экотипов сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) высотного профиля Западных Саян, выращенных на географической прививочной плантации на юге Томской области. Высотный профиль был представлен низкогорным (350 м над ур. м.) и высокогорным (1900 м над ур. м.) экотипами. Возраст привитых деревьев на момент исследования составил 20 лет. Было показано, что интенсивность фотосинтеза существенно не различалась между экотипами, а дыхательная активность значительно увеличивалась вдоль высотного профиля, и различия между экотипами составляли 40 %. Результаты эксперимента показали, что соотношение дыхание / фотосинтез в высокогорном экотипе было в 1,5 раза выше, чем в низкогорном, что указывает на более низкую продуктивность растений у высокогорного экотипа. Результаты измерения устьичной и мезофильной проводимостей показали, что эти значения существенно различаются между экотипами. Высокогорный экотип характеризовался более высокими значениями устьичной проводимости, но низкими значениями проводимости мезофилла относительно низкогорного экотипа. Экотип из верхней части профиля имел более высокое содержание CO₂ в хлоропластах и значение скорости электронного транспорта. Полученные данные свидетельствуют об акклимации фотосинтеза при перемещении экотипов в более теплый климат. Дыхательная деятельность во многом регулируется наследственными факторами.

Ключевые слова: Дыхание, скорость электронного транспорта, устьичная и мезофильная проводимости, фотосинтез, экотипы *ex situ*, *Pinus sibirica*.

Summary. Carbon dioxide gas exchange of vegetative scion Siberian stone pine ecotypes (*Pinus sibirica* Du Tour) from the West Sayan mountains altitudinal transect grown on the geographical grafting plantation in the south of the Tomsk Region were studied. The altitudinal transect was represented by two ecotypes: low mountain zone and alpine zone. The age of the grafted trees was 20 years. It was shown that the photosynthesis intensity did not differ between ecotypes significantly, and respiratory activity increased significantly along altitudinal transect and the differences were 40 % between ecotypes. The results of the experiment revealed that the respiration / photosynthesis ratio was 1.5 times higher in alpine ecotype than in low mountain ecotype, which indicates a lower plant productivity of the alpine ecotype. The results of measuring stomatal and mesophyll conductance showed that these values differ between ecotypes significantly. Alpine ecotype was characterized with more high values of stomatal conductance, but low values of mesophyll conductance relatively low-mountain ecotype. Alpine ecotype had more high values of CO₂ in chloroplasts and electronic transport rates. The obtained data indicate the photosynthetic acclimation when ecotypes were moved to the warmer climate. The respiratory activity are largely regulated by hereditary factors.

Key words. Ecotypes *ex situ*, electron transport rate, photosynthesis, *Pinus sibirica*, respiration, stomatal and mesophyll conductance.

Реакция видов на наблюдаемое в настоящее время потепление климата может проявляться в изменении площадей ареалов, а также сдвига южных, северных и высотных границ. В этой связи важно понимать, как физиологические процессы, такие как фотосинтез и дыхание, будут реагировать

на изменение климата в будущем. Тепловая акклимация темнового дыхания и фотосинтеза через изменение биохимических и биофизических параметров может помочь растениям поддерживать положительный углеродный баланс в условиях потепления (Medlyn et al., 2002; Way, Yamori, 2014). Температурная акклимация фотосинтеза и дыхания широко варьирует у различных видов деревьев в зависимости от температуры их среды обитания (Dillaway and Kruger, 2010; Reich et al., 2016). Температурная акклимация фотосинтеза может улучшить или, по крайней мере, поддержать фотосинтетические способности растений, когда температурный режим мест обитания меняется с холодного на теплый через корректировки одного или нескольких фотосинтетических компонентов. Механизмы, задействованные в термической акклимации фотосинтеза, включают регулировку максимальной скорости карбоксилирования ($V_{\text{сmax}}$) и максимальную скорость переноса электронов (J_{max}), тепловые реакции мезофильной (g_m) и устьичной проводимостей (g_s) (Kattge, Knorr, 2007; Warren, 2008; Silim et al., 2010). Тем не менее степень, в которой термическая акклимация газообменных процессов может способствовать хвойным видам приспособиться к глобальному потеплению, остается малоизученной.

Сосна кедровая сибирская, кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) является важной лесообразующей породой Западной Сибири. Обширный ареал демонстрирует высокую пластичность этого вида и приспособление к суровым условиям севера и высокогорий.

Цель настоящей работы – оценить термальную акклимацию фотосинтеза, дыхания и вклад биохимических и биофизических процессов в температурной реакции фотосинтеза горных экотипов кедра сибирского.

Таблица 1

Характеристика произрастания маточных популяций сосны кедровой сибирской вдоль высотного профиля

	Место произрастания	
	Нижняя часть лесного пояса	Граница верхней части лесного пояса
Координаты:		
широта	52°	51°
долгота		
Высота над ур. м.	350	1900
Природная зона, высотный пояс	Светлохвойные горнотаёжные леса	Темнохвойные горнотаёжные леса
Продолжительность безморозного периода, сут.	115	20
Сумма активных температур (САТ), °С	2000	350

Исследования проводили на географической прививочной плантации, заложенной в подзоне южной тайги, в 30 км к югу от г. Томска. Объектом исследования служили привои кедра сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев на саженцы местного экотипа. Маточные деревья произрастали вдоль Западно-Саянского высотного профиля. Для исследования были выбраны два горных экотипа: нижняя часть лесного пояса (окр. г. Абаза) и граница верхней части лесного пояса (окрестности Западно-Саянского перевала). Краткая характеристика естественных мест произрастания маточных популяций приведена в таблице 1. На момент исследований возраст привитых деревьев составил 20 лет. Для измерений газообменных процессов были выбраны по пять деревьев в каждом экотипе. Побеги с хвоей брали из верхней части кроны, помещали в воду, срезали под водой нижнюю часть побегов, чтобы избежать закупорки сосудов смолой (Kolari et al., 2014), и приступали к замерам показателей газообмена. CO_2 -кривые фотосинтеза, устьичную проводимость и концентрацию углекислоты в межклетниках измеряли при помощи инфракрасного портативного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, Ltd, США) и листовой камеры Standart 2x3 (Li-Cor Ltd, США). Для построения CO_2 -кривых в листовой камере меняли концентрацию CO_2 в следующей последовательности 400, 300, 200, 100, 50, 400, 400, 600, 800 мкмоль·моль⁻¹, при этом освещение в камере составляло 1500 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и температура поддерживалась в пределах 22–24 °С. В этой же камере определяли зависимость активности фотосинтеза от интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР). Для построения световых кривых в камере устанавливали концентрацию CO_2 400 мкмоль·моль⁻¹, температуру 22–24 °С, интенсивность

ФАР меняли в следующем порядке 1500, 1000, 500, 200, 100, 50, 20, 0 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Значения газообмена при ФАР равным нулю принимали как активность темнового дыхания (Chi et al., 2013). Все параметры газообмена были рассчитаны на площадь поверхности хвои согласно методике, описанной О. Г. Бендер (2020). После измерения активности CO₂-газообмена листовую камеру заменяли камерой 6400-40 Leaf Chamber Fluorometer (Li-Cor Ltd, США) и приступали к определению флуоресценцию хлорофилла *a*. Максимальную скорость электронного транспорта (J_{max}), мезофильную проводимость (g_m), содержание CO₂ в хлоропластах (C_c) рассчитывали согласно Flexas et al. (2007).

Статистическую значимость различий между независимыми выборками оценивали с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica 8.

Исследования показали, что интенсивность фотосинтеза достоверно не отличалась у низкогорного и высокогорного экотипа кедр сибирского (табл. 2). Аналогичные результаты отсутствия различий по активности поглощения CO₂ были получены при изучении однолетнего семенного потомства сосны ладанной (*Pinus taeda*) из трех популяций вдоль широтного профиля. Выращивание сеянцев в трех температурных режимах показало отсутствие различий активности фотосинтеза между популяциями в каждом температурном варианте, что свидетельствовало о температурной акклимации фотосинтеза (Teskey, Will, 1999). В то же время интенсивность дыхания была достоверно выше у высокогорного экотипа на 40 %. Такое же отсутствие акклимации дыхания было показано у 10-летних сеянцев *P. sylvestris*, выращенных в одинаковых условиях плантации. Сеянцы северных популяций характеризовались более высоким дыханием, чем южные (Reich et al., 1996). Полученные нами значительные отличия по соотношению дыхания и фотосинтеза у кедр сибирского свидетельствуют о высоких затратах на дыхание у высокогорного экотипа и снижение продуктивности растений. Снижение продуктивности высокогорных растений отражается на снижении линейного роста и количества метамеров (Жук, 2014).

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза (A), дыхания (R) и их соотношение (R/A) у горных экотипов сосны кедровой сибирской

Показатель	Высота над ур. м., м	
	350	1900
A, мкмоль CO ₂ ·м ⁻² ·с ⁻¹	2,8 ± 0,2a	3,2 ± 0,4a
R, мкмоль CO ₂ ·м ⁻² ·с ⁻¹	0,29 ± 0,03a	0,48 ± 0,04b
R/A	0,10 ± 0,01a	0,15 ± 0,01b

Примечания: здесь и далее представлены средние значения и стандартные ошибки. Одинаковые буквы при цифрах обозначают отсутствие между ними достоверных различий при уровне значимости $p < 0,05$.

Оценка биофизических показателей, оказывающих влияние на интенсивность фотосинтеза, показала, что у высокогорного экотипа устьичная проводимость была достоверно выше, а мезофильная проводимость ниже, чем у низкогорного экотипа (табл. 3).

Таблица 3

Биофизические (устьичная проводимость, C_{cond}; мезофильная проводимость, g_m) и биохимические параметры (содержание CO₂ в хлоропластах, C_c; скорость электронного транспорта, J_{max}) фотосинтеза у горных экотипов сосны кедровой сибирской

Показатель	Высота над ур. м., м	
	350	1900
C _{cond} , моль H ₂ O·м ⁻² ·с ⁻¹	0,018 ± 0,002a	0,044 ± 0,004b
g _m , ммоль м ⁻² ·с ⁻¹	44,3 ± 3,1a	28,9 ± 2,5b
C _c , мкмоль м ⁻² ·с ⁻¹	127 ± 3a	138 ± 3b
J _{max} , мкмоль м ⁻² ·с ⁻¹	42,8 ± 1,1a	49,2 ± 2,0b

Анализ биохимических параметров, влияющих на активность поглощения CO₂, показал, что содержание углекислоты в центрах карбоксилирования и максимальная скорость электронного транспорта была выше у высокогорного экотипа (табл. 3).

Таким образом, одинаковые значения активности фотосинтеза горных экотипов, а также более высокие значения устьичной проводимости и биохимических показателей у высокогорного экотипа свидетельствуют о температурной акклимации фотосинтеза в условиях юга Томской области. Высокая интенсивность дыхания у высокогорного экотипа кедрового сибирского показывает наличие наследственной составляющей в температурной адаптации. Значительные затраты на дыхание будут негативно сказываться на продуктивности высокогорных растений и их адаптации к потеплению климата.

ЛИТЕРАТУРА

Бендер О. Г. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедрового сибирского в опыте *ex situ* // Сибирский лесной журнал, 2020. – № 5. – С. 28–36.

Жук Е. А. Рост клонов кедрового сибирского различного географического происхождения на юге Томской области // Лесной вестник, 2014. – № 1. – С. 101–105.

Chi Y., Xu M., Shen R., Yang Q., Huang B., Wan S. Acclimation of foliar respiration and photosynthesis in response to experimental warming in a temperate steppe in Northern China // PLoS ONE, 2013. – Vol. 8, № 2. – P. 1–13.

Dillaway D. N., Kruger E. L. Thermal acclimation of photosynthesis: a comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect // Plant, Cell and Environment, 2010. – Vol. 33. – P. 888–899.

Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmés J., Kaldenhoff R., Medrano H., Ribas-Carbo M. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves // Plant, Cell and Environment, 2007. – Vol. 30. – P. 1284–1298.

Kattge J., Knorr W. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species // Plant, Cell and Environment, 2007. – Vol. 30. – P. 1176–1190.

Kolari P., Chan T., Porcar-Castell A., Bäck J., Nikinmaa E., Juurola E. Field and controlled environment measurements show strong seasonal acclimation in photosynthesis and respiration potential in boreal Scots pine // Functional Plant Ecology, 2014. – Vol. 5. – P. 1–11.

Medlyn B. E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P. C., Kirschbaum M. U. F., Le Roux X., Montpied P., Strassmeyer J., Walcroft A., Wang K., Loustau D. Temperature response of parameters of a biochemically-based model of photosynthesis. II. A review of experimental data // Plant, Cell and Environment, 2002. – Vol. 25. – P. 1167–1179.

Reich P. B., Oleksyn J., Tjoelker M. G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees // Functional Ecology, 1996. – Vol. 10. – P. 768–776.

Reich P. B., Sendall K. M., Stefanski A., Wei X. R., Rich R. L., Montgomery R. A. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming // Nature, 2016. – № 531. – P. 633.

Silim S. N., Ryan N., Kubien D. S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: acclimation versus adaptation // Photosynthesis Research, 2010. – Vol. 104. – P. 19–30.

Teskey R. O., Will R. E. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings to high temperatures // Tree Physiology, 1999. – Vol. 19. – P. 519–525.

Warren C. R. Does growth temperature affect the temperature responses of photosynthesis and internal conductance to CO₂? A test with *Eucalyptus regnans* // Tree Physiology, 2008. – Vol. 28. – P. 11–19.

Way D. A., Yamori W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration // Photosynthesis Research, 2014. – Vol. 119. – P. 89–100.