

**Сезонная продуктивность разновозрастной хвои экотипов  
*Pinus sibirica* Du Tour различного географического происхождения**

**Seasonal productivity of *Pinus sibirica* Du Tour ecotypes different-aged needles  
of different geographical origin**

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.** В настоящее время нет единого мнения относительно ожидаемых изменений в активности фотосинтеза и дыхания из-за глобального повышения температуры. Смоделировать реакцию растений на потепление климата можно при их переносе из естественных условий произрастания и выращивании *ex situ* в новые более теплые условия. В течение вегетационного периода определяли активность фотосинтеза и дыхания однолетней и двухлетней хвои вегетативного потомства северного (Уренгой), высокогорного (Западно-Саянский перевал) и южного (Томск) экотипов кедров сибирского. Проведенные исследования показали, что интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена достоверно отличалась между экотипами на начальных этапах роста однолетней хвои. Самые высокие значения эмиссии углекислоты отмечены у южного экотипа, самые низкие у северного экотипа. Поглощение углекислого газа у северного экотипа начинается на восемь дней раньше, чем у южного и высокогорного экотипов. Значительное снижение фотосинтеза у деревьев северного происхождения отмечали в августе, а у южных в сентябре. В начале роста хвои самые низкие значения дыхания имел высокогорный экотип, самые высокие южный. Анализ результатов измерения темнового дыхания показал, что все экотипы имели высокие значения в начале роста хвои, которые постепенно снижались к концу июня, оставались стабильными до начала августа, затем значительно уменьшались и имели минимальные значения в октябре. Выделение углекислоты у двухлетней хвои было минимальным в мае у всех экотипов, при этом максимальные его значения были характерны для северного экотипа, минимальные для высокогорного и южного экотипов. В целом, дыхание южного экотипа было ниже, чем у северного и высокогорного весь вегетационный период. В октябре дыхание двухлетней хвои всех экотипов было выше, чем в мае. Однолетняя хвоя с мая по сентябрь имела более высокие показатели R/A, чем двухлетняя у всех экотипов. Таким образом, показано, что каждый экотип имел свои особенности протекания газообменных процессов в течение вегетационного периода.

**Ключевые слова.** Высокогорные и северные экотипы *ex situ*, дыхание, фотосинтез, *Pinus sibirica*.

**Summary.** Currently, there is no consensus on the expected changes in the activity of photosynthesis and respiration due to global temperature increase. The response of plants to climate warming can be simulated by removing them from their natural habitats and growing them *ex situ* in new, warmer conditions. During the growing season the activity of photosynthesis and respiration was determined in one-year-old and two-year-old needles of the vegetative progeny of the northern (Urengoy), high-altitude (Zapadno-Sayansky Pereval), and southern (Tomsk) ecotypes of Siberian cedar. The conducted studies showed that the intensity of  $\text{CO}_2$  gas exchange differed significantly between the ecotypes at the initial stages of one-year-old needles growth. The highest values of carbon dioxide emission were observed in the southern ecotype, and the lowest values were observed in the northern ecotype. The absorption of carbon dioxide in the northern ecotype begins eight days earlier than in the southern and high-altitude ecotypes. A significant decrease in photosynthesis was observed in northern-origin trees in August, and in southern-origin trees in September. The analysis of the results of dark respiration measurements showed that all ecotypes had high values at the beginning of needle growth, which gradually decreased by the end of June, remained stable until the beginning of August, then decreased significantly and had minimal values in October. At the beginning of the needles growth, the lowest values of respiration had the high-altitude ecotype, the highest the southern ecotype. The carbon dioxide release of two-year-old needles was minimal in May in all ecotypes, while its maximum values were characteristic of the northern ecotype, the minimum for the high-altitude and southern ecotypes. In general, the southern ecotype's respiration was lower than that of the northern and high-altitude ecotypes throughout the growing season. In October, the respiration of two-year-old needles of all ecotypes was higher than in May. From May to September, one-year-old needles had higher R/A values than two-year-old needles

in all ecotypes. Thus, it was shown that each ecotype had its own characteristics of gas exchange processes throughout the growing season.

**Key words.** High-altitude and northern ecotypes *ex situ*, *Pinus sibirica*, photosynthesis, respiration.

**Введение.** На сегодняшний день выбросы парниковых газов в результате антропогенной деятельности привели к повышению глобальной температуры примерно на 1°C (Bernacchi et al., 2023). В результате глобального потепления отмечается сдвиг северной и высотной границ древесной растительности (Soja et al., 2007; Zu et al., 2021). Температура оказывает прямое влияние на биохимические реакции на клеточном уровне всего растения. Растения могут термически акклиматизировать ключевые метаболические процессы, когда происходят изменения в процессе их выращивания (Yamori et al., 2014), но эти адаптации предназначены для выживания растений и не обязательно приводят к максимальному росту и продуктивности. В настоящее время нет единого мнения относительно ожидаемых изменений в активности фотосинтеза и дыхания из-за повышения температуры (Dusenge et al., 2019; Way, Yamori, 2014). Смоделировать реакцию растений на потепление климата можно при их переносе из естественных условий произрастания и выращивании *ex situ* в новых более теплых условиях. Цель настоящего исследования оценить продуктивность хвои по показателям активности фотосинтеза и дыхания северного и высокогорного экотипов по сравнению с южным экотипом кедра сибирского.

**Методы и материалы.** Исследования проводили на научном стационаре «Кедр» в 30 км к югу от г. Томска. Определяли активность фотосинтеза и дыхания двадцатилетнего вегетативного потомства северного (Уренгой), высокогорного (Западно-Саянский перевал) и южного (Томск) экотипов кедра сибирского. В течение вегетационного периода при помощи портативного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, Ltd, США) на пяти деревьях каждого экотипа определяли скорость видимого фотосинтеза и темнового дыхания хвои прошлого (двухлетняя хвоя) и текущего года (однолетняя хвоя) формирования. Достоверность различий между экотипами оценивали с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica 8.

**Результаты и обсуждение.** Проведенные исследования показали, что интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена достоверно отличалась между экотипами на начальных этапах роста однолетней хвои (рис. 1). В начале формирования хвои всех экотипов наблюдалось только выделение углекислоты. Самые высокие значения эмиссии углекислоты отмечены у южного экотипа, самые низкие у северного экотипа. Поглощение углекислого газа у северного экотипа начинается на восемь дней раньше, чем у южного и высокогорного экотипов. С середины июня до первой декады июля интенсивность фотосинтеза между экотипами не отличалась. С середины июля фотосинтез высокогорного экотипа начинал снижаться и в июле-августе характеризовался значениями достоверно ниже, чем у южного и северного экотипов. Значительное снижение фотосинтеза у деревьев северного происхождения отмечали в августе, а у южных в сентябре. В октябре активность поглощения углекислоты между экотипами достоверно не отличалась.

Анализ результатов измерения темнового дыхания однолетней хвои показал, что все экотипы имели высокие значения в начале роста хвои, которые постепенно снижались к концу июня, оставались стабильными до начала августа, затем значительно уменьшались и имели минимальные значения

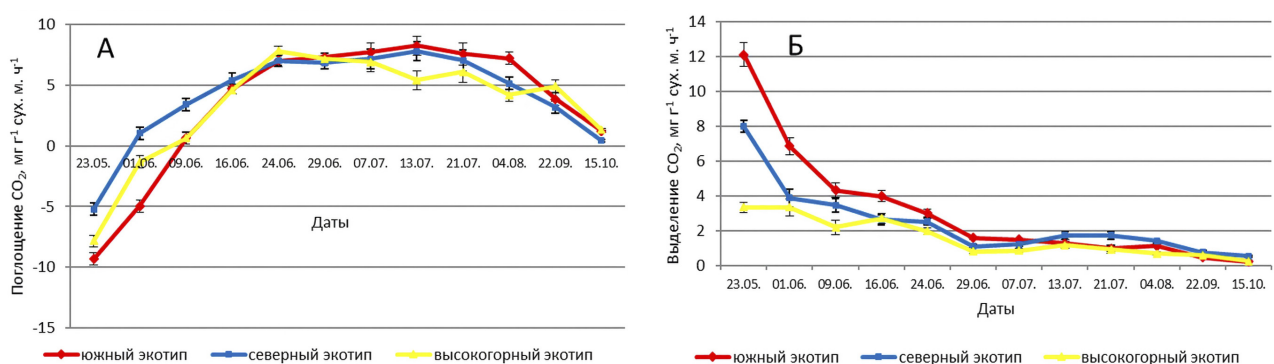


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза (А) и дыхания (Б) однолетней хвои различных экотипов *Pinus sibirica*.

в октябре. Следует отметить, что в начале роста хвой самые низкие значения дыхания имел высокогорный экотип, самые высокие южный. Такая тенденция сохранялась до первой декады июля. С середины июля отмечали снижение дыхания у деревьев высокогорного и южного происхождения, при этом их значения достоверно не отличались между экотипами. У северных деревьев выделение  $\text{CO}_2$  было достоверно выше, чем у других экотипов в середины июля до конца вегетационного сезона.

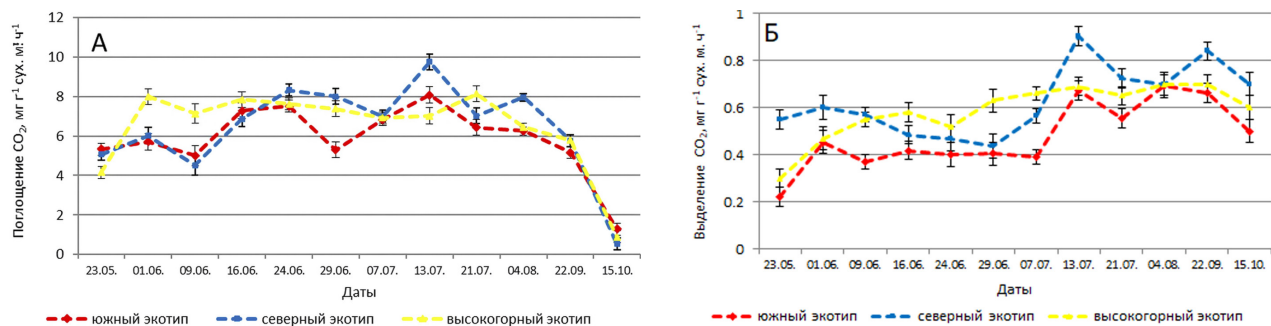


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза (А) и дыхания (Б) двухлетней хвой различных экотипов *Pinus sibirica*.

Другой характер сезонной динамики  $\text{CO}_2$  газообмена был отмечен у двухлетней хвой (рис. 2). Видимый фотосинтез имел высокие значения уже в начале вегетации у всех экотипов. У высокогорного экотипа отмечали возрастание фотосинтеза в два раза в начале июня по сравнению с майскими показателями. Высокая и стабильная активность поглощения углекислоты сохранялась у высокогорных деревьев до второй декады июля, в начале августа начинала снижаться и опускалась до минимальных значений в октябре. Скорость фотосинтеза южных и северных деревьев выходила на плато позже, чем у высокогорных, в середине июня. Снижение фотосинтеза у южного и северного экотипов наблюдали во второй декаде сентября. Следует отметить, более высокие значения фотосинтеза северного экотипа в отдельные даты середины вегетационного периода, по сравнению с южным и высокогорным экотипами.

Исследования темнового дыхания показали, что эмиссия  $\text{CO}_2$  была достоверно выше у однолетней хвой в течение всего периода наблюдения, кроме октября. Выделение углекислоты у двухлетней хвой было минимальным в мае у всех экотипов, при этом максимальные его значения были характерны для северного экотипа, минимальные для высокогорного и южного экотипов. Выделение углекислоты у всех экотипов возрастало в начале июня и выходило на плато. Дальнейшая сезонная динамика дыхания была специфична для каждого экотипа. Так у высокогорных деревьев дыхание начинало возрастать в конце июня, оставалось стабильным до сентября, незначительно снижалось в октябре. У северного экотипа происходило незначительное снижение выделения  $\text{CO}_2$  с середины до конца июня, в начале августа оно возрастало и снижалось в октябре. Южный экотип характеризовался стабильными показателями дыхания весь июнь и начало июля. С середины июля до сентября у южных деревьев наблюдали более высокий уровень дыхания, которое снижалось в октябре. В целом, дыхание южного экотипа было ниже, чем у северного и высокогорного весь вегетационный период. В октябре дыхание всех экотипов было выше, чем в мае.

Таблица 1

Отношение темнового дыхания к видимому фотосинтезу (R/A) в однолетней и двухлетней хвое различных экотипов *Pinus sibirica*

Экотипы	Даты											
	23 V	01 VI	09 VI	16 VI	24 VI	29 VI	07 VII	13 VII	21 VII	04 VIII	22 IX	15 X
Южный	— 0,04	— 0,08	<u>6,74</u> 0,07	<u>0,85</u> 0,06	<u>0,43</u> 0,05	<u>0,22</u> 0,08	<u>0,19</u> 0,06	<u>0,16</u> 0,08	<u>0,13</u> 0,09	<u>0,16</u> 0,11	<u>0,12</u> 0,13	<u>0,19</u> 0,39
Северный	— 0,11	<u>3,76</u> 0,10	<u>1,02</u> 0,13	<u>0,49</u> 0,07	<u>0,36</u> 0,06	<u>0,16</u> 0,05	<u>0,17</u> 0,08	<u>0,22</u> 0,09	<u>0,25</u> 0,10	<u>0,28</u> 0,09	<u>0,24</u> 0,15	<u>1,32</u> 1,33
Высоко- горный	— 0,07	— 0,06	<u>3,51</u> 0,08	<u>0,59</u> 0,07	<u>0,25</u> 0,07	<u>0,11</u> 0,09	<u>0,13</u> 0,10	<u>0,22</u> 0,10	<u>0,15</u> 0,08	<u>0,17</u> 0,11	<u>0,12</u> 0,12	<u>0,19</u> 0,68

Примеч.: в числителе показатели однолетней, в знаменателе двухлетней хвой.

Продуктивности хвои можно оценить по соотношению дыхания и фотосинтеза. Чем меньше это соотношение, тем больше продуктов фотосинтеза вовлекаются в биохимические реакции и тратятся на накопление биомассы в течение вегетации, запасаются в зимний период. В однолетней хвое в первые даты исследования отмечали только выделение  $\text{CO}_2$ , поэтому данные по R/A в таблице отсутствуют (табл. 1). Как показал анализ данных, однолетняя хвоя с мая по сентябрь имела более высокие показатели R/A, чем двухлетняя у всех экотипов. Только в октябре этот показатель становится ниже, чем у двухлетней хвои, в связи со значительным падением. Следует отметить более высокое отношение фотосинтеза к дыханию у южного экотипа в июне, чем у других экотипов. Это обусловлено более поздним формированием фотосинтетического аппарата у южных деревьев. Северный экотип характеризовался более высокими значениями R/A однолетней хвои с середины июля по октябрь в сравнении с другими экотипами, в связи более высокими дыхательными затратами.

**Заключение.** Таким образом, показано, что каждый экотип имел свои особенности протекания  $\text{CO}_2$ -газообменных процессов в течение вегетационного периода. Активности видимого фотосинтеза и темнового дыхания северных и высокогорных деревьев отличались от местных южных деревьев, что говорит о наследственной обусловленности протекания этих процессов. Однолетняя хвоя всех экотипов была намного менее продуктивна, чем двухлетняя. Учитывая достоверные отличия активности фотосинтеза и дыхания на определенных этапах вегетации между экотипами, можно заключить, что за двадцать лет выращивания на юге Томской области экотипов из экстремальных условий произрастания не произошла температурная акклимация их главных физиологических процессов.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках госзадания ИМКЭС СО РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Bernacchi C. J., Ruiz-Vera U. M., Siebers M. H., DeLusia N. J., Ort D. R.* Short-and long-term warming events on photosynthetic physiology, growth, and yields of field grown crops // *Biochem. J.*, 2023. – Vol. 480, № 13. – Pp. 999–1014. <http://doi.org/10.1042/BCJ20220433>
- Dusenge M. E., Duarte A. G., Way D. A.* Plant carbon metabolism and climate change: elevated  $\text{CO}_2$  and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration // *New Phytol.*, 2019. – Vol. 221. – Pp. 32–49. <http://doi.org/10.1111/nph.15283>
- Soja A. J., Tchebakova N. M., French N. H. F., Flannigan M. D., Shugart H. H., Stocks B. J., Sukhinin A. I., Parfenova E. I., Chapin III F. S., Stackhouse Jr. P. W.* Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations // *Global and Planetary Change.*, 2007. – Vol. 56. – P. 274–296. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2006.07.028>
- Way D. A., Yamori W.* Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definition and accounting for thermal acclimation of respiration // *Photosynth. Res.*, 2014. – V. 119. – Pp. 89–100. <http://doi.org/10.1007/s11120-013-9873-7>
- Yamori W., Hikosaka K., Way D. A.* Temperature response of photosynthesis in  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation // *Photosynth. Res.*, 2014. – Vol. 119. – Pp. 101–117. <http://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>
- Zu K., Wang Z., Zhu X., Lenoir J., Shrestha N., Lyu T., Luo A., Li Y., Ji C., Peng S., Meng J., Zhou J.* Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change // *Science of the Total Environment*, 2021. – Vol. 783, № 7. – Pp. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146896>