УДК 581.1:582.475 DOI: 10.14258/pbssm.2026036

Сезонная продуктивность хвои разного возраста у горных экотипов кедра сибирского

Seasonal productivity of needles of different ages in mountain ecotypes of Siberian pine

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. Изучена сезонная динамика видимого фотосинтеза (Pn) и темнового дыхания (Rd) у хвои 1–4 лет двух горных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) – низкогорного (Западный Саян, 350 м над ур. м.) и высокогорного (Западно-Саянский перевал, 1900 м над ур. м.) – в условиях интродукции в Томской области. Установлено, что максимальные значения Pn у обоих экотипов отмечены на 2-летней хвое: у низкогорного – 7,9 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$, у высокогорного – 7,6 мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$. При этом у высокогорного экотипа дыхание было выше на всех возрастах, а отношение Rd/Pn составляло 0,16–0,19 против 0,12–0,15 у низкогорного, что указывает на более высокие дыхательные затраты. У однолетней хвои высокогорного экотипа выявлены опережающий осенний спад ассимиляции и экстремальные затраты на дыхание поддержания: отношение дыхания к фотосинтезу (Rd / Pn) в сентябре достигает 17 %. Отмечена компенсаторная стратегия высокогорного кедра: его четырехлетняя хвоя в весенний период (май–июнь) функционирует в 1,5 раза интенсивнее низкогорной. Рассчитана интегральная продуктивность на 1 г сухой массы хвои с использованием физиологически активной длины дня. Суммарная продуктивность 1 г хвои всех возрастов за сезон у низкогорного экотипа на 22 % выше, чем у высокогорного (9 917 против 7 775 мг ОВ$\cdot г^{-1}$ сезон$^{-1}$). Максимальная продуктивность у обоих экотипов отмечена на 2-летней хвое (у низкогорного – 4 305, у высокогорного – 3 625 мг ОВ$\cdot г^{-1}$ сезон$^{-1}$). Вклад 2-летней хвои у обоих экотипов составляет 43–47 %; вклад 4-летней хвои не превышает 4–7 %. Регрессионный анализ показал, что происхождение экотипа является наиболее сильным фактором продуктивности ($\beta = 0{,}51$, $p < 0{,}001$). Высокое Rd / Pn у высокогорного экотипа свидетельствует о наследственно (эпигенетически) закреплённых повышенных затратах на дыхание. Эпигенетическая память, сформированная в суровых условиях высокогорья, сохраняется после 26 лет выращивания в тёплом климате Томска приводя к дисбалансу между фотосинтезом и дыханием, ускоренному старению и сокращению продолжительности жизни хвои. Сделан вывод, что генетически детерминированная «стратегия выживания» высокогорного экотипа блокирует возможность избыточного ростового отклика на потепление климата при переносе в мягкие равнинные условия.

Ключевые слова. Возрастная динамика хвои, горные экотипы, дыхание, продуктивность хвои, фотосинтез, эпигенетическая память, *Pinus sibirica*.

Summary. The seasonal dynamics of net photosynthesis (Pn) and dark respiration (Rd) in 1–4-year-old needles of two elevational ecotypes of Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) – low-mountain (Western Sayan, 350 m a. s. l.) and high-mountain (Western Sayan Pass, 1900 m a. s. l.) – were studied under *ex situ* conditions in Tomsk region. Maximum Pn values in both ecotypes were observed in 2-year-old needles: 7,9 mg $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ in the low-mountain and 7,6 mg $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ in the high-mountain ecotype. Respiration was higher in the high-mountain ecotype across all needle ages, and the Rd/Pn ratio ranged from 0,16 to 0,19, compared to 0,12–0,15 in the low-mountain ecotype, indicating higher respiratory costs. In 1-year-old needles of the high-mountain ecotype, an earlier autumn decline in assimilation and extreme maintenance respiration costs before winter were recorded: the respiration-to-photosynthesis ratio (Rd/Pn) in September reached 17 %. A compensatory strategy of the high-mountain ecotype was revealed: its 4-year-old needles functioned 1,5 times more intensively in spring (May–June) than those of the low-mountain ecotype. Integrated productivity per 1 g dry needle mass was calculated using physiologically active day length. Total productivity of 1 g of all needle ages over the season in the low-mountain ecotype was 28 % higher than in the high-mountain ecotype (9,917 vs. 7,775 mg OM$\cdot g^{-1}$ season^{-1}). Maximum productivity in both ecotypes was observed in 2-year-old needles (4,305 in low-mountain vs. 3,625 mg OM$\cdot g^{-1}$ season^{-1} in high-mountain ecotype). The contribution of 2-year-old needles in both ecotypes was 43–47 %; the contribution of 4-year-old needles did not exceed 4–7 %. Regression analysis showed that ecotype origin is the strongest

factor of productivity (β = 0,51, p < 0,001). The higher Rd/Pn ratio in the high-mountain ecotype indicates epigenetically fixed increased respiratory costs. Epigenetic memory formed under harsh high-mountain conditions is retained after 26 years of cultivation in the warm climate of Tomsk causing an imbalance between photosynthesis and respiration, accelerated senescence, and reduced needle longevity. It is concluded that the genetically determined "survival strategy" of the high-mountain ecotype blocks the possibility of an excessive growth response to climate warming when transferred to mild lowland conditions.

Key words. Age dynamic of needles, epigenetic memory, mountain ecotypes, needle productivity, photosynthesis, respiration, *Pinus sibirica.*

Введение. Наблюдаемое в последнее столетие потепление климата вызывает ответную реакцию растительных организмов, которая выражается, в том числе, в изменении ареалов в пространстве и времени (Soja et al., 2007). Приспособление растений к новым условиям происходит через перестройку физиологических процессов. Фотосинтез и дыхание являются температурозависимыми функциями, поэтому логично ожидать, что они будут реагировать на изменяющиеся условия мест произрастания (Way, Yamori, 2014; Yamori et al., 2014; Dusenge et al., 2019;). Баланс между этими процессами может быть как положительным, так и отрицательным в стрессовых условиях.

Особый интерес для понимания адаптационного потенциала древесных пород представляют исследования климатических экотипов (Zu et al., 2021). Ранее нами была изучена сезонная динамика газообмена у широтных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в условиях *ex situ*, показавшая различия в сроках начала и окончания ростовых процессов, а также в интенсивности дыхания (Бендер, 2025). Однако влияние высотной поясности, которое часто является решающим в горах Южной Сибири, остается менее изученным. Исследования параметров фотосинтетического аппарата *Pinus sibirica* в условиях высотной поясности Западного Саяна показали значительные различия между низкогорными и высокогорными популяциями (Пахарькова и др., 2024). Высокогорные популяции кедра произрастают в суровых условиях с крайне коротким безморозным периодом и низкой суммой активных температур, что должно было сформировать специфические адаптивные стратегии (Воробьева и др., 2001; Пахарькова и др., 2024).

Цель настоящей работы – сравнительное изучение сезонной динамики интенсивности фотосинтеза и дыхания у хвои разного возраста (1–4 года) двух высотных экотипов кедра сибирского – низкогорного (Западный Саян) и высокогорного (Западно-Саянский перевал) – в условиях интродукции на юге Томской области. Особое внимание уделено расчету интегральной продуктивности хвои для оценки вклада возрастных групп в общий углеродный баланс дерева.

Материалы и методы. Исследования проводили на научном стационаре «Кедр» (30 км к югу от г. Томска). Объектом служило 26-летнее вегетативное потомство (привои) кедра сибирского двух экотипов: низкогорного (Западный Саян, 350 м над ур. м., светлохвойные горнотаёжные леса) и высокогорного (Западно-Саянский перевал, 1900 м над ур. м., темнохвойные горнотаёжные леса, верхняя граница). Для каждого экотипа было отобрано по 5 модельных деревьев.

В течение вегетационного периода (с мая по сентябрь) на побегах второго порядка в верхней трети кроны проводили измерения видимого фотосинтеза (Pn) и темнового дыхания (Rd) хвои 1, 2, 3 и 4-го года жизни. Измерения выполняли на портативном инфракрасном газоанализаторе LI-6400XT (Li-Cor Inc., США) в период с 9 до 13 часов. В листовой камере поддерживали температуру 22–24 °С, поток CO_2 400 мкмоль·моль$^{-1}$ и интенсивность фотосинтетически активной радиации 1500 мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$. Темновое дыхание измеряли после 10–15 минутной адаптации хвои в темноте (Chi et al., 2013).

Для перехода от мг CO_2 к накопленному органическому веществу использовали коэффициент 0,647, отражающий долю углерода в составе сухого органического вещества (Малкина, 1984). Суточную нетто-ассимиляцию CO_2 (Асут, мг CO_2·г$^{-1}$·сут.$^{-1}$) рассчитывали по формуле:

Асут = Pn × Ld – Rd × Ln

где Pn – видимый фотосинтез, Rd – темновое дыхание, Ld – физиологически активная длина дня (май – 7 ч, июнь – 10 ч, июль – 10 ч, август – 8 ч, сентябрь – 5 ч) и Ln – продолжительность ночи (часы). Суточное накопление органического вещества (мг ОВ·г$^{-1}$·сут.$^{-1}$) вычисляли как

ОВсут = Асут × 0,647. Интегральную продуктивность за вегетационный сезон (мг ОВ·г$^{-1}$·сезон$^{-1}$) рассчитывали как сумму среднемесячных значений, умноженных на число дней в месяце (май – 10, июнь – 30, июль – 31, август – 31, сентябрь – 20). Для однолетней хвои продуктивность определяли

с момента перехода к положительному нетто-балансу CO_2 (фотосинтез > дыхание), который в 2022 г. наблюдался с 15 по 23 июня. Это исключало из расчёта начальный период, когда молодая хвоя является акцептором ассимилятов и её газообмен был отрицателен.

Для количественной оценки вклада факторов происхождения (экотипа), возраста хвои и физиологических показателей в формирование продуктивности проведён множественный регрессионный анализ. Зависимая переменная – интегральная продуктивность 1 г сухой массы хвои за сезон (мг ОВ·г$^{-1}$·сезон$^{-1}$). Независимые переменные: экотип (фиктивная переменная: 0 – высокогорный, 1 – низкогорный), возраст хвои (1–4 года), среднее за сезон отношение Rd/Pn, средний за сезон Pn и средний за сезон Rd. Все переменные стандартизованы для получения стандартизованных коэффициентов регрессии (β). Анализ выполнен в программе MS Excel с использованием пакета анализа данных.

Результаты и обсуждение. Сезонная динамика видимого фотосинтеза (Pn) и темнового дыхания (Rd) у хвои разного возраста представлена на рисунках 1 и 2. У высокогорного экотипа (рис. 1) максимальные значения Pn на 2-летней хвое достигали 7,6 мг CO_2·г$^{-1}$·ч$^{-1}$, тогда как у низкогорного экотипа (рис. 2) они были выше и достигали 7,9 мг CO_2·г$^{-1}$·ч$^{-1}$ также на 2-летней хвое. При этом у низкогорного экотипа значения Pn были выше на всех возрастах. У однолетней хвои в мае наблюдался отрицательный газообмен (Pn < Rd), что характерно для периода активного роста, когда хвоя является акцептором ассимилятов. У хвои старших возрастов (2–4 года) положительный газообмен сохранялся с начала наблюдений.

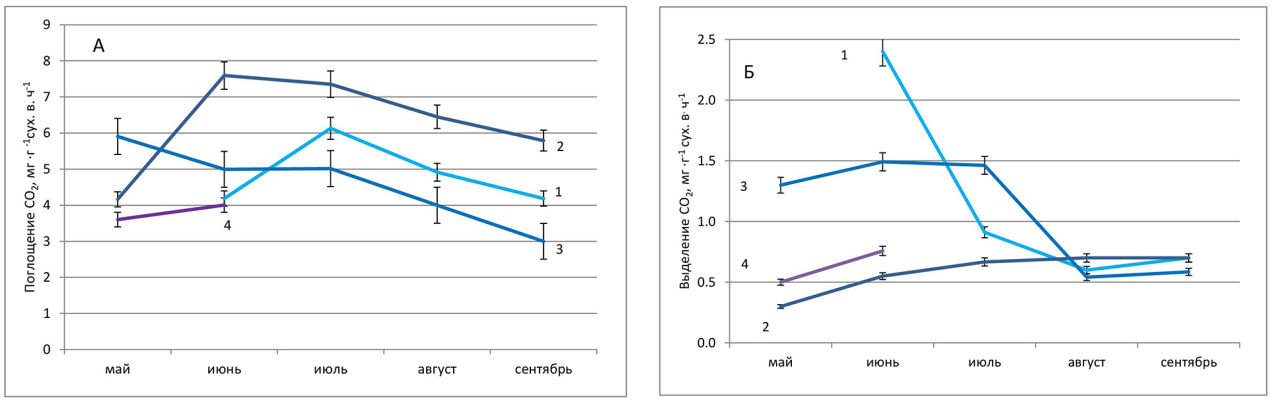


Рис. 1. Сезонная динамика видимого фотосинтеза (А) и темнового дыхания (Б) у хвои разного возраста высокогорного экотипа кедра сибирского. Здесь и далее на графиках цифрами обозначен возраст хвои.

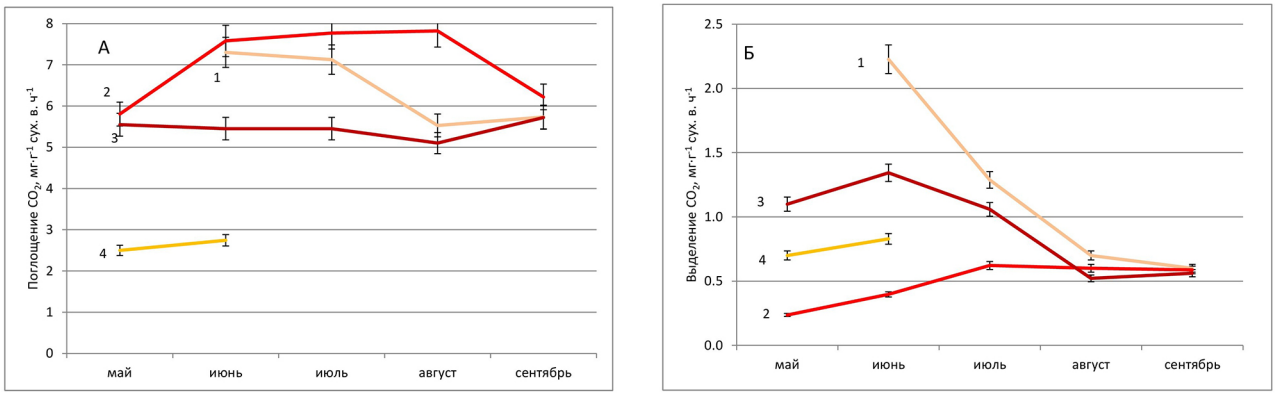


Рис. 2. Сезонная динамика видимого фотосинтеза (А) и темнового дыхания (Б) у хвои разного возраста низкогорного экотипа кедра сибирского.

Темновое дыхание у обоих экотипов было максимальным в начале вегетационного сезона (до 4,6 мг CO_2·г$^{-1}$·ч$^{-1}$) и снижалось к осени. Однако у высокогорного экотипа дыхание было выше на всех возрастах и во все месяцы. Отношение Rd/Pn, характеризующее долю ассимилятов, затрачиваемых на

дыхание, у низкогорного экотипа было ниже (0,12–0,15) на всех возрастах, тогда как у высокогорного оно составляло 0,16–0,19 (рис. 3). Наибольшие различия в Rd/Pn между экотипами отмечены на 1-летней хвое в мае–июне (до 2-кратного превышения у высокогорного).

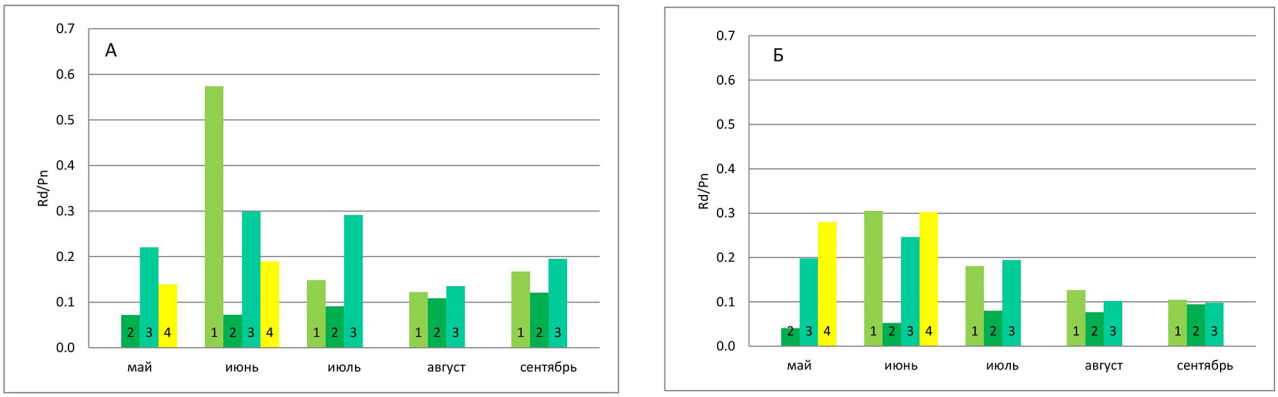


Рис. 3. Сезонная динамика отношения дыхания к фотосинтезу (Rd/Pn) у высокогорного (А) и низкогорного (Б) экотипов кедра сибирского.

Интегральная продуктивность 1 г сухой массы хвои и вклад каждого возраста в суммарную продуктивность за сезон представлена в таблице 1. У низкогорного экотипа продуктивность была выше на 1-, 2- и 3-летней хвое. Наибольшие различия отмечены на 1-летней хвое (в 1,51 раза) и 3-летней (в 1,49 раза). На 4-летней хвое продуктивность высокогорного экотипа была выше, однако абсолютные значения крайне низки (менее 650 мг ОВ·г$^{-1}$).

Таблица 1. Интегральная продуктивность (мг ОВ·г$^{-1}$·сезон$^{-1}$) и вклад (%) хвои разного возраста экотипов кедра сибирского за вегетационный сезон

Возраст хвои, лет	Низкогорный экотип	Высокогорный экотип	Низкогорный/ Высокогорный
1	2 766 28	1 829 24	1,51
2	4 305 43	3 625 47	1,19
3	2 503 25	1 678 22	1,49
4	343 4	643 7	0,53
Сумма за 4 года	9 917	7 775	1,28

Примеч.: в числителе продуктивность, в знаменателе вклад хвои разного возраста.

Суммарная продуктивность хвоинки за 4 года у низкогорного экотипа составила 9 917 мг ОВ·г$^{-1}$, у высокогорного – 7 775 мг ОВ·г$^{-1}$, что на 22 % выше у низкогорного. У обоих экотипов максимальная продуктивность отмечена на 2-летней хвое. У высокогорного экотипа 2-летняя хвоя даёт наибольший вклад (47 %), тогда как у низкогорного её вклад составляет 43 %. Вклад 1-летней хвои у низкогорного экотипа выше (28 % против 24 %), что может быть связано с более ранним переходом к положительному газообмену. Вклад 4-летней хвои у обоих экотипов не превышает 4–7 %.

Для количественной оценки вклада происхождения, возраста и физиологических показателей в формирование продуктивности хвои проведён множественный регрессионный анализ (табл. 3).

Таблица 2. Результаты множественного регрессионного анализа продуктивности хвои разного возраста низкогорного и высокогорного экотипов кедра сибирского

Параметр	Стандартизованный коэффициент β	p-уровень
Экотип (происхождение)	0,51*	<0,001
Возраст хвои, годы	–0,32*	0,002
Отношение Rd/Pn (среднее за сезон)	–0,28*	0,003
Средний Pn, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$	0,19	0,027
Среднее Rd, мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$	–0,14	0,038

Примеч.: $R^2 = 0,92$; $p < 0,001$. Зависимая переменная – интегральная продуктивность 1 г сухой массы хвои за сезон (мг ОВ$\cdot г^{-1} \cdot$сезон$^{-1}$). Значимые коэффициенты ($p < 0,05$) отмечены звездочками.

Наибольший стандартизованный коэффициент получен для происхождения экотипа ($\beta = 0,51$; $p < 0,001$). Это означает, что при переходе от высокогорного к низкогорному экотипу продуктивность возрастает в среднем на 0,51 стандартного отклонения при прочих равных условиях. Возраст хвои также значим ($\beta = –0,32$; $p = 0,002$): с увеличением возраста продуктивность снижается. Отношение Rd/Pn имеет отрицательный коэффициент ($\beta = –0,28$; $p = 0,003$), подтверждая, что высокие дыхательные затраты снижают продуктивность. Таким образом, происхождение экотипа является наиболее сильным фактором продуктивности хвои, а основным физиологическим механизмом, опосредующим это влияние, служат наследственно закреплённые различия в дыхательных затратах (Rd/Pn).

Проведённое исследование выявило устойчивые различия между низкогорным и высокогорным экотипами кедра сибирского по продуктивности хвои в условиях юга Томской области. Низкогорный экотип превосходит высокогорный по продуктивности на 1 г сухой массы 2-летней хвои на 16 % (4 305_против 3 625 мг ОВ$\cdot г^{-1}$ сезон$^{-1}$). Эти результаты согласуются с исследованиями Е. А. Жук (2024), которые показали, что различия по объёму ствола между высотными экотипами кедра сибирского были почти 3-кратными в пользу низкогорного при выращивании в одинаковых условиях.

Полученные данные также согласуются с литературными сведениями о том, что у хвойных пород максимальная фотосинтетическая активность часто характерна для 2-летней хвои (Цельникер и др., 1993). В нашем исследовании у высокогорного экотипа продуктивность 2-летней хвои на единицу сухого веса составляла 47 % от суммарной продуктивности за 4 года, тогда как у низкогорного экотипа вклад 2-летней хвои был 43 %. Более низкая продуктивность хвои текущего года формирования связана с тем, что в начальные этапы роста она является акцептором ассимилятов – значительная часть продуктов фотосинтеза тратится на рост и формирование собственных тканей. К 2-летнему возрасту хвоя полностью сформирована, её фотосинтетический аппарат достигает максимальной эффективности, и она становится донором, экспортируя ассимиляты в другие части растения (Бендер, 2025).

С другой стороны, ключевой причиной более низкой продуктивности высокогорного экотипа в условиях Томска, по-видимому, являются наследственно закреплённые высокие затраты на дыхание. Несмотря на то, что деревья росли в одинаковых условиях в течение 26 лет, высокогорный экотип сохранил более высокое отношение Rd/Pn (0,16–0,19 против 0,12–0,15 у низкогорного). Это указывает на то, что различия имеют не только физиологическую, но и эпигенетическую природу.

Современные исследования показывают, что растения обладают способностью к эпигенетической памяти – сохранению информации о пережитых стрессах на уровне модификаций ДНК и гистонов, без изменения первичной последовательности ДНК. Эта память может сохраняться в течение многих лет и даже передаваться следующему поколению. Было показано, что ель обыкновенная (*Picea abies*) демонстрирует ярко выраженную эпигенетическую память: температура во время формирования семян определяет фенотип потомства на протяжении 20 лет (Fossdal et al., 2024).

В нашем случае высокогорный экотип кедра сибирского происходит из условий с крайне низкой суммой активных температур (350 °C) и экстремально коротким вегетационным периодом (20 суток). В процессе эволюции у него сформировалась эпигенетически закреплённая программа, направленная на выживание в холодном климате, ключевой элемент которой – повышенная активность дыхания, необходимая для поддержания метаболизма при низких температурах и быстрой мобилизации за-

щитных реакций при заморозках. При переносе в тёплые условия Томской области (сумма активных температур ~2000 °С) эта программа становится неадаптивной. Высокогорный экотип продолжает «помнить» о необходимости высоких затрат на дыхание, что приводит к повышенным потерям углерода – большая доля ассимилятов тратится на дыхание, снижая чистую продуктивность.

Высокая метаболическая активность 2-летней хвои у высокогорного экотипа, обеспечившая 47 % вклада в общую продуктивность, имеет и обратную сторону. Согласно современным представлениям, тепловой стресс, который испытывают растения при переносе в более теплый климат, вызывает дисбаланс метаболизма и ускоряет процессы старения тканей. В нашем эксперименте мы наблюдаем физиологическую «плату» за высокую эффективность: интенсивная работа ассимиляционного аппарата 2-летней хвои, по-видимому, приводит к его ускоренному износу. Как следствие, к четвёртому году жизни хвоя этого экотипа уже неспособна поддерживать высокий уровень продуктивности и преждевременно (в августе) желтеет и опадает. В естественных условиях высокогорья кедр сибирский может сохранять хвою до 8–10 лет (Воробьева и др., 2001). Однако в нашем исследовании 4-летняя хвоя у обоих экотипов желтела и опадала уже в июле. Особенно показательно, что у высокогорного экотипа, который в горах имеет максимальную продолжительность жизни хвои, в условиях *ex situ* этот показатель сократился вдвое.

Заключение. Таким образом, эпигенетическая память высокогорного экотипа кедра сибирского является ключевым фактором, определяющим его более низкую продуктивность в условиях интродукции. Эта память, полезная в холодном климате, в условиях тепла становится причиной повышенных метаболических затрат, приводя к дисбалансу между фотосинтезом и дыханием, ускоренному старению и сокращению продолжительности жизни хвои. При переносе кедра в более тёплый климат продолжительность жизни хвои сокращается в два раза. Полученные результаты подтверждают, что при интродукции высокогорных экотипов в равнинные условия необходимо учитывать их повышенные дыхательные затраты (эпигенетически закреплённые) и сокращённый жизненный цикл хвои, что может лимитировать их продуктивность и устойчивость в долгосрочной перспективе.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания ИМКЭС СО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Бендер О. Г. Сезонная продуктивность разновозрастной хвои экотипов *Pinus sibirica* Du Tour различного географического происхождения // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2025. – Т. 24, № 2. – С. 15–18. https://doi.org/10.14258/pbssm.2025045

Воробьева Н. А., Загирова С. В., Бендер О. Г. Ультраструктурная организация хвои саженцев кедра сибирского в высокогорных районах Алтая // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке: Материалы Международной конференции. – Сыктывкар, 2001. – С. 194.

Жук Е. А. Соотношение продуктивности и устойчивости у различных экотипов кедра сибирского при выращивании в условиях Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2024. – Т. 23, № 2. – С. 117–121. https://doi.org/10.14258/pbssm.2024074

Малкина И. С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение, 1984. – № 6. – С. 29–33.

Пахарькова Н. В., Гаевский Н. А., Гетте И. Г. Параметры фотосинтетического аппарата *Pinus sibirica* в фенотипировании деревьев в условиях высотной поясности Западного Саяна // Журнал Сибирского федерального университета. Биология, 2024. – Т. 17, № 2. – С. 119–133.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. – М.: Наука, 1993. – 256 с.

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. – No. 2. – P. 1–13.

Dusenge M. E., Duarte A. G., Way D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO_2 and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration // New Phytologist, 2019. – Vol. 221. – P. 32–49. https://doi.org/10.1111/nph.15283

Fossdal C. G., Krokene P., Olsen J. E., Strimbeck R., Viejo M., Yakovlev I., Mageroy M. H. Epigenetic stress memory in gymnosperms // Plant Physiology, 2024. – Vol. 195. – P. 1117–1133. https://doi.org/10.1093/plphys/kiae051

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 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 // Photosynthesis Research, 2014. – Vol. 119. – P. 89–100. https://doi.org/10.1007/s11120-013-9873-7

Yamori W., Hikosaka K., Way D. A. Temperature response of photosynthesis in C_3, C_4 and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation // Photosynthesis Research, 2014. – Vol. 119. – P. 101–117. https://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. – P. 1–10. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146896