

О. Г. Бендер<sup>1</sup>\*

## Сравнение CO<sub>2</sub> -газообмена у различных экотипов *Pinus sibirica* и *P. pumila*

<sup>1</sup>Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск,  
Российская Федерация  
\*e-mail: obender65@mail.ru

**Аннотация.** Температура является главным фактором, регулирующим многие физиологические процессы и рост деревьев. Поэтому повышение температуры создаст новые климатические условия, влияющие на функционирование видов и их текущее географическое распространение. Учитывая ключевую роль лесов в глобальной продуктивности суши, особенно важно оценить реакции лесных деревьев путем изучения изменений физиологических процессов при увеличении температуры. Цель настоящего исследования состояла в выявлении особенностей газообмена экотипов *P. sibirica* и *P. pumila* из различных климатических районов выращенных в одинаковых условиях юга Томской области. При помощи инфракрасного газоанализатора Li 6400XT измеряли интенсивность видимого фотосинтеза и темнового дыхания двухлетней хвои пятнадцатилетнего семенного потомства кедр сибирского (*P. sibirica*) и кедрового стланика (*P. pumila*). Самая высокая интенсивность фотосинтеза наблюдалась у кедр сибирского местного Томского происхождения – 4,8 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, самая низкая у экотипа кедрового стланика с острова Кунашир – 3,8 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>. Величина темнового дыхания была максимальной у горного экотипа кедрового стланика с Северо-Муйского хребта – 1,9 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, минимальной у кедр сибирского местного экотипа – 0,5 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>. Таким образом, найдена специфичность отклика растений на изменение условий обеспеченности теплом через изменение газообменных процессов: фотосинтеза и дыхания. В пункте испытания максимальный положительный баланс фотосинтеза и дыхания показывал местный экотип местного вида. С увеличением и уменьшением суммы активных температур в местах происхождения испытываемых популяций снижалась интенсивность фотосинтеза и увеличивалась активность дыхания. Увеличение активности дыхания вносило существенно больший вклад по сравнению со снижением интенсивности фотосинтеза в изменение баланса этих двух энергетических процессов.

**Ключевые слова:** дыхание, фотосинтез, экотипы, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*

О. Г. Бендер<sup>1</sup>\*

## Comparison of CO<sub>2</sub> Gas Exchange of *Pinus sibirica* and *P. pumila* Different Ecotypes

<sup>1</sup>Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russian Federation  
\*e-mail: obender65@mail.ru

**Abstract.** Temperature is the main factor regulating many physiological processes and tree growth. Therefore, a temperature increase will create new climatic conditions that affect the functioning of species and their current geographical distribution. Given the key role of forests in global terrestrial productivity, it is especially important to assess the responses of forest trees by studying changes in physiological processes with increasing temperature. The purpose of this study was to identify the features of gas exchange of *P. sibirica* and *P. pumila* ecotypes from different climatic regions grown under the same conditions in the south of Tomsk region. Li 6400XT infrared gas analyzer was used to measure of visible photosynthesis and dark respiration intensity of two-year-old needles of fifteen-year-old seed progeny of Siberian stone pine (*P. sibirica*) and Siberian dwarf

pine (*P. pumila*). The highest intensity of photosynthesis was observed in Siberian stone pine of Tomsk origin – 4,8 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, the lowest intensity in the ecotype of Siberian dwarf pine from Kunashir island – 3,8 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. The value of dark respiration was maximum in the mountain ecotype of Siberian dwarf pine from Severo-Muyskiy khrebet – 1,9 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, minimum value in Siberian stone pine of the local ecotype – 0,5 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Thus, the specificity of the plant response to changes in the conditions of heat supply through changes in gas exchange processes: photosynthesis and respiration was found. At the test point, the maximum positive balance of photosynthesis and respiration was shown by the local ecotype of the local species. With an increase and decrease of the sum active temperatures in the places of origin of the tested populations, the intensity of photosynthesis decreased and the activity of respiration increased. An increase in the activity of respiration made a significantly greater contribution, compared with a decrease in the intensity of photosynthesis, to a change in the balance of these two energy processes.

**Keywords:** respiration, photosynthesis, ecotypes, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*

### **Введение**

Согласно моделям изменения климата в результате увеличения содержания в атмосфере парниковых газов средняя температура к 2100 году может увеличиться на 1,1–6,4 °С, а в лесных районах высоких широт почти на 10 °С [1]. Температура является главным фактором регулирующим многие физиологические процессы и рост деревьев. Таким образом, повышение температуры создаст новые климатические условия влияющие на функционирование видов и их текущее географическое распространение.

Учитывая ключевую роль лесов в глобальной продуктивности суши, особенно важно количественно оценивать реакцию лесных деревьев на потепление путем изучения изменений физиологических процессов. К сожалению, физиологические реакции лесных деревьев на изменение температуры – одна из самых больших неопределенностей в выстраиваемых моделях углеродного цикла [2].

Основными физиологическими функциями, регулируемыми потоки углерода, являются фотосинтез и дыхание, баланс между этими физиологическими процессами имеет решающее значение в обмене углерода между атмосферой и биосферой.

Растения обладают значительной способностью приспосабливаться к более теплым условиям и делать это таким образом, чтобы поддерживать или увеличивать прирост углерода. В ответ на потепление может происходить снижение дыхания [3] и увеличение поглощения углерода и, как следствие, роста [4]. Большинство видов также могут сдвигать свои тепловые оптимумы фотосинтеза в область более высоких температур в ответ на потепление [5, 6]. Увеличение температурного оптимума фотосинтеза может значительно снизить негативное влияние потепления, позволяющее растениям работать при более высоких температурах без снижения скорости фотосинтеза. Одновременное снижение скорости дыхания при повышении температуры уменьшит потери углерода по сравнению со скоростью дыхания, которое не приспособилось к потеплению.

Лесные древесные растения имеют большую продолжительность жизни и при высоких темпах повышения температуры, им может понадобиться изменять активность физиологических процессов. Эти физиологические изменения на повышение температуры получили название «тепловая акклиматизация». Однако

механизмы термической акклиматизации дыхания и фотосинтеза к потеплению далеко не ясны, особенно в природных экосистемах.

Учитывая ключевую роль лесов в глобальной продуктивности суши, особенно важно количественно оценить реакцию лесных деревьев на потепление путем изучения изменений физиологических процессов при увеличении температуры.

Цель настоящего исследования состояла в выявлении особенностей газообмена экотипов *P. sibirica* (Du Tour) и *P. pumila* (Pall.) Regel, из различных климатических районов в одинаковых условиях юга Томской области.

### Методы и материалы

В начале августа при помощи инфракрасного портативного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, США) измеряли интенсивность видимого фотосинтеза и темного дыхания двухлетней хвои кедрового стланика сибирского (*P. sibirica*) и кедрового стланика (*P. pumila*). В момент наблюдений возраст объектов исследования составлял 15 лет.

По два экотипа каждого вида были выращены из семян на юге Томской области на научном стационаре «Кедр». Семена кедрового стланика были собраны в Томской области (с. Нижне-Сеченово, местный экотип) и на северной границе произрастания (г. Уренгой, северный экотип), кедрового стланика на Северомуйском хребте (западный горный экотип из континентального климата) и острове Кунашир (восточный островной экотип из океанического климата). В каждом экотипе было исследовано по три дерева.

### Результаты

Анализ полученных данных показал, что самая высокая интенсивность фотосинтеза наблюдалась у кедрового стланика сибирского местного происхождения – 4,8 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, самая низкая у островного экотипа кедрового стланика – 3,8 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>. Диапазон различий между крайними значениями фотосинтеза составлял 21%. Величина темного дыхания была максимальной у горного экотипа кедрового стланика – 1,9 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, минимальной у кедрового стланика сибирского местного экотипа – 0,5 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> (рис.1). Различия максимальных и минимальных величин дыхания составили 67%. Интенсивность дыхания стланика Северомуйской популяции превышала таковую у кедрового стланика сибирского местного происхождения в 3 раза.

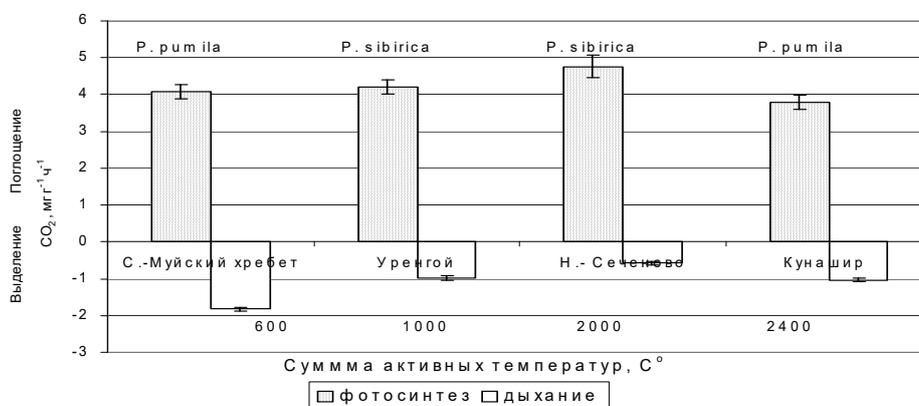


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза и дыхания у различных экотипов *P. sibirica* и *P. pumila*

Значительные отличия между видами и экотипами наблюдались при сравнении такой величины как отношение фотосинтеза к дыханию (A/R). Наши результаты показали, что максимальное значение A/R, было отмечено у Томского экотипа кедра сибирского, минимальное у горного экотипа кедрового стланика (рис. 2.), а положительный баланс фотосинтез /дыхание уменьшался у вышеназванных экотипов стланика в 4 раза по сравнению с кедром сибирским.

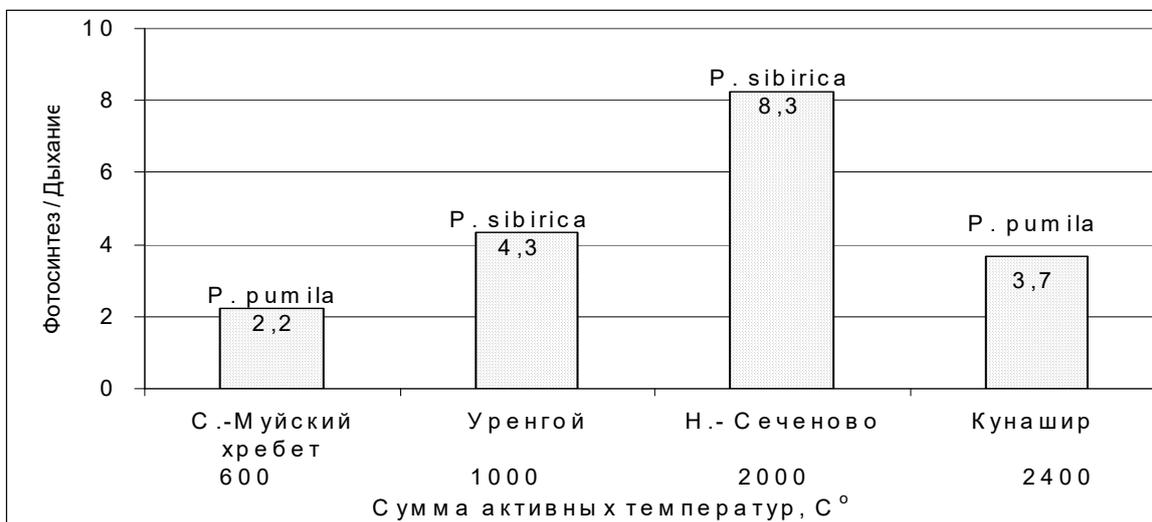


Рис. 2. Отношение фотосинтеза к дыханию у различных экотипов *P. sibirica* и *P. pumila*

### Обсуждение

Известно, что физиологические процессы по разному реагируют на тепловой и холодной стресс [7], и различные виды показывают разные возможности акклиматизации, в частности это зависит от климата, к которому они адаптированы. В прохладном климате, виды часто демонстрируют положительную реакцию роста на потепление наряду с повышенными показателями фотосинтетической способности [4, 8]. Исследования в более теплом климате показали снижение роста деревьев и поглощения углерода у видов, которые растут в более теплых низкоширотных климатических условиях [9, 10]. Это свидетельство указывает на ограниченную способность теплолюбивых видов физиологически приспособляться к более высоким температурам. Кроме того, виды из низких широт имеют тенденцию работать ближе к своему тепловому оптимуму [11, 12]. Поэтому дальнейшее потепление в более низких широтах может оказать большое влияние на рост растений за счет снижения поглощения углерода в тропических регионах.

Мы полагаем, что в наших исследованиях различные величины газообмена хвои связаны с особенностями экологических условий естественных мест произрастания изучаемых экотипов и главным фактором, влияющим на физиологические процессы, выступает сумма активных температур (САТ). На рисунке, где точкой оптимума является местный экотип кедра сибирского из Нижне-Сеченово с САТ 2000 С° видно, что местный экотип, являясь наиболее адаптирован-

ным к климатическим условиям юга Томской области, имеет высокие показатели положительного газообмена. Слева от точки оптимума располагаются виды и экотипы в местообитаниях которых САТ меньше, чем 2000 С, и чем ниже САТ, тем выше значения дыхания. При этом интенсивность фотосинтеза между видами различается незначительно. Максимум интенсивности фотосинтеза хвойных растений средней полосы лежит в пределах 20-25 °С. Увеличение температуры выше оптимальных величин не приводит к возрастанию фотосинтетической активности, а снижение температуры вызывает падение интенсивности фотосинтеза [13]. Так как в нашем исследовании растения выращивались при одинаковой температуре, для одних экотипов такой перенос означал увеличение температуры выше, а для других ниже точки оптимума. В обоих случаях интенсивность фотосинтеза характеризовалась меньшими значениями, чем у местного аборигенного экотипа кедра сибирского. По нашим данным (неопубликованные данные) интенсивность фотосинтеза кедра сибирского на широте г. Салехарда составляла 2,4–3,0 мг СО<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, что достоверно ниже, чем при выращивании северного экотипа на юге.

Дыхание растений может увеличиваться как при повышении температуры, так при ее понижении, реагируя на изменение температуры в новых условиях произрастания как на тепловой или холодовой стресс, и чем больше различия между температурой в естественных условиях произрастания и искусственно созданных, тем выше будет интенсивность дыхания [14]. Известно, что растения обитающие при пониженных температурах в горах и на севере дышат сильнее, т.к. у таких растений возникает необходимость дополнительных энергетических затрат на адаптационные процессы и репарацию.

Разница между САТ произрастания маточных насаждений кедрового стланика горного происхождения и кедра сибирского северного экотипа по сравнению с аборигенным кедром сибирским была ниже на 1400 и 1000 °С, соответственно. Поэтому при перенесении в новые более теплые условия растения испытали тепловой стресс и при акклиматизации интенсивность выделения СО<sub>2</sub>, была максимально высокой у стланика.

Справа от точки оптимума находится экотип кедрового стланика в местах обитания которых САТ выше, чем 2000 С°, поэтому при выращивании на юге Томской области, в менее обеспеченном теплом районе, он испытывает некоторый стресс от дефицита тепла. Из литературных источников известно, что растения из южных широт дышат менее интенсивно, чем растения из умеренных широт. По видимому, увеличенное дыхание хвои у видов из теплых мест обитания при выращивании в более северных широтах имеет генетическую природу.

### *Заключение*

Таким образом, найдена специфичность отклика растений на изменение условий обеспеченности теплом через изменение газообменных процессов: фотосинтеза и дыхания. Многочисленные опыты с географическими культурами видов и климатических экотипов хвойных растений показали, что в абсолютном большинстве случаев максимальную продуктивность имеют местные виды и

экоотипы. Приведенные выше результаты показывают главную причину наблюдаемой изменчивости. В пункте испытания максимальный положительный баланс фотосинтеза и дыхания показывает местный экоотип местного вида. С увеличением и уменьшением суммы активных температур в местах происхождения испытываемых популяций снижается интенсивность фотосинтеза и увеличивается активность дыхания. Увеличение активности дыхания вносит существенно больший вклад по сравнению со снижением интенсивности фотосинтеза в изменение баланса этих двух энергетических процессов. При этом разные виды и разные экоотипы этих видов образуют непрерывный ряд изменчивости, демонстрируя принципиально единые принципы адаптивной эколого-географической дифференциации на внутри- и межвидовом уровне.

### **Благодарности**

Работа выполнена при поддержке РФФ проект № 23-26-00077.

### **БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК**

1. Christensen J. H., Hewitson B., Busuioc A., Chen A., Gao X., Held I., Jones R., Kolli R. K., Kwon W.-T., Laprise R., Magaña Rueda V., Mearns L., Menéndez C. G., Räisänen J., Rinke A., Sarr A., Whetton P. Regional climate projections. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007. P. 847–940.
2. Mercado L. M., Medlyn B. E., Huntingford C., Oliver R. J., Clark D. B., Sitch S., Zelazowski P., Kattge J., Harper A. B., Cox P. M. Large sensitivity in land carbon storage due to geographical and temporal variation in the thermal response of photosynthetic capacity // *New Phytologist*. 2018. V. 218. P. 1462–1477.
3. Atkin O. K., Tjoelker M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // *Trends Plant Sci*. 2003. V. 8. P. 343–351.
4. Way D. A., Sage R. F. Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce (*Picea mariana* (Mill.)) // *Glob. Change Biol*. 2008. V. 14. P. 624–636.
5. Way D. A., Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: A review and synthesis of data // *Tree Physiology*. 2010. V. 30. P. 669–688.
6. Crous K. Y., Quentin A. G., Lin Y.-S., Medlyn B. E., Williams D. G., Barton C. V. M., Ellsworth D. S. Photosynthesis of temperate *Eucalyptus globulus* trees outside their native range has limited adjustment to elevated CO<sub>2</sub> and climate warming // *Global Change Biology*. 2013. V. 19. P. 3790–3807.
7. Nedlo J. E., Martin T. A., Vose J. M., Teskey R. O. Growing season temperatures limit growth of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings across a wide geographic transect // *Trees*. 2009. V. 23. P. 751–759.
8. Gunderson C. A., O'hara K. H., Campion C. M., Walker A. V., Edwards N. T. Thermal plasticity of photosynthesis: The role of acclimation in forest responses to a warming climate // *Global Change Biology*. 2010. V. 16. P. 2272–2286.
9. Feeley K. J., Wright S. J., Supardi M. N. N., Kassim A. R., Davies S. J. Decelerating growth in tropical forest trees // *Ecol. Lett*. 2007. V. 10. P. 461–469.
10. Cheesman A. W., Winter K. Growth response and acclimation of CO<sub>2</sub> exchange characteristics to elevated temperatures in tropical tree seedlings // *Journal of Experimental Botany*. 2013. V. 64. P. 3817–3828.
11. Doughty C. E., Goulden M. L. Are tropical forests near a high temperature threshold? // *J. Geophys Res. Biogeosciences*. 2008. – V. 113. P. 1–12.

12. Crous K. Y., Drake J. E., Aspinwall M. J., Sharwood R. E., Tjoelker M. G., Ghannoum O. Photosynthetic capacity and leaf nitrogen decline along a controlled climate gradient in provenances of two widely distributed *Eucalyptus* species // *Global Change Biology*. 2018. V. 24. P. 4626–4644.
13. Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во "Гео". 2009. 195 с.
14. Morison J. I. L., Lawlor D. W. Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth // *Plant Cell Environ*. 1999. V. 22. P. 659–682.

© О. Г. Бендер, 2023