УДК 581.132 +581.12+582.475.4

ГАЗООБМЕН И СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У ШИРОТНЫХ ЭКОТИПОВ КЕДРА СИБИРСКОГО В ОПЫТЕ *EX SITU*

О. Г. Бендер, С. Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3

E-mail: obender65@mail.ru, pearldiver@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.

Изучены углекислотный газообмен и пигментный фонд фотосинтетического аппарата вегетативного потомства экотипов сосны сибирской кедровой (кедра сибирского) *Pinus sibirica* Du Tour с Западно-Сибирского широтного профиля, выращенных на географической прививочной плантации в условиях юга Томской области. Широтный профиль был представлен тремя экотипами: Томск – южная граница ареала, Стрежевой – средняя тайга, Уренгой – северная граница ареала. На момент исследований привитые деревья были 20-летнего возраста. Показано, что интенсивность фотосинтеза экотипов не имела достоверных отличий, а активность их дыхания существенно увеличивалась с юга на север, между крайними экотипами различия составили 79 %. Результаты опыта выявили, что отношение дыхания к фотосинтезу у северного экотипа в 2 раза выше, чем у южного, что свидетельствует о более высокой продуктивности последнего. Результаты измерения устьичной проводимости и содержания CO_2 в межклетниках экотипов показали, что эти величины достоверно не отличались. Исследования выявили тенденцию снижения содержания зеленых пигментов у среднетаежного экотипа и достоверное их снижение у северного экотипа. Отношение Хл *a/b* увеличивалось с юга на север с 2.7 до 3.2. Отношение Хл/Кар, напротив, уменьшалось с 6.2 до 5.7 за счет снижения содержания хлорофиллов у северного экотипа. Полученные данные свидетельствуют об акклимации фотосинтеза при перемещении экотипов в более теплый климат. Синтез фотосинтетических пигментов и интенсивность дыхания в существенно большей степени регулируются наследственными факторами (происхождением экотипа).

Ключевые слова: *Pinus sibirica Du Tour, акклимация, фотосинтез, дыхание, хлорофиллы, каротиноиды.*

DOI: 10.15372/SJFS20200503

ВВЕДЕНИЕ

Результаты исследований изменения климата на территории Западной Сибири в XX в. показали увеличение среднегодовой температуры от 1 до 2 °C (Оценочный доклад ..., 2008). Основу флоры Западной Сибири составляют бореальные леса. Образующие их виды характеризуются высокой продолжительностью жизни, поэтому приспособление к потеплению климата актуально для выживания и происходит, прежде всего, через изменение физиологических свойств растений. Высокая пластичность физиологических процессов у растительных организмов позволяет им возобновляться, расти и давать потомство в условиях, изменяющихся в пространстве и времени. По мнению S. Palmroth et al. (2003), генетическая адаптация и акклиматизация, определяемые условиями среды, являются двумя ключевыми процессами, которые позволяют растениям выживать в экстремальных климатических условиях.

Наиболее важными и в то же время температурно-зависимыми процессами, обеспечивающими эффективный рост и развитие растений, являются фотосинтез и дыхание. От 30 до 80 % органического вещества, синтезированного в результате ассимиляции углекислоты, может быть потрачено растением в результате дыхания (Loveys et al., 2002). Поэтому баланс между этими физиологическими процессами является важным показателем продуктивности и устойчивости как отдельного растения, так и лесного сообщества в целом. Возможны две модели физиологических перестроек в растениях, которые могут происходить с течением времени в ответ на потепление климата. Согласно первой, повышение температуры вызовет снижение скорости фотосинтеза и увеличение активности дыхания, в результате сток углерода уменьшится (Crous, 2019). Такие физиологические перестройки, возможно, произойдут в экваториальных тропических лесах, где растения существуют в стабильных термальных условиях (Cheesman, Winter, 2013; Crous et al., 2013). Второй путь физиологических изменений предполагает сдвиг температурного оптимума фотосинтеза без изменения его скорости и одновременное уменьшение активности дыхания. По второй модели, возможно, будут перестраиваться физиологические процессы растений в умеренном и бореальном поясах, для которых характерны значительные суточные и сезонные колебания температуры (Gunderson et al., 2010).

Наиболее эффективным методом исследования реакции растений на изменение климата является наблюдение за созданными географическими культурами. При выращивании растительного материала различного географического происхождения в одинаковых условиях возможно выделение признаков генетической адаптации и температурной акклиматизации с последующим прогнозированием изменения ареалов растений в пространстве и времени.

Кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour является элементом бореальной флоры и распространен в очень широком диапазоне климатических условий: от лесотундры на севере до южных границ лесной зоны, от нижней до верхней границы лесного пояса в горах. Несомненно, существование в различных, иногда экстремальных условиях стало возможным благодаря приобретению кедром сибирским некоторой физиологической пластичности.

Цель работы – выявить, происходит ли тепловая адаптация газообмена и пигментного фонда хвои экотипов кедра сибирского с крайних точек ареала и выращенных в условиях юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

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 из естественных насаждений кедра на саженцы местного экотипа. На момент исследований привитые деревья были в возрасте 20 лет. Для исследований выбрали Западно-Сибирский широтный профиль, представленный тремя широтными экотипами, включая местный. Их краткая характеристика приведена в табл. 1.

От северного экотипа к южному (местному) теплообеспеченность увеличивается в 2 раза, а коэффициент увлажнения зеркально снижается.

Для анализа активности газообменных процессов в каждом экотипе отобрали по 5 типичных деревьев, принадлежавших к пяти разным клонам. Измерения интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости (C_{cond}) и содержания углекислоты в межклетниках (C_i) проводили при помощи инфракрасного газоанализатора Li 6400XT (LiCor, США) сразу же после окончания роста побегов и хвои текущего года (третья декада июля 2017 г.) на двухлетней хвое с 10 до 13 ч. Для измерения фотосинтеза использовали листовую камеру Standart 2 × 3 (Li-Cor Ltd, США). В качестве искусственного источ-

Таблица 1. Характеристика условий произрастания маточных популяций сосны кедровой сибирской (Агроклиматический атлас..., 1972)

Показатель	Место произрастания		
	Томск	Стрежевой	Уренгой
Координаты: широта долгота	56°30′ 84°39′	60°45′ 77°30′	65°50′ 78°10′
Природная зона	Южная часть южной подзоны тайги	Северная часть средней подзоны тайги	Южная подзона зоны предтундровых редколесий
Средняя годовая температура, °C	0.9	–2.5	–4.7
Сумма активных температур (САТ)	2000	1500	1000
Количество осадков в год, мм	568	510	482
Коэффициент увлажнения (сумма осадков / испаряемость)	1	1.5	2

ника света применяли систему фотодиодов (6400-02B LED). В листовой камере интенсивность фотосинтетически активной радиации составляла 1500 мкмоль · м$^{-2}$ · с$^{-1}$, скорость потока CO_2 – 400 мкмоль · с$^{-1}$, а его содержание – 400 мкмоль · моль$^{-1}$. Температура в листовой камере поддерживалась в пределах 22–24 °C. После стабилизации в камере в течение 1.5–2 мин влажности, скорости потока и содержания CO_2 приступали к измерениям интенсивности видимого фотосинтеза. Далее в листовой камере выключали свет и через 10–15 мин измеряли темновое дыхание (Chi et al., 2013).

Для измерения газообмена хвои в камеру помещали 5–10 хвоинок таким образом, чтобы в камере оказывалась средняя часть образца. Снаружи камеры маркером отмечали границы хвоинок. После замера фотосинтеза и дыхания хвою помещали в сумку-холодильник и доставляли в лабораторию. Длина камеры Standart 2 × 3 составляет 3 см, поэтому в лаборатории из отмеченной маркером средней части хвоинок вырезали сегменты длиной 3 см, в средней части которых делали поперечные срезы толщиной 30 мкм на замораживающем микротоме МЗ-2 и помещали в глицерин на предметное стекло. При помощи аппаратно-программного комплекса SIAMS MesoPlant (СИАМС, Россия), состоящего из микроскопа AxioStar (Zeiss, Германия), передающей видеокамеры Watec LCL 217 (Watec America Corporation, США), компьютера и специализированного программного обеспечения анализа изображения SIAMS MesoPlant (СИАМС, Россия), измеряли периметр хвоинок. Площадь поверхности хвои, находящейся в листовой камере газоанализатора, определяли как произведение длины хвоинок (3 см) на их периметр и на число хвоинок. Фотосинтез, дыхание, устьичная проводимость (C_{cond}), содержание CO_2 в межклетниках (C_i) пересчитывали на единицу площади поверхности хвои.

Количество хлорофиллов *a* и *b*, а также сумму каротиноидов определяли в 96 % спиртовой вытяжке на спектрофотометре UV-1601PC (Shimadzu, Япония) при длине волны 665, 649, 440.5 нм соответственно. В каждом экотипе измерения проведены в пяти биологических и трех аналитических повторностях.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования функциональных характеристик хвои различных экотипов показали, что интенсивность фотосинтеза экотипов достоверно не отличалась, а активность дыхания существенно увеличивалась с юга на север. Различия между крайними экотипами по фотосинтезу составили менее 8 %, по дыханию – 79 % (рис. 1).

Отношение дыхания к фотосинтезу увеличивалось с юга на север и составило 0.06, 0.09 и 0.12 у изучаемых экотипов.

Результаты измерения устьичной проводимости и содержания CO_2 в межклетниках у экотипов показали отсутствие достоверных отличий (табл. 2).

Анализ содержания фотосинтетических пигментов показал, что северный экотип имел самое низкое содержание хлорофиллов *a* и *b* (Хл), по содержанию каротиноидов (Кар) отличия между вариантами были недостоверными (рис. 2).

От южно- к среднетаежному экотипу содержание зеленых пигментов также снижалось, особенно Хл *b*, но различия не достигали уровня значимости.

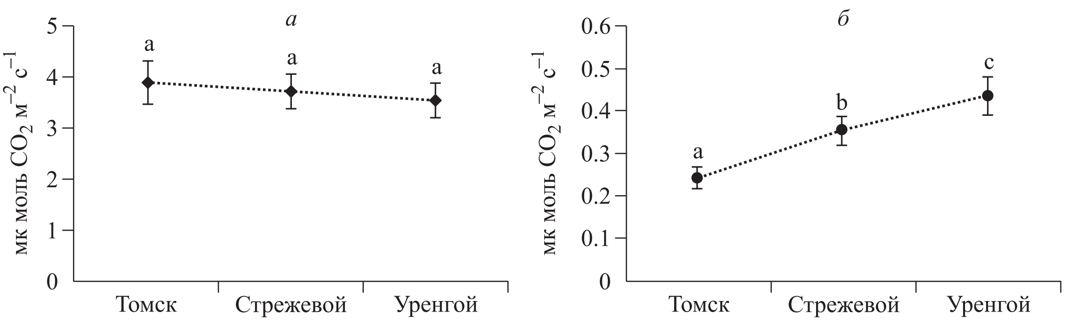

Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза (*а*) и дыхания (*б*) хвои у экотипов кедра сибирского вдоль широтного профиля. Здесь и далее в рисунках представлены средние значения, планками обозначены стандартные отклонения. Одинаковые буквы обозначают отсутствие между вариантами достоверных различий при уровне значимости $p < 0.05$.

Таблица 2. Устьичная проводимость (C_{cond}) и концентрация CO_2 в межклетниках (C_i) у экотипов кедра сибирского вдоль широтного профиля

Показатель	Экотип		
	Томск	Стрежевой	Уренгой
C_{cond}, моль $H_2O \cdot м^{-2} \cdot с^{-1}$	0.046 ± 0.002a	0.048 ± 0.001a	0.049 ± 0.003a
C_i, мкмоль $CO_2 \cdot моль^{-1}$	248 ± 2a	252 ± 3a	257 ± 4a

Примечание. Представлены средние значения и стандартные ошибки. Одинаковые буквы при цифрах обозначают отсутствие между ними достоверных различий при уровне значимости $p < 0.05$.

Отношение Хл *a/b* увеличивалось с юга на север от 2.7 до 3.2. Отношение Хл/Кар, напротив, уменьшалось с 6.2 до 5.7 за счет снижения содержания хлорофиллов у северного экотипа.

Изучение физиологической акклимации и генотипической адаптации к повышенным температурам имеет важное значение для прогнозирования реакции лесных сообществ на потепление климата (Gunderson et al., 2000). У лесных древесных видов температурная акклимация фотосинтеза может происходить (Teskey, Will, 1999; Gunderson et al., 2000, 2010) или не происходить (Robakowski et al., 2012; Zhang et al., 2015; Benomar et al., 2018).

Сравнение интенсивности фотосинтеза 12-летних клена красного *Acer rubrum* L. и дуба красного *Quercus rubra* L. (Robakowski et al., 2012), выращенных на северной и южной границах их ареала, показало более низкий температурный оптимум фотосинтеза северных растений, из чего авторы сделали вывод о значительной температурной адаптации видов к условиям произрастания и их генетической дифференциации по этому признаку внутри ареалов. Аналогичное заключение об отсутствии акклимации фотосинтеза сделали L. Benomar et al. (2018) после исследования однолетних сеянцев ели канадской *Picea glauca* (Moengh) Voss, выращенных на восьми участках вдоль широтного профиля. В отличие от результатов P. Robakowski et al. (2012), температурный оптимум фотосинтеза не отличался между сеянцами ели колючей северных и южных участков. В то же время скорость фотосинтеза, измеренная при температурном оптимуме, варьировала между участками и была самой низкой на севере профиля. Отсутствие температурной акклимации фотосинтеза установлено также на четырехлетних сеянцах высокогорного вида ели лицзянской *Picea likiangensis* (Franch) E. Pritz. и двух низкогорных видов ели корейской *Picea koraiensis* Nakai и ели Мейера *Picea meyeri* Rehder et E. H. Wilson при выращивании в течение 4 мес в климатических камерах при температуре 25 и 35 °C. Сеянцы высокогорных елей, выращенные при 25 °C, характеризовались более высоким фотосинтезом, чем в варианте выращивания при 35 °C. В то же время сеянцы низкогорных видов при 35 °C имели более высокий фотосинтез, чем сеянцы из высокогорья (Zhang et al., 2015).

Напротив, акклимация фотосинтеза к повышенной температуре была показана при проведении экспериментов с использованием климатических камер и в природных условиях с использованием специальных камер с открытым верхом. При выращивании однолетних сеянцев клена сахарного *Acer saccharum* Marshall в климатических камерах при 27 и 31 °C значительно более высокая скорость фотосинтеза была у сеянцев, акклиматизированных в варианте 31 °C

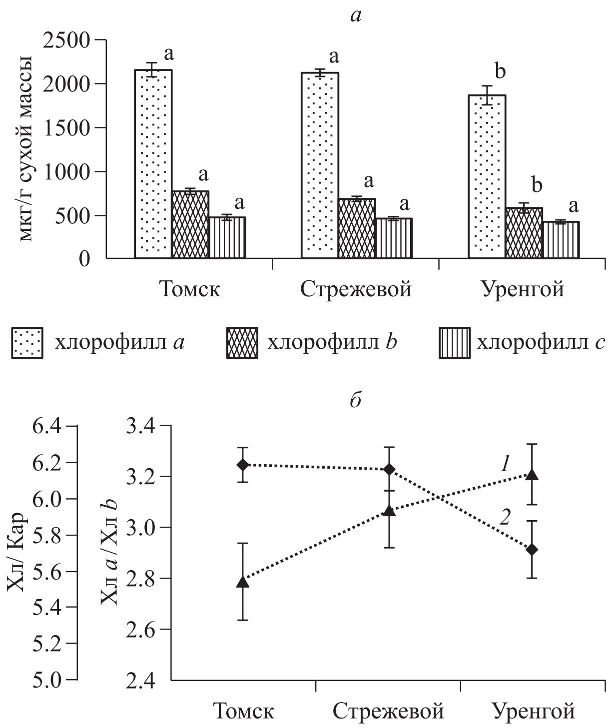

Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов (*а*) и их соотношение (*б*) в хвое экотипов кедра сибирского вдоль широтного профиля: *1* – Хл *a* / Хл *b*; *2* – Хл (*a* + *b*) / Кар.

(Gunderson et al., 2000). Исследование фотосинтеза однолетнего семенного потомства сосны ладанной *Pinus taeda* L. из трех популяций вдоль широтного профиля, помещенного в камеры с температурным режимом 25, 30, 35 °C, показало отсутствие различий активности ассимиляции CO_2 между популяциями в каждом температурном варианте (Teskey, Will, 1999). Эксперименты по выращиванию однолетних сеянцев дуба красного в природных условиях с применением камер с открытым верхом, в которых поддерживалась температура окружающей среды (TOC), TOC + 2 °C и TOC + 4 °C, показали сдвиг оптимумов и увеличение скорости фотосинтеза при повышении температуры, и чем выше была температура в камерах, тем большие различия наблюдали между контрольными и опытными вариантами (Gunderson et al., 2010).

Наши результаты показали, что активность поглощения CO_2 у всех экотипов кедра сибирского достоверно не отличалась, что свидетельствует о термальной акклимации фотосинтеза северных и среднетаежных экотипов к условиям произрастания на юге Томской области (см. рис. 1).

Чтобы понять причину успешной акклимации фотосинтеза экотипов кедра сибирского, необходимо рассмотреть механизмы, лежащие в основе термальной акклимации. Показано, что она осуществляется в результате перестройки биохимических и биофизических компонентов фотосинтеза. На уровне биохимических процессов происходит регулирование максимальной скорости карбоксилирования рибулозобисфосфата (V_{cmax}) и максимальной скорости восстановления рибулозобисфосфата или электронного переноса (J_{max}), биофизическим компонентом является устьичная проводимость (g_s или C_{cond}) (Benomar et al., 2019). V_{cmax} и J_{max} являются температурозависимыми взаимосвязанными процессами, при этом активность фотосинтеза в большей мере зависит от скорости карбоксилирования рибулозобисфосфата (Hikosaka et al., 2006). V_{cmax}, в свою очередь, регулируется количеством фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы (Rubisco), ее активностью и содержанием CO_2 в межклетниках (Yamori et al., 2005)

Таким образом, можно сделать заключение, что одинаковая скорость фотосинтеза у различных экотипов кедра сибирского обусловлена одинаковой скоростью протекания ключевых биохимических процессов фотосинтеза, устьичной проводимостью и содержанием CO_2 в межклетниках (см. табл. 2), так как растения произрастали в одинаковых температурных, световых и почвенных условиях.

Дыхание, как и фотосинтез, – важный физиологический процесс, активность которого в значительной степени определяется температурой (Wang et al., 2020). Результаты исследования дыхания у климатических экотипов противоречивы. С одной стороны, выращивание сосны ладанной (Teskey, Will, 1999), клена сахарного (Gunderson et al., 2000), сосны Банкса *Pinus banksiana* Lamb. (Tjoelker et al., 2008) в одинаковых условиях среды показало температурную акклимацию дыхания и отсутствие генетической дифференциации популяций по интенсивности дыхания, с другой – исследования активности дыхания растений с обширными ареалами, выращенных в одинаковых условиях, выявили тесную связь генотип × среда. Так, было показано, что темновое дыхание семилетних сеянцев ели обыкновенной *Picea abies* (L.) H. Karst. из 54 популяций высотного профиля зависело от места произрастания материнских популяций и клинально возрастало от нижней к верхней части профиля (Oleksyn et al., 1998). Выращивание сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. из различных популяций широтного профиля до 10-летнего возраста в одинаковых условиях плантации выявило достоверно высокое дыхание сеянцев из северных популяций (Reich et al., 1996).

По мнению P. B. Reich et al. (2016), можно определить степень акклимации растений, применяя следующие рассуждения. Если растение выращивалось при 20 °C и при увеличении температуры на 5 °C дыхание возросло на 40 %, а через 3 нед. вернулось к значению, которое наблюдали при 20 °C, можно говорить о полной акклиматизации дыхания. Если через 3 нед. дыхание снижается, но не достигает значений, отмеченных при 20 °C, то это частичная акклимация.

По нашим данным, дыхание среднетаежного и северного экотипов отличалось по сравнению с южным на 45 и 79 % соответственно (см. рис. 1). Деревья выращивались в течение 20 лет на юге лесной зоны. Это вполне достаточный срок для акклимации, тем не менее интенсивность дыхания имела высокие значения.

Таким образом, показанная нами высокая интенсивность дыхания у северного экотипа кедра сибирского свидетельствует о наличии наследственной составляющей в температурной адаптации.

Соотношение фотосинтеза и дыхания является важным показателем для оценки продукционного процесса и углеродного баланса растений. Наши результаты показали, что отношение дыхания к фотосинтезу в 2 раза выше у северного, чем у южного экотипа кедра сибирского, что объясняет относительно низкую продуктивность растений северного экотипа. Ранее на тех же объектах было показано значительное отставание в линейном росте стволов и снижение числа метамеров в составе годичных побегов кедра сибирского северного экотипа по сравнению с южным (Жук, 2014). Наши данные дают физиологическую интерпретацию этих результатов.

Фотосинтетическая ассимиляция углекислоты растениями зависит не только от внешних условий, но и от метаболической активности. Одним из внутренних факторов, влияющих на активность поглощения углекислоты, является количество хлорофилла.

Исследования на широтном профиле от 61°54′ с. ш. до 65°22′ с. ш. на травянистых и древесных растениях таежной зоны европейского северо-востока России не выявили статистически значимых отличий между широтными группами по содержанию хлорофиллов, но обнаружили тенденцию уменьшения их содержания (Дымова, Головко, 2019; Dymova, Golovko, 2019). Не изменялась и сумма зеленых пигментов у степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале в пределах широтных координат 51°–57° (Иванов и др., 2013; Ivanov et al., 2013). Тем не менее в обеих работах отмечены снижение содержания Хл *b*, отношения Хл/Кар и увеличение отношения Хл *a*/*b*. Увеличение доли каротиноидов и снижение доли Хл *b* авторы связывают с перестройкой ССК и возрастанием роли каротиноидов как дополнительных светосборщиков солнечной радиации в сине-фиолетовом спектре в период «белых ночей» (Головко и др., 2007).

Следует отметить, что при изучении содержания пигментов у растений различных жизненных форм вдоль широтного градиента от зоны дождевых тропических лесов (18°7′ с. ш.) до зоны хвойных лесов (51°8′ с. ш.) снижение суммы хлорофиллов было наиболее выражено у деревьев и не отмечено у трав (Li et al., 2018). Мы полагаем, что отсутствие различий по содержанию Хл *a* в естественных условиях по широтному профилю в европейской части и на Урале связано, во-первых, с небольшой длиной профилей: 4° на европейском Севере и 6° на Южном Урале, во-вторых, с тем, что объектами исследования были в основном травянистые растения.

Наши исследования пигментного фонда в одинаковых условиях юга Западной Сибири показали достоверное снижение содержания зеленых пигментов у северного экотипа кедра по сравнению с южно- и среднетаежным (см. рис. 2). Аналогичное снижение суммы хлорофиллов у северных климатипов отмечено в географических культурах сосны обыкновенной (Пахарькова и др., 2014; Pakharkova et al., 2014) Низкое содержание фотосинтетических пигментов в хвое северных экотипов, выращенных в благоприятных условиях южной тайги, свидетельствует о наследственно обусловленной низкой скорости их биосинтеза. Возможно, это является защитным механизмом от избыточной энергии, поглощенной молекулами хлорофилла, которая может вызвать повреждение фотосинтетического аппарата, а также особенностями протекания метаболических процессов, которые, в свою очередь, определяются низкими температурами в местах произрастания материнских популяций.

В то же время наши исследования показали, что отношение Хл *a*/*b* увеличивалось с юга на север с 2.7 до 3.2. Отношение Хл/Кар, напротив, уменьшалось с 6.2 до 5.7 за счет снижения количества хлорофиллов у северного экотипа (см. рис. 2). Полученная динамика изменений соотношения пигментов аналогична результатам, полученным в естественных условиях вдоль широтных профилей европейского Севера (Дымова, Головко, 2019; Dymova, Golovko, 2019) и Южного Урала (Иванов и др., 2013; Ivanov et al., 2013) и свидетельствует о наследственном контроле синтеза пигментов. К такому же выводу пришла группа исследователей после анализа содержания фотосинтетических пигментов в хвое различных клонов сосны обыкновенной (Кальченко и др., 2007).

Таким образом, показано, что интенсивность фотосинтеза трех экотипов кедра сибирского, выращенных на юге Томской области, была одинаковой и не зависела от условий произрастания материнских популяций. Активность дыхания связана с температурой произрастания материнских популяций и была тем выше, чем больше разница по температуре между исходными местами произрастания популяций и в пункте интродукции. Содержание фотосинтетических пигментов и их соотношение также зависели от условий произрастания маточных популяций и находились под наследственным контролем. Какую природу имеет этот контроль – генетическую или эпигенетическую – пока неизвестно.

Полученная информация о функциональной организации ассимиляционного аппарата у географических экотипов открывает дополнительные возможности для прогнозирования и моделирования реакций лесных древесных растений на изменения климата.

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования, проект № 0369-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

Агроклиматический атлас мира. М.; Л.: ГУГК при СМ СССР; Гидрометеоиздат, 1972. 144 с. [Agroklimaticheskyatlas mira (Agroclimatic atlas of the world). Moscow; Leningrad: GUGK pri SM SSSR; Gidrometeoizdat, 1972. 144 p. (in Russian)].

Головко Т. К., Табаленкова Г. Н., Дымова О. В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1740 [*Golovko T. K., Tabalenkova G. N., Dymova O. V.* Pigmentny kompleks rasteniy Pripolyarnogo Urala (Pigment apparatus of subpolar Ural plants) // Botan. zhurn. (Bot. J.). 2007. V. 92. N. 11. P. 1732–1740 (in Russian with English abstract)].

Дымова О. В., Головко Т. К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 3. С. 198–206 [*Dymova O. V., Golovko T. K.* Fotosinteticheskie pigmenty v rasteniyakh prirodnoy flory tayezhnoy zony evropeyskogo severo-vostoka Rossii (Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European northeast of Russia) // Fiziol. rast. (Plant Physiol.). 2019. V. 66. N. 3. P. 198–206 (in Russian with English abstract)].

Жук Е. А. Рост клонов кедра сибирского различного географического происхождения на юге Томской области // Лесн. вестн. 2014. № 1. С. 101–105 [*Zhuk E. A.* Rost klonov kedra sibirskogo razlichnogo geograficheskogo proiskhozhdeniya na yuge Tomskoy oblasti (Growth of the Siberian stone pine clones with different geographical origin in the south of Tomsk Oblast) // Lesn. vestn. (For. Bull.). 2014. N. 1. P. 101–105 (in Russian with English abstract)].

Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиол. раст. 2013. Т. 60. № 6. С. 856–864 [*Ivanov L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K.* Izmenenie soderzhaniya khlorofillov i karotinoidov v listyakh stepnykh rasteniy vdol' shirotnogo gradienta na Yuzhnom Urale (Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in the South Ural) // Fiziol. rast. (Plant Physiol.). 2013. V. 60. N. 6. P. 856–864 (in Russian with English abstract)].

Кальченко Л. И., Артымук С. Ю., Тараканов В. В., Игнатьев Л. А. Эколого-генетическая изменчивость содержания хлорофиллов «*a*» и «*b*» в хвое сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2-3. С. 193–196 [*Kalchenko L. I., Artymuk S. Yu., Tarakanov V. V., Ignatyev L. A.* Ekologo-geneticheskaya izmenchivost' soderzhaniya khlorofillov «a» i «b» v khvoe sosny obyknovennoy (Ecological and genetic variability of the chlorophylls «a» and «b» content in Scotch pine needles) // Khvoynye borealnoy zony (Coniferous of the boreal zone). 2007. V. XXIV. N. 2-3. P. 193–196 (in Russian with English abstract)].

Пахарькова Н. В., Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р., Ефремов А. А. Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах // Сиб. экол. журн. 2014. № 1. С. 107–113 [*Pakharkova N. V., Kuzmina N. A., Kuzmin S. R., Efremov A. A.* Morfofiziologicheskie osobennosti khvoi u raznykh klimatipov sosny obyknovennoy v geograficheskikh kul'turakh (Morphophysiological characteristics of needles of different climatic types of Scots pine in provenance trials) // Sib. ekol. zhurn. (Sib. J. Ecol.). 2014. N. 1. P. 107–113 (in Russian with English abstract)].

Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации: тех. резюме / Под ред. В. П. Мелешко, С. М. Семенова. М.: Росгидромет, 2008. 89 с. [Otsenochny doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiskoy Federatsii: tekh. rezyume (Evaluation report on climate change and their consequences on the territory of the Russian Federation: tech. resume) / V. P. Meleshko, S. M. Semenova (Eds.). Moscow: Rosgidromet, 2008. 89 p. (in Russian)]. www.meteoinfo.ru/media/climate/tehnicheskoe_rezume_rus.pdf

Benomar L., Lamhamedi M. S., Pepin S., Rainville A., Lambert M.-C., Margolis H. A., Bousquet J., Beaulieu J. Thermal acclimation of photosynthesis and respiration of southern and northern white spruce seed sources tested along a regional climatic gradient indicates limited potential to cope with temperature warming // Ann. Bot. 2018. V. 121. P. 443–457.

Benomar L., Moutaoufik M. T., Elferjani R., Isabel N., DesRochers A., El Guellab A., Khlifa R., Amina L., Hassania I. Thermal acclimation of photosynthetic activity and RuBisCO content in two hybrid poplar clones // PLoS ONE. 2019. V. 14. Iss. 2. P. 1–19.

Cheesman A. W., Winter K. Growth response and acclimation of CO_2 exchange characteristics to elevated temperatures in tropical tree seedlings // J. Exp. Bot. 2013. V. 64. N. 12. P. 3817–3828.

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. V. 8. Iss. 2. P. 1–13.

Crous K. Y. Plant responses to climate warming: physiological adjustments and implications for plant functioning in a future, warmer world // Amer. J. Bot. 2019. V. 106. Iss. 8. P. 1–3

Crous K. Y., Quentin A. G., Lin Y.-S., Medlyn B. E., Williams D. G., Barton C. V., Ellsworth D. S. Photosynthesis of temperate *Eucalyptus globulus* trees outside their native range has limited adjustment to elevated CO_2 and climate warming // Global Change Biol. 2013. V. 19. Iss. 12. P. 3790–3807.

Dymova O. V., Golovko T. K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European northeast of

Russia // Rus. J. Plant Physiol. 2019. V. 66. N 3. P. 384–392 (Original Rus. text © O. V. Dymova, T. K. Golovko, 2019, publ. in Fiziologiya rasteniy. V. 66. N. 3. P.198–206).

Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidai A., Muller O., Onoda Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate // J. Exp. Bot. 2006. V. 57. N. 2. P. 291–302.

Gunderson C. A., Norby R. J., Wullschleger S. D. Acclimation of photosynthesis and respiration to simulated climatic warming in northern and southern populations of *Acer saccharum*: laboratory and field evidence // Tree Physiol. 2000. V. 20. Iss. 2. P. 87–96.

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 Biol. 2010. V. 16. Iss. 8. P. 2272–2286.

Ivanov L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K. Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural // Rus. J. Plant Physiol. 2013. V. 60. N. 6. P. 812–820 (Original Rus. text © L. A. Ivanov, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, P. K. Yudina, 2013, publ. in Fiziologiya rasteniy. V. 60. N. 6. P. 856–864).

Li Y., Liu C., Zhang J., Yang H., Xu L., Wang Q., Sack L., Wu X., Hou J., He N. Variation in leaf chlorophyll concentration from tropical to cold-temperate forests: association with gross primary productivity // Ecol. Indicators. 2018. V. 85. P. 383–389.

Loveys B. R., Scheurwater I., Pons T. L., Fitter A. H., Atkin O. K. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species // Plant, Cell & Environ. 2002. V. 25. Iss. 8. P. 975–987.

Oleksyn J., Modrzynski J., Tjoelker M. G., Zytkowiak R., Reich P. B., Karolewski P. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation // Funct. Ecol. 1998. V. 12. Iss. 4. P. 573–590.

Pakharkova N. V., Kuzmina N. A., Kuzmin S. R., Efremov A. A. Morphophysiological traits of needles in different climatypes of Scots pine in provenance trial // Contemp. Probl. Ecol. 2014. V. 7. N. 1. P. 84–89 (Original Rus. text © N. V. Pakharkova, N. A. Kuzmina, S. R. Kuzmin, A. A. Efremov, 2014, publ. in Sibirskij ekologicheskij zhurnal. N. 1. P. 107–113).

Palmroth S., Berninger F., Nikinmaa E., Lloyd J., Pulkkinen P., Hari P. Structural adaptation rather than water conservation was observed in Scots pine over a range of wet to dry climates // Oecologia. 2003. V. 17. P. 515–521.

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 // Funct. Ecol. 1996. V. 10. N. 6. P. 768–776.

Reich P. B., Sendall K. M., Stefanski A., Wei X., Rich R. L., Montgomery R. A. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming // Nature. 2016. V. 531. P. 633–636.

Robakowski P., *Li Y., Reich P. B.* Local ecotypic and species range-related adaptation influence photosynthetic temperature optima in deciduous broadleaved trees // Plant Ecol. 2012. V. 213. Iss. 1. P. 113–125.

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

Tjoelker M. G., Oleksyn J., Reich P. B., Zytkowiak R. Coupling of respiration, nitrogen, and sugars underlies convergent temperature acclimation in *Pinus banksiana* across wide-ranging sites and populations // Global Change Biol. 2008. V. 14. Iss. 4. P. 782–797.

Wang H., Atkin O. K., Keenan T. F., Smith N. G., Wright I. J., Bloomfield K. J., Kattge J., Reich P. B., Prentice I. C. Acclimation of leaf respiration consistent with optimal photosynthetic capacity // Global Change Biol. 2020. V. 26. Iss. 4. P. 2573–2583.

Yamori W., Noguchi K., Terashima I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions // Plant, Cell & Environ. 2005. V. 28. Iss. 4. P. 536–547.

Zhang X. W., Wang J. R., Ji M. F., Milne R. I., Wang M. H., Liu J.-Q., Shi S., Yang S.-L., Zhao C.-M. Higher thermal acclimation potential of respiration but not photosynthesis in two alpine *Picea* taxa in contrast to two lowland congeners // PLoS ONE. 2015. V. 10. Iss. 4. P. 1–14.

GAS EXCHANGE AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENT CONTENT IN LATITUDINAL ECOTYPES OF THE SIBERIAN STONE PINE *EX SITU*

O. G. Bender, S. N. Goroshkevich

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademicheskiy prospekt, 10/3, Tomsk, 634055 Russian Federation

E-mail: obender65@mail.ru, pearldiver@yandex.ru

Carbon dioxide gas exchange and the pigment content of the photosynthetic apparatus of the Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour ecotypes vegetative scion from the West Siberian latitudinal transect grown on the geographical grafting plantation in the south of the Tomsk Region were studied. The latitudinal transect was represented by three ecotypes: Tomsk, the southern border of the range; Strezhevoy, middle taiga; Urengoy, northern border of the range. The age of the grafted trees was 20 years. It was shown that the photosynthesis intensity did not differ between ecotypes significantly, respiratory activity increased significantly from south to north, and the differences were 79 % between marginal ecotypes. The results of the experiment revealed that the respiration / photosynthesis ratio was twice as high in northern than in southern ecotype, which indicates a lower plant productivity of the northern ecotype. The results of measuring stomatal conductance and the intercellular CO_2 concentration showed that these values did not differ between ecotypes significantly. Research has revealed the tendency towards the decrease of green pigment contents in the middle taiga ecotype and the significant decrease those in the northern ecotype. The Chl *a*/*b* ratio increased from south to north from 2.7 to 3.2. On the contrary, the Chl/Car ratio decreased between marginal ecotypes from 6.2 to 5.7 due to the reduce of green pigment contents in the northern ecotype. The obtained data indicate the photosynthetic acclimation when ecotypes were moved to the warmer climate. The photosynthetic pigment synthesis and respiratory activity are largely regulated by hereditary factors (the ecotype origin).

Keywords: *Pinus sibirica Du Tour, acclimation, photosynthesis, respiration, chlorophylls, carotenoids.*

How to cite: *Bender O. G., Goroshkevich S. N.* Gas exchange and photosynthetic pigment content in latitudinal ecotypes of the Siberian stone pine *ex situ* // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 5. P. 28–36 (in Russian with English abstract and references).