

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.475.4:58.02+575.167(571.16)

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КЕДРА СИБИРСКОГО

С. Н. Горошкевич, Е. А. Жук, О. Г. Бендер

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

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

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

В 30-летнем клоновом архиве на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН изучены фенология, продуктивность, интенсивность газообмена и устойчивость к биотическим факторам у климатических экотипов кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) с широтного (от лесотундры Западной Сибири до низкогорий Западного Саяна) и долготного (от Урала до Северного Прибайкалья) профилей. Установлено, что для кедров сибирского характерен высокий уровень наследственно обусловленной эколого-географической дифференциации по продуктивности и устойчивости к биотическим факторам (вредителям и болезням) при выращивании вегетативного потомства на юге лесной зоны. Главным фактором различий между экотипами является теплообеспеченность вегетационного периода в местах их происхождения. С севера на юг она увеличивается значительно сильнее, чем с востока на запад, поэтому различия между широтными экотипами значительно больше, чем между долготными. Интенсивность дыхания в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза, зависит от климата, в котором сформировалась данная популяция. У экотипов из холодных местообитаний значительно выше наследственно обусловленные затраты на дыхание. Это является важным фактором снижения их продуктивности в более теплом климате. Будучи ослаблены дисбалансом между фотосинтезом и дыханием, они повреждаются вредителями и болезнями, что становится важным фактором дальнейшего снижения продуктивности. В условиях глобального потепления экотипы из более теплого климата не уступают местному экотипу по устойчивости и превосходят его по продуктивности, поэтому их рекомендуется активно использовать в селекционной работе.

Ключевые слова: *Pinus sibirica* Du Tour; географические экотипы, продуктивность, устойчивость, газообмен, фотосинтез, дыхание.

DOI: 10.15372/SJFS20240306

ВВЕДЕНИЕ

Научный стационар «Кедр» основан в 1985 г. одновременно с Отделом кедровых лесов Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Он располагается в 30 км к юго-востоку от Томска на крайнем юге таежной зоны и является базой для работ в области экологии, морфологии, физиологии, генетики и селекции лесных древесных растений, в первую очередь кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Здесь проводятся исследования характера и природы

всех форм его разнообразия, в том числе эколого-географической дифференциации.

Растения, в отличие от животных, не могут генерировать собственное тепло или осуществлять сезонные климатически обусловленные миграции, поэтому у них роль климата как комплекса факторов, регулирующих жизнедеятельность, чрезвычайно велика, особенно у деревьев, надземные органы которых круглый год находятся под прямым воздействием атмосферных явлений (Saxe et al., 2001). Факторы (ресурсы) среды в ареале у бореальных видов хвойных

изменяются в очень широких пределах (Тихонова, Корец, 2021; Klisz et al., 2023). Естественный отбор приводит генотипический состав популяций в адаптивное соответствие с лесорастительными условиями, дифференцирует вид на экотипы (Lowry, 2012). Чтобы исследовать структуру вида, создаются специальные опытные объекты, на которых потомство из разных районов выращивается в одинаковых условиях, проводятся наблюдения (Schwinning et al., 2022).

По результатам этих наблюдений до самого последнего времени общепризнанным был принцип «местный – значит лучший» (Hereford, 2009; Johnson et al., 2010), который лег в основу лесосеменного районирования (Morgonstern, 1996; Ying, Yanchuk, 2006; Федорков, 2020). Однако после начала современных изменений климата во многих регионах бореальной зоны зафиксировано массовое повреждение естественных лесов, вплоть до усыхания (Krankina et al., 1997; Evans et al., 2017). При этом анализ состояния географических культур в новых условиях показал, что местные экотипы во многих случаях стали уступать экотипам из более теплообеспеченных частей ареала не только по скорости роста, но и по комплексной устойчивости (Jones, 2013; Rehfeldt et al., 2014).

Для повышения эффективности управления лесными генетическими ресурсами в связи с текущим изменением климата обсуждается превентивное перемещение генетического материала в районы, где именно перемещенные популяции оптимально соответствовали бы настоящему и/или будущему климату (Gross et al., 2017; Klapste et al., 2022). В первую очередь речь идет о перемещении относительно «южных» экотипов на север (McLane, Aitken, 2012). Эта идея получила название «assisted migration» и широко распространилась в последние 10–15 лет (Aitken, Whitlock, 2013; Chen et al., 2022). Очевидно, что внедрение assisted migration в практику лесного хозяйства должно проводиться осторожно, на основе достоверных результатов. Единственным способом оценить, какие именно экотипы будут наиболее перспективны в новом климате, являются эксперименты по их испытанию *ex situ*.

Кедр сибирский как важнейший лесобразующий вид, конечно, тоже был объектом для создания географических культур и соответствующих исследований (Кузнецова, 2007а, б; Николаева и др., 2022). В этих исследованиях показано, что он – не исключение: его климатические экотипы существенно различались по

продуктивности и устойчивости в соответствии с общими принципами организации разнообразия. Однако набор экотипов в этих исследованиях был ограничен, они не представляли все разнообразие климатических условий в пределах ареала. Кроме того, в упомянутых выше работах не ставилась задача причинной интерпретации наблюдаемых различий, в первую очередь физиологической.

Ключевыми физиологическими процессами, определяющими состояние растений, являются фотосинтез и дыхание, активность которых зависит от эндогенных особенностей растительных организмов и климатических факторов, в первую очередь от температуры. Баланс между поглощением (фотосинтез) и выделением (дыхание) углекислоты играет важную роль в глобальном углеродном цикле, так как определяет первичную продуктивность экосистем (Chapin et al., 2002). Исследования показали, что в ответ на увеличение температуры интенсивность дыхания может снижаться (Atkin, Tjoelker, 2003), а скорость ассимиляции углерода повышаться (Way, Oren, 2010). Большинство видов при потеплении климата могут сдвигать тепловой оптимум фотосинтеза в область более высоких температур (Crous et al., 2013). Метаанализ результатов, полученных в результате экспериментов, моделирующих потепление климата, показал, что у растений, обитающих в холодном климате амплитуда прогнозируемой интенсификации газообмена будет выше, чем у растений теплого климата (Liang et al., 2013).

В то же время результаты исследования газообмена хвойных не столь однозначны. Изучение их физиологических реакций показало как отсутствие температурной акклимации фотосинтеза высокогорных экотипов, например у ели лицианской (*Picea likiangensis* (Franch.) E. Pritz.) (Zang et al., 2015), так и увеличение скорости ассимиляции углекислоты, например у сосны ладанной (*Pinus taeda* L.) в ответ на повышение температуры при выращивании в климатических камерах (Teskey, Will, 1999).

Такие же противоречивые данные получены при исследовании дыхания хвойных в географических культурах. Выращивание в одинаковых условиях семян сосны Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) из различных точек ареала показало отсутствие различий между популяциями по интенсивности дыхания (Tjoelker et al., 2008). В то же время при выращивании популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разных широт было показано достоверно повышенное

дыхание у северных популяций (Reich et al., 1996).

Потепление климата не только изменяет активность газообменных процессов на сезонном пике температуры, но и увеличивает продолжительность вегетационного периода, особенно в бореальной зоне. Эти изменения влекут за собой более раннее распускание почек, формирование листа, начало активного фотосинтеза (Richardson et al., 2009). Поэтому актуальна количественная оценка сезонных изменений фотосинтеза и дыхания для моделирования чувствительности видов к изменениям климата.

На нашем экспериментальном объекте изначально была поставлена задача организовать варианты опыта (экоотипы) в градиентные ряды (широтный, долготный и высотный профили) (Жук, Горошкевич, 2012), а также объяснить наблюдаемые различия методами физиологии (Бендер, Горошкевич, 2020) и биохимической генетики (Петрова и др., 2014; Petrova et al., 2014).

Цель настоящей статьи – обобщить результаты комплексных многолетних наблюдений за экоотипами кедра сибирского с широтного и долготного профиля, включая физиологическое обоснование наблюдаемых различий, а также выявить возможности использования отдельных экоотипов для селекции сортов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа была проведена в клоновом архиве географических экоотипов кедра сибирского на Научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН в 30 км к югу от г. Томска. Черенки для

создания этого экспериментального объекта были заготовлены весной 1997 г. в различных частях ареала (табл. 1). Для этого в каждом из 10 естественных насаждений было выбрано от 10 до 25 средних по размеру деревьев 2-го класса Крафта. Черенки с этих деревьев были сразу же привиты на 6–7-летние подвой местного экотипа. Привитые деревья выращивали в однородных условиях с размещением 3×6 м. К моменту исследования сохранились все исходные клоны, каждый из них включал 8–10 рамет, размещенных в разных блоках клонового архива для того, чтобы нивелировать влияние микрорельефа и микроклимата.

Фенологические исследования проводились ежегодно с 2005 по 2008 г. С момента набухания почечных чешуй до полного окончания роста годичных побегов и хвои измеряли длину вегетативных побегов и хвои на осях первого порядка ветвления в верхней части кроны с периодичностью 5–7 дней. Рост побегов и хвои был проанализирован в связи с данными о накоплении среднесуточных температур выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение вегетационного сезона (по данным метеостанции «Томск» Росгидромета). В 2007, 2014 и 2019 гг. проводили измерение высоты деревьев и диаметра ствола в основании. По этим данным для каждого дерева был вычислен объем ствола.

На всем протяжении периода наблюдений оценивали устойчивость деревьев к повреждению филлофагом хермесом сибирским (*Pineus cembrae* Chol.) и грибными патогенами. Определяли долю поврежденных от этих факторов деревьев в экоотипе, а также степень повреждения в баллах. Для оценки интенсивности трофической связи хермеса с деревьями использовали шкалу С. А. Кривец и Е. Н. Коровинской (2009): единичное заселение (наличие мелких разроз-

Таблица 1. Происхождение экоотипов кедра сибирского

Экотип	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря, м	Природная зона или высотный пояс
<i>Широтный профиль на Западно-Сибирской равнине с юга на север</i>				
Абаза	52°30' с. ш.	90°05' в. д.	350	Нижняя часть лесного пояса
Томск	56°14' с. ш.	84°30' в. д.	150	Южная часть южной подзоны тайги
Стрежевой	60°45' с. ш.	77°30' в. д.	40	Северная часть средней тайги
Ноябрьск	63°10' с. ш.	75°20' в. д.	110	Южная часть северной тайги
Уренгой	65°50' с. ш.	78°10' в. д.	40	Зона предтундровых редколесий
<i>Долготный профиль с запада на восток</i>				
Невьянск	57°15' с. ш.	60°10' в. д.	300	Средняя часть южной подзоны тайги
Слюдянка	51°30' с. ш.	103°40' в. д.	900	Нижняя часть лесного пояса
Северобайкальск	55°40' с. ш.	109°25' в. д.	700	» » » »

Таблица 2. Характеристика деревьев для физиологических исследований

Экотип	Высота дерева	Протя- женность кроны	Диаметр, см
	м		
Томск	9.0 ± 0.5	8.5 ± 0.5	18 ± 3
Уренгой	5.6 ± 0.3	3.4 ± 0.7	13 ± 1
Абаза	9.7 ± 0.3	9.0 ± 0.4	20.8 ± 1.2
Граница леса	6.3 ± 0.3	4.2 ± 0.2	15.3 ± 0.5

ненных колоний), слабое заселение (от 1/3 до 2/3 брахибластов и молодых побегов заселена колониями) и сильное заселение (заселено более 2/3 брахибластов и молодых побегов). Наличие колоний вредителя устанавливалось по характерному белому налету (пушке), покрывающему насекомых.

Жизненное состояние деревьев также определяли в баллах (Алексеев, 1989): 1 – здоровое дерево, нет внешних повреждений кроны и ствола, 2 – поврежденное дерево со сниженным на 30 % охвоением, 3 – сильно поврежденное дерево со снижением охвоения до 60 %, 4 – отмирающее дерево с разрушенной кроной и густотой менее 15–20 %, 5 – погибшее дерево.

Для физиологических исследований были использованы два экотипа с Западно-Сибирского широтного профиля – северный (Уренгой) и южный (Томск), а также два экотипа с Западно-Саянского высотного профиля – низкогорье (Абаза, 350 м н. у. м.) и высокогорье (верхняя граница леса, 1900 м н. у. м.). В каждом экотипе были отобраны 3 средних по размеру и жизненному состоянию дерева из разных клонов, возраст деревьев 32 года, в том числе возраст прироста 26 лет (табл. 2).

Для анализов использовали побеги второго порядка ветвления длиной около 20 см из верхней трети кроны. Побеги срезали, затем их нижние концы помещали в емкость с водой, после этого немедленно приступали к замерам газообмена однолетней хвои на инфракрасном газоанализаторе Li 6400 XT (LiCor Ltd, США) с использованием листовой камеры Standart 2 × 3 (Li-Cor Ltd, США) и искусственного источника света 6400-02B LED (LiCor Ltd, США). С конца мая по июль, во время активного роста хвои, замеры проводили один раз в неделю, в августе – октябре, т. е. в период затухания физиологических функций, – один раз в месяц. Весной и осенью температуру в листовой камере устанавливали равной температуре окружающего

воздуха, летом 22–24 °С. В листовой камере интенсивность фотосинтетически активной радиации составляла 1500 мкмоль/(м² · с), скорость потока CO₂ – 400 мкмоль/с, а его содержание – 400 мкмоль/моль.

На начальных этапах роста хвои, когда ее длина была меньше размеров ассимиляционной камеры, 5 пучков хвои отделяли от побега, помещали в капроновую сеточку и в таком виде закрепляли в листовой камере. В дальнейшем пучки хвои помещали либо вдоль, либо поперек камеры в зависимости от размеров хвои. После определения скорости фотосинтеза в листовой камере выключали свет и через 10–15 мин измеряли темновое дыхание (Chi et al., 2013). Замеры проводили с 10 до 13 ч. На этих же побегах линейкой измеряли длину хвои точно до 1 мм.

Массу органического вещества, синтезированного хвоей за вегетационный период, рассчитывали по методике И. С. Малкиной (1984). Коэффициент перехода от CO₂ к клетчатке принимали равным 0.647. Активность газообмена и накопления органического вещества в хвое рассчитывали на сухую массу хвои. Для этого хвойники высушивались при температуре 70 °С в течение 48 ч, затем взвешивались на весах Pioneer (Ohaus, China) с точностью до третьего знака.

С помощью критерия Шапиро – Уилкса установлено, что все морфологические признаки имели нормальное распределение. По этим признакам экотипы сравнивали между собой с помощью теста Ньюмана – Кейлса. Физиологические признаки не имели нормального распределения, поэтому по этим признакам экотипы сравнивали между собой с помощью U-критерия Манна–Уитни. Различия считали значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Фенология. Для начала роста северным и восточным экотипам требовалось накопление суммы эффективных температур 70 °С, а южным, западным и местному (Томск) – не менее 90 °С. Клоны северных экотипов начинали и заканчивали рост побега на 7–10 дней раньше южного и местного, а клоны восточных экотипов – на 5–7 дней раньше западного и местного (рис. 1).

Рост хвои начинался при достижении побегом 25–35 % от окончательного размера, т. е. через 16–20 дней после начала его роста. У северных экотипов этот процесс начинался и заканчивался на 7–10 дней раньше, чем

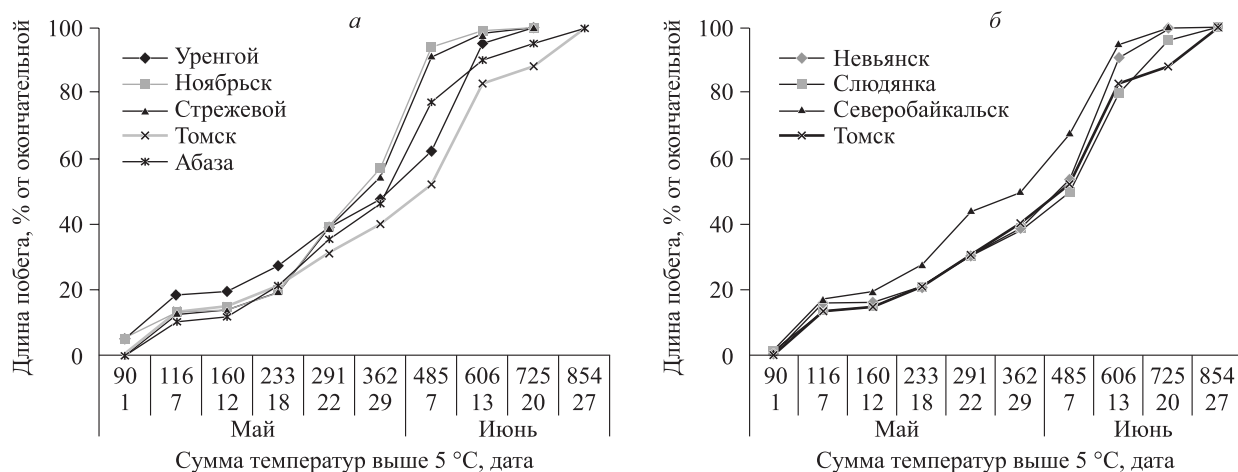


Рис. 1. Рост побегов у экотипов с широтного (а) и долготного (б) профилей.

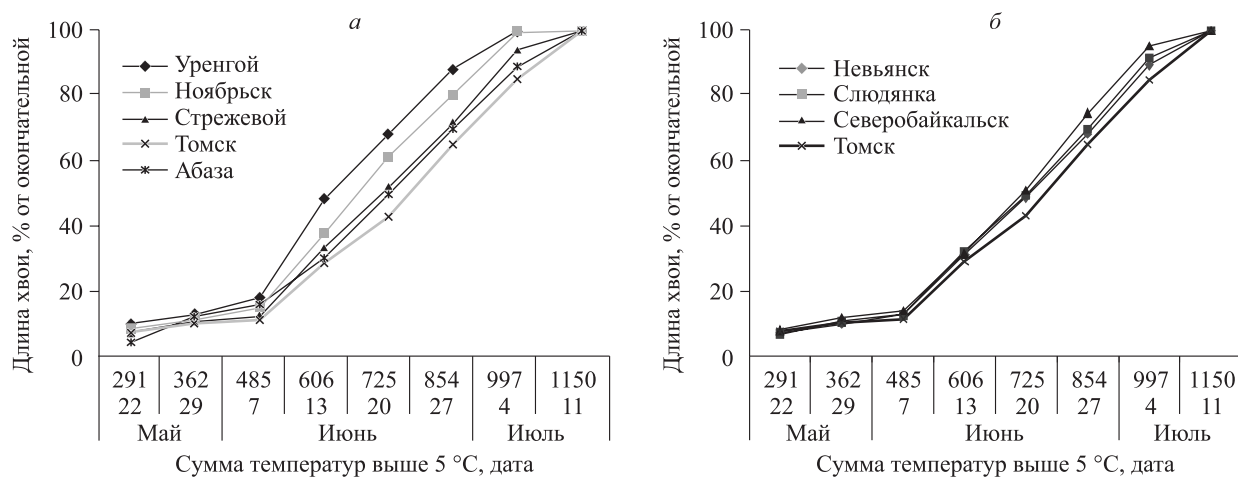


Рис. 2. Рост хвои у деревьев из широтных (а) и долготных (б) экотипов кедра сибирского.

у южного и местного, а у восточных экотипов – на 5 дней раньше, чем у западного и местного (рис. 2). Темпы роста хвои у деревьев местного экотипа были схожи с таковыми у южного и западного экотипов. Различия по срокам прохождения фенофаз между клонами внутри экотипов не превышали 2–3 дней.

Продуктивность. В возрасте 10 лет клоны самого северного экотипа уступали по высоте привоя всем остальным: на 11 % клонам местного экотипа и на 38 % клонам южного экотипа (рис. 3). Различия между восточным и западным экотипом не превышали 11 % в пользу последнего. Клоны местного экотипа были близки по росту к экотипу из середины широтного профиля.

К 17-летнему возрасту южный (западно-сибирский) экотип опередил в росте северные в 1.5–2 раза. Он значительно превосходил все остальные экотипы, включая местный. Западный экотип превосходил восточный на 20 %.

Еще через 5 лет различия увеличились. Деревья южного экотипа были выше северных более чем в 2 раза и выше местных на 24 %. Различия между крайними долготными экотипами возросли до 28 %.

Различия по объему ствола были еще более выраженными. В 10-летнем возрасте большая часть экотипов слабо различалась по этому признаку, за исключением южного (Абаза) и отчасти южно-прибайкальского (Слюдянка), которые уже тогда опережали остальные в 1.2–1.5 раза, так как не только были не только выше, но и имели существенно больший диаметр ствола (рис. 4).

Через 7 лет различия стали 4–6-кратными и продолжали увеличиваться в следующие 5 лет. Западный экотип, несмотря на большое преимущество в высоте, всего в 1.3 раза превосходил восточный, так как имел относительно тонкий ствол. Местный экотип по объему ствола мало

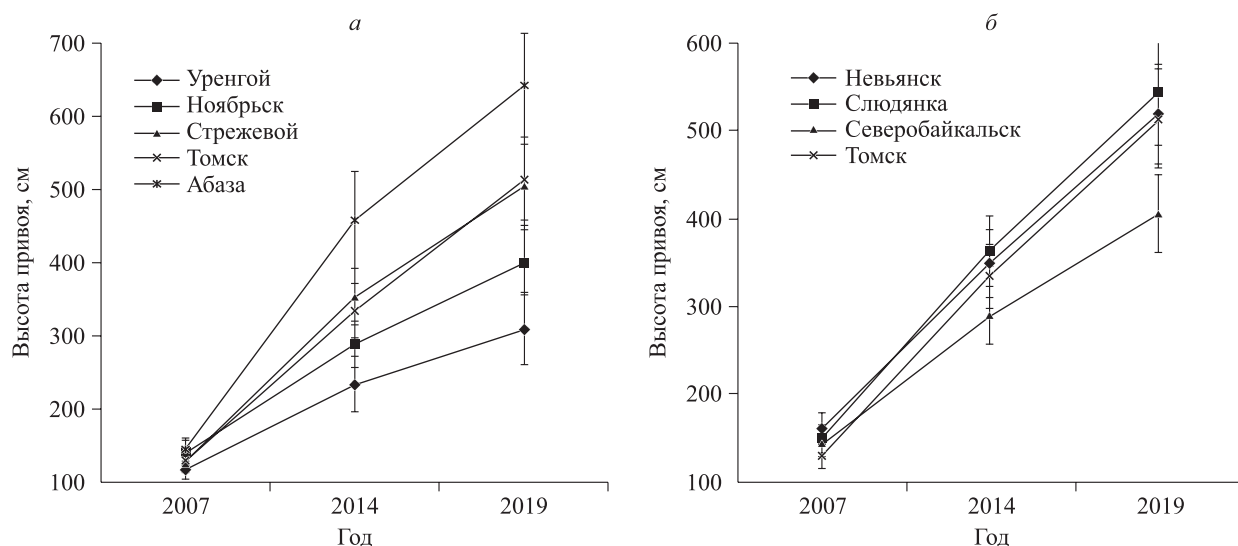


Рис. 3. Высота привоя у экотипов с широтного (а) и долготного (б) профилей по годам.

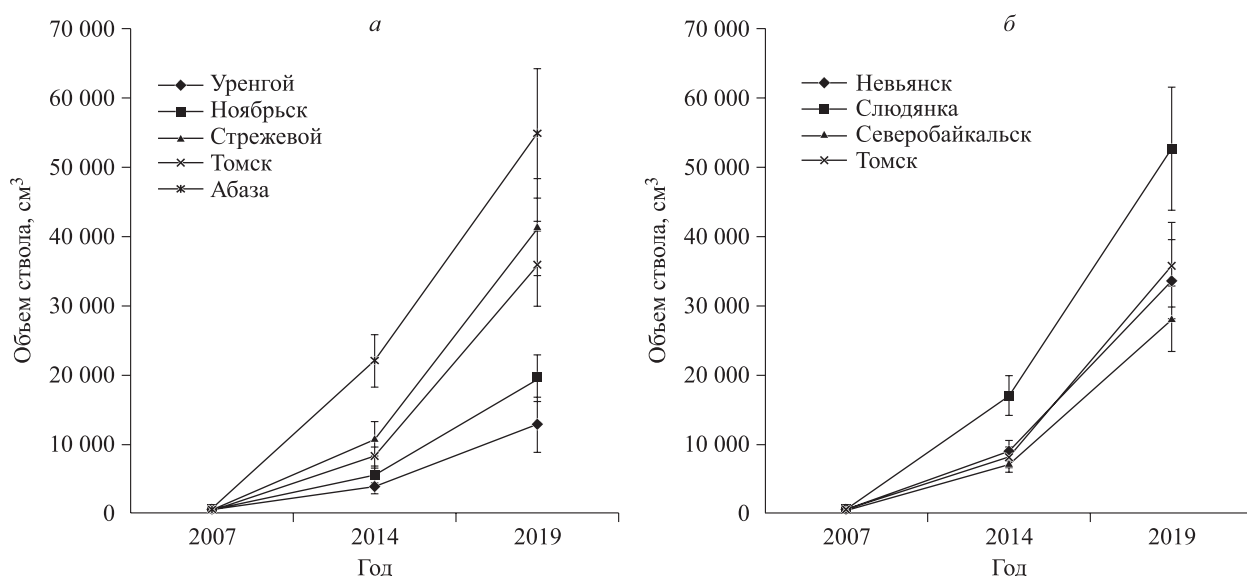


Рис. 4. Объем ствола у экотипов с широтного (а) и долготного (б) профилей по годам.

отличался от западного и ближайшего к местному экотипа из середины широтного профиля.

Устойчивость к биотическим факторам, жизненное состояние. В первые 5–7 лет жизненное состояние экотипов было примерно одинаковым. В дальнейшем все они без исключения постепенно заселялись сибирским кедровым хермесом, филофагом из отряда Hemiptera. При этом восточный и северные экотипы были заселены сильно, центральные и западный – слабо, а южный – единично. В последующие годы эта закономерность сохранилась. Кроме того, северные экотипы дважды поражались не идентифицированными пока микромицетами. Наиболее значимые повреждения отмечены в 2023 г.: пожелтение хвои, гибель части побегов,

а в отдельных случаях – и всего дерева. В самом северном экотипе (Уренгой) было поражено не менее 90 % деревьев с глубиной повреждения от 20 до 100 %, при этом около 1 % деревьев погибли. В экотипе Ноябрьск пораженными оказалось 80 % деревьев с глубиной повреждения 10–50 %. Этим патогеном был затронут также самый восточный экотип (Северобайкальск): поражено 10 % деревьев с глубиной повреждения до 15 %.

Оценка жизненного состояния деревьев по протяженности и охвоению кроны показала, что деревья местного, а также южного и западного экотипов характеризовались как здоровые, имели высшую оценку. В северном и восточном направлении жизненное состояние ухудшалось: экотип из середины широтного профиля

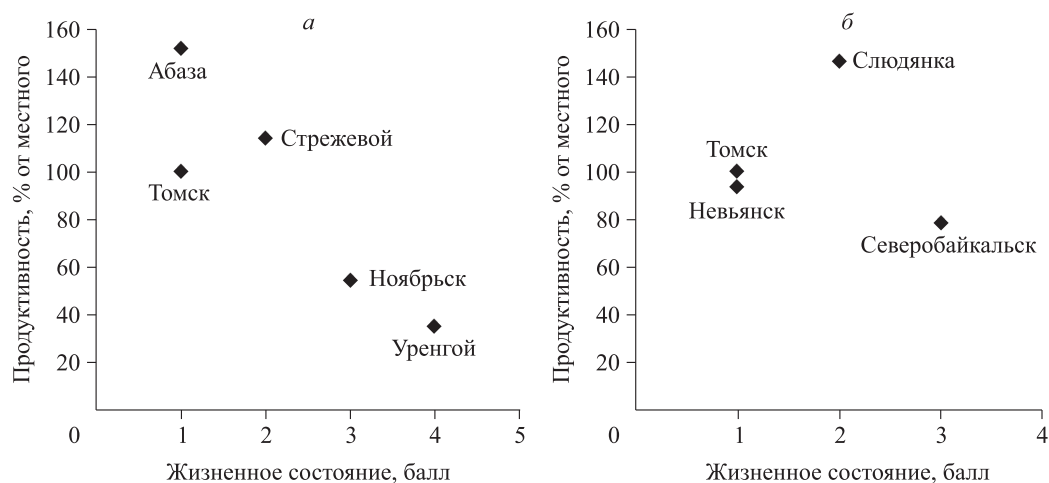


Рис. 5. Соотношение продуктивности (объема ствола) и устойчивости у экотипов широтного (а) и долготного (б) профилей в возрасте 23 лет.

(Стрежевой) – 1–2 балла, Ноябрьск и Северобайкальск – 2–3 балла, Уренгой – 3–5 баллов.

Таким образом, изученные климатические экотипы кедр сибирского сильно различались по прямо и тесно связанным между собой продуктивности и устойчивости к биотическим факторам (рис. 5).

К 23-летнему возрасту северные экотипы имели самую низкую, центральные – среднюю, остальные, включая местный, высокую продуктивность и устойчивость. Выдающимся по обоим показателям был единственный экотип, происходящий из более южного района, чем местный, а именно из низкогорья Западного Саяна. При идеальной устойчивости он был в 1.5 раз продуктивнее местного экотипа.

Газообмен. Измерения активности поглощения и выделения CO_2 в середине вегетационного периода на двухлетней хвое показали, что по интенсивности фотосинтеза значимых различий между экотипами не было, а интенсивность темнового дыхания у экотипов из холодных местообитаний (ЭХМ), т. е. у северного и высокогорного, была существенно выше, чем у экотипов из теплых местообитаний (ЭТМ), т. е. южного и низкогорного (рис. 6, а).

Отношение фотосинтеза к дыханию у ЭТМ было на 30–40 % выше, чем у ЭХМ (рис. 6, б). Следовательно, у последних при той же интенсивности фотосинтеза была выше доля пластических веществ, расходуемых на дыхание.

Кроме того, была изучена сезонная динамика фотосинтеза и дыхания хвои текущего и предыдущего годов формирования.

Формирование молодой (однолетней) хвои. У ЭХМ этот процесс завершался раньше. Соот-

ветственно раньше происходил переход от отрицательного баланса углерода к положительному (рис. 7, а).

В середине вегетационного периода фотосинтез достигал максимума, причем достоверных различий между экотипами не было.

В августе у ЭХМ начиналось резкое падение активности поглощения CO_2 , в то же время

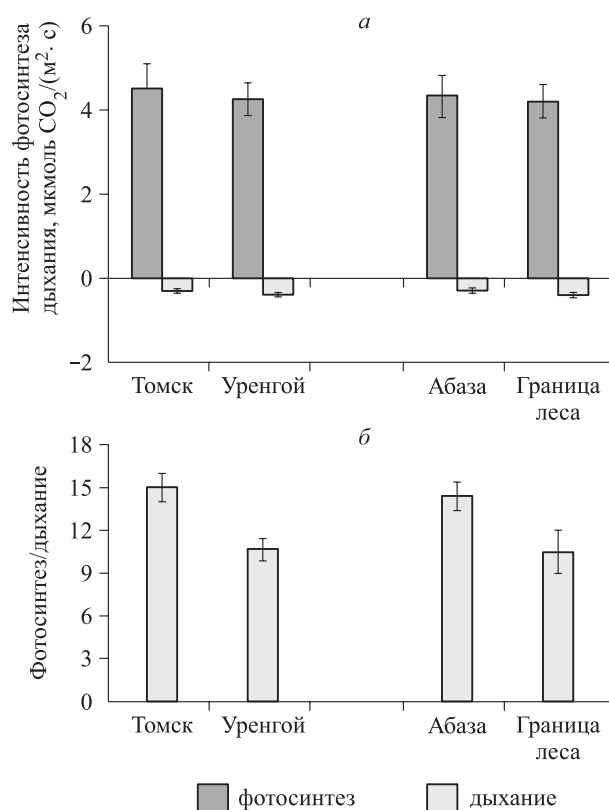


Рис. 6. Интенсивности фотосинтеза и дыхания (а) двухлетней хвои и их соотношение (б) у широтных и высотных экотипов кедр сибирского.

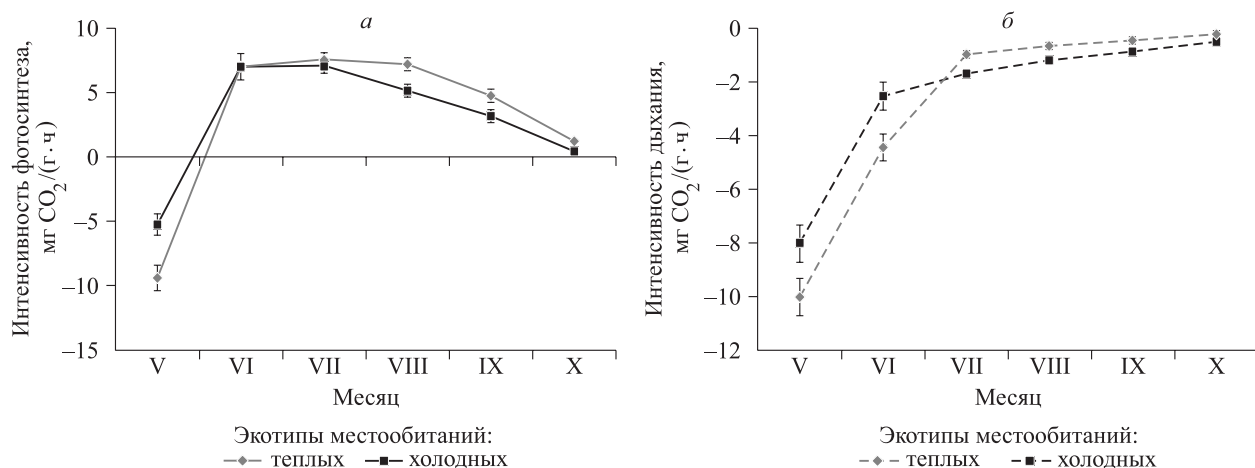


Рис. 7. Сезонная интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) хвои текущего года формирования у экотипов кедра сибирского.

у ЭТМ оно оставалось на высоком уровне и снижалось только в сентябре.

Интенсивность дыхания в начале формирования хвои была высокой у обеих групп, но у ЭХМ – существенно ниже, чем у ЭТМ, явно в связи более ранним переходом хвои к синтезу собственных ассимилятов (рис. 7, б).

В середине лета значимых различий по дыханию между экотипами не было. После этого, вплоть до осени, интенсивность темнового дыхания ЭХМ была достоверно выше, чем у ЭТМ. Таким образом, активный фотосинтез однолетней хвои ЭХМ заканчивался на месяц раньше, а интенсивность дыхания во второй половине вегетационного периода была выше, чем у ЭТМ.

Хвоя предыдущего года формирования (двухлетняя). Активный фотосинтез происходит с самого начала вегетационного периода у всех экотипов (рис. 8).

В конце мая и начале июня активность фотосинтеза была несколько выше у ЭХМ, что свя-

зано с более ранним началом ассимиляционных процессов. В то же время интенсивность их дыхания была меньше, чем ЭТМ. К середине июня активность фотосинтеза обеих групп выходила на плато и достигала максимальных показателей, значимых различий между вариантами не было.

В начале августа скорость фотосинтеза ЭХМ обитания начинала снижаться. У ЭТМ снижение фотосинтеза наблюдалось только в сентябре. Дыхание хвои лишь в мае было выше у ЭТМ по сравнению с ЭХМ. Уже к июню пары экотипов поменялись местами и до окончания вегетационного периода различия оставались существенными.

Расчет баланса углерода показал, что для однолетней и двухлетней хвои ЭХМ характерны более высокие темпы экспорта ассимилятов в первой половине вегетации. Во второй половине вегетационного периода их фотосинтетические функции затухают быстрее, чем у ЭТМ,

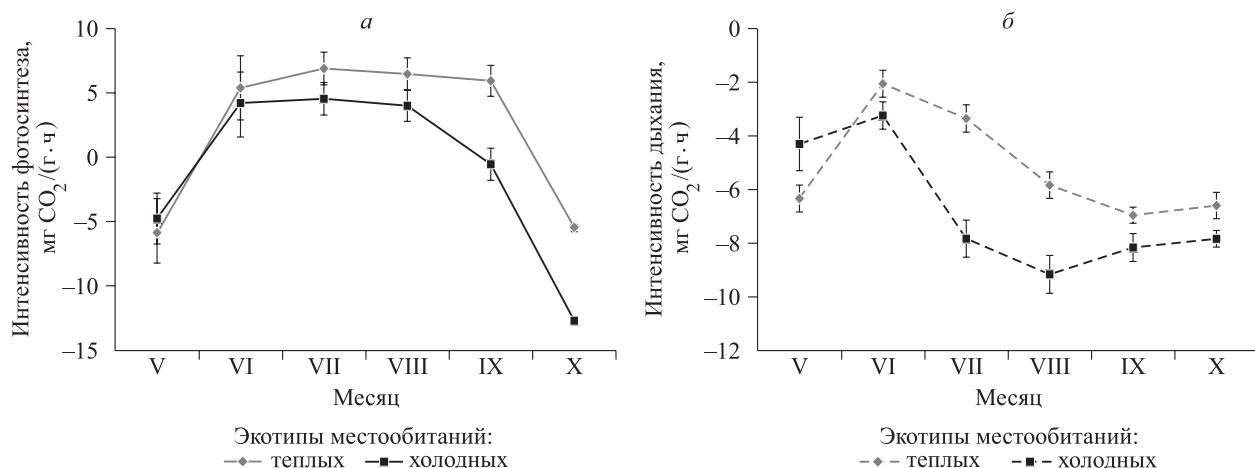


Рис. 8. Сезонная интенсивность фотосинтеза (а) и дыхания (б) двухлетней хвои у экотипов кедра сибирского.

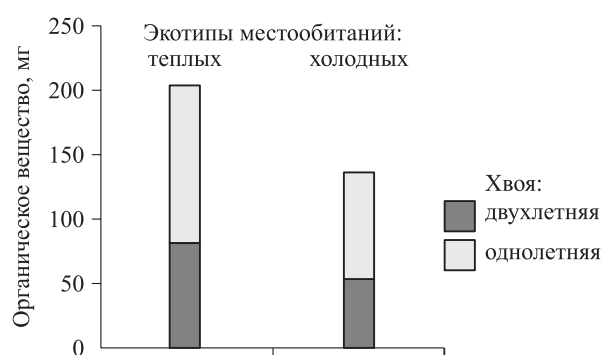


Рис. 9. Количество органического вещества, синтезированного одной хвоинкой текущего и предыдущего года за период вегетации у экотипов кедра сибирского.

вследствие чего снижается количество пластических веществ, поставляемых хвоинкой. Отток ассимилятов за весь период вегетации у них были значительно (на 34 %) ниже, чем у ЭТМ (рис. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Температура считается главным фактором среды, регулирующим сезонный цикл развития у растений умеренного пояса (Schwalm, Ek, 2001; Mutke et al., 2003). Разным видам и экотипам для наступления одних и тех же весенних фенофаз требуется разная сумма температур (Andersson et al., 2018).

Как правило, чем ниже теплообеспеченность вегетационного периода в районе происхождения вида или экотипа, тем меньше тепла необходимо для начала роста (Wuhlich et al., 1995). При перемещении в другой климат связь фенологических процессов с накоплением эффективных температур сохраняется (Hannerz, 1998; Svystun et al., 2021).

Помимо температуры, для многих видов важное значение в регуляции начала и продолжительности роста имеет фотопериод. Так, у елей сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss) (Partanen et al., 2001; Lesser, Parker, 2004; Hamilton et al., 2016) и обыкновенной (*P. abies* (L.) H. Karst.) (Partanen et al., 1998) начало роста у северных экотипов связано не только с суммой температур, но и с увеличением продолжительности светового периода. У других бореальных видов хвойных, например у лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.) (Basler, Korner, 2012), влияние фотопериода не подтверждено или оно было небольшим, как у сосны обыкновенной (Hanninen, 1995).

Внутривидовая дифференциация кедр сибирского *ex situ* по срокам и продолжительности роста была сравнима с фенологическими различиями у экотипов сосны желтой (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) (Rehfeldt, 1990), ели обыкновенной (Oleksyn et al., 1998) и лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) (Авров, 1996; Kagawa et al., 2006), у которых максимальные различия между экотипами составляли 10–14 дней. Однако у большинства хвойных видов дифференциация по срокам прохождения фенофаз более выражена: до 22 дней у сосны обыкновенной (Oleksyn et al., 1998), до 24 у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (Авров, 1977; Ирошников, 1977) и до 25 дней у сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) (Cannell et al., 1981). Различия между видами явно связаны с климатической структурой их ареалов. Чем разнообразней климат внутри ареала, особенно по индексу континентальности, тем сильнее дифференциация экотипов по фенологии. Ареал кедр сибирского почти целиком располагается в области умеренно-континентального климата, поэтому дифференциации его экотипов по фенологическим признакам не так уж велика.

Большие различия между климатическими экотипами кедр сибирского по продуктивности с самого начала их испытания были показаны ранее как на наших (Zhuk, 2020), так и на других экспериментальных объектах (Кузнецова, 2007a). Такие же различия найдены у большинства хвойных видов бореального и умеренного пояса (Lesser, Parker, 2004; Skulason et al., 2018). Они традиционно объясняются так: экотипы из других регионов плохо адаптированы к местному климату, поэтому не в полной мере используют его ресурсы; чем больше различия между местным климатом и климатом в местах их происхождения, тем больше различия в продуктивности между местным и неместными экотипами (Joshi et al., 2001; Bossdorf et al., 2004). Экотипы из более холодного климата медленно растут, экотипы из более теплого климата не успевают полностью завершить свой сезонный цикл развития, поэтому их продуктивность снижается (Montwé et al., 2018).

Однако принцип «местный, значит лучший» актуален лишь в стабильном климате. Если климат быстро меняется, как в настоящее время, вполне возможна ситуация, когда зрелые насаждения местного экотипа, генотипический состав которых сформировался в условиях прежнего климата, оказывается не вполне соответствующим

шим новому климату. Напротив, популяции из тех регионов, где прежний климат был похож на новый климат в месте испытания, в первую очередь по теплообеспеченности, могут показать себя более соответствующими этому новому климату. В нашем случае наиболее продуктивными были экотипы из южных по отношению к месту испытания регионов (Абаза, низкогорье Западного Саяна; Слюдянка, Южное Прибайкалье). Их превосходство с возрастом постепенно увеличивалось.

Северные экотипы кедров сибирского с самого начала наблюдений имели низкую продуктивность по сравнению с остальными. Вредители и патогены чаще повреждают деревья, уже ослабленные другими факторами (Гродницкая, Кузнецова, 2012; Кривец и др., 2023). Хуже адаптированные к местному климату и, как следствие, менее продуктивные, северные экотипы с возрастом все больше заселялись вредителями и поражались грибными болезнями, что дополнительно снижало их продуктивность. Напротив, самые продуктивные южные экотипы оказались одновременно самыми устойчивыми.

В мировой научной литературе на удивление мало информации о эколого-географической дифференциации хвойных видов по интенсивности фотосинтеза. Отсутствие температурной акклимации фотосинтеза не найдено у высокогорного вида ели лицианской (*Picea likiangensis* (Franch.) E. Pritz.) в сравнении с двумя низкогорными видами – е. корейской (*P. koraiensis* Nakai) и е. Мейера (*P. meyeri* Rehder et E. N. Wilson) (Zhang et al., 2015). Исследование фотосинтеза у однолетнего семенного потомства сосны ладанной (*Pinus taeda* L.) из трех популяций вдоль широтного профиля, помещенного в камеры с разным температурным режимом, показало отсутствие различий (Teskey, Will, 1999).

В нашем опыте активность поглощения CO_2 у контрастных экотипов кедров сибирского была примерно одинаковой, что свидетельствует о термальной акклимации фотосинтеза ЭХМ к условиям произрастания на юге Томской области. Чтобы понять причину успешной акклимации фотосинтеза, мы изучили механизмы, лежащие в ее основе. Оказалось, что на биохимическом уровне регулируется максимальная скорость карбоксилирования рибулозобисфосфата (V_{max}) и восстановления рибулозобисфосфата, на биофизическом уровне меняется устьичная проводимость (g_s или C_{cond}) (Бендер, Горошкевич, 2020).

Результаты исследования различий между климатическими экотипами по интенсивности дыхания довольно противоречивы. У сосны ладанной (Teskey, Will, 1999) и сосны Банкса (Tjoelker et al., 2008) в одинаковых условиях среды их не найдено. С другой стороны, темновое дыхание 7-летних сеянцев ели обыкновенной из разных высотных поясов закономерно возрастало от нижней части высотного профиля к верхней (Oleksyn et al., 1998). У сосны обыкновенной то же самое наблюдалось у широтных экотипов: интенсивность дыхания заметно увеличивалась от южных экотипов к северным (Reich et al., 1996). В нашем опыте ЭХМ дышали значительно активнее, чем ЭТМ. Таким образом, наследственно обусловленные различия между экотипами кедров сибирского по интенсивности дыхания можно считать доказанными.

Проведенный в настоящей работе анализ сезонной динамики газообменных процессов позволил еще глубже понять суть различий между контрастными климатическими экотипами. В середине лета значимых различий не найдено, но период активного фотосинтеза у ЭХМ был почти на 2 мес короче. Интенсивность их дыхания была достоверно выше в середине и второй половине вегетационного периода. Последнее стало главной причиной различий в положительном балансе углерода, который у ЭТМ значительно выше. У ЭХМ весенние ростовые процессы потребляли значительное количество ассимилятов, которое не в полной мере восполнялось за вегетационный период. Предположительно именно это обстоятельство вызывало отставание ЭХМ в росте и снижение их устойчивости к негативным биотическим факторам.

ВЫВОДЫ

Опыт выращивания вегетативного потомства климатических экотипов на юге лесной зоны Западной Сибири показал, что для кедров сибирского характерен высокий уровень наследственно обусловленной эколого-географической дифференциации по продуктивности и устойчивости к биотическим факторам. Главным фактором различий между экотипами является теплообеспеченность вегетационного периода в местах их происхождения, которая сильно возрастает с севера на юг и умеренно – с востока на запад. По этой причине различия между широтными экотипами значительно больше, чем между долготными. Интенсивность дыхания в боль-

шей степени, чем интенсивность фотосинтеза, зависит от климата, в котором сформировалась данная популяция. У экотипов из холодных местообитаний значительно выше наследственно обусловленные затраты на дыхание. Ослабленные этим обстоятельством, они подвергаются повреждению вредителями и болезнями, что становится важным фактором дальнейшего снижения продуктивности. В условиях глобального потепления экотипы из более теплого климата не уступают местному климату по устойчивости и превосходят его по продуктивности, поэтому их следует активно использовать в селекционной работе.

Работа выполнена в рамках государственной бюджетной темы № 121030900196-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авров Ф. Д. Рост привоев лиственницы различного географического происхождения // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 124–153.
- Авров Ф. Д. Экология и селекция лиственницы // Проблемы региональной экологии. Томск: Спектр, 1996. Вып. 7. 213 с.
- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Бендер О. Г., Горошкевич С. Н. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедрового сибирского в опыте *ex situ* // Сиб. лесн. журн. 2020. № 5. С. 28–36.
- Гродницкая И. Д., Кузнецова Г. В. Заболевания *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* Du Tour в географических культурах и лесных питомниках Красноярского края и Хакасии // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 27. № 3–4. С. 55–60.
- Жук Е. А., Горошкевич С. Н. Факторы внутривидовой дифференциации кедрового сибирского вдоль широтного и высотного профилей // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 27. № 3–4. С. 61–66.
- Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 3–110.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Волкова Е. С., Мельник М. А., Смирнов Н. А., Пац Е. Н. Вспышка массового размножения и оценка риска распространения союзного короледа в кедровых лесах Томской области // Лесоведение. 2023. № 2. С. 116–131.
- Кривец С. А., Коровинская Е. Н. Экология сибирского кедрового хермеса (*Pineus cembrae* Chol., Homoptera, Adelgidae) в селекционных культурах кедрового сибирского в Томской области // Изв. СПбЛТА. 2009. № 187. С. 159–167.
- Кузнецова Г. В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи // Хвойные бореал. зоны. 2007а. Т. 24. № 2–3. С. 217–224.
- Кузнецова Г. В. Изучение изменчивости у климатипов кедрового сибирского на юге Красноярского края // Хвойные бореал. зоны. 2007б. Т. 24. № 4–5. С. 423–426.
- Малкина И. С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 6. С. 29–33.
- Николаева М. А., Варенцова Е. Ю., Межина К. М. Оценка сохранности и состояния *Pinus sibirica* Du Tour в географических культурах Ленинградской области // Хвойные бореал. зоны. 2022. Т. 40. № 5. С. 381–387.
- Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконов М. М., Белоконов Ю. С., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового сибирского *Pinus sibirica* Du Tour: распределение вдоль широтного и долготного профилей // Генетика. 2014. Т. 50. № 5. С. 538–553.
- Тихонова И. В., Корец М. А. Изменчивость метеорологических условий произрастания хвойных пород в Средней Сибири с 1960 г. // Лесоведение. 2021. № 2. С. 173–186.
- Федорков А. Л. Лесосеменное районирование сосны обыкновенной на севере Европы // Сиб. лесн. журн. 2020. № 2. С. 63–68.
- Aitken S. N., Whitlock M. C. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change // Ann. Rev. Ecol. Evol. System. 2013. V. 44. P. 367–388.
- Andersson G. B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T. J. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fenn. 2018. V. 52. Iss. 5. Article 10040.
- Atkin O. K., Tjoelker M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // Trends Plant. Sci. 2003. V. 8. Iss. 7. P. 343–351.
- Basler D., Korner C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species // Agr. For. Meteorol. 2012. V. 165. P. 73–81.
- Bossdorf O., Prati D., Auge H., Schmid B. Reduced competitive ability in an invasive plant // Ecol. Lett. 2004. V. 7. Iss. 4. P. 346–353.
- Cannell M. C. R., Thompson S., Lines R. Heights of provenances and progenies of *Pinus contorta* in Britain correlated with seedling phenology and the duration of bud development // Silvae Gen. 1981. V. 30. Iss. 6. P. 166–173.
- Chapin F. S., Matson P. A., Mooney H. A. Carbon inputs to ecosystems // Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer Verlag, 2002. P. 123–156.
- Chen Z., Grossfurtherner L., Loxterman J. L., Masingale J., Richardson B. A., Seaborn T., Smith B., Waits L. P., Narum S. R. Applying genomics in assisted migration under climate change: Framework, empirical applications, and case studies // Evol. Appl. 2022. V. 15. Iss. 1. P. 3–21.
- 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. Article e56482.
- 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 CO₂ and climate warming // Global Change Biol. 2013. V. 19. Iss. 12. P. 3790–3807.
- Evans P. M., Newton A. C., Cantarello E., Martin P., Sanderson N., Jones D. L. Thresholds of biodiversity and ecosystem function in a forest ecosystem undergoing dieback // Sci. Rep. 2017. V. 7. N. 1. Article 6775.

- Gross C. L., Fatemi M., Simpson I. H. Seed provenance for changing climates: early growth traits of nonlocal seed are better adapted to future climatic scenarios, but not to current field conditions // *Restor. Ecol.* 2017. V. 25. Iss. 4. P. 577–586.
- Hamilton J. A., El Kayal W., Hart A. T., Runcie D. E., Arango-Vélez A., Cooke J. E. The joint influence of photoperiod and temperature during growth cessation and development of dormancy in white spruce (*Picea glauca*) // *Tree Physiol.* 2016. V. 36. Iss. 11. P. 1432–1448.
- Hannerz M. Genetic and seasonal variation in hardiness and growth rhythm in boreal and temperate conifers: A review and annotated bibliography. Rep. N. 2. Skogforsk, 1998. 140 p.
- Hanninen H. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology // *Can. J. Bot.* 1995. V. 73. N. 2. P. 183–199.
- Hereford J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs // *Am. Naturalist.* 2009. V. 173. Iss. 5. P. 579–588.
- Johnson R., Stritch L., Ohwell P., Lambert S., Horning M. E., Cronn R. What are the best seed sources for ecosystem restoration on BLM and USFS lands? // *Native Plants J.* 2010. V. 11. Iss. 2. P. 117–131.
- Jones T. A. When local isn't best // *Evol. Appl.* 2013. V. 6. Iss. 7. P. 1109–1118.
- Joshi J., Schmid B., Caldeira M. C., Dimitrakopoulos P. G., Good J., Harris R., Hector A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Minns A., Pereira J. S., Prinz A., Scherer-Lorenzen M., Siamantziouras A.-S. D., Terry A. C., Troumbis A. Y., Lawton J. H. Local adaptation enhances performance of common plant species // *Ecol. Lett.* 2001. V. 4. Iss. 6. P. 536–544.
- Kagawa A., Sugimoto A., Maximov T. C. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ¹³C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings // *New Phytol.* 2006. V. 171. Iss. 4. P. 793–803.
- Klapste J., Jaquish B., Porth I. Building resiliency in conifer forests: Interior spruce crosses among weevil resistant and susceptible parents produce hybrids appropriate for multi-trait selection // *PLoS ONE.* 2022. V. 18. N. 10. Article e0293160.
- Klisz M., Chakraborty D., Cyjetkovic B., Grabner M., Lintunen A., Mayer K., George J.-P., Rossi S. Functional traits of boreal species and adaptation to local conditions // *Boreal forests in the face of climate change: Sustainable management* / M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Eds.). V. 74. Springer Cham, 2023. P. 323–355.
- Krankina O. N., Dixon R. K., Kirilenko A. P., Kobak K. I. Global climate change adaptation: examples from Russian boreal forests // *Climatic Change.* 1997. V. 36. N. 1. P. 197–216.
- Lesser M. R., Parker W. H. Genetic variation in *Picea glauca* for growth and phenological traits from provenance tests in Ontario // *Silvae Gen.* 2004. V. 53. N. 4. P. 141–148.
- Liang J., Xia J., Liu L., Wan S. Global patterns of the responses of leaf-level photosynthesis and respiration in terrestrial plants to experimental warming // *J. Plant Ecol.* 2013. V. 6. Iss. 6. P. 437–447.
- Lowry D. B. Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species // *Biol. J. Linnean Soc.* 2012. V. 106. Iss. 2. P. 241–257.
- McLane S. C., Aitken S. N. Whitebark pine (*Pinus albicaulis*) assisted migration potential: testing establishment north of the species range // *Ecol. Appl.* 2012. V. 22. Iss. 1. P. 142–153.
- Montwé D., Isaac-Renton M., Hamann A., Spiecker H. Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration // *Nat. Comm.* 2018. V. 9. N. 1. Article 1574.
- Morgenstern E. K. Geographic variation in forest trees. Genetic basis and application of knowledge in silviculture. Vancouver: Univ. British Columbia Press, 1996. 214 p.
- Mutke S., Gordo J., Climent J., Gil L. Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain // *Ann. For. Sci.* 2003. V. 60. Iss. 6. P. 527–537.
- Oleksyn J., Modrzyński J., Tjoelker M. G., Zytowski 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.
- Partanen J., Koski V., Hanninen H. Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*) // *Tree Physiol.* 1998. V. 18. Iss. 12. P. 811–816.
- Partanen J., Leinonen I., Repo T. Effect of accumulated duration of the light period on bud burst in Norway spruce (*Picea abies*) of varying ages // *Silva Fenn.* 2001. V. 35. N. 1. Article 608.
- Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Belokon M. M., Belokon Yu. S., Politov D. V. Distribution of the genetic diversity of the Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, along the latitudinal and longitudinal profiles // *Rus. J. Genet.* 2014. V. 50. Iss. 5. P. 467–482 (Original Rus. text © E. A. Petrova, S. N. Goroshkevich, M. M. Belokon, Yu. S. Belokon, D. V. Politov, 2014, publ. in *Genetika.* 2014. V. 50. N. 5. P. 538–553).
- Rehfeldt G. E. Genetic differentiation among populations of *Pinus ponderosa* from Upper Colorado river basin // *Bot. Gazet.* 1990. V. 151. N. 1. P. 125–137.
- Rehfeldt G. E., Leites L. P., Bradley St Clair J., Jaquish B. C., Sáenz-Romero C., López-Upton J., Joyce D. G. Comparative genetic responses to climate in the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: clines in growth potential // *For. Ecol. Manag.* 2014. V. 324. P. 138–146.
- 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.
- Richardson A. D., Hollinger D. Y., Dail D. B., Lee J. T., Munger J. W., O'Keefe J. Influence of spring phenology on seasonal and annual carbon balance in two contrasting New England forests // *Tree Physiol.* 2009. V. 29. Iss. 3. P. 321–331.
- Saxe H., Cannell M. G. R., Johnsen O., Ryan M. G., Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming // *New Phytol.* 2001. V. 149. Iss. 3. P. 369–399.
- Schwalm C., Ek A. R. Climate change and site: relevant mechanisms and modelling techniques // *For. Ecol. Manag.* 2001. V. 150. Iss. 3. P. 241–257.

- Schwinning S., Lortie C. J., Esque T. C., DeFalco L. A. What common-garden experiments tell us about climate responses in plants // *J. Ecol.* 2022. V. 110. Iss. 5. P. 986–996.
- Skulason B., Hansen O. K., Nielsen U. B. Provenance variation in phenology and frost tolerance in Subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) planted in Denmark and Iceland // *Forests.* 2018. V. 9. Iss. 1. Article 17.
- Svystun T., Lundstromer J., Berlin M., Westin J., Jönsson A. M. Model analysis of temperature impact on the Norway spruce provenance specific bud burst and associated risk of frost damage // *For. Ecol. Manag.* 2021. V. 493. Iss. 6. Article 119252.
- Teskey R. O., Will R. E. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings to high temperatures // *Tree Physiol.* 1999. V. 19. Iss. 8. P. 519–525.
- Tjoelker M. G., Oleksyn J., Reich P. B., Zytowskiak 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.
- 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 Physiol.* 2010. V. 30. Iss. 6. P. 669–688.
- Wuhlisch G. von, Krusche D., Muhs H. J. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances // *Silvae Genet.* 1995. V. 44. N. 5–6. P. 343–346.
- Ying C. C., Yanchuk A. D. The development of British Columbia's tree seed transfer guidelines: purpose, concept, methodology, and implementation // *For. Ecol. Manag.* 2006. V. 227. Iss. 1–2. P. 1–13.
- 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. N. 4. Article e0123248.
- Zhuk E. Shoot structure variation in latitudinal and longitudinal ecotypes of *Pinus sibirica* in common garden experiment // *Forestist.* 2020. V. 70. N. 2. P. 160–165.

THE STUDY OF THE GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF SIBERIAN STONE PINE

S. N. Goroshkevich, E. A. Zhuk, O. G. Bender

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems,
Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Prospekt Akademicheskij, 10/3, Tomsk, 634055 Russian Federation*

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

The phenology, productivity, intensity of gas exchange and resistance to biotic factors in climatic ecotypes of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) from latitudinal (from the West Siberian forest tundra to the low mountains of the Western Sayan) and longitude (from the Urals to the Northern Baikal region) profiles were studied in the 30-year clone archive at the scientific field station «Kedr» of the Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. It has been established that Siberian stone pine is characterized by a high level of hereditarily determined ecological and geographical differentiation in productivity and resistance to biotic factors (pests and fungi diseases) when growing vegetative progeny in the south of the forest zone. The main factor of differences between ecotypes is the heat supply of the growing season in their places of origin. It increases significantly more from north to south than from east to west. Therefore, the differences between latitudinal ecotypes are much greater than between longitudinal ecotypes. The intensity of respiration depends more than the intensity of photosynthesis on the climate in which a given population was formed. Ecotypes from cold habitats have significantly higher respiration costs. This is an important factor in reducing their productivity in warmer climates. Being weakened by the imbalance between photosynthesis and respiration, they are damaged by pests and diseases which becomes an important factor in further reducing productivity. In conditions of global warming, ecotypes from warmer climates are not inferior to the local ecotype in terms of resistance to biotic factors and surpass it in productivity. Therefore, they are recommended to be actively used for breeding.

Keywords: *Pinus sibirica* Du Tour, geographical ecotypes, productivity, sustainability, gas exchange, photosynthesis, respiration.

How to cite: Goroshkevich S. N., Zhuk E. A., Bender O. G. The study of the geographical differentiation of Siberian stone pine // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 3. P. 54–66 (in Russian with English abstract and references).