

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПОДРОСТА *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

© 2021 г. С. Н. Плюснина^{1,*}, В. В. Тужилкина^{1,**}

¹ Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982, Россия

*e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru

**e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 30.08.2020 г.

После доработки 17.08.2021 г.

Принята к публикации 24.08.2021 г.

Представлены результаты комплексных структурно-физиологических исследований фотосинтетического аппарата сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) у подростка, произрастающего на вырубке после сплошнолесосеочной рубки хвойного фитоценоза в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. Выявлены закономерности изменения ультраструктуры клеток мезофилла, содержания и соотношения пигментов в однолетней хвое в течение вегетационного периода. Максимальное число органелл на срезе клеток мезофилла отмечено в третьей декаде мая. В середине периода вегетации хлоропласты характеризовались наибольшим числом гран и тилакоидов в них. Подготовка однолетней хвои к зимнему периоду сопровождалась снижением крахмала и суммарного числа тилакоидов гран в хлоропластах ассимиляционной паренхимы, смещением пластид вглубь цитоплазмы и накоплением в ней липидных глобул. Показано, что изменения пигментного комплекса *P. sylvestris* соответствуют ультраструктурным перестройкам хлоропластов в течение вегетации. Установлена тесная корреляция между развитием тилакоидной системы и содержанием хлорофиллов ($r = 0.99$). Наибольшее количество хлорофиллов, как и максимальное развитие системы фотосинтетических мембран в пластидах хвои, отмечалось в июле.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, хвоя, мезофилл, ультраструктура, пигменты, фотосинтез, дыхание, подрост, рубка

DOI: 10.31857/S0006813621110077

Pinus sylvestris L. (Pinaceae) – вид, который имеет обширный ареал на Евразийском материке и является одним из лесообразующих на европейском Северо-Востоке (Lesa, 1999). На таежных территориях Европейского Севера России повышение эффективности естественного лесовозобновления и реализации лесными экосистемами способности к самовозобновлению после рубок – задачи, которые стоят на первом месте среди проблем воспроизводства лесных ресурсов (Tsvetkov, 2010). Для познания биопродукционного процесса при возобновлении сосны необходимы морфофизиологические исследования хвои – основного ассимилирующего органа. При этом важное значение имеет характер взаимосвязи между структурными и физиологическими показателями клеток мезофилла на протяжении всего периода вегетации – периода роста и накопления биомассы. В течение года посредством биохими-

ческого и генетического регулирования изменяются концентрация и активность функциональных веществ (ферментов, пигментов и т.д.) в клетках (Bäck et al., 2013; Wisniewski, 2018), результат этих процессов отражается в особенностях их структуры.

За последние полвека немало исследований было посвящено сезонным изменениям в структуре ассимиляционного аппарата как семян хвойных растений (Walles, Hudak, 1975; Kivimäenpää et al., 2014), так и деревьев разного возраста (Soikkeli, 1980; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a; Kivimäenpää, Sutinen, 2007; Ovsyannikov, Koteyeva, 2020), а также их пигментного фонда (Tuzhilkina, 2012; Sofronova et al., 2016). В комплексных работах рассматриваются структурные и функциональные изменения в фотоассимилирующей паренхиме (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Zagirova, 1999, 2001, 2003b; Wyka et al., 2016; Bender, 2019;

Bag et al., 2020). Как показывают выше приведенные работы, на начальном этапе периода вегетации в перезимовавшей хвое еще наблюдаются изменения, связанные с переходом растения из зимнего состояния в летнее, а на конечном этапе — с подготовкой растения к периоду с низкими температурами. Молодые, активно растущие деревья отличаются от стареющих (зрелых) особей по структурным показателям хвои (Apple et al., 2002), а, следовательно, могут иметь особенности при прохождении этих этапов. В литературе имеются публикации по изучению физиологических процессов у подростка древесных растений, произрастающих под пологом лиственных и хвойных лесов (Katrushenko, 1967; Malkina et al., 1970; Zav'yalova, 1976; Zarubina, Kononov, 2018). На сплошных вырубках (в условиях высокой инсоляции) этот вопрос рассматривается в единичных исследованиях (Leina, 1967; Wyka et al., 2016). Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подростка сосны необходима для выявления механизмов, ответственных за его успешное возобновление на вырубках в условиях сурового климата и при его изменении на Севере.

Цель данной работы — дать структурно-функциональную характеристику фотосинтетического аппарата подростка сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), возобновившейся после проведения сплошной рубки древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение вегетации 2018 г. (29 мая, 18 июля, 11 октября) в подзоне средней тайги Республики Коми. Климат в районе исследований умеренно-континентальный, безморозный период по среднемесячным данным длится 180–190 дней, из них 140–150 дней характеризуются средней суточной температурой воздуха выше 5°C (период вегетации), переход температуры воздуха через 5°C весной отмечается в первой декаде мая, осенью — после 21 сентября (Atlas, 1997). В год исследований весна была затяжная, а лето — позднее, с жаркой погодой в третьей декаде июня и июле, умеренно-теплой в августе. Поздние весенние заморозки были отмечены 2 июня (–0.5°C), ранние осенние — 21 сентября (–0.5°C).

Объектами были 10–12-летние деревья *Pinus sylvestris* L. высотой 110–130 см, произрастающие на 10-летней вырубке сосняка черничного влажного после сплошнолесосечной рубки древостоя (61°35' с.ш., 51°02' в.д.) (Osipov, 2019). Для изучения морфологических параметров хвои в июле 2018 г. также срезали побеги с 75–95-летних деревьев *P. sylvestris*, произрастающих в сосняке черничном влажном (62°16' с.ш., 50°41' в.д.) на территории Ляльского лесобиологического стацио-

нара. Для исследований ультраструктуры клеток мезофилла отбирали образцы однолетней хвои с пяти, а для изучения динамики пигментов — с десяти растущих на вырубке деревьев сосны в течение вегетации. Такая биологическая повторность считается достаточной для достоверной характеристики биохимического состава хвои (Helmisaari, 1992). Побеги срезали с середины кроны с южной стороны дерева. Для электронно-микроскопических исследований фрагменты из средней трети хвои фиксировали в течение 4.5 ч в 2.5%-ном глутаральдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с pH 7.4. Постфиксацию проводили в 1%-ном водном растворе OsO₄ в течение 4 ч. После дегидратации в сериях растворов этилового спирта и ацетона образцы заключали в смолу Эпон-812 (FLUKA). Ультратонкие срезы были получены на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США). Наблюдения и съемку проводили на трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS 500 (Tesla, Чехословакия). Временные препараты продольных и поперечных срезов хвои для анатомических исследований просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Фотосъемку объектов выполняли цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия), морфометрические измерения — при помощи программы ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия).

Количественный анализ фотосинтетических пигментов проводили спектрофотометрически на приборе UV-1800 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения (Maslova et al., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) оценивали по соотношению хлорофиллов *a* и *b* (Lichtenthaler, 1987).

Измерения CO₂-газообмена хвои проводили на интактных побегах сосны в июле. Фотосинтетическую способность оценивали по поглощению CO₂, измеренной инфракрасным (ИК) газоанализатором Li COR-6400 (Li COR, США) при максимальной интенсивности радиации 1800 мкмоль/м² с ФАР, температуре 20°C и влажности 70%. Темновое дыхание измеряли по выделению CO₂ ИК-газоанализатором в темноте при 20°C, влажности воздуха 70%, естественной концентрации CO₂ в воздухе. Объект экспонировали в контролируемой камере 6400–22L (Li COR, США) до установления постоянной скорости CO₂-газообмена. Продолжительность экспозиции объекта составляла 10–15 мин. При расчете интенсивности газообмена на единицу площади хвои использовали метод, предложенный Ю.Л. Цельникер (Tselniker, 1982).

Статистическую обработку полученных данных проводили на персональном компьютере с использованием программ “Excel” и “Statistica”. Значимость отличий исследуемых показателей проверяли с помощью критерия Стьюдента. В таблицах даны среднеарифметические значения и их стандартные ошибки. Для структурных параметров клеток и органелл $n \geq 25$, для физиолого-биохимических $n = 3-6$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология и анатомия хвои. В год исследований длина однолетней хвои молодых сосен, произрастающих на вырубке сосняка черничного влажного, в среднем составляла 42.2 ± 1.9 мм, а площадь поперечного сечения — 0.85 ± 0.01 мм². В литературе имеются сведения (Apple et al., 2002), что морфологические и анатомические признаки хвои молодых деревьев могут отличаться от старовозрастных. Так показано, что в условиях гор (368–500 м над у.м.) хвоя 450-летних деревьев *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco была несколько короче, но с большей площадью поперечного сечения, чем хвоя с молодых 10–40-летних деревьев, посаженных на месте рубок. В хвое с возрастом дерева увеличивался парциальный объем нефотосинтетических (центральный цилиндр, эпидерма+гиподерма, астроклереиды) и уменьшался парциальный объем ассимилирующих тканей (мезофилл) и объем смоляных ходов (Apple et al., 2002). Согласно нашим данным в год исследований длина однолетней хвои сосны на вырубке на 15% ($p < 0.05$) уступала по своей длине хвое с 75–95-летних деревьев, произрастающих в сосняке черничном влажном. Площадь поперечного сечения хвои и доля фотосинтезирующих клеток на срезе не отличались от зрелых деревьев в древостое. В листовом аппарате молодых деревьев закладывается 3–8 смоляных ходов со средним диаметром 74 ± 3 мкм, а у 75–95-летних деревьев — 8–14 со средним диаметром 60 ± 2 мкм. Смоляные ходы, окруженные клетками обкладки, в хвое зрелых деревьев занимали на 30% больше объема, чем у молодых.

В поперечном сечении хвоя *P. sylvestris* — полукруг или полуовал (рис. 1, 1). В однолетней хвое 10–12-летних деревьев парциальный объем эпидермы и гиподермы в сумме составляет около 16%, мезофилла и эндодермы — чуть более 50%, смоляных ходов с клетками обкладки — 7.6%, центрального цилиндра (в том числе два проводящих пучка, межпучковая склеренхима и трансфузионная ткань) — 24%. На поперечном срезе мезофилл складчатый, межклетники слабо выражены (рис. 1, 2). На продольном срезе клетки между гиподермой и эндодермой расположены “цепочками” (рис. 1, 3, 4), межклеточное пространство

занимает в ассимилирующей паренхиме около 20%.

Ультраструктура клеток мезофилла. Тонкая структура клеток мезофилла однолетней хвои в третьей декаде мая свидетельствовала о ее высокой функциональной активности. В эти сроки было отмечено максимальное за весь период наблюдения число органелл на продольных срезах клеток мезофилла (табл. 1). Хлоропласты располагались преимущественно вдоль клеточной стенки (рис. 1, 3, рис. 2, 1). Содержание крахмала в хлоропластах было максимальным за весь период наблюдений (табл. 1), поэтому большинство пластид было неправильной формы (рис. 2, 2). В хлоропластах также просматривались крупные и мелкие пластоглобулы средней электронной плотности (рис. 2, 3). Система фотосинтетических мембран была хорошо развита, однако еще встречались сдвоенные тилакоиды (16% от общего количества гран), наличие которых в сформированной хвое характерно, в том числе, для зимней организации ассимиляционного аппарата (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a). Профили митохондрий в этот период были от округлых до сильно вытянутых, заполнены кристами. На срезе ассимилирующих клеток было отмечено до 6 профилей аппарата Гольджи. В цитоплазме клеток мезофилла хвойных встречаются липидные глобулы, число и размер которых варьируют, в том числе, в зависимости от сезона (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a; Kivimäenpää et al., 2014). В начале периода вегетации в клетках мезофилла подростка сосны липидсодержащие включения выявлялись не в каждой клетке (табл. 1): электронно-плотные липидные глобулы небольших размеров до 0.7 мкм² — очень редко, вдоль клеточной стенки; менее электронно-плотные запасающие глобулы со средней площадью 10.7 ± 1.3 мкм² — чаще, в толще цитоплазмы. Как центральные, так и мелкие вакуоли были заполнены осмиофильным материалом (рис. 1, 3, рис. 2, 1), в мезофилле хвойных определяемым как танинсодержащее вещество (Atlas, 1972; Soikkeli, 1980; Kivimäenpää et al., 2014). В целом, площадь сечения хлоропласта без крахмала, количественные характеристики тилакоидной системы и число пластоглобул в них были близки к показателям, приведенным для пластид мезофилла хвои первого года жизни генеративных деревьев сосны в зимний период (Zagirova, 1999). Отличия заключались в большем, по сравнению с зимним периодом, числе хлоропластов и наличии в них крупных зерен крахмала. То есть после зимнего покоя в однолетней хвое молодых деревьев сначала увеличивается число пластид, а потом начинает нарастать система фотосинтетических мембран.

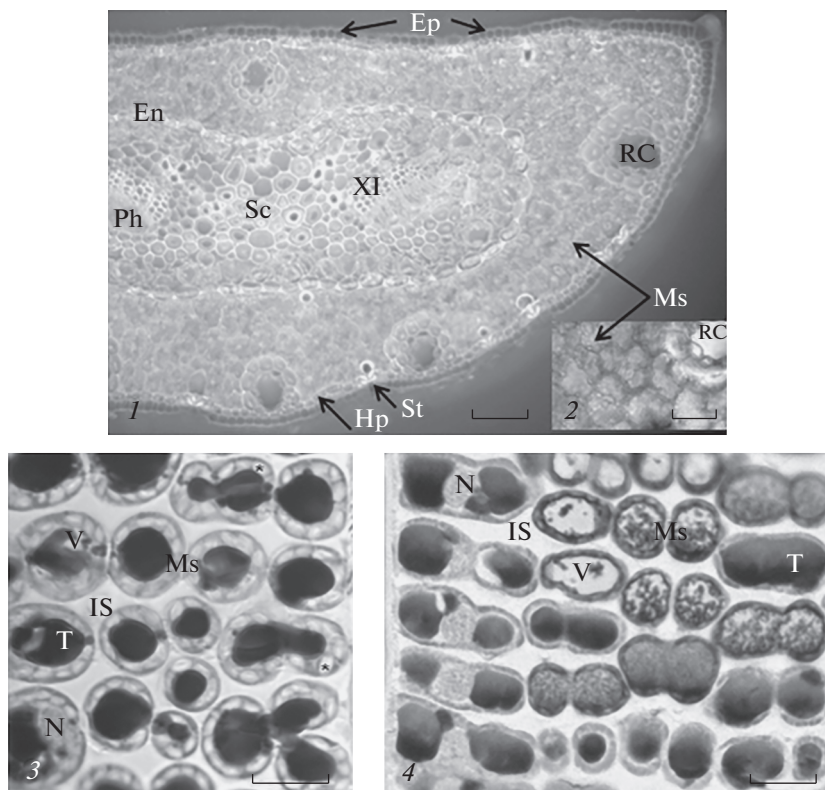


Рис. 1. Однолетняя хвоя подроста *Pinus sylvestris* на поперечном (1, 2) и продольном (3 – май; 4 – июль) срезах. Ep – эндодерма, Ep – эпидерма, Hp – гиподерма, IS – межклетник, Ms – мезофилл, N – ядро, Ph – флоэма, RC – смоляной ход, Sc – склеренхима, St – устьице, T – танин, XI – ксилема, * – хлоропласт с крахмалом. Масштабные линейки, мкм: 1 – 100; 2 – 50; 3 – 20; 4 – 20.

Fig. 1. One-year-old needles of young *Pinus sylvestris* on transverse (1, 2) and longitudinal (3 – May; 4 – July) sections. En – endodermis, Ep – epidermis, Hp – hypodermis, IS – intercellular space, Ms – mesophyll, N – nucleus, Ph – phloem, RC – resin canal, Sc – sclerenchyma, St – stoma, T – tannin, XI – xylem, * – chloroplast with starch. Scale bars, μm : 1 – 100; 2 – 50; 3 – 20; 4 – 20.

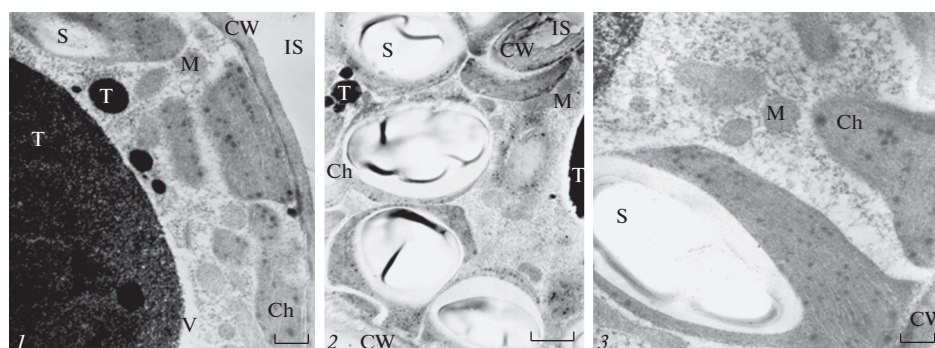


Рис. 2. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвой подроста *Pinus sylvestris* в мае. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, M – митохондрия, S – крахмал, T – танин, V – вакуоль. Масштабные линейки, мкм: 1 – 1.0; 2 – 2.0; 3 – 0.5.

Fig. 2. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in May. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, S – starch, T – tannin, V – vacuole. Scale bars, μm : 1 – 1.0; 2 – 2.0; 3 – 0.5.

Во второй декаде июля в клетках мезофилла однолетней хвой содержалось среднее число оргanelл за период наблюдений. Содержание крахмала в пластидах снижалось (табл. 1). Встречались двоянные по длинной оси хлоропласты

(рис. 3, 1, 2). Комплекс фотосинтетических мембран продолжал развиваться, в этот срок суммарное число гранальных тилакоидов на единицу площади сечения хлоропласта без крахмала (насыщенность хлоропласта фотосинтетическими

Таблица 1. Характеристика оргanelл в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подростка *Pinus sylvestris* в течение периода вегетации**Table 1.** Characteristics of organelles in mesophyll cells on longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* during vegetation season

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Площадь сечения клетки, мкм ² Sectional area of cell, μm ²	630.8 ± 21.2	679.2 ± 35.9	689.3 ± 16.1
Число хлоропластов на срез клетки Number of chloroplasts per cell section	21.7 ± 1.3 ^{ab}	15.3 ± 0.7 ^{ac}	9.2 ± 0.8 ^{bc}
<u>Доля хлоропластов с крахмалом, %</u> Парциальный объем крахмала в хлоропласте, % <u>Share of chloroplasts with starch, %</u> Partial volume of grain starch in the chloroplast, %	<u>69.2 ± 2.1^a</u> 58.0 ± 0.7 ^a	<u>53.7 ± 3.3^{ac}</u> 21.9 ± 1.5 ^{bc}	<u>22.9 ± 3.7^{bc}</u> 12.9 ± 0.8 ^{bc}
Число митохондрий на срез клетки Number of mitochondria per cell section	36.4 ± 2.6 ^b	22.8 ± 1.5 ^{ac}	12.8 ± 0.8 ^{bc}
<u>Площадь сечения митохондрий, мкм²</u> Короткая ось митохондрий, мкм <u>Sectional area of mitochondria, μm²</u> Short axis of mitochondria, μm	<u>0.47 ± 0.02</u> 0.66 ± 0.02	<u>0.40 ± 0.03</u> 0.59 ± 0.03	<u>0.50 ± 0.04</u> 0.69 ± 0.03
<u>Число запасующих глобул на срез клетки</u> Площадь сечения запасующей глобулы min...max, мкм ² <u>Number of stored globules per cell section</u> Area of stored globule section min...max, μm ²	<u>1.8 ± 0.2</u> 1.2...31.4	<u>1.0 ± 0.2</u> 1.2...88.7	<u>< 1</u> 5.0...24.3
<u>Число липидных глобул на срез клетки</u> Площадь сечения липидной глобулы, мкм ² <u>Number of lipid globules per cell section</u> Area of lipid globule section, μm ²	<u>< 1</u> 0.41 ± 0.05	—*	<u>44.4 ± 4.3</u> 0.47 ± 0.05
Толщина клеточной оболочки, мкм Cell wall thickness, μm	0.44 ± 0.02 ^b	0.46 ± 0.01	0.50 ± 0.02 ^b

Примечание: В таблицах 1–3 различия статистически значимы при $p < 0.05$ между вариантами: ^a – 29 мая и 18 июля; ^b – 29 мая и 11 октября; ^c – 18 июля и 11 октября.

* – липидные глобулы практически не встречаются.

Note: In Tables 1–3, the differences are significant at $p < 0.05$: ^a – May 29 and July 18; ^b – May 29 and October 11; ^c – July 18 and October 11.

* – lipid globules were observed very rarely.

мембранами) было максимальным и составляло 39.8 против 18.7 весной и 20.0 осенью. Пластоглобулы были преимущественно крупные, в том же количестве, что и весной (табл. 1). Снижалось число и среднее значение площади сечения митохондрий в клетках (табл. 1). В центральных вакуолях по-прежнему накапливались танинсодержащие включения, но в меньшем количестве (рис. 1, 4, рис. 3, 1). Также в цитоплазме встреча-

лись (до 6 на срез клетки) небольшие (1.1 ± 0.4 мкм²) вакуоли с электронно-плотными глобулами внутри (рис. 3, 3, 4). Липидсодержащие запасующие глобулы со средней электронной плотностью часто сливались по несколько в одну очень крупную (табл. 1), а мелкие электронно-плотные практически не встречались. Аппарат Гольджи на срезах клеток мезофилла отмечался реже, чем весной. В этот период число пластид на срезе клетки и сум-

Таблица 2. Характеристика хлоропластов в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подростка *Pinus sylvestris* в течение периода вегетации**Table 2.** Characteristics of chloroplasts in mesophyll cells on longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* needle during vegetation season

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Площадь сечения хлоропласта без крахмала, мкм ² Sectional area of the chloroplast without starch, μm ²	5.9 ± 0.4 ^b	5.0 ± 0.4	4.7 ± 0.2 ^b
Длинная ось/короткая ось Long axis/short axis	3.5 ± 0.3 ^b	3.6 ± 0.3	5.2 ± 0.5 ^b
Площадь сечения хлоропласта с крахмалом, мкм ² Sectional area of the chloroplast with starch, μm ²	13.3 ± 0.4 ^{ab}	6.5 ± 0.3 ^{ac}	4.6 ± 0.3 ^{bc}
Число гран на срез хлоропласта Number of grains per chloroplast section	29.1 ± 2.1 ^a	34.9 ± 1.3 ^{ac}	28.5 ± 2.9 ^c
Число тилакоидов в грани Number of thylakoids per grain	3.5 ± 0.1 ^a	5.7 ± 0.3 ^{ac}	3.5 ± 0.1 ^c
Число пластоглобул на срез хлоропласта Number of plastoglobules per chloroplast section	27.0 ± 1.7	27.6 ± 1.6	31.9 ± 1.9

марное число тилакоидов в хлоропласте были не ниже, чем в августе в клетках мезофилла хвои 80–100-летних деревьев сосны (Zagirova, 2001).

Одним из важнейших эндогенных факторов, влияющих на структурно-функциональные параметры однолетней хвои, является рост побегов текущего года (Zagirova, 2003). Выявлено, что начало роста *P. sylvestris* весной обусловлено суммой среднесуточных температур выше +5°C, а прекращение роста – совместным действием фотопериода и температуры (Andersson Gull et al., 2018). На 2.5-летних саженцах *P. sylvestris* было показано (Lipri, 1998), что накопленные в конце предыдущего периода вегетации фотоассимиляты использовались во время роста молодых побегов лишь незначительно. Проведенные на 20-летних деревьях сосны эксперименты показали (Ericsson, 1978), что во время роста в побеги текущего года поступают ассимиляты, синтезируемые одно- и двухлетней хвоей. Отмечается (Malkina, 1984), что их потребление в растущей хвое сохраняется, пока она не достигнет 50% от окончательных размеров. Экспортировать продукты фотосинтеза хвоя сосны текущего года начинает в середине июля (Ericsson, 1978), когда скорость фотосинтеза в ней сопоставима с таковой у хвои старшего возраста. Это происходит примерно через 4 недели после того, как впервые в молодой хвое измеряется положительный нетто-фотосинтез. Чем лучше питание и водный ре-

жим, тем быстрее это происходит (Ericsson, 1978). Активный отток ассимилятов в растущие органы из однолетней хвои и, соответственно, повышенная потребность в функциональных единицах в клетках-донорах не могут не отразиться на их структуре. Согласно нашим наблюдениям 29 мая вегетативные побеги текущего года еще находились на стадии внутрипочечного роста. Именно в этот период в однолетней хвое наблюдалось максимальное количество органелл в клетке и крахмала в хлоропластах. Повышенной численностью пластид компенсировалась не до конца перестроившаяся после зимнего периода система фотосинтетических мембран. 18 июля хвоя на побегах текущего года уже достигла 70% от конечной длины и 100% по площади сечения. В этот период, число митохондрий и хлоропластов было еще достаточно высоко, а насыщенность последних фотосинтетическими мембранами максимально (табл. 2) в изученные нами сроки. По мере роста молодой хвои снижалось содержание крахмала в хлоропластах. На 80–100-летних деревьях пихты *Abies sibirica* Ledeb. было показано (Zagirova, 2003a), что ростовые процессы молодых побегов не отражались на динамике гранальной структуры хлоропластов и их числа в мезофилле хвои старшего возраста, однако вызывали снижение содержания крахмала в них.

В середине октября были отмечены изменения в структуре клетки, свидетельствующие об актив-

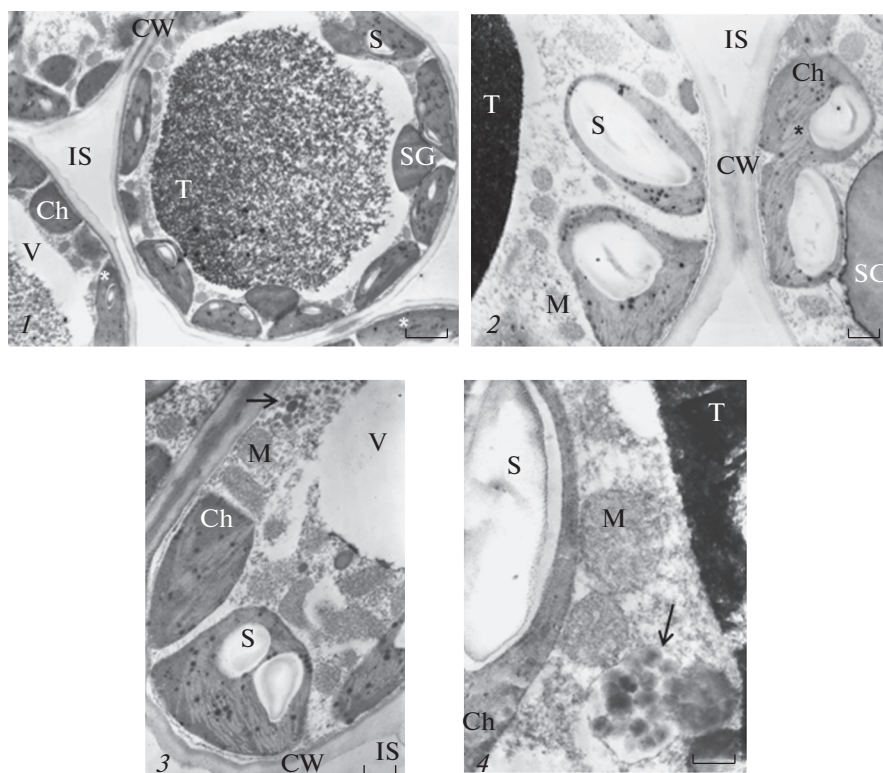


Рис. 3. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подростка *Pinus sylvestris* в июле. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, М – митохондрия, S – крахмал, SG – запасная глобула, Т – танин, V – вакуоль, * – двойные хлоропласты. Стрелки указывают на вакуоли с электронно-плотными глобулами. Масштабные линейки, мкм: 1 – 2.0; 2 – 1.0; 3 – 1.0; 4 – 0.4.

Fig. 3. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in July. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, S – starch, SG – storage globule, T – tannin, V – vacuole, * – doubled chloroplasts. Arrows indicate vacuoles with electron-dense globules. Scale bars, μm : 1 – 2.0; 2 – 1.0; 3 – 1.0; 4 – 0.4.

ной подготовке молодых деревьев к сезону с отрицательными температурами. Число пластид в клетках мезофилла статистически значимо ($p < 0.001$) сокращалось в сравнении с началом и серединой вегетационного периода (табл. 1). Уменьшение ($p < 0.001$) числа хлоропластов в однолетней хвое подростка с приближением осени было подтверждено и на поперечных срезах хвои. Так, 29 мая их число на срезе клетки мезофилла в среднем составляло 31.1 ± 0.9 , 18 июля – 25.2 ± 1.0 , 11 октября – 15.6 ± 0.9 при средней площади сечения клеток $2744 \pm 74.3 \text{ мкм}^2$, $2536 \pm 173.9 \text{ мкм}^2$, $2425 \pm 94.6 \text{ мкм}^2$ соответственно. В хвое с разных деревьев изменения проходили несинхронно (рис. 4). В ассимилирующих клетках можно было наблюдать разные стадии изменения структуры при подготовке к периоду с отрицательными температурами. Встречалось несколько групп структурных признаков клеток и промежуточные между ними варианты. К первой группе относилась структура мезофилла, схожая с июльской: достаточное количество крахмала и хорошо развитая гранальная система (до 4-х тилакоидов в гране) в хлоропластах, расположенных вдоль клеточной

стенки (рис. 4, 1). В таких клетках еще встречались двойные пластиды и характерные для июля вакуоли с электронно-плотными глобулами внутри (рис. 4, 2), а электронно-плотные липидные глобулы в цитоплазме выявлялись редко. Ко второй группе относились клетки с хлоропластами обычной формы, чаще без крахмала, с пластоглобулами и большим количеством гран по 2–3 тилакоида. В клетках появлялись небольшие липидные глобулы (рис. 4, 3). К третьей группе относились клетки, в которых пластиды зачастую располагались почти перпендикулярно относительно клеточной оболочки, т.е. было отмечено начало их сезонного перемещения. У некоторых хлоропластов соотношение длинной и короткой осей достигало 14 (рис. 4, 4). Еще встречались мелкие зерна крахмала в отдельных хлоропластах, однако около 80% пластид не содержали крахмала совсем. В цитоплазме отмечено накопление большого количества мелких липидных глобул (рис. 4, 5; табл. 1). В таблицах приведены средние значения для описываемого срока, и в целом они демонстрируют, что система фотосинтетических мембран при переходе к периоду физиологиче-

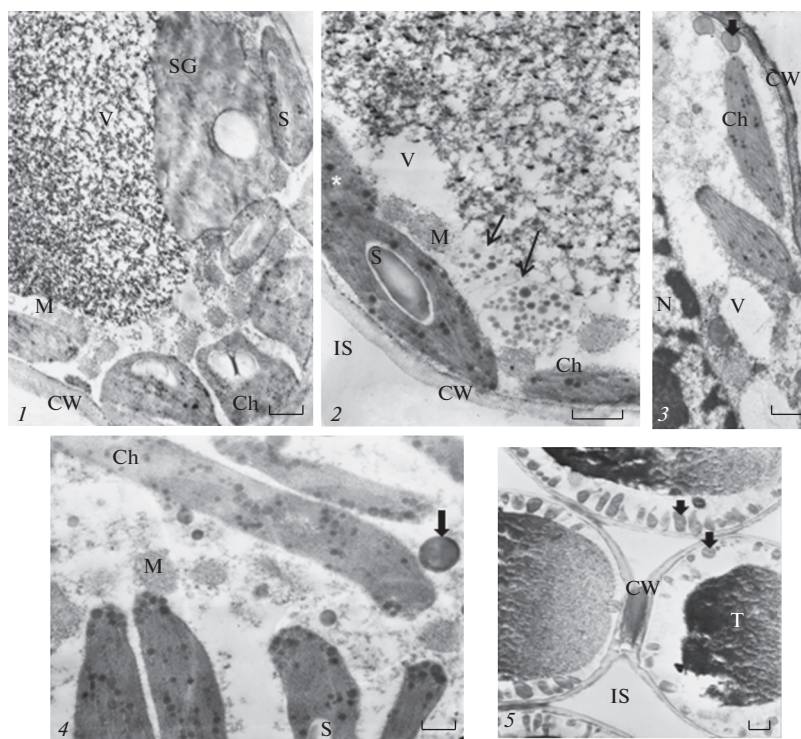


Рис. 4. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подростка *Pinus sylvestris* в октябре. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, M – митохондрия, N – ядро, S – крахмал, SG –запасяющая глобула, T – танин, V – вакуоль, * – двойные хлоропласты. Тонкие стрелки указывают на вакуоли с электронно-плотными глобулами, толстые стрелки – на липидные глобулы. Масштабные линейки, мкм: 1 – 1.0; 2 – 1.0; 3 – 1.0; 4 – 0.5; 5 – 2.0.

Fig. 4. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in October. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, N – nucleus, S – starch, SG – storage globule, T – tannin, V – vacuole, * – doubled chloroplasts. Thin arrows indicate vacuoles with electron-dense globules and thick arrows show lipid globules. Scale bars, μm : 1 – 1.0; 2 – 1.0; 3 – 1.0; 4 – 0.5; 5 – 2.0.

ского покоя отчасти деградирует, число гран уменьшается на 20% по сравнению с летним периодом, а 24% из оставшихся содержат по 2 тилакоида. Сокращение числа хлоропластов сопровождается накоплением в цитоплазме ассимиляционной паренхимы значительного (до 100 на срез клетки) числа небольших липидных глобул, преимущественно вдоль клеточных стенок. Несинхронные изменения, наблюдаемые в ультраструктуре клеток мезофилла, помимо индивидуальной изменчивости, вероятно всего связаны с разными микроклиматическими условиями места произрастания отдельных деревьев, сложившихся в фитоценозе после рубки древостоя.

Согласно (Ladanova, Tuzhilkina, 1992) подготовка к зиме в клетках мезофилла хвои текущего года *Picea obovata* Ledeb. начинается еще в период активной вегетации (конец июля–август). Как и у подростка сосны, это связано с постепенным снижением в хлоропластах числа гран и тилакоидов в грани, уменьшением объемов крахмала в хлоропластах. В сентябре в хвое ели крахмал практически исчезает, пластиды сильно вытянуты, начинается их перемещение к центральной части

клетки (Ladanova, Tuzhilkina, 1992). Перемещение хлоропластов из летнего положения, когда они распределены вдоль клеточной стенки, в зимнее, когда они локализованы в одной из частей клетки, связывают не только с формированием морозоустойчивости, но и с фотозащитной реакцией, и наблюдают в период холодной акклиматизации хвойных в умеренном поясе (Ovsyannikov, Koteyeva, 2020). Согласно (Koteyeva, 2002) в клетках мезофилла *P. sylvestris* в условиях Ленинградской области (зона умеренного климата, переходного от океанического к континентальному) структурные перестройки начинаются в октябре и сопровождаются группированием хлоропластов и других органелл в складках, образованных выростами клеточной оболочки. Также есть мнение, что сезонное перемещение хлоропластов (агломинация) в клетках мезофилла происходит от клеточной периферии к ядерной оболочке и связано с коллапсом эндоплазматической сети при снижении экспорта фотосинтатов и прекращении фотосинтеза зимой, а концентрирование пластид вокруг ядра – универсальное следствие отсутствия фотосинтеза, независимое

Таблица 3. Динамика содержания пигментов в однолетней хвое подростка *Pinus sylvestris*
Table 3. Dynamics of the pigment content in the one-year-old needles of young *Pinus sylvestris*

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Хлорофилл <i>a</i> + <i>b</i> , мг/г сухой массы Chlorophyll <i>a</i> + <i>b</i> , mg/g dry weight	1.58 ± 0.05 ^a	1.80 ± 0.01 ^{ac}	1.55 ± 0.06 ^c
Хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>a</i> /chlorophyll <i>b</i>	4.1 ± 0.3	3.6 ± 0.1	2.8 ± 0.1
Доля хлорофилла в ССК, % Share of chlorophyll in LHC, %	44	48	58
Каротиноиды, мг/г сухой массы Carotenoids, mg/g dry weight	0.48 ± 0.02 ^a	0.38 ± 0.01 ^{ac}	0.49 ± 0.01 ^c
Хлорофиллы/каротиноиды Chlorophylls/carotenoids	3.3 ± 0.01	4.7 ± 0.03	3.2 ± 0.10

от таксономической специфики объекта (Gamaley, 2015).

Увеличение парциального объема осмиофильных глобул в цитоплазме мезофилла ели отмечено (Ladanova, Tuzhilkina, 1992) уже во второй декаде августа, и оно продолжается до ноября месяца. Увеличение накопления липидов в цитоплазме клеток мезофилла показано также для хвои текущего года трехлетних сеянцев ели в процессе их адаптации к холоду (Kivimäenpää et al., 2014) и зрелых деревьев сосны (Soikkeli, 1980) и пихты (Zagirova, 2003a). Таким образом, накопление липидсодержащих глобул в конце периода вегетации (август–ноябрь) и присутствие их в зимний период – общее явление для хвои разных пород деревьев на разных этапах развития в условиях таежной зоны. Оно отмечено как минимум для хвои первого и второго года жизни. В мае липидные глобулы в однолетней хвое подростка сосны, как было показано выше (табл. 1), встречались крайне редко. Исчезновение липидных глобул с началом активного роста молодых побегов отмечено в перезимовавшей хвое пихты (Zagirova, 2003a). Автор предполагает, что сезонная динамика числа и размеров липидных глобул может быть связана с изменением дыхательных путей в клетках мезофилла хвои.

Пигменты, фотосинтез, дыхание. Исследования пигментной системы у подростка *Pinus sylvestris* на вырубке показали, что общий фонд фотосинтетических пигментов изменяется в течение вегетации. Однако в отличие от 90-летней сосны, произрастающей в черничных фитоценозах, у 10-летнего подростка на вырубке сезонный ритм накопления хлорофилла несколько иной и характерен для взрослых деревьев заболоченных сосновых сообществ (Tuzhilkina, 2012). Весной при

переувлажнении почвы в условиях вырубki сосняка черничного влажного хвоя содержала наименьшее количество зеленых пигментов (табл. 3). В летний период при наиболее благоприятной влажности почвы в хвое накапливалось наибольшее количество пигментов, которое сопровождалось развитием тилакоидной системы хлоропластов. Максимальное количество хлорофиллов в хвое ели и сосны в середине периода вегетации отмечалось ранее для взрослых деревьев как нами (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Tuzhilkina, 2012), так и другими исследователями (Ottander et al., 1995; Sofronova et al., 2016). Поздней осенью с наступлением холодной и дождливой погоды и перестройкой пластидного аппарата концентрация хлорофилла в хвое у подростка сосны снижалась на 14% по сравнению с летом. Уменьшение фонда пигментов обусловлено как неблагоприятными погодными условиями, так и, очевидно, уменьшением прочности связи пигментов с белковым комплексом в хлоропластах, которое ранее наблюдалось нами в хвое 90-летних деревьев, произрастающих в сосновых фитоценозах (Tuzhilkina, 1985). Величина соотношения хлорофиллов *a* и *b* снизилась с 4.1 до 2.8, что обусловлено торможением биосинтеза хлорофилла *a*, связанного с двумя фотосистемами. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе фотосистем, составляла менее 50% от общего фонда зеленых пигментов, увеличиваясь к осени до 58%. Для однолетней хвои подростка прослеживается устойчивая положительная связь количества зеленых пигментов в течение вегетации с изменениями суммарного числа фотосинтетических мембран в гранах на срез хлоропласта ($r = 0.99$). Содержание желтых пигментов также подвержено колебаниям в сезонном цикле. В отличие от

хлорофиллов, летом отмечается наименьшее их количество. Весной и осенью содержание каротиноидов выше на 22%. Величина соотношения хлорофиллов к каротиноидам в эти периоды в 1.5 раза ниже по сравнению с летом, что свидетельствует об увеличении в пигментном аппарате сосны относительного содержания желтых пигментов, играющих протекторную роль ассимиляционного аппарата от фотодинамического разрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции (Ottander et al, 1995; Yatsko et al., 2009).

Одной из важнейших характеристик фотосинтетического аппарата являются ассимиляционные числа (АЧ). Расчет АЧ показал, что фотосинтетическая активность единицы хлорофилла однолетней хвои у подростка сосны на вырубке составляет 5.40 мг CO₂/мг хлорофилла в час, что почти вдвое выше работоспособности хлорофилла, полученной нами для 90-летней сосны в древостое.

Измерения углекислотного газообмена *P. sylvestris* показали, что летом хвоя способна поглощать CO₂ с высокой интенсивностью до 5.73 ± 0.50 мкмоль CO₂/м² с. Дыхательная способность ее при 20°C составляет 0.37 ± 0.01 мкмоль CO₂/м² с. Ассимиляционный аппарат сосны в оптимальных для роста условиях характеризуется низким соотношением фотосинтеза и дыхания, которое составило лишь 7.0% от максимальной скорости поглощения CO₂, что свидетельствует о незначительных энергетических затратах, необходимых для роста хвои.

Таким образом, установлено, что фотосинтетический аппарат *P. sylvestris*, возобновившейся после рубки древостоя, имеет развитый пластидный аппарат и структуры, обеспечивающие активный газообмен. Хвоя характеризуется содержанием достаточного фонда пигментов (хлорофиллов 1.55–1.80, каротиноидов – 0.38–0.49 мг/г сухой массы) в течение вегетации, что дает возможность древесному растению поглощать CO₂ с весны до осени. Адаптация пигментной системы к факторам среды в этот период сопровождается изменениями соотношений ее компонентов. Величина ассимиляционного числа у подростка сосны указывает на высокую фотосинтетическую активность единицы хлорофилла. Установлена положительная корреляция между количеством зеленых пигментов и числом фотосинтетических мембран на срез хлоропласта ($r = 0.99$), которые имеют хорошо выраженную сезонную динамику: нарастание с весны до середины лета и уменьшение к концу вегетации. Адаптация хвои к низким температурам сопровождается снижением содержания крахмала в пластидах, смещением пластид от клеточной стенки вглубь цитоплазмы, в которой накапливается значительное количество липидных глобул. В целом, в ультраструктуре одно-

летней хвои на протяжении периода вегетации отмечены характерные для хвойных бореальной зоны изменения. Особенностью однолетней хвои молодого, активно растущего дерева *P. sylvestris* на вырубке является значительное увеличение числа пластид в период роста побегов текущего года, являющихся мощными акцепторами питательных веществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми Н Ц УрО РАН по теме “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России”, номер государственной регистрации АААА-А17-117122090014-8.

Авторы благодарны А.И. Патову и С.П. Швецову за помощь при работе с электронным микроскопом, С.Н. Кузину при работе с газоанализатором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. 2018. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. – *Silva Fennica*. 52 (5). 12 p. <https://doi.org/10.14214/sf.10040>
- Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young Ja., Soeldner A., Phillips D., Tingey D., Bond B.J. 2002. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. – *Tree Physiology*. 22: 129–136.
- [Atlas] Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. 1997. Москва. 116 с.
- [Atlas] Атлас ультраструктуры растительных клеток. 1972. Петрозаводск. 296 с.
- Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A.G., Shutova T., Croce R., Holzwarth A.R., Jansson S. 2020. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine. – *Nature Communications*. 11: 6388. www.nature.com/naturecommunications <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20137-9>
- Bäck J., Nikinmaa E., Kulmala L., Simojoki A., Kallikoski T., Hari P. et al. 2013. Processes in Living Structures. – In: *Physical and Physiological Forest Ecology* Springer, Dordrecht. P. 43–223. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-5603-8>
- [Bender] Бендер О.Г. 2019. Структурные и функциональные особенности хвои кедра сибирского и кедрового стланика в условиях юга западной Сибири. – *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 18: 467–471. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019097>
- Ericsson A. 1978. Seasonal changes in translocation of C¹⁴ from different age-classes of needles on 20-year-old Scots Pine Trees (*Pinus sylvestris*). – *Plant Physiol*. 43: 351–358.
- [Gamaley] Гамалей Ю.В. 2015. Агглютинация пластид мезофилла и облитерация ситовидных трубок флоэмы – общее следствие сезонных пауз экспорта фотосинтантов. – *Цитология*. 57 (6): 415–421.

- Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26 (3): 145–153.
- [Katrushenko] Катрушенко И.В. 1967. Фотосинтез подраста ели во вторичных сообществах южной тайги. — В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. С. 237–241.
- Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. 2014. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation. — *Tree Physiology*. 34 (4): 389–403. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu023>
- Kivimäenpää M., Sutinen S. 2007. Microscopic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.)) needles during ageing and autumnal senescence. — *Trees*. 21: 645–659. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0157-8>
- [Koteyeva] Котеева Н.К. 2002. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвой *Pinus sylvestris* (Pinaceae). — *Бот. журн.* 87 (11): 50–60.
- [Ladanova, Tuzhilkina] Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. 1992. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвой ели сибирской. Сыктывкар. 100 с.
- [Leina] Леина Г.Д. 1967. Фотосинтез елового подраста под пологом и на вырубках ельника черничника свежего в связи с давностью рубки. — В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. С. 232–236.
- [Lesa] Леса Республики Коми. 1999. М. 332 с.
- Lichtenthaler N.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. — *Methods in Enzymology*. 148: 350–382.
- Lippu J. 1998. Redistribution of ¹⁴C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. — *Silva Fennica*. 32 (1): 3–10.
- [Malkina] Малкина И.С. 1984. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной. — *Лесоведение*. 6: 29–33.
- [Malkina, Tselniker, Yakshchina] Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М. 1970. Фотосинтез и дыхание подраста. М. 184 с.
- [Maslova, Porova, Porova] Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. 1986. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения пигментов. — *Физиология растений*. 39 (6): 615–619.
- [Osipov] Осипов А.Ф. 2019. Эмиссия CO₂ с поверхности отдельных технологических элементов вырубок среднетаежных сосняков черничных. — В кн.: Сохранение лесных экосистем: материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Киров. С. 138–141.
- Ottander C., Campbell D., Öquist G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. — *Planta*. 197 (1): 176–183.
- Ovsyannikov A.Yu., Koteyeva N.K. 2020. Seasonal movement of chloroplasts in mesophyll cells of two *Picea* species. — *Protoplasma*. 257: 183–195. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01427-6>
- Sofronova V.E., Думова О.В., Головки Т.К., Чепалов В.А., Петров К.А. 2016. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 63 (4): 433–442. <https://doi.org/10.1134/S1021443716040142>
- Soikkeli S. 1980. Ultrastructure of the Mesophyll in Scots Pine and Norway Spruce: Seasonal Variation and Molarity of the Fixative Buffer. — *Protoplasma*. 103: 241–252.
- [Tuzhilkina] Тужилкина В.В. 2012. Пигментный комплекс хвой сосны в лесах европейского Северо-Востока. — *Лесоведение*. 4: 16–23.
- [Tuzhilkina] Тужилкина В.В. 1985. Состояние хлорофилл-белково-липидного комплекса хвой сосны обыкновенной и ели сибирской. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. (Труды АН СССР. Коми филиал. 44). Сыктывкар. С. 26–34.
- [Tselniker] Цельникер Ю.Л. 1982. Упрощенный метод определения поверхности хвой сосны и ели. — *Лесоведение*. 4: 85–88.
- [Tsvetkov] Цветков В.Ф. 2010. Потенциал лесовозобновления на вырубках европейского Севера России. — *Лесоведение*. 3: 3–14.
- Walles B., Hudak J. 1975. A comparative study of chloroplast morphogenesis in seedlings of some conifers (*Larix decidua*, *Pinus sylvestris* and *Picea abies*). — *Studia Forestalia Suecica*. 127. 22 p.
- Wisniewski M., Nassuth A., Arora R. 2018. Cold Hardiness in Trees: A Mini-Review. — *Frontiers in Plant Science*. 9: 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01394>
- Wyka T.P., Zytkowski R., Oleksyn J. 2016. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles: a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis? — *European Journal of Forest Research*. 135: 483–493. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0947-x>
- [Yatsko et al.] Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. 2009. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. — *Бот. журн.* 94 (12): 1812–1820.
- [Zav'yalova] Завьялова Н.С. 1976. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подраста сосны, ели, пихты и кедра в сосняке травяном в подзоне южной тайги Зауралья. — В кн.: Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Свердловск. С. 3–13.
- [Zagirova] Загирова С.В. 1999. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург. 108 с.
- Zagirova S.V. 2001. Structure and CO₂ Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica*. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 48 (1): 23–28.
- [Zagirova] Загирова С.В. 2003а. Рост побегов и динамика структуры клеток мезофилла в двухлетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. — *Физиология растений*. 50 (1): 43–47.
- Zagirova S.V. 2003b. CO₂ Exchange and Mesophyll Structure in Second-Year Needles of *Abies sibirica* Ledeb. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 50 (1): 41–43.
- [Zarubina, Kononov] Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. 2018. Динамика накопления пластидных пигментов у подраста ели при онтогенезе березняка черничного. — *Лесной журнал*. 3: 54–64. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.54>

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) REGROWTH IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF THE EUROPEAN NORTH-EAST

S. N. Plyusnina^{a,#} and V. V. Tuzhilkina^{a,##}

^a Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch RAS
Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167000, Russia

[#] e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru

^{##} e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

The ultrastructure, pigment content during the vegetation season, and photosynthetic activity of one-year-old needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) young trees on cutting place were studied. The needles are characterized by the content of a sufficient pool of pigments (chlorophylls 1.55–1.80, carotenoids – 0.38–0.49 mg/g dry weight) during the vegetation season, which allows the woody plant to absorb CO₂ from spring to autumn. The adaptation of the pigment system to environmental factors during this period is accompanied by changes in the ratio of its components. A positive correlation was shown between the total number of green pigments and photosynthetic membranes per chloroplast section ($r = 0.99$). They have a distinct seasonal dynamics: an increase from spring to mid-summer and a decrease by the end of the vegetation season. The adaptation of needles to low temperatures is accompanied by a decrease of starch in plastids, their displacement from the cell wall into cytoplasm depths, where a significant amount of lipid globules accumulates. Features of one-year-old needles of young trees are a significant increase of plastid number during the growth of current year shoots and a high assimilation number (5.40 mg CO₂ / mg chlorophyll per hour) which indicates a high photosynthetic activity of chlorophyll.

Keywords: *Pinus sylvestris*, needles, mesophyll, ultrastructure, pigments, photosynthesis, respiration, re-growth, felling

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic “Spatial-temporal dynamics of the structure and productivity of phytocoenoses of forest and bog ecosystems in the European North-East of Russia”, state registration number AAAA-A17-117122090014-8.

REFERENCES

- Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. 2018. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. – *Silva Fennica*. 52 (5). 12 p.
<https://doi.org/10.14214/sf.10040>
- Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young Ja., Soeldner A., Phillips D., Tingey D., Bond B.J. 2002. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. – *Tree Physiology*. 22: 129–136.
- Atlas po klimatu i gidrologii Respubliki Komi [Atlas of Climate and Hydrology of Komi Republic]. 1997. Moscow. 116 p. (In Russ.).
- Atlas ul'trastruktury rastitel'nykh tkaney [Atlas of the ultrastructure of plant cells]. 1972. Petrozavodsk. 296 p. (In Russ.).
- Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A.G., Shutova T., Croce R., Holzwarth A.R., Jansson S. 2020. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine. – *Nature Communications*. 11: 6388.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-20137-9>
www.nature.com/naturecommunications
- Bäck J., Nikinmaa E., Kulmala L., Sijmojoki A., Kallikowski T., Hari P. et al. 2013. Processes in Living Structures. – In: *Physical and Physiological Forest Ecology*. Springer, Dordrecht. P. 43–223.
<https://doi.org/10.1007/978-94-007-5603-8>
- Bender O.G. 2019. Structural and functional features of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine needle in the south part of western Siberia. – *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii*. 18: 467–471 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2019097>
- Ericsson A. 1978. Seasonal changes in translocation of C14 from different age-classes of needles on 20-year-old. Scots Pine Trees (*Pinus sylvestris*). – *Plant Physiol*. 43: 351–358.
- Gamaley Yu.V. 2015. Agglutinatsiya plastid mesofilla i obliteratsia sitovidnykh trubok floemy – obshche sledstviye sezonnykh paus eksporta fotosyntantov [Agglutination of mesophyll plastids and obliteration of phloem sieve tubes are the total result of seasonal pauses in photosynthate export]. – *Tsitologiya*. 57 (6): 415–421 (In Russ.).
- Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. – *Silva Fennica*. 26 (3): 145–153.
- Katrushenko I.V. 1967. Fotosintez podrosta yeli vo vtorichnykh soobshchestvakh yuzhnoy taigi [Photosynthesis of spruce undergrowth in secondary communities of southern taiga]. – In: *Svetovoy rezhim, fotosintez i produktivnost' lesa*. Moscow. P. 237–241 (In Russ.).
- Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. 2014. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation. – *Tree Physiology*. 34 (4): 389–403.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpu023>
- Kivimäenpää M., Sutinen S. 2007. Microscopic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.)) needles during ageing

- and autumnal senescence. — *Trees*. 21: 645–659. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0157-8>
- Koteyeva N.K. 2002. Osobennosti sezonnoy ritmiki ul'tras-truktury klyetok apikal'noy meristemoy pobega i mesofilla khvoi *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Patterns of seasonal rhythmic in ultrastructure of shoot apical meristem and mesophyll cells in *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. — *Bot. Zhurn.* 87 (11): 50–60 (In Russ.).
- Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V. 1992. Struktural'naya organizatsiya i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi eli sibirskoy [Structural organization and photosynthetic activity of Siberian spruce needles]. Syktyvkar. 100 p. (In Russ.).
- Leina G.D. 1967. Fotosintez elovogo podrosta pod pologom i na vyrubkakh el'nika chernichnogo svezhego v svyazi s davnost'yu rubki [Photosynthesis of spruce undergrowth under the canopy and on cutting of fresh bilberry spruce forest due to the age of deforestation]. — In: Svetovoy rezhim, fotosintez i produktivnost' lesa. Moscow. P. 232–236 (In Russ.).
- Lesya Respubliki Komi [Forests of the Komi Republic]. 1999. Moscow. 332 p. (In Russ.).
- Lichtenthaler N.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. — *Methods in Enzymology*. 148: 350–382.
- Lippu J. 1998. Redistribution of ¹⁴C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. — *Silva Fennica*. 32(1): 3–10.
- Malkina I.S. 1984. Gazoobmen i obrasovaniye assimil'yatov v raznovozrastnoy khvoye sosny obyknovennoy [Gas exchange and formation of assimilates in uneven-aged needles of Scots pine]. — *Lesovedeniye*. 6: 29–33 (In Russ.).
- Malkina I.S., Tsel'niker Yu.L., Yakshina A.M. 1970. Fotosintez i dykhanie podrosta [Photosynthesis and undergrowth respiration]. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F. 1986. Critical Estimate of the Spectrophotometric Method of Quantitative Determination of the Carotenoids. — *Fiziologiya rasteniy*. 39 (6): 615–619 (In Russ.).
- Osipov A.F. 2019. Emissiya CO₂ s poverkhnosti otdel'nykh tekhnologicheskikh elementov vyrubok srednetayezhnykh sosnyakov chernichnykh [Emission CO₂ from surface of separate technological elements on cutting area of pine forests in middle taiga conditions]. — In: Sokhraneniye lesnykh ekosistem: materialy II Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Kirov. P. 138–141 (In Russ.).
- Ottander C., Campbell D., Öquist G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. — *Planta*. 197 (1): 176–183.
- Ovsyannikov A.Yu., Koteyeva N.K. 2020. Seasonal movement of chloroplasts in mesophyll cells of two *Picea* species. — *Protoplasma*. 257: 183–195. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01427-6>
- Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V.A., Petrov K.A. 2016. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 63 (4): 433–442. <https://doi.org/10.1134/S1021443716040142>
- Soiikkeli S. 1980. Ultrustructure of the Mesophyll in Scots Pine and Norway Spruce: Seasonal Variation and Molarity of the Fixative Buffer. — *Protoplasma*. 103: 241–252.
- Tuzhilkina V.V. 2012. Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East. — *Lesovedeniye*. 4: 16–23 (In Russ.).
- Tuzhilkina V.V. 1985. Sostoyaniye khlorofill-belkovo-lipoidnogo kompleksa khvoi sosny obyknovennoy i eli sibirskoy [The state of the chlorophyll-protein-lipoid complex of the needles of Scots pine and Siberian spruce]. — In: Kompleksnyye biogeotsenologicheskiye issledovaniya khvoynykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka. (Trudy AN SSSR. Komi filial. 44). Syktyvkar. P. 26–34 (In Russ.).
- Tsel'niker Ju.L. 1982. Simplified method of determining the surface of pine and spruce needles. — *Lesovedeniye*. 4: 85–88 (In Russ.).
- Tsvetkov V.F. 2010. Potentsial lesovosobnovleniya na vyrubkakh evropeyskogo Severa Rossii [Potential of Reforestation in Felled Areas of the Russian European North]. — *Lesovedeniye*. 3: 3–14 (In Russ.).
- Walles B., Hudak J. 1975. A comparative study of chloroplast morphogenesis in seedlings of some conifers (*Larix decidua*, *Pinus sylvestris* and *Picea abies*). — *Studia Forestalia Suecica*. 127. 22 p.
- Wisniewski M., Nassuth A., Arora R. 2018. Cold Hardiness in Trees: A Mini-Review. — *Frontiers in Plant Science*. 9: 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01394>
- Wyka T.P., Zytkowski R., Oleksyn J. 2016. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles: a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis? — *European Journal of Forest Research*. 135: 483–493. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0947-x>
- Yatsko Ya.N., Dymova O.V., Golovko T.K. 2009. Pigment complex of ever- and wintergreen plants in the middle taiga subzone of the European North-East. — *Bot. Zhurn.* 94(12): 1812–1820 (In Russ.).
- Zav'yalova N.S. 1976. Funktsional'naya kharakteristika fotosinteticheskogo apparata podrosta sosny, yeli, pikhty i kedra v sosnyake travyanom v podzone yuzhnoy taygi Zaural'ya [Functional characteristics of the photosynthetic apparatus of the undergrowth of pine, spruce, fir and Siberian pine in a herbaceous pine forest in the subzone of the southern taiga of the Trans-Urals]. — In: Ekologo-fiziologicheskiye issledovaniya khvoynykh drevesnykh vidov na Urale. Sverdlovsk. P. 3–13. (In Russ.).
- Zagirova S.V. 1999. Struktura assimil'yatsionnogo apparata i CO₂-gazoobmen u khvoynykh [The structure of the assimilation apparatus and CO₂-gas exchange in conifers]. Yekaterinburg. 108 p. (In Russ.).
- Zagirova S.V. 2001. Structure and CO₂ Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica*. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 48 (1): 23–28.
- Zagirova S.V. 2003a. Rost pobegov i dinamika struktury kletok mesofilla v dvukhletney khvoe *Abies sibirica* Ledeb. [Shoot Growth and Changes in Mesophyll Cell Structure in the Biennial Needles of *Abies sibirica* Ledeb.]. — *Fiziologiya rasteniy*. 50 (1): 43–47.
- Zagirova S.V. 2003b. CO₂ Exchange and Mesophyll Structure in Second-Year Needles of *Abies sibirica* Ledeb. — *Russian Journal of Plant Physiology*. 50 (1): 41–43.
- Zarubina L.V., Konovalov V.N. 2018. Accumulation dynamics of plastid pigments in spruce undergrowth in ontogenesis of the bilberry birch forest. — *Lesnoy zhurnal*. 3: 54–64 (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.54>