

УДК 582.475.7:581.456(470.1)

РОСТ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ¹

© 2023 г. Н. В. Герлинг^a, *, С. И. Тарасов^a

^aИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 26, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: Gerling1@rambler.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) — объект настоящих исследований — наименее изученная лесобразующая порода на северо-востоке Европейской части России. Цель работы — изучение изменений структуры хвои пихты в процессе ее роста. В работе на основе модели роста рассматривается связь линейных размеров хвои пихты сибирской с изменениями анатомической структуры и ультраструктуры ее ассимиляционного аппарата в период внепочечного роста. В качестве модели роста или модели изменения линейных размеров (длины, ширины и толщины) хвои пихты сибирской была успешно апробирована логистическая модель, которая показала себя как удобный инструмент анализа процессов развития хвои на всех структурных уровнях. Применение модели позволяет выделить фазы развития хвои и установить синхронность изменений линейных размеров хвои с развитием ассимиляционных клеток. Показано, что при выходе из почки хвоя пихты сибирской качественно уже способна к фотосинтезу, о чем свидетельствует наличие развитых тилакоидов и гран в хлоропластах, а также фотосинтетических пигментов. Наибольшего своего качественного и количественного развития ассимиляционный аппарат достигает после окончания последней фазы роста хвои в длину, что дает основание заключить: при оптимальных условиях окружающей среды уже развитая хвоя достигает в этот период наибольшей функциональной активности.

Ключевые слова: пихта сибирская, рост хвои, линейные размеры, ультраструктура, моделирование.

DOI: 10.31857/S0024114823060037, **EDN:** EHVLVX

Ареал пихты сибирской в России простирается от Архангельской, Вологодской и Костромской областей на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке (Пихта, 1986). Основные площади пихтарников сосредоточены в Западной Сибири, особенно в Кемеровской области. В Республике Коми в подзоне южной, в южной части средней тайги пихтовые леса встречаются по всем долинам бассейнов рек Вычегды, Лузы и Летки. У северной границы среднетаежной подзоны пихтовые леса произрастают островами. (Юдин, 1954).

Работы по изучению роста побегов и хвои пихты сибирской на территории Республики Коми немногочисленны (Загирова, 2003). Основное внимание исследователей уделялось древесным породам, имеющим хозяйственное значение. Так, в подзоне средней тайги изучался рост побегов и хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

(Ладанова, Тужилкина, 1992; Робакидзе, Патов, 2011). Были описаны изменения структуры ассимиляционного аппарата и пула пигментов ели сибирской в связи с ее ростом (Ладанова, Тужилкина, 1992). Также был изучен рост хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Andersson et al., 2018). Однако, хотя пихта не представляет интерес для лесной промышленности, она является лесобразующей породой бореальной зоны и оказывает непосредственное влияние на окружающую среду.

Цель настоящей работы — изучение роста хвои пихты сибирской. В рамках данной проблемы исследовалась связь линейных размеров хвои пихты сибирской с изменениями ее анатомической структуры и ультраструктуры в период внепочечного роста. Практически это было реализовано как решение двух задач: 1) подбор и апробация модели роста хвои пихты сибирской и 2) изучение взаимосоответствия фаз развития анатомической структуры и ультраструктуры клеток хвои фазам изменения линейных размеров хвои.

¹ Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России” (122040100031-8).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили с мая по октябрь 2016 г. в ельнике чернично-сфагновом (62°16'03" с.ш., 50°41'07" в.д.) на территории Ляльского лесозоологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенного в подзоне средней тайги (Коренные еловые леса ..., 2006). Характеристика фитоценоза приведена в работе (Коренные еловые леса ..., 2006).

Изучение прироста побегов пихты сибирской проводили по методике А.А. Молчанова, В.В. Смирнова (1967). Длину хвоинки измеряли линейкой измерительной (ГОСТ 427-75), погрешность измерения ± 0.5 мм.

Для световой микроскопии хвою боковых побегов пихты сибирской отбирали с 5 деревьев и фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта. Гистологические срезы хвои пихты сибирской готовили на микротоме МЗП-01 (Техном, Россия). Готовые препараты просматривали в световом микроскопе "Axiovert 200 M" (Carl Zeiss, Германия) и фотографировали цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Параметры анатомической структуры хвои, а также ширину и толщину хвоинки пихты сибирской измеряли на полученных фотоснимках с использованием программы Carl Zeiss Vision (Carl Zeiss, Германия), погрешность измерения линейных параметров ± 0.05 мкм.

Для ультраструктурных исследований растущую хвою вначале фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида, в последующем — в 1%-ном растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливались в смолу Эпон. Срезы готовили на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США) и просматривали с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500 (Tesla, Чехословакия). Характеристики ультраструктурных показателей клеток мезофилла измеряли по методике В.Б. Скупченко (1990).

Объем палисадной мезофильной клетки и хлоропласта рассчитывался по формуле эллипсоида:

$$V = \frac{4}{3} \pi abc, \quad (1)$$

где a , b и c — полуоси эллипсоида, a — длина клетки на продольном срезе хвоинки; b — ширина клетки на продольном срезе хвоинки; c — ширина клетки на поперечном сечении хвоинки.

Форма клетки палисадного мезофилла представляет собой клетку продолговатой формы, которая с хорошим приближением моделируется эллипсоидом. Можно отметить, что, согласно исследованиям Ю.Л. Цельникер (1978), при отношении длины клетки к ее диаметру менее 2.5 определение объема клетки возможно по двум линейным значениям: длине и диаметру клетки, т.е. форма

клетки может моделироваться эллипсоидом вращения, соответственно, объем клетки определяется по формуле эллипсоида вращения.

Оценку количества клеток мезофилла в единице объема отдельной хвоинки производили по следующей методике. Измеряли площадь поперечного сечения хвоинки и количество клеток мезофилла, приходящихся на данное сечение. На продольных срезах хвои измеряли толщину клеток мезофилла. По формуле объема цилиндра рассчитывали объем отрезка хвоинки длиной 1 мм (V_1) и объем фрагмента хвоинки высотой в толщину клетки мезофилла и площадью основания, равной площади сечения хвоинки (V_2). Затем, используя выражение $k = V_1/V_2$, находили количество объемов фрагментов, содержащееся в объеме цилиндра высотой 1 мм. Количество клеток мезофилла в объеме отрезка хвоинки длиной 1 мм получали, умножив k на количество клеток мезофилла в объеме фрагмента хвоинки высотой в толщину клетки мезофилла.

Для определения содержания пигментов навеску хвои не более 0.25 г фиксировали в кипящем ацетоне с добавлением углекислого магния в пятикратной повторности. Концентрацию пигментов в ацетоновых вытяжках определяли на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения (Маслова и др., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) определяли по методике Н.К. Lichtenthaler (1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор модели роста. Основой для моделирования экологических систем при феноменологическом подходе служат уравнения роста популяции особей одного вида. Уравнение роста с ограничением, или логистическая модель, достаточно точно описывает характер изменения численности особей в большинстве популяций на разных этапах развития. Наиболее точно указанная модель характеризует процессы хода роста древостоев по запасу, высоте и диаметру (Исаев и др., 2005).

Согласно этой модели, начиная с некоторого момента развития, скорость прироста биомассы в популяции начинает падать до тех пор, пока прирост не прекратится. Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является модель Ферхюльста, интегрирование которой дает выражение для логистической кривой роста (Monteith, 2000; Weiskittel et al., 2011; Koya, Goshu, 2013):

$$y(t) = \frac{y_{\max} y_0}{(y_0 + (y_{\max} - y_0) e^{-Gt})}, \quad (2)$$

где y — численность популяции в момент времени t ; t — время; $y_{\max}$ — максимальная численность популяции; y_0 — начальная численность популяции; G — удельная скорость роста популяции, $G = \frac{1}{y_0} \frac{\partial y}{\partial t}$.

Рост хвои имеет все признаки, характерные для прироста биомассы в популяции. Для описания изменения длины хвоинки со временем уравнение (2) может быть записано в виде:

$$L(t) = \frac{L_{\max} L_0}{(L_0 + (L_{\max} - L_0) e^{-Gt})}, \quad (3)$$

где L — длина хвоинки, мм; t — время, сут; $L_{\max}$ — максимальная длина хвоинки, мм; L_0 — начальная длина хвоинки, мм; G — удельная скорость изменения длины хвоинки, $G = \frac{1}{L_0} \frac{\partial L}{\partial t}$.

Логистическая кривая роста в виде уравнения (3) была выбрана в качестве рабочей модели для описания процесса роста хвои пихты.

Дополнительным аргументом в пользу логистической модели является высокая степень апробированности; малое число параметров модели, методы оценки значений которых хорошо известны; возможность делать прогнозы относительно численности популяции (соответственно, длины хвоинки) в произвольные моменты в будущем.

Практически нелинейная оптимизация экспериментальных данных длины хвои на основании модели (3) осуществлялась методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием программного продукта KyPlot 6.0, Version: 6.0.2.

Наиболее значимые результаты нелинейной регрессии данных длины хвоинки приведены в табл. 1. В графическом виде кривая роста хвои пихты представлены на рис. 1. Анализ результатов показывает, что уравнения регрессии адекватны, параметры уравнений статистически значимы. Таким образом, уравнение регрессии $L(t) = 23.3087 \times 0.0000311 / (0.0000311 + (23.3087 - 0.0000311) \times e^{-0.09232t})$ может использоваться для оценки изменений длины хвои пихты в зависимости от времени.

Рост хвои пихты. В процессе роста хвои происходит не только изменение длины хвоинки, но и изменение ее ширины и толщины. Анализ результатов нелинейной регрессии данных ширины и толщины хвоинки показывает, что изменение ширины и толщины хвоинки от времени также описывается логистической кривой, уравнения регрессии адекватны, параметры уравнений статистически значимы. В графическом виде кривые

Таблица 1. Показатели качества и параметры регрессионной модели роста хвои пихты сибирской

Показатели качества и параметры модели	
R^2	0.9815
Нормированный R^2	0.9722
Остаток SE	0.8929
$L_{\max}$	23.3087
L_0	0.0000311
G	0.09232

изменения ширины и толщины хвоинки от времени в 2016 г. представлены на рис. 1.

Таким образом, учитывая полученные результаты, логистическая кривая в виде уравнения (3) может быть выбрана в качестве рабочей модели, описывающей изменение линейных размеров хвои пихты в процессе роста. Взяв в качестве характеристики, описывающей развитие хвои, длину хвоинки (L) и используя модель (3), результаты можно представить в виде кривой (1), показанной на рис. 2.

Кривая изменения длины хвои пихты сибирской, представленная на рис. 2, была выбрана для анализа связи структурных изменений хвои с изменением линейных размеров. На кривой 1 (рис. 2) были выделены участки, соответствующие различным фазам роста. Такое разделение кривой роста на участки широко используется в экологии. Достижение хвоинкой длины, равной 10% от ее максимальной длины (рис. 2, точка t_1), нами было выбрано как начало процесса роста (Kucharyu, De Guio, 2015). Соответственно, интервал $(0, t_1)$ идентифицировался как начальная фаза роста. Следующая фаза — фаза усиления роста — соответствует участку кривой роста (t_1, t_3) и характеризуется достижением максимальной скорости роста, что наглядно отражается максимумом на графике дифференциальной кривой (рис. 2). На данном участке кривой следует выделить два специфических участка: интервал (t_1, t_2) , характеризующий внутриспочечный рост, и интервал (t_2, t_3) , соответствующий внепочечному развитию хвоинки. Далее наступает замедление роста, при котором скорость роста снижается. Фаза замедления роста соответствует участку кривой (t_3, t_4) . Достижение S-образной кривой насыщения означает завершение процесса развития, в нашем случае — роста. Обычно завершение роста устанавливают как достижение хвоинкой длины, равной 90% от ее максимальной длины (рис. 2, точка t_4), соответственно, в качестве завершения роста можно рассматривать момент времени (t_4). В зависимости от внешних факторов кривая роста хвои будет иметь

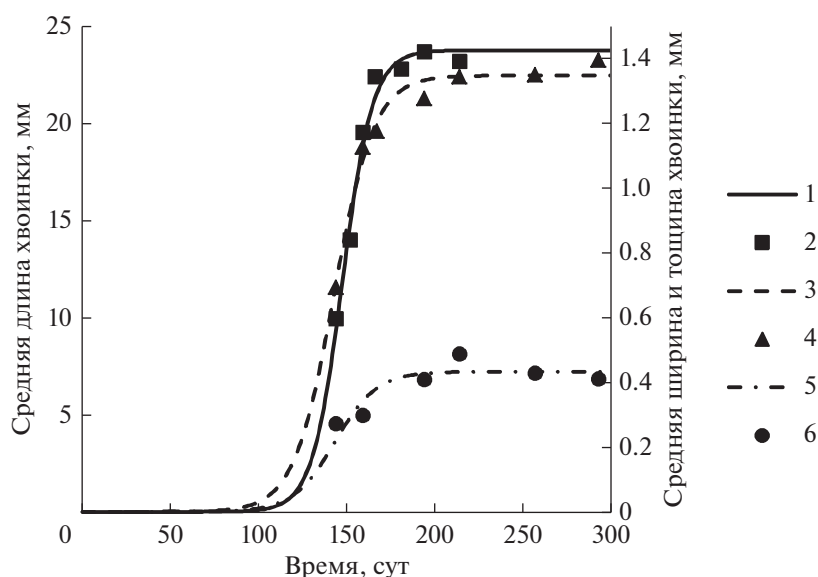


Рис. 1. Зависимость средней длины, ширины и толщины хвоинки пихты сибирской от времени, 2016 г. Длина хвоинки: 1 – модель, (уравнение регрессии: $L(t) = 23.3087 \times 0.0000311 / (0.0000311 + (23.3087 - 0.0000311) \times e^{-0.09232t})$; $R^2 = 0.9815$; нормированный $R^2 = 0.9722$; остаток $SE = 0.8929$; $L_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 24 \pm 1.5$; $L_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 8.32\text{E-}07 \pm \pm 2.8\text{E-}06$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.1 \pm 0.014$); 2 – экспериментальные данные. Ширина хвоинки W : 3 – модель, (уравнение регрессии: $W(t) = 1.34809 \times 0.00000484 / (0.00000484 + (1.34809 - 0.00000484) \times e^{-0.08774t})$; $R^2 = 0.9769$; нормированный $R^2 = 0.9655$; остаток $SE = 0.0448$; $W_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 1.35 \pm 0.065$; $W_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 4.84\text{E-}06 \pm 2.1\text{E-}05$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.09 \pm 0.026$); 4 – экспериментальные данные. Толщина хвоинки T : 5 – модель, (уравнение регрессии: $T(t) = 0.43303 \times 0.00000242 / (0.00000242 + (0.43303 - 0.00000242) \times e^{-0.08436t})$; $R^2 = 0.9346$; нормированный $R^2 = 0.9018$; остаток $SE = 0.0504$; $T_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.4 \pm 0.072$; $T_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 2.42\text{E-}06 \pm 2.1\text{E-}05$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.08 \pm 0.049$); 6 – экспериментальные данные. (95% ДИ – 95% доверительный интервал).

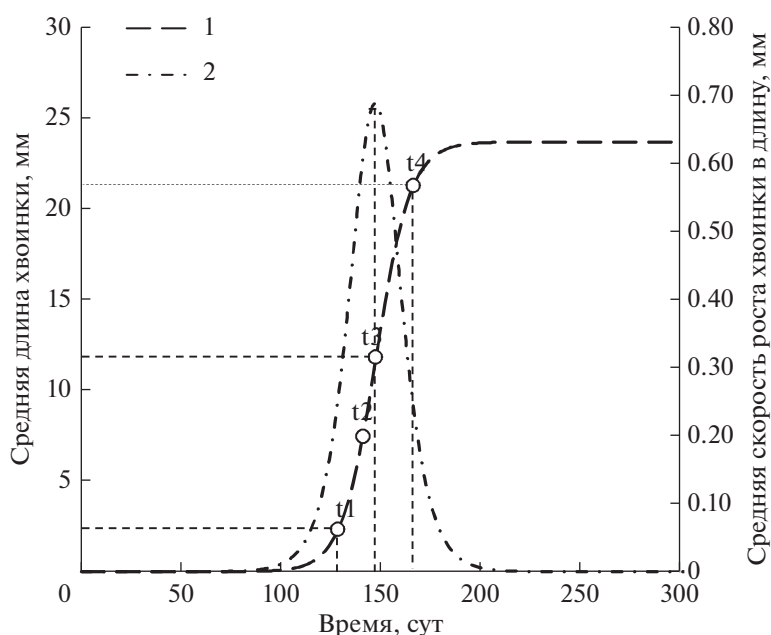


Рис. 2. Колоколообразная (дифференциальная) кривая роста и S-образная (интегральная) кривая изменения длины хвои пихты, 2016 г.; 1 – модель, интегральная кривая; 2 – модель, дифференциальная кривая. Ноль соответствует 1 января 2016 г.

Таблица 2. Количественные показатели анатомической структуры растущей хвои пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Показатель	Фаза усиления роста (t2–t3)		Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	23.05		31.05		15.06		12.07		01.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Площадь поперечного сечения*, мм ²	0.14	0.01	0.29	0.005	0.3	0.005	0.40	0.02	0.48	0.01
Площадь, мм ² (паруациальный объем, %) эпидерма	0.03 (17.1)	0.001	0.05 (16.1)	0.002	0.05 (16.7)	0.003	0.08 (15.8)	0.002	0.07 (15.8)	0.003
Мезофилл	0.01 (65.6)	0.003	0.19 (65.6)	0.01	0.20 (71.4)	0.005	0.32 (62.8)	0.02	0.30 (65.8)	0.01
Смоляные каналы	0.003 (1.8)	0.0002	0.01 (2.1)	0.0005	0.04 (1.3)	0.0003	0.30 (5.3)	0.002	0.02 (4.0)	0.003
Проводящий пучок	0.02 (15.5)	0.001	0.05 (16.1)	0.002	0.03 (10.6)	0.003	0.08 (16.1)	0.003	0.06 (14.4)	0.001

Примечание. * Объем выборки $n = 10$.

свои сроки для каждой из фаз. В 2016 г. фазам роста хвои соответствуют следующие календарные даты: начальная фаза роста, (t1) – (02.05.16); фаза усиления роста, (t1, t3) – (25.04.16–26.05.16), точке t2 соответствует дата 24.05.16; фаза замедления роста, (t3, t2) – (26.05.16–29.06.16); фаза завершения роста, (t4) – (29.06.16).

Анатомические особенности внепочечного роста. К началу фазы усиления внепочечного роста в хвоинке завершается процесс структурирования всех внутренних тканей. В данной работе мы не касаемся особенностей развития структуры хвои внутри почки. Гистогенез хвои Дугласовой пихты (*Abies douglasii* (Sabine ex D. Don) Lindl.) описан в работах J.N. Owens (1968) и В.Б. Скупченко (2022). Имеется описание гистогенеза хвои ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992; Скупченко, 2019).

При переходе от фазы усиления роста вне почки к фазе замедления роста (t2–t3) происходит увеличение площади поперечного сечения хвои, объема клетки мезофилла (табл. 2, 3), парциального объема межклетников. В фазу замедления роста (t3–t4) площадь поперечного сечения и объем клеток мезофилла продолжали расти. В фазу окончания роста (t4) объем клетки увеличился более чем в 2 раза. В каждую из фаз изменения длины хвои пихты наблюдалось уменьшение числа клеток в единице объема хвоинки (табл. 3) с одновременным увеличением размеров клеток мезофилла и поперечного сечения хвои пихты си-

бирской. Согласно Атласу ... (1980) рост клетки мезофилла заканчивается одновременно с завершением роста листовой пластины.

Ультраструктурные особенности внепочечного роста хвои. Палисадному мезофиллу приписывают наибольший вклад в фотосинтетическую активность хвои (Мокроносов и др., 1973). Проведенное исследование ультраструктуры клеток палисадного мезофилла пихты сибирской показало, что в ходе фазы усиления роста вне почки (t2–t3) пролиферация клеток палисадного мезофилла завершается, о чем свидетельствует отсутствие увеличения числа клеток мезофилла на поперечном сечении хвои по мере ее развития. Отсутствие деления клеток мезофилла при выходе их почки также было отмечено и для ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992). У пихты сибирской на поперечном сечении в фазу усиления роста вне почки (t2–t3) различаются недавно поделившиеся клетки и клетки, приступившие к росту растяжением. У недавно поделившихся клеток центральная вакуоль отсутствует. Вакуолярный аппарат представлен несколькими некрупными вакуолями. В клетках, только закончивших деление, по центру располагается крупное ядро со спирализованным хроматином. Хлоропласты находятся в свободном пространстве гиалоплазмы и не приурочены к клеточным стенкам. В гиалоплазме встречаются диктиосомы в количестве 1–3 на клетку. Эти структурные компоненты цитоплазмы клетки участвуют в формировании клеточ-

Таблица 3. Количественные параметры клеток палисадного мезофилла в растущей хвое пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Показатели	Фаза усиления роста (t2–t3)		Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	23.05		31.05		15.06		12.07		01.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Число клеток мезофилла в единице объема хвои *, шт/мм ³	1436	63.4	1022	86.5	838	70.8	555	24.3	494	15.8
Объем клетки мезофилла**, 10 ³ мкм ³	2.4	0.1	8.9	0.6	12.2	0.6	18.7	1.1	27.8	1.0
Объем хлоропластов, мкм ³	29.4	3.9(9)	35.2	3.6(17)	48.1	6.2(18)	10.3	1.5(18)	15.6	1.9(19)
Площадь среза хлоропласта без крахмальной гранулы, мкм ²	4.7	0.4 (19)	4.7	0.3 (22)	5.2	0.5 (15)	5.5	0.4 (20)	5.5	0.4(15)
Число гран на срез хлоропласта	15	1.6(12)	11	1.0(13)	9	0.7(15)	11	0.7(12)	21	1.6(9)
Число тилакоидов в гране	6	0.6(15)	5	0.5(12)	5	0.4(18)	6	0.7(11)	6	0.4(19)
Число пластоглобул на срез хлоропласта	—	—	—	—	10	1.8(9)	16	2.3(9)	29	3.4(7)
Число митохондрий на срез клетки	13	0.8(12)	8	1.0(12)	13	1.8(6)	14	0.9(9)	24	2.5(6)
Диаметр митохондрий, мкм	0.8	0.03(15)	0.9	0.07(11)	0.8	0.07(10)	0.8	0.1(9)	0.9	0.03(12)

Примечание. * Объем выборки $n = 10$, ** $n = 30$, в скобках указаны значения объема выборки.

ных оболочек и процессах межклеточного обмена. Клетки мезофилла, приступившие к росту растяжением, уже имеют центральную вакуоль, при этом ядро, гиалоплазма и органеллы смещаются к периферии клетки.

Далее в фазу замедления роста хвои (t3–t4) по мере растяжения клеток число диктиосом возрастает и достигает 6 на клетку. Хлоропласты занимают пристеночное расположение в клетке. В момент окончания роста (t4) внешний вид клетки мезофилла не отличается от клеток предыдущей фазы. Клетки мезофилла активно функционируют, судя по количеству органелл.

Наиболее функционально значимыми органеллами в клетках мезофилла для фиксации углекислоты из атмосферы являются хлоропласты. Увеличение числа хлоропластов происходит пропорционально росту среднего объема клетки и увеличению длины хвои (рис. 3), одновременно с этим происходит и возрастание объема этих органелл (табл. 3). (Изменение числа хлоропластов также аппроксимировали логистической кривой, параметры модели даны в подписи к рисунку). Это свидетельствует о репликации хлоропластов во время роста клеток мезофилла растяжением. Однако увеличение объема клетки мезо-

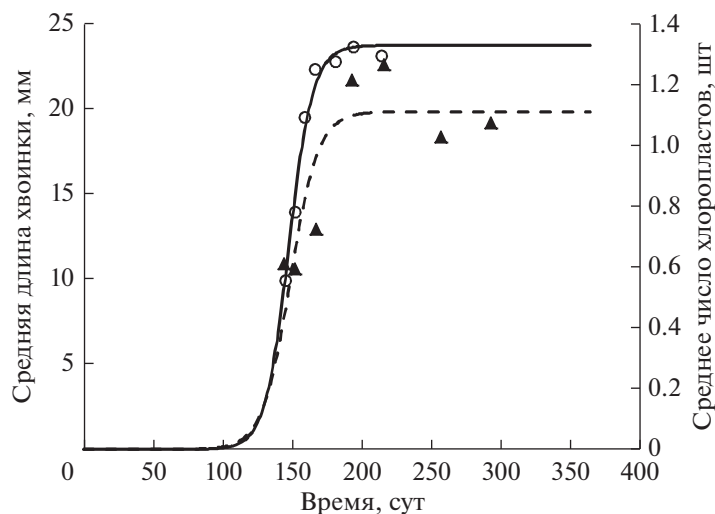


Рис. 3. Динамика средней длины хвоинки и среднего содержания хлоропластов в клетках мезофилла в зависимости от продолжительности роста хвоинки, 2016 г. Длина хвоинки: 1 — эксперимент, 2 — модель; содержание хлоропластов: 3 — эксперимент, 4 — модель, (уравнение регрессии: $N(t) = 11.5 \times 0.003 / (0.003 + (11.5 - 0.003)e^{-0.06t})$; $R^2 = 0.8089$; нормированный $R^2 = 0.7133$; остаток $SE = 1.5210$; $N_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 11.5 \pm 2.68$; $N_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.003 \pm 0.0403$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.06 \pm 0.0945$, где N — число хлоропластов, ДИ — доверительный интервал).

филла опережает рост числа хлоропластов, что, вероятно, свидетельствует о процессе репликации хлоропластов как об инерционном процессе. Аналогичная динамика была отмечена ранее в исследованиях, проведенных на листовных древесных растениях: клене остролистном (*Acer platanoides* L.), березе повислой (*Betula pendula* Roth), каштане конском (*Aesculus hippocastanum* L.) и др. (Цельникер, 1987).

К началу фазы усиления роста вне почки (t_2 – t_3) в хлоропластах уже содержится крахмал в значительных количествах (рис. 4). Крахмальная гранула на определенных этапах развития хлоропласта вносит значительный вклад в его объем (рис. 5). Так, крахмальная гранула при выходе хвои из почки занимает половину объема хлоропласта. Крахмал в хлоропластах в начале процесса роста хвои имеет экзогенную природу, т.е. обеспечен материнским побегом (Ходасевич, 1982; Козина, 1995). В этот период крахмал, содержащийся в хлоропластах, расходуется на ее собственные ростовые процессы. Наибольшее содержание крахмала отмечается в хлоропластах при максимальной скорости роста хвои, т.е. в начале фазы замедления роста (t_3 – t_4). Затем наблюдается спад в содержании крахмала, который тратится на рост клеток растяжением. В момент окончания роста хвои крахмал продолжает расходоваться клетками мезофилла на строительство гранальной системы хлоропластов и на синтез пигментов. В ходе проведения исследований нами не было отмечено второго пика содержания крахмала в хлоропластах, что обнаруживается,

например, у ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992). Сложно заключить, насколько закономерно отсутствие второго пика содержания крахмала в хлоропластах хвои пихты сибирской, т.к. данные были получены в ходе исследования одного вегетационного периода.

По мере роста хвои в длину происходит и увеличение числа гран на срез хлоропласта, достигая максимальных значений к августу (табл. 3). Число тилакоидов в гранах хлоропластов клеток мезофилла остается неизменным на всем протяжении роста хвои (табл. 3). Обнаружение их в хлоропластах клеток мезофилла в фазу усиления роста хвои вне почки свидетельствует о функциональной активности этих органелл с самого начала внепочечного роста хвои. В фазу замедления роста хвои (t_3 – t_4) и увеличения числа и размеров хлоропластов происходит накопление в этих пластидах пластоглобул, которые, в свою очередь, являются центрами накопления конечных продуктов хлоропластного обмена (нейтральные липиды и растворенные в них вещества) (рис. 4).

Митохондриальный аппарат в клетках мезофилла — основа их энергетического обмена. Число митохондрий на срез клетки мезофилла увеличивается в фазу усиления роста вне почки (t_2 – t_3), что свидетельствует об их активном делении в этот период. Второй пик увеличения числа митохондрий на срез клетки наблюдался в фазу, когда рост хвои завершился. По нашему мнению, это связано с наибольшей фотосинтетической активностью зрелой хвои. Размеры митохондрий зна-

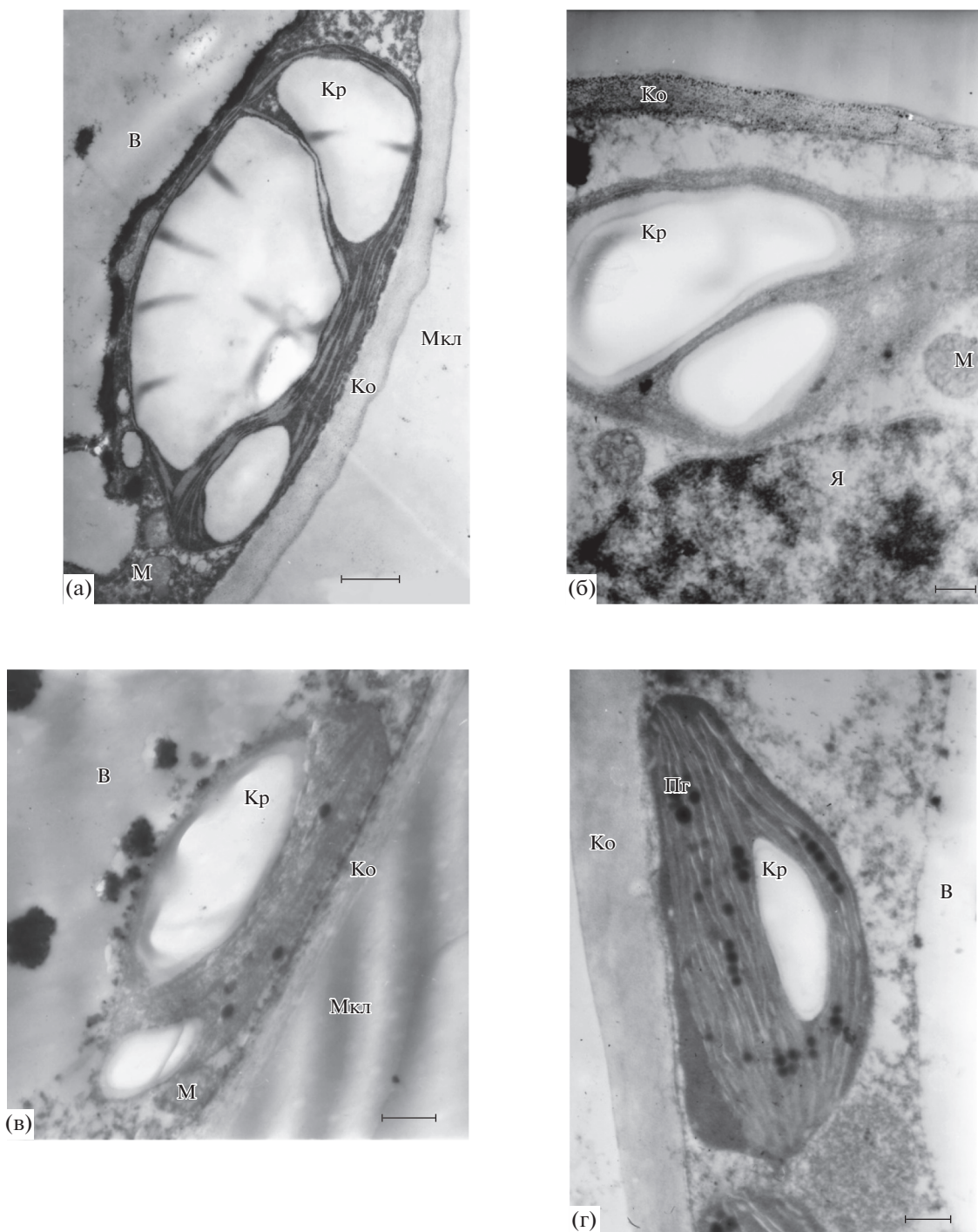


Рис. 4. Хлоропласты клеток палисадного мезофилла растущей хвои пихты сибирской. В – вакуоль, Ко – клеточная оболочка, Кр – крахмал, М – митохондрия, Мкл – межклетник, Пг – пластоглобула, Я – ядро. А – начало внепочечного роста (23.05.2016), Б – экспоненциальный рост (31.05.2016), В – замедление роста (15.06.2016), Г – зрелая хвоя (01.08.2016). Бар 0.5 мкм.

чительно не меняются в течение всего линейного роста хвои пихты сибирской.

Пигментный комплекс. По мере увеличения числа хлоропластов в фазу усиления роста хвои пихты сибирской вне почки наблюдается и увеличение пула пигментов (табл. 4). Согласно ис-

следованиям Н.В. Ладановой и В.В. Тужилкиной (1992), содержание хлорофиллов в хвое первого года жизни ели сибирской увеличивалось до окончания ее роста.

Содержание суммы зеленых пигментов по мере роста хвои пихты повышается, причем с преоб-

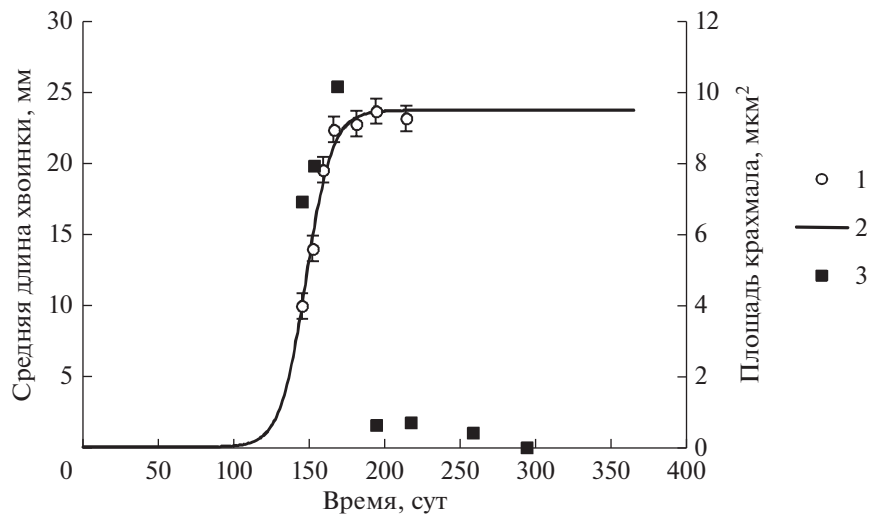


Рис. 5. Сравнение средней длины хвоинки и площади крахмальной гранулы в клетках палисадного мезофилла в процессе роста хвоинки, 2016 г. Длина хвоинки: 1 – эксперимент, 2 – модель; содержание крахмала S : (уравнение регрессии: $S(t) = 11.5 \times 0.003 / (0.003 + (11.5 - 0.003)e^{-0.06t})$; $R^2 = 0.8089$; нормированный $R^2 = 0.7133$; остаток $SE = 1.5210$; $S_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 11.5 \pm 2.68$; $S_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.003 \pm 0.0403$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.06 \pm 0.0945$, где S – содержание крахмала, ДИ – доверительный интервал). 3 – эксперимент.

ладающим синтезом хлорофилла *a*. Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* является ключевым показателем сформированности фотосинтетического аппарата. В процессе внепочечного роста хвои пихты сибирской этот показатель меняется. Можно отметить, что отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в фазу замедления роста хвои пихты (t3–t4) соответствует хорошей функциональной активности фотосинтетического аппарата. В норме этот показатель должен соответствовать 2.2–3.0 (Титова, 2010). Резкое снижение отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в фазу окончания

Таблица 4. Динамика содержания пигментов растущей хвои пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Параметры	Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	31.05		15.06		12.07		2.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Хлорофилл <i>a</i> , мг/г сухой массы	1.2	0.07	1.3	0.04	1.6	0.04	1.6	0.01
Хлорофилл <i>b</i> , мг/г сухой массы	0.4	0.04	0.7	0.03	0.7	0.04	0.8	0.04
Хлорофилл (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сухой массы	1.7	0.1	1.9	0.07	2.2	0.06	2.4	0.03
Хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i>	2.7	0.1	2	0.07	2.4	0.1	2.1	0.1
Доля хлорофилла в ССК, %	60	2.1	74	1.6	65	2.3	71	2.6
Каротиноиды, мг/г сухой массы	0.39	0.1	0.39	0.03	0.05	0.01	0.44	0.01
Хлорофилл (<i>a</i> + <i>b</i>)/каротиноиды	4.3	0.1	5.0	0.1	4.9	0.1	5.5	0.02

Примечание. Объем выборки $n = 5$.

роста хвои связано с увеличением доли хлорофилла *b*, что подтверждается и увеличением показателя светособирающего комплекса (ССК). Известно, что весь хлорофилл *b* и часть хлорофилла *a* сосредоточены в антенных комплексах фотосистем хлоропластов (ССК). Далее отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* восстанавливается. Содержание каротиноидов в процессе внепочечного роста хвои пихты сибирской так же, как и хлорофиллов, увеличивается, достигая максимальных значений в конце вегетационного сезона, что объясняется их протекторными функциями для ассимиляционного аппарата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе проведения исследования была апробирована логистическая модель, адекватно описывающая динамику роста хвои пихты сибирской в длину:

$$L(t) = \frac{L_{\max} L_0}{(L_0 + (L_{\max} - L_0) e^{-Gt})}, \quad (3)$$

где *L* — длина хвоинки, мм; *t* — время, сут; *L*_{max} — максимальная длина хвоинки, мм; *L*₀ — начальная длина хвоинки, мм; *G* — характеризует скорость изменения длины хвоинки. Данная модель также может использоваться для описания изменения ширины и толщины хвои.

При выходе из почки длина хвои составляет порядка 30–40% от итоговой длины за год. В процессе внепочечного развития хвои происходит наращивание количеств основных фотосинтетических органелл и митохондрий, а также усложнение структуры хлоропластов. В целом имеет место согласованность линейного роста хвои с ее субмикроскопическим развитием ассимиляционных клеток.

Хвоя пихты сибирской при выходе из-под покровы почечных чешуй способна к поглощению углекислоты, т.к. уже не количественно, но качественно сформирована внутренняя структура хлоропластов и имеются фотосинтетические пигменты. Судя по структуре фотосинтетического аппарата и содержанию пигментов в 2016 г. проведения исследования, развивающаяся хвоя достигает максимальной функциональной активности в августе. В этот срок уже сформированная хвоя пихты сибирской имеет наибольшее число хлоропластов на срез клетки с хорошо развитой гранальной структурой, максимальное содержание хлорофиллов и развитый светособирающий комплекс.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф. Даниловой, Г.М. Козубова. Петрозаводск: Карелия, 1980. 455 с.
- Загирова С.В. Рост побегов и динамика структуры клеток мезофилла в двухлетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 43–47.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 3–11.
- Козина Л.В. Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. Владивосток: Дальнаука, 1995. 129 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К.С. Бобковой и Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Ладанова Н.В., Тузилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 100 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 33. С. 615–619.
- Мокроносов А.Т., Багаутдинов Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиология растений. 1973. Т. 20. Вып. 6. С. 1191–1197.
- Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 95 с.
- Пихта / Под ред. Крылова Г.В., Марадудина И.И., Михеева Н.И., Козаковой Н.Ф. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
- Робакидзе Е.А., Патов А.И. Рост хвои ели сибирской в зависимости от экологических факторов // Лесной журн. 2011. С. 7–14.
- Скупченко В.Б. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae) // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 2. С. 195–212.
- Скупченко В.Б. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге // Растительные ресурсы. 2022. Т. 58. № 1. С. 43–57.
- Скупченко В.Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463–1467.
- Титова М.С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* // Вестник ОГУ. 2010. № 12 (118). С. 9–12.
- Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных: онтогенетический аспект. Минск: Наука и техника, 1982. 199 с.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производственные силы Коми АССР. М.—Л. Ч. 1. Растительный мир. 1954. С. 42–126.
- Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fennica. 2018. V. 52. № 5. P. 1–12. <https://doi.org/10.14214/sf.10040>

Koya P.R., Goshu A.T. Generalized Mathematical Model for Biological Growths // *Open Journal of Modelling and Simulation*. 2013. V. 1. № 4. P. 42–53. <http://www.scirp.org/journal/ojmsi>

Kucharavy D., De Guio R. Application of logistic growth curve // *Procedia Engineering*. 2015. № 131. P. 280–290.

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology*. San Diego: Academic Press, 1987. P. 350–382.

Monteith J.L. Fundamental equations for growth in uniform stands of vegetation // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2000. V. 104. № 1. P. 5–113.

Owens J.N. Initiation and development of leaves in Douglas-fir // *Canadian Journal of Botany*. 1968. V. 46. P. 271–278.

Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K. Forest growth and yield modeling. John Wiley & Sons. 2011. 415 p.

Siberian Fir Needles Growth and Structural Features Studied in the North-East of the European Russia

N. V. Gerling¹, * and S. I. Tarasov¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st. 26, Syktyvkar, 167982 Russia*

*E-mail: Gerling1@rambler.ru

Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) is the subject of this research and is the least studied forest-forming species in the North-East of the European Russia. The purpose of the work is to study changes in the structure of fir needles in the process of its growth. The paper is based on a growth model and examines the relationship between the linear dimensions of Siberian fir needles and changes in the anatomical structure and ultrastructure of its assimilation apparatus during the period of its growth outside the bud. A logistic model was successfully tested as a model of changes in fir needles' linear dimensions (length, width and thickness), and proved to be a convenient tool for analysing the processes of needle development at all structural levels. The application of the model makes it possible to identify the phases of needle development and confirm the synchronism in changes in the linear dimensions of needles with the development of assimilation cells. It has been shown that when the needles of Siberian fir emerge from the bud, they are already qualitatively capable of photosynthesis, as evidenced by the presence of developed thylakoids and grana in chloroplasts, as well as photosynthetic pigments. The assimilation apparatus reaches its highest qualitative and quantitative development after the end of the last phase of needle growth in length, which gives us grounds to conclude that under optimal environmental conditions, already developed needles reach the highest functional activity during this period.

Keywords: *Siberian fir, needles growth, linear dimensions, ultrastructure, modelling.*

Acknowledgements. The work has been carried out within the framework of the research topic “Zonal regularities of the structure and productivity dynamics in primal and anthropogenically transformed phytocenosis of forest and swamp ecosystems of the North-East of the European Russia” (122040100031-8).

REFERENCES

Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J., Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation, *Silva Fennica*, 2018, Vol. 52, No. 5, pp. 1–12.

<https://doi.org/10.14214/sf.10040>

Atlas ul'trastruktury rastitel'nykh tkanei (Atlas of Plant Tissues Ultrastructure), Petrozavodsk: Kareliya, 1980, 455 p.

Isaev A.S., Sukhovol'sky V.G., Khlebopros R.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M., Modelirovanie lesoobrazovatel'nogo protsessa: fenomenologicheskii podkhod (Modeling of forest-forming process: Phenomenological approach), *Lesovedenie*, 2005, No. 1, pp. 3–11.

Khodasevich E.V., *Fotosinteticheskii apparat khvoinykh: ontogeneticheskii aspekt* (Photosynthetic apparatus of conifers: ontogenetic aspect), Minsk: Nauka i tekhnika, 1982, 199 p.

Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 334 p.

Koya P.R., Goshu A.T., Generalized Mathematical Model for Biological Growths, *Open Journal of Modelling and Simulation*, 2013, Vol. 1, No. 4, pp. 42–53. <http://www.scirp.org/journal/ojmsi>

Kozina L.V., *Metabolizm fotoassimilyatov i peredvizhenie veshchestv u khvoinykh* (Metabolism of photoassimilates and movement of substances in conifers), Vladivostok: Dal'nauka, 1995, 129 p.

Kucharavy D., De Guio R., Application of logistic growth curve, *Procedia Engineering*, 2015, No. 131, pp. 280–290.

Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V., *Strukturnaya organizatsiya i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi eli sibirskoi* (Structure and photosynthetic activity of needles of Siberian spruce), Syktyvkar: Izd-vo Komi NTs UrO RAN, 1992, 96 p.

Lichtenthaler H.K., Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, In: *Methods in Enzymology*, San Diego: Academic Press, 1987, pp. 350–382.

Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F., Kriticheskaya otsenka spektrofotometricheskogo metoda kolichestvennogo opredeleniya karotinoidov (Critical evaluation of the spectrophotometric method for the quantitative determination of carotenoids), *Fiziologiya rastenii*, 1986, Vol. 33, pp. 615–619.

- Mokronosov A.T., Bagautdinov R.I., Bubnova E.A., Kobeleva I.V., Fotosinteticheskiy metabolism v palisadnoi i губчатой ткани листа (Photosynthetic metabolism in the palisade and spongy tissues of the leaf), *Fiziologiya rastenii*, 1973, Vol. 20, Issue 6, pp. 1191–1197.
- Molchanov A.A., Smirnov V.V., *Metodika izucheniya prirosta drevesnykh rastenii* (Methods of study of the wood-en plants increment), Moscow: Nauka, 1967, 95 p.
- Monteith J.L., Fundamental equations for growth in uniform stands of vegetation, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, Vol. 104, No. 1, pp. 5–113.
- Owens J.N., Initiation and development of leaves in Douglas-fir, *Canadian Journal of Botany*, 1968, Vol. 46, pp. 271–278.
- Pikhta* (Fir), Moscow: Agropromizdat, 1986, 239 p.
- Robakidze E.A., Patov A.I., Rost khvoi eli sibirskoi v zavisimosti ot ekologicheskikh faktorov (Needles growth of Siberian spruce depending on environmental factors), *Lesnoi zhurnal*, 2011, pp. 7–14.
- Skupchenko V.B., Kletochnyi rost osnovnoi parenkhimy steblya v morfogeneze pobega *Picea abies* (Pinaceae) (Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae)), *Rastitel'nye resursy*, 2019, Vol. 55, No. 2, pp. 195–212.
- Skupchenko V.B., Morfogenez i rost vegetativnogo pobega *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), introdutsirovannoi v Sankt-Peterburge (Morphogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced to St. Petersburg), *Rastitel'nye resursy*, 2022, Vol. 58, No. 1, pp. 43–57.
- Skupchenko V.B., Morfometriya na ekrane elektronnoy mikroskopy (Morphometry on the electric microscope screen), *Botanicheskii zhurnal*, 1990, Vol. 75, No. 10, pp. 1463–1467.
- Titova M.S., Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v khvoe *Picea abies* i *Picea koraiensis* (Content of photosynthetic pigments in needles of *Picea abies* and *Picea koraiensis*), *Vestnik OGU*, 2010, No. 12 (118), pp. 9–12.
- Tsel'niker Y.L., *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii* (Physiological basis of the shade-tolerance of woody plants), Moscow: Nauka, 1978, 212 p.
- Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K., *Forest growth and yield modeling*, John Wiley & Sons, 2011, 415 p.
- Yudin Y.P., Temnokhvoinye lesa (Dark coniferous forests), In: *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR* (Production forces of Komi ASSR), Moscow–Leningrad: 1954, Part 1. Plant world, pp. 42–126.
- Zagirova S.V., Rost pobegov i dinamika struktury kletok mezofilla v dvukhletnei khvoe *Abies sibirica* Ledeb. (Shoot growth and changes in mesophyll cell structure in the biennial needles of *Abies sibirica* Ledeb.), *Fiziologiya rastenii*, 2003, Vol. 50, No. 1, pp. 43–47.