

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ
САД-ИНСТИТУТ им. Н. А. АВРОРИНА
Федеральное государственное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Е. Ф. Марковская, Н. Ю. Шмакова

РАСТЕНИЯ И ЛИШАЙНИКИ ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА

ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2017

УДК 581.5
ББК 28.585(2p1)
М269

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Петрозаводского государственного университета*

Рецензент

Н. П. Чернобровка, доктор биологических наук

Марковская, Евгения Федоровна.

М269 Растения и лишайники Западного Шпицбергена : экология, физиология / Е. Ф. Марковская, Н. Ю. Шмакова ; М-во образования и науки Рос. Федерации, федер. гос. бюджет. учреждение науки Полярно-альпийский ботан. сад-ин-т им. Н. А. Аврорина ; федер. гос. образоват. учреждение высш. образования Петрозавод. гос. ун-т. — Петрозаводск : Изд-во Пет-рГУ, 2017. — 270, [2] с. : рис., табл.

ISBN 978-5-8021-3200-5

В книге представлены результаты многолетних исследований эколого-физиологических особенностей растений и лишайников сообществ арктических тундр острова Западный Шпицберген на архипелаге Шпицберген (Svalbard). Впервые приведены данные о содержании фотосинтетических пигментов у автотрофных организмов разных таксономических групп. База данных включает сведения для 60% видов высших сосудистых растений флоры архипелага в целом и 80% видов флоры Западного Шпицбергена. Характеристики пигментного комплекса обсуждаются в связи с различными типами географического распространения, биологическими возможностями и адаптивным потенциалом видов. Рассматриваются эколого-биологические особенности арктических растений разных жизненных форм и экотопов. Обсуждаются разные пути адаптации фотосинтетического аппарата арктических растений к условиям обитания. Для основных сообществ арктических тундр представлены данные о первичной продуктивности.

Книга предназначена для исследователей, преподавателей и широкого круга аспирантов и студентов, занимающихся биологией растений.

УДК 581.5
ББК 28.585(2p1)

© Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю., 2017
© Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина, 2017
© Петрозаводский государственный университет, 2017

ISBN 978-5-8021-3200-5

Оглавление

Список сокращений	5
Предисловие	7
Благодарности	11
<i>Глава 1.</i> Обзор литературы	13
1.1. Фотосинтетический аппарат растений и лишайников арктических и субарктических территорий	18
1.2. Функциональная активность растений	25
1.3. Исследования функциональной активности растительных сообществ	38
<i>Глава 2.</i> Природно-климатические условия района исследования, методы и объекты исследования	41
2.1. Природно-климатические условия	41
2.2. Методы и объекты исследования	47
<i>Глава 3.</i> Характеристика пигментного аппарата растений и лишайников Западного Шпицбергена	62
3.1. Содержание фотосинтетических пигментов у автотрофных организмов разных таксономических групп Западного Шпицбергена	62
3.2. Эколого-физиологическая характеристика сосудистых растений арктических тундр Западного Шпицбергена на основе географического анализа	100
<i>Глава 4.</i> Метаболические пути адаптаций арктических растений	112
4.1. Роль метаболитов клеточной стенки в адаптации растений	112
4.2. Роль липидного обмена в адаптации арктического растения <i>Stellaria humifusa</i> в период активной вегетации	124

4.3. Роль общего азота в адаптации арктических растений и лишайников	134
4.4. Участие флавоноидов в адаптации высших сосудистых растений в Арктике	139
<i>Глава 5.</i> Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата арктических растений.	151
5.1. Исследование параметров флуоресценции у арктических видов	151
5.2. Эколого-биологические особенности и аспекты адаптации фотосинтетического аппарата некоторых видов Западного Шпицбергена	168
<i>Глава 6.</i> Пигментный аппарат растений, произрастающих на градиентных экотопах: орнитогенный экотоп и приливно-отливная зона	177
6.1. Эколого-физиологическая характеристика растений сообществ орнитогенных экотопов	177
6.2. Эколого-физиологическая характеристика высших сосудистых растений приливной зоны приморских побережий Западного Шпицбергена	190
<i>Глава 7.</i> Эколого-физиологические особенности разных жизненных форм растений Западного Шпицбергена	196
7.1. Содержание пигментов и пути адаптаций фотосинтетического аппарата однолетников флоры Западного Шпицбергена	196
7.2. Содержание пигментов и пути адаптаций разных жизненных форм видов рода <i>Saxifraga</i> в арктических сообществах Западного Шпицбергена	204
7.3. Содержание пигментов и пути адаптаций подушковидных жизненных форм растений в арктических сообществах Западного Шпицбергена	218
<i>Глава 8.</i> Продуктивность сообществ арктических тундр	228
Заключение	236
Библиографические ссылки	247

Список сокращений

- а. с. в. — абсолютно сухое вещество
АФК — активные формы кислорода
ГЛ — гликолипиды
ЖК — жирные кислоты
Кар — каротиноиды
 $K_{\text{наб}}$ — коэффициент набухания
ИГРАН — Институт географии Российской академии наук
ММБИ — Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН
НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат
НЛ — нейтральные липиды
ПАБСИ — Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина
ПП — пробная площадка
РЦ — реакционный центр
ССК — светособирающий комплекс
УФ — ультрафиолетовое излучение, ультрафиолетовый
ФАР — фотосинтетически активная радиация
ФЛ — фосфолипиды
ФС — фотосинтез
ФСII — фотосистема 2
ФСА — фотосинтетический аппарат
ХИ — хлорофилльный индекс
Хл — хлорофиллы
ETR — скорость транспорта электронов
F0 — начальная флуоресценция
Fm — максимальная флуоресценция
Fv — переменная флуоресценция
NEE — скорость CO₂-газообмена
NPQ — нефотохимическое тушение флуоресценции
PC — хлоропластные протрузии
pK_aj — константа ионизации функциональных групп
SF — saturation flash, насыщающий импульс
SPS — сахарофосфатсинтаза
Y(II) — квантовый выход фотосинтеза
qN — коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции
qP — коэффициент фотохимического тушения флуоресценции



*Православная часовня в память о погибших
в авиакатастрофе у горы Орегафjellet в 1996 г.*





Предисловие

Архипелаг Шпицберген — это море, горы, ледники, уникальная девственная, незагрязненная природная среда и Северный Ледовитый океан. Древность этой территории определила и ее богатство различными полезными ископаемыми, в том числе запасами каменного угля (накопления живого мира каменноугольного периода), сыгравшего большую роль в развитии этого края. Русская столица Шпицбергена — Баренцбург — расположена на берегу Грэн-фьорда (Grønfjord — «Зеленый фьорд»), где кипит жизнь: в воздухе — несмолкаемый птичий гомон, на земле — богатый мир растений. Побывавший здесь и испытавший острое чувство удивления и радости от первой встречи с Арктикой будет не только вспоминать ее, но и мечтать о возвращении. Когда летишь над архипелагом, неизгладимое впечатление производят высокогорья, увековеченные в его названии — Шпицберген — знаменитым голландским мореплавателем В. Баренцем. Это древние склоны, нижняя часть которых напоминает лапы обитавших в далекий каменноугольный период древних динозавров, которые уходят в воды когда-то теплого, а теперь Ледовитого океана.

Шпицберген включает свыше тысячи островов общей площадью 62700 км². Основную часть занимают из них: Западный Шпицберген, Эдж, Баренца, Северо-Восточная Земля и Земля Принца Карла. От наиболее северной точки архипелага (о. Росс) до Северного полюса всего 1020 км. Всюду необозримые поля бело-голубых ледников, которые занимают около 60% площади. Положение Шпицбергена в высоких широтах обуславливает наличие полярной ночи и полярного дня. Своеобразны климатические условия: струя теплого течения Гольфстрим достигает севера Шпицбергена, поэтому климат на островах морской, смягченный теплыми атлантическими водами. Постоянные колебания атмосферного давления, смена безумных ветров идеальным штилем, дождь в январе или снег в июле, плотные туманы, ослепительное летнее солнце — таков широкий спектр погодных условий на архипелаге [Ледниковое Эльдorado, 2001]. Несмотря на суровость природных факторов, на Шпицбергене существует удивительный мир растений: широко представлены мхи различной окраски, от светло-зеленой до почти

Из прошлого Шпицбергена

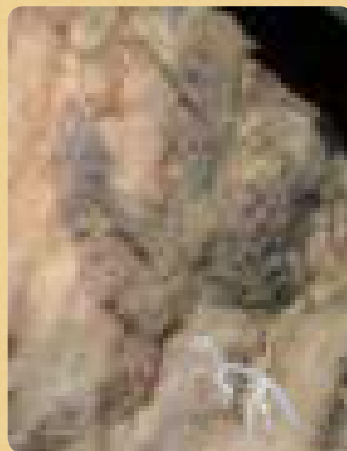
Когда из самолета смотришь на древние горы Шпицбергена, их склоны и ледники, спускающиеся в море, то догадываешься, как много тайн они накопили за свою долгую многомиллионную жизнь. Иногда эти тайны неожиданно открываются.

Острым клином между Ис-фьордом и Грён-фьордом вдается остров Фестинген («крепость»). Осенью 1960 года к нему подошел экскурсионный корабль ученых-геологов из Норвегии. Прямо на глазах сошедших на берег геологов неожиданно обвалилась скала, и на новой обнаженной поверхности проступил след огромной лапы исторического животного. Срочно сняли с нее отпечаток, и скала обвалилась повторно, все исчезло под обломками. Уменьшенная копия этого отпечатка экспонируется в музее «Помор», а рядом изображение владельца лапы — игуанодона.

Игуанодоны были крупными травоядными, с массивным телом, достигали более 10 метров (33 футов) в длину и весили до 3 тонн. Значительную часть времени животные проводили, стоя всеми четырьмя конечностями на земле и поедая корм. А в случае опасности могли быстро перемещаться на двух лапах.

Музей «Помор» в Баренцбурге

Музей открыт в 1995 г. при участии треста «Арктик-уголь», Института археологии РАН и Полярной морской геолого-разведочной экспедиции. В «Поморе» хранится одна из наиболее крупных и популярных музейных экспозиций на территории Арктики, рассказывающая о природе, геологии и истории архипелага от XVI века до современности. Имеются уникальные экспонаты духовной культуры: древнерусский алфавит, вырезанный на трехгранной планке, — учебное пособие XVI века, и деревянный крест, покрытый филигранной резьбой и каноническими надписями — редкий образец древнерусского декоративно-прикладного искусства. Найден фрагмент шахматницы — самой ранней из известных в настоящее время шахматных досок. Все это свидетельствует об основательности жизни поморов на этой далекой от их родного дома земле.



Скала, хранящая отпечатки следа древнего ящера



В одном из залов музея зав. группой арктической археологии РАН, директор музея «Помор», профессор Вадим Федорович Старков

черной, а также прижатые к земле растения, некоторые из которых необычайно ярки и наделены неповторимым ароматом; большинство из них — эндемики.

В настоящее время на архипелаге Шпицберген хозяйственную деятельность, помимо Норвегии, осуществляет также и Россия: на крупнейшем острове Западный Шпицберген ей принадлежит населенный пункт Баренцбург, а также законсервированные шахтерские поселки Пирамида и Грумант.

Начиная с освоения Шпицбергена и вплоть до настоящего времени одной из главных задач большинства научных ботанических экспедиций были геоботанические исследования. Поэтому растительность архипелага уже к концу прошлого столетия была изучена довольно полно. С 1977 года здесь трудились ученые Института географии Российской академии наук (ИГРАН) и Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) Кольского научного центра РАН. Их работы были направлены на уточнение статуса растительных сообществ в центральной и южной части Западного Шпицбергена, реконструкцию развития растительности в голоцене, выявление разнообразия растений отдельных территорий архипелага, в том числе заносных [Тишков, 1996; Королева и др., 2008]. Итоги изучения флоры Шпицбергена подведены в конце XX века норвежскими исследователями, подготовившими каталог растений, грибов, водорослей и цианопрокариот Шпицбергена [Elvebakk, Prestrud, 1996]. Тем не менее анализ результатов публикаций более чем за три века исследований поставил новые задачи, связанные с историей происхождения мира растений, путями их адаптаций и возможностями использования этих уникальных структурно-функциональных адаптаций для разных направлений современной биотехнологии, фармацевтики и других отраслей знаний. Современные исследователи продолжают открывать ранее не известные организмы из простейших и всех групп растительного и животного мира.

Значительный вклад в изучение растительного покрова Шпицбергена на современном этапе вносят исследования сотрудников ПАБСИ под руководством доктора биологических наук Н. А. Константиновой. В 2002 году ПАБСИ был включен в программу «Обеспечение присутствия российских организаций на архипелаге Шпицберген» (тема «Изучение флоры, растительности и продуктивности в арктических сообществах архипелага Шпицберген»). В эту группу исследователей вошли не только геоботаники, бриологи, почвоведы, но и экологические физиологи растений (доктор биологических наук, сотрудник ПАБСИ Н. Ю. Шамакова и доктор биологических наук, профессор ПетрГУ Е. Ф. Марковская), которым удалось поработать в Арктике на территории Западного Шпицбергена.

Знание о приспособлениях растений к крайним условиям среды имеет огромное общебиологическое значение, с чем и связаны многочисленные экспедиции в Арктике. Биота Арктики имеет длительную историю исследования как отечественными, так и зарубежными учеными в разных районах: на арктических территориях Канады, на Аляске, в Гренландии, Норвегии, Швеции, на Шпицбергене, на многочисленных приморских территориях и островах русской Арктики.

Обзорные отечественные работы, посвященные эколого-физиологическим особенностям арктических растений, единичны [Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений, 1989]. Данная монография является логическим продолжением эколого-физиологических исследований арктических растений. Особенность настоящей работы — наличие большого блока исследований физиологических показателей, полученных на большом количестве видов высших сосудистых растений, небольшом числе видов мхов и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена. Комплекс этих показателей включает параметры фотосинтетического аппарата (пигментный комплекс пластид, параметры флуоресценции хлорофилла), метаболиты (азот, липидный обмен, флавоноиды). Трактовка полученных результатов дается с учетом современных разработок, биологических особенностей и географического происхождения видов, что позволяет пересмотреть прежние и сформулировать некоторые новые представления об адаптивных особенностях видов в Арктике, с увеличением числа публикаций ставшие более очевидными. Но мы ясно осознаем, что будущие исследователи сделают еще много новых открытий.



Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность доктору биологических наук, профессору О. А. Семихатовой, доктору биологических наук Н. В. Матвеевой, кандидату биологических наук Л. М. Лукьяновой, кандидату биологических наук Т. Г. Масловой, доктору биологических наук Н. В. Василевской, доктору биологических наук Н. К. Белишевой, которые ознакомились с рукописью монографии и высказали свои критические замечания.

Авторы благодарны Н. А. Константиновой за предоставленную возможность участвовать в работе по проекту «Исследование флоры и растительности архипелага Шпицберген» в течение многих лет. Огромное спасибо нашим коллегам из лаборатории флоры и растительности: Д. А. Давыдову, А. Н. Савченко, С. А. Шалыгину — за поддержку и содействие в совместных экспедиционных маршрутах, В. А. Костиной, О. А. Белкиной, Л. А. Коноревой, Н. Е. Королевой — за консультации и помощь в сборе и определении видов растений, мхов и лишайников.

Считаем своим долгом почтить память выдающегося северного почвовед-а профессора В. Н. Переверзева, постоянного спутника и интересного собеседника почти во всех наших совместных экспедициях, всегда готового поддержать дискуссию и дать методическую консультацию. Велика наша признательность его коллегам, сотрудникам лаборатории почвоведения ПАБСИ: Т. И. Литвиновой — за помощь в экспедиционных работах и поддержание душевного настроения в компании, Г. М. Кашулиной — за ценные советы и консультации при проведении полевых опытов.

Мы благодарны бывшим сотрудникам сектора экофизиологии Л. М. Федоровой и Р. А. Масловой за проведение аналитических работ, а также сотрудникам и аспирантам кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ — за внимание к работе и за дискуссию.

Неоценима поддержка и помощь в любом вопросе экспедиционных работ или бытовых проблемах, которую нам оказывали руководители и хозяева нашей экспедиционной базы в Баренцбурге В. Г. Кулешов и Ю. А. Квашнин. Эти люди стремились сделать все, чтобы наша жизнь

в условиях экспедиции была комфортной и мы могли успешно проводить эксперимент в суровой Арктике.

Авторы с благодарностью вспоминают всех коллег из других научных учреждений (Институт археологии РАН, Институт географии РАН, ММБИ и ПГИ КарНЦ РАН), с которыми выполняли совместные работы, ходили в полевые маршруты, дружно и интересно общались на «научных посиделках». Отдельное спасибо географам-гляциологам Р. А. Чернову, Н. И. Осокину, Э. П. Зазовской, частым спутникам наших увлекательных маршрутов по арктическим тундрам, за поддержку и помощь в аналитической работе (радиоуглеродный анализ).



Реки на тающем леднике Альдегонда



Глава 1. Обзор литературы

Согласно Стратегии развития Арктической зоны Российской Федерации и обеспечения национальной безопасности на период до 2020 года, одной из приоритетных задач социально-экономического развития является обеспечение экологической безопасности, и большая роль отводится природному комплексу. Увеличение антропогенной нагрузки в арктическом регионе связано прежде всего с разработкой и освоением месторождений полезных ископаемых, проблемами обеспечения безопасности их транспортировки и проведением комплексных научно-исследовательских работ по мониторингу окружающей среды, экологических систем и биоресурсов. Особенно остро встает вопрос о сохранении природных экосистем и выявлении их адаптационного потенциала при естественных природных и антропогенных воздействиях [Чернов, 2008].

Современное отношение к Арктике определяется интересом не только к ее ресурсному богатству, но и активизацией внимания к реакции природного комплекса на грядущие изменения климата, увеличению техногенной нагрузки и к адаптивному потенциалу представителей флоры и фауны. Водный и наземный мир автотрофных организмов является тем продуцентом, который поддерживает жизнь всей арктической биоты, как наиболее чувствительная и устойчивая его составляющая.

Вопрос о путях и закономерностях формирования флоры и лишенобиоты Арктики продолжает привлекать внимание исследователей [Alsos et al., 2007]. Эта тема связана с особенностями адаптации автотрофных организмов разных экологических групп и географических ареалов, которые осваивают материковые и островные территории в высоких широтах с их экстремальными климатическими условиями. Разнородный состав арктической флоры, включающий таксономические группы разного исторического возраста и из разных центров миграции, может свидетельствовать о различных путях адаптаций.

Климатические особенности этого региона включают экстремально высокие и низкие температуры, короткий вегетационный период с круглосуточным полярным днем, длительную зиму с круглосуточной

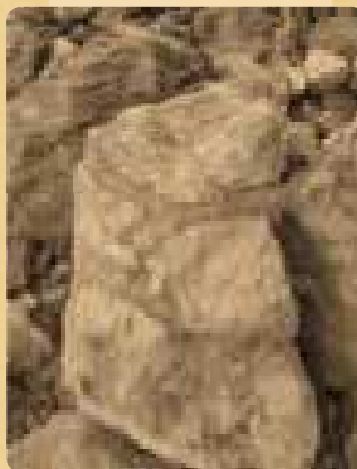
Из прошлого Шпицбергена

Меловой период: продолжительность 79 млн лет (начало — 144 млн лет назад, окончание — 65 млн лет назад).

Современный климат — ненормально холодный для планеты. За 570 млн лет на Земле 85 % времени было теплее, чем сейчас. Около 100 млн лет назад на территории современного Шпицбергена произрастали леса. Это были в основном споровые растения — предки современных папоротников, хвощей и плаунов, голосеменные; начали появляться покрытосеменные. Они достигали огромной массы и высоты (более 20 м). Но самое удивительное, что и в то далекое время в этих краях имела место световая сезонность: круглосуточный день сменялся круглосуточной ночью, когда солнце не поднимается из-за горизонта. Так же, как и в настоящее время, вегетационный сезон был очень коротким, с круглосуточной освещенностью, но высокими температурами (17–22 °С), и длился он около 4 месяцев. Затем наступала ночь, температура понижалась, тем не менее оставалась на положительном уровне: метаболизм не останавливался, но условий для фотосинтеза не было. Из данных палеоботаники следует, что растения адаптировались к этим условиям путем оттока накопленных ассимилятов в запасующие органы и листо-веткопадом, т. е. временной утратой всех фотосинтезирующих систем. У оголенного «зимнего» леса были отмечены лишь шиповидные и крючковидные листовидные структуры, которые, как предполагают ученые, первыми начинали фотосинтезировать при появлении солнца. Жизненная стратегия этих древних гигантов растительного мира и современных маленьких арктических растений одинакова: выживание за счет запасных питательных веществ в полярную ночь. Даже под снегом современные высшие растения остаются готовыми, как и их предки, с первыми лучами солнца начать новую жизнь. Фотосинтетический аппарат и кислородный фотосинтез — древние изобретения природы, которыми обладают все автотрофные



Отпечатки листьев в пластах угля



Отпечатки организмов былых эпох



Краеведческий музей «Помор»



В одном из залов музея «Помор»



Отпечатки организмов былых эпох

организмы. В условиях полярного дня растение круглосуточно поглощает световую энергию и превращает ее в энергию химических связей: образуются ассимилянты, которые тратятся на жизнь, а их излишки могут переводиться в запас. Если в современной Арктике площадь листьев одного растения иногда не превышает нескольких см² или дм², то в далеком прошлом она достигала сотен м². И вся эта фотосинтезирующая система производила органику, за счет которой растения могли «перезимовать» и сформировать новую ассимилирующую систему для очередного периода вегетации.

Принципы жизни растений Шпицбергена в летний период — гигантов прошлого и современных карликов — не различаются: поглощение максимального количества световой энергии, защита фотосинтетического аппарата от ее избытка и от окислительного стресса, высокая продуктивность. Причина минимизации современных растений — низкая температура, на адаптацию к которой направляется основной энергетический поток, и это ингибирует рост и развитие.

Высокая продуктивность растений и особенности климатических условий в меловой период, в том числе и теплая полярная ночь, приводили к угленакоплению в приполярных широтах. В музее «Помор» экспонируются отпечатки крупных (до 40 см) листьев, обнаруженные в шпицбергенском угле, и многочисленные каменные отпечатки представителей животного мира, встречающиеся по всей территории Западного Шпицбергена.

полярной ночью, нестабильный уровень освещенности в сочетании с особенностями спектрального состава света, ветры и штормы, разные виды осадков и самые неожиданные сочетания этих факторов. Часть видов, мигрирующих в высокие широты, приспособились к этим условиям, а для другой части они оказались преградой. Для растений характерны две основные стратегии поведения — «избегание» и «адаптация». Первая группа выбирает путь, связанный с наименьшими усилиями к адаптации, выбирая наиболее благоприятные локальные условия обитания, а вторая включает дополнительные множественные механизмы приспособления, связанные с различными аспектами жизнедеятельности, что обеспечивает этим видам распространение в широком спектре экотопов [Тихомиров, 1963; Levitt, 1980; Матвеева, 1998; Köpner, 1999; Penfield, 2008; Чернов, 2008].

Локальные климатические условия жизни биоты. Одним из первых ученых, обративших внимание на условия жизни растений в Арктике, был выдающийся натуралист XIX века Карл Бэр. Во время путешествия на Новую Землю он отметил, что обычные метеорологические наблюдения не дают представления о температурных условиях жизни растений, поскольку вся растительность в высокоарктическом климате приурочена к верхнему слою почвы и к самому нижнему слою воздуха, которые всегда теплее [Тихомиров, 1963]. Растения высоких широт, как указывает Дж. Свобода [Svoboda, 2009] реагируют не на климат региона, а на микроклимат напочвенного яруса, который включает микротопографические условия, влажность почвы, минеральный состав, присутствие других организмов, затенение. Толщина микроклиматического слоя для жизни большинства арктических растений варьирует (до 20 см), и он связан с рельефом, структурой и составом растительного сообщества локального местообитания. Показано, что в июле в солнечный день около поверхности почвы температура в тропическом лесу и тундре на удивление одинакова и составляет 30 °С. Но если в тропиках теплый микроклимат сохраняется на протяжении всего года, в умеренной зоне — часть вегетационного сезона, то в Арктике — только несколько часов или дней в течение короткого лета.

Основные направления адаптации. В условиях экстремального климата Арктики у сосудистых растений в сходных условиях среды сформировался комплекс видовых адаптаций на уровне морфологии, анатомии, физиологии. С юга на север идет смена: высокие деревья, низкие кустарники и стланики, стланички — шпалерные кустарнички, стелющиеся по поверхности субстрата (вечнозеленые, летне-зеленые) [Юрцев, 1968]. Вместе с ними выпадают и длиннокорневищные травы. Морфологически растения Арктики представлены различными жизненными формами, в основе которых отмечается ингибирование ростовой

функции (карликовость, нанизм). Редукция ростовой функции — это один из путей повышения устойчивости к условиям Арктики [Там же]. Только растения, которые оказались способными к миниатюризации, к произрастанию «внутри» припочвенного микроклимата, могут осваивать низкотемпературные районы и отбираться естественной селекцией [Svoboda, 2009]. Наиболее устойчивыми к минимуму тепла становятся виды многолетних трав подушковидной формы. Для всех кустарничков и ряда травянистых растений в тундровой зоне характерна микрофиллия, или мелколистность, что приводит к уменьшению площади листа в 2–10 раз [Борисовская, Хитун, 1986]. Этот эффект связан с уменьшением клеточного деления (сокращение количества клеток и продолжительности клеточного цикла), подавлением фазы растяжения клеток, слабой вакуолизацией клеток и, как следствие, — плотной сетью жилкования, складчатостью и утолщенностью кутикулы, повышением числа устьиц на единицу поверхности [Мирославов и др., 1990; Борисовская, Хитун, 1986]. Ингибирование ростовых процессов, появление ксероморфных признаков связывается с гормональными сдвигами в сторону ингибиторов роста [Мокронос, 1983]. У арктических растений доминирует транспорт ассимилятов по клеточной стенке — апопластный путь, что обеспечивает большую устойчивость в условиях низких температур [Гамалей, 2004]. Особенности климата высоких широт, неблагоприятные условия среды приводят функциональные системы растения к феномену кросс-адаптации, устойчивости растений к действию нескольких стрессоров различной природы [Кузнецов, 2009].

Во флоре Шпицбергена 3 вида вечнозеленых кустарничков: *Cassiope tetragona*, *Harrimanella hypnoides*, *Empetrum hermaphroditum* [Секретарева, 2004]. Зимне-зеленые листья кустарничков весной еще под снегом включаются в ассимиляцию, продлевая вегетационный период, а после отмирания остаются на растении и продолжают защищать его от избытка света летом и низких температур — зимой. Уменьшение размеров сопровождается усилением общестебельности произрастания (усиление дернистости, произрастание видов внутри различных дернин и подушек). Для растений Арктики характерна поливариантность развития, которая имеет большое значение в экстремальных условиях высоких широт: развитие побеговых систем, изменение возрастной структуры популяций, сокращение жизненного цикла, увеличение продолжительности развития, переход с семенного на вегетативное размножение [Василевская, 2007, 2010]. Основу поливариантности составляет разная степень зависимости процессов от факторов среды, в частности от температуры. Установлено, что арктические и арктоальпийские виды (*Beckwithia glacialis*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. stellaris*, *Papaver lapponicum*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*,

Cassiope tetragona) высокорезистентны, их жизненные циклы лабильны за счет поливариантности отдельных этапов [Василевская, 2007, 2010]. Основная задача у растений в таких экстремальных условиях — это выживание. Никаких эволюционных подвижек в таких маргинальных условиях нет, так как генетический пул, позволяющий образовывать мутанты, очень невелик из-за маленьких размеров метапопуляций и весьма длительного времени развития от прорастания семян до репродуктивной стадии развития [Svoboda, 1978].

В литературе представлены различные аспекты исследования растений и растительных сообществ Арктики. Мы рассмотрим только ту часть информации, которая касается структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата (ФСА), прежде всего фотосинтетических пигментов, и систем его защиты, некоторых функциональных особенностей растений, которые обитают в уникальных арктических экотопах.

1.1. Фотосинтетический аппарат растений и лишайников арктических и субарктических территорий

Все фотосинтезирующие организмы, способные поглощать видимый свет и через систему фотосинтетических реакций включать его в энергию химических связей, содержат пигменты. К группе фотосинтезирующих пигментов относят хлорофиллы (Хл) и каротиноиды (Кар). К настоящему времени детально исследованы различные аспекты организации пигментного аппарата в ФСА автотрофных организмов: изучены спектральные свойства и биосинтез основных фотосинтетических пигментов, разработана концепция антенных комплексов и реакционных центров, выявлены фундаментальные механизмы работы фотосистем, а также сети сигнальных систем, где задействованы разные структуры хлоропластов [Blankenship, 2002].

Отдел Lichophyta (Ascomycota) — Лишайники. Организмы, слоевище которых состоит из трех компонентов. В 2016 году представления о лишайнике как двухкомпонентной системе были изменены. Группа исследователей [Spribille, Tuovinen et al., 2016] обнаружила третий компонент — базидиомицеты. Это привело к новому пониманию строения таллома лишайника. На поверхности корового слоя лишайника, сложенного гифами аскомицетов, в матриксе из сахаров были обнаружены базидиомицеты. Фотобионты находятся в следующем слое, а под ним располагается сердцевина, состоящая из беспорядочно переплетенных аскомицетовых нитей. Новый симбионт находится на поверхности тела лишайника. Первый симбионт — грибы (аскомицеты)

в составе лишайника могут быть представлены несколькими видами, так же как и второй — дрожжи (базидиомицеты). Третий — фотобионт, или фотосинтетический компонент, представлен несколькими видами водорослей или цианопрокариот, которые часто находятся в особых структурах (цефалодиях). Фотобионт содержит фотосинтетические пигменты, при помощи которых создается органическое вещество, используемое клетками водорослей и цианопрокариот, которые поступают в гифы гриба-аскомицета и к базидиомицетам. Известно, что грибы-аскомицеты поглощают воду и минеральные вещества из окружающей среды, обеспечивают защиту фикобионта от механических воздействий и колебаний температуры и влажности. Микроскопические гифы легко проникают в мельчайшие трещины камней, полости древесины, зазоры между частицами почвы и прочно прикрепляют лишайник к субстрату.

В водорослях и цианобактериях лишайниковой ассоциации встречаются пигменты трех основных классов: хлорофиллов, каротиноидов, фикобилинов. Содержание фотосинтетических пигментов в талломах лишайников составляет в среднем 10–15% от содержания у высших сосудистых растений. Количество хлорофиллов может варьировать в пределах одного таллома (в растущей части выше, чем в старой) или в разных талломах в одном местообитании [Nash, 1996; Tretiach, Carpanelli, 1992]. Поскольку содержание хлорофиллов в талломе лишайников определяется соотношением грибной и водорослевой компонент таллома [Tretiach, Carpanelli, 1992 и др.], а количество каротиноидов — таксономической принадлежностью как грибного [Valadon, 1976], так и водорослевого компонентов [Liaaen-Jenssen, 1977], то можно предполагать, что и содержание пигментов у лишайников может рассматриваться как генетический признак. Для некоторых видов (*Hypogymnia physodes*, *Cladina arbuscula*, *Parmelia sulcata*) отмечено большее содержание в талломах каротиноидов, которое может варьировать в пределах 0.7–9.5 мг/г сух. массы [Czeczuga et al., 1988; Czeczuga, Skult, 1988; Czeczuga, Richardson, 1989; Czeczuga, Krukowska, 2001]. Самые высокие значения отмечены у видов семейств *Cladoniaceae* и *Teloschistaceae*. Содержание пигментов в талломах различных видов лишайников варьирует в значительной степени в зависимости от условий произрастания, времени года. Так, для 5 видов лишайников низкие значения содержания хлорофиллов отмечены осенью и весной [Czeczuga, Krukowska, 2001]. Для *Rusavskia parietina* и *Peltigera canina* отмечены весенний и летний минимумы содержания хлорофиллов [Wilhelmsen, 1959]. Высокое содержание каротиноидов отмечено весной, низкое — в другие сезоны года в зависимости от вида лишайника. Адаптация к различным условиям местообитания происходит легче у видов, содержащих цианобактерии в качестве фотобионта (*Peltigera rufescens*), так как они способны усваивать

атмосферный азот [Rai, 1988] и содержат фикобилины, характеризующиеся широким спектром поглощения света. Степень увлажнения таллома определяет активность происходящих физиологических процессов, влияет на содержание фотосинтетических пигментов. В условиях светового насыщения и оптимальной температуры характерна линейная зависимость между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофиллов у лишайников [Tretiach, Carpanelli, 1992]. На 3 видах *Umbilicaria* из северной Гренландии [Fahsel et al., 2001] показано, что помещение талломов в лед приводило к уменьшению содержания пигментов в 2–3 раза, при более длительной экспозиции — к их полному разрушению. Содержание хлорофиллов в талломах этих видов рода *Umbilicariaceae* составило: *Umbilicaria cylindrica* (Хл *a* — 0.563–1.261, Хл *b* — 0.214–0.467 мг/г сух. массы), *U. kraschennikovii* (Хл *a* — 0.692–1.444, Хл *b* — 0.246–0.526 мг/г сух. массы), *U. hyperborea* (Хл *a* — 0.470–0.751, Хл *b* — 0.177–0.275 мг/г сух. массы).

Отдел Bryophyta — Моховидные. Мхи — наиболее древняя группа высших растений, встречаются повсеместно до полярных пустынь Арктики и являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ. Экологическое своеобразие и особое значение мхов в природных процессах во многом зависят от присущих этим растениям групповых форм роста, благодаря чему на больших площадях они создают рыхлые или плотные покровы разной мощности, оказывая существенное влияние на обеспеченность суши влагой. На Шпицбергене мохообразные могут занимать большие площади, формируя ковры в речных долинах, вдоль ручьев, на скальных полках, в болотах и понижениях рельефа. Они распространены в тундровой зоне и полярной пустыне [Белкина и др., 2015]. Адаптируясь к суровым условиям Арктики, бриофиты используют ряд приспособлений, которые помогают им уменьшить отрицательное воздействие неблагоприятных факторов окружающей среды, например, путем формирования оптимальных форм роста (подушки), поселения в переувлажненных местообитаниях (лужицы и ручейки), приобретения темной окраски, укрытия в трещинах, микрозападинках и куртинах высших растений. В северных экосистемах мохообразные выполняют важную средообразующую функцию, являясь местом обитания многих беспозвоночных животных, поддерживая температурный режим почвы, заселяя и закрепляя прежде «безжизненный» субстрат [Там же]. Несмотря на широкое распространение мхов в самых разных по экологии местообитаниях и их заметную роль в продуктивности многих растительных сообществ, физиология этой группы растений до сих пор изучена слабо. Главной особенностью мхов является преобладание в жизненном цикле гаметофита над спорофитом, который принимает на себя выполнение основных функций — фотосинтеза, водоснабжения, минерального питания.

Мхи являются одним из основных компонентов разных типов сообществ на Западном Шпицбергене, и их вклад в продуктивность значительно выше, чем в Субарктике.

Бриофиты в целом имеют концентрацию хлорофиллов, типичную для теневых растений [Tieszen, Johnson, 1968]. Суммарное содержание хлорофиллов у бриофитов разных местообитаний может варьировать в широком диапазоне — 0.667–11.56 мг/г сух. массы [Martin, 1980; Masarovičova, Elias, 1987; Deoga, Chaudhary, 1991]. Исследование содержания хлорофиллов у большого числа бриофитов в Индии [Deoga, Chaudhary, 1991] показало, что содержание хлорофиллов a изменялось в пределах от (0.402 ± 0.052) до (2.002 ± 0.700) мг/г сух. массы; содержание хлорофиллов b в пределах от (0.265 ± 0.067) до (1.634 ± 0.070) мг/г сух. массы. Авторы обращают внимание на то, что, как и у трахеофитов, при интенсивной радиации отмечается низкое содержание хлорофиллов и высокое соотношение Хл a / b . Martínez Abaigar и Núñez Olivera [1998] привели данные из большого числа исследований, показав, что при расчете на вес или площадь бриофиты имеют более низкую концентрацию хлорофиллов, чем трахеофиты. Marschall и Proctor [2004] исследовали 39 видов мхов и 16 печеночников для сравнения содержания хлорофиллов и каротиноидов в связи с интенсивностью света и световым насыщением. Они определили среднее содержание хлорофиллов в 1.64 мг/г сух. массы для мхов и 3.76 — для печеночников. Среднее соотношение Хл a / b было соответственно 2.29 и 1.99. Соотношение *хлорофиллы : каротиноиды* (Хл : Кар) составило 4.74 для мхов и 6.75 для печеночников. Снижение соотношения Хл a / b происходило за счет увеличения доли Хл b , что типично для растений, адаптированных к тени, и позволяет фотосистемам лучше улавливать свет, который они транспортируют к хлорофиллу a . Уровень светового насыщения был ниже 1000 мкмоль $m^{-2} \cdot c^{-1}$; в среднем для мхов — 583, для печеночников — 214 мкмоль $m^{-2} \cdot c^{-1}$. Marschall и Proctor [2004] заключили, что бриофиты не «прирожденные» теневые растения, а исключение среди растений, обитающих на солнце. Например, виды *Polytrichum* имеют ламеллы, которые образуют дополнительную поверхность для газообмена, способствуя большому поглощению CO_2 ; для этих видов характерна большая плотность фотосинтетического потока фотонов. Большинство бриофитов физиологически адаптированы к низкой интенсивности света и поэтому имеют более низкий показатель соотношения Хл a / b ($(1.0–2.5) : 1$ [Mishler, Oliver, 1991]) по сравнению с трахеофитами солнечных обитаний ($C_3 3 : 1$, $C_4 4 : 1$ [Larcher, 1983]). Бриофиты способны использовать свет малой интенсивности, увеличивая число хлоропластов. Отношение Хл a / b может значительно варьировать в зависимости от доступности света, времени года и степени адаптации бриофитов. Martin и Churchill

[1982] сообщили о средней величине в 2.69 (2.29–2.99) мг/г сух. массы для 20 видов мхов в дубово-кариево-лесу в Канзасе (США). Но в северной Калифорнии Martin [1980] привел величины 1.14–2.1 мг/г сух. массы для 11 видов мхов. Masarovičová, Elias [1987] определили диапазон (2.14–2.85 мг/г сух. массы) для лесных мхов в Словакии в июле. Martin, Churchill [1982] нашли, что общее содержание хлорофиллов в лесных мхах увеличивалось с ранней весны (1.45 мг/г сух. массы) до смыкания покрова, а затем после полного развития покрова, достигало 4.36 мг/г сух. массы, что говорит о широком диапазоне пластичности содержания хлорофиллов у этих растений.

Отдел Покрытосеменные, или Цветковые растения. Содержание пигментов у покрытосеменных растений может значительно варьировать в зависимости от условий среды, органа и возрастного состояния [Nash, 1996; Сапожников и др., 1978; Мокронос, 1978; Горышина, 1979 и др.]. В литературе отмечается общая тенденция: снижение количества хлорофиллов при продвижении растений в высокие широты [Герасименко, Швецова, 1989; Шмакова, Марковская, 2010; Головкин и др., 2010 и др.]. История изучения содержания пигментов началась с фундаментальной работы В. Н. Любименко [1916], где было исследовано 623 вида растений, обитающих в тропиках, субтропиках и умеренной зоне. В. Н. Любименко высказал гипотезу о содержании в растениях хлорофиллов как генетически контролируемом признаке. Однако сведения об особенностях пигментных систем в растениях разных экологических групп ботанико-географических зон немногочисленны. Число исследованных видов остается небольшим, что не позволяет однозначно трактовать выявленные закономерности.

Одной из наиболее ранних работ по изучению содержания пигментов были исследования физиологов Ботанического института им. В. Л. Комарова, проведенные в экстремальных районах: на острове Врангеля, в холодных пустынях Восточного Памира, Северной и Заалтайской части пустыни Гоби, в пустыне Каракумы в районе заповедника Репетек [Попова и др., 1989]. Показано, что максимальные значения содержания пигментов у растений этих районов близки (2.6–3.5 мг/г сыр. массы), а минимальные — различаются (0.3–0.85 мг/г сыр. массы). Большинство растений имеет невысокое содержание хлорофиллов, видов с высоким содержанием зеленых пигментов мало. На острове Врангеля более чем у 70% исследованных видов в ассимилирующих органах количество хлорофиллов составляет 1–2 мг/г сыр. массы [Герасименко и др., 1989]. Разнообразие в содержании хлорофиллов у растений экстремальных зон значительно меньше, чем у растений, произрастающих в более благоприятных условиях. Невысокий уровень хлорофиллов и малый диапазон его изменчивости в этих условиях,

по мнению авторов, объясняются комплексным действием факторов: доминированием рассеянной радиации, круглосуточным освещением, действием УФ, низкими температурами и бедными по минеральному составу почвами.

В ФСА растений большая роль отводится каротиноидам, которые выполняют широкий спектр различных функций (участие в формировании структуры пигментного аппарата, в светособирающем комплексе, антиоксидантная роль) [Дупова et al., 2014; Ладыгин, 2015]. Наиболее высокое содержание каротиноидов отмечено у растений Памира (0.5–0.6 мг/г сыр. массы), что связано с высокой освещенностью и обилием УФ-лучей [Попова и др., 1989]. Соотношение Хл / Кар у растений разных климатических зон лабильно. Оказалось, что растения Памира имеют наиболее низкие значения этого соотношения (2–4). Наиболее высокие — у растений жарких пустынь (4–8) и у арктических растений на острове Врангеля (4–5). Для объяснения высокой доли каротиноидов авторы привлекают фотозащитную функцию и высказывают гипотезу о возможности встраивания каротиноидов, как структур с ненасыщенными двойными связями, в мембранные структуры [Ладыгин, Ширикова, 2006].

В работе Н. Н. Слемнева с соавторами [2012] исследованы показатели пигментного комплекса 112 видов растений Монголии, обитающих в широком спектре зональных и интразональных экосистем. Диапазон содержания хлорофиллов у растений разных экосистем: настоящей пустыни — 1.6–6.3 мг/г сух. массы; лесостепи — 1.2–6.9; остепненной пустыни — 2.9–9.2; пойменного луга — 3.2–11.6 и оазиса — 4.9–18.2 мг/г сух. массы. У растений, обитающих в более экстремальных условиях (настоящая пустыня и лесостепь), содержание хлорофиллов аналогично арктическим растениям острова Врангеля [Попова и др., 1989]. Благодаря учету широкого спектра эдафических и экологических факторов, жизненной формы растений сделан вывод о видоспецифичности величин содержания хлорофиллов и фотосинтетического потенциала. Авторами уделяется специальное внимание двум противоположным функциям Хл *b*, который в условиях низкой освещенности может увеличивать поглощение световой энергии за счет увеличения доли коротковолновых квантов [Цельникер, 1978], в условиях избыточной освещенности — может участвовать в диссипации световой энергии (в виде тепла) или в процессе нефотохимического тушения флуоресценции [Niyogi et al., 1995]. Хл *b* и каротиноиды входят в состав светособирающего комплекса (ССК). Чем больше размер ССК, тем большую функциональную значимость имеют его компоненты, и наоборот: значимость ниже — размер ССК меньше. Авторы считают, что размер ССК выполняет полифункциональную роль при адаптации растений к лимитирующим и стрессовым условиям солнечной радиации.

Одно из фундаментальных современных исследований проведено физиологами Республики Коми в разных районах бореальной зоны [Головки и др., 2010]. Изучено 120 видов сосудистых растений северной, средней и южной тайги европейского Северо-Востока: на Приполярном Урале — 35, на Южном Тимане — 47, в среднем течении р. Вычегда — 46 видов соответственно. Как считают авторы, соотношение изученных видов по принадлежности к жизненной форме и широтной географической группе в первом приближении отражает структуру флористических комплексов исследованных районов. Большинство из них травы и относятся к бореальной широтной группе. Наибольший интерес представляет группа травянистых растений самого северного района исследования — Приполярного Урала, где было показано содержание хлорофиллов 1.5–14 мг/г сух. массы и каротиноидов — 0.5–5 мг/г сух. массы. Если минимальные значения содержания хлорофиллов совпадают с данными о ранее описанных экстремальных зонах, то максимальные значения — почти в 2 раза выше. Величина соотношения хлорофиллов сдвинута в сторону более низких значений, что может свидетельствовать об увеличении роли каротиноидов у растений этого района исследования. По показателю соотношения Хл / Кар растения Приполярного Урала (3.1) ближе всего к высокогорным растениям Восточного Памира, растения Южного Тимана (4.3) — к арктическим растениям Таймыра, а виды, произрастающие в бассейне среднего течения р. Вычегда (4.8), — к бореальным видам умеренной зоны. Авторами установлено увеличение относительного содержания каротиноидов в ряду *бореальные* — *гипоарктические* — *арктоальпийские виды*. В работе отмечена прямая корреляция между содержанием хлорофиллов и каротиноидов, предложена концепция о повышении роли пигментного комплекса в обеспечении устойчивости к низким температурам и продуктивности растений в холодном климате.

В работе северных физиологов [Лукьянова и др., 1986; Лукьянова и др., 2011] исследованы 73 вида сосудистых растений в уникальном районе Субарктики — Хибинских горах, где при небольшом перепаде высот наблюдается заметная смена растительности от редкостойного елово-березового леса до горно-тундровых сообществ. Получены данные об изменении ФСА аборигенных растений разных жизненных форм. Содержание хлорофиллов у сосудистых растений изменяется от 0.5 до 2.28 мг/г сыр. массы. Содержание каротиноидов — от 0.11 до 0.56 мг/г сыр. массы. В условиях горной тундры отмечено уменьшение количества желтых пигментов, что противоположно известным данным для Памира и Кавказа [Попова и др., 1989]. Соотношение Хл/Кар в зависимости от высоты произрастания не изменялось и было близко к средним значениям по другим зонам (4.2). Показано, что зависимость

между содержанием хлорофиллов и интенсивностью фотосинтеза более четко выражена в горной тундре.

На Шпицбергене [Shen et al., 2002; Lütz, Holzinger, 2004; Alsos et al., 2007; Holzinger et al., 2007; Yeloff et al., 2008] содержание пигментов пластид исследовано для небольшой группы видов. Так, для 3 видов, широко распространенных в районе Конгс-фьорда, определялось содержание хлорофиллов и каротиноидов в течение нескольких дней с разными значениями освещенности и температуры. Сумма хлорофиллов и каротиноидов соответственно составили: у *Dryas octopetala* — (1.2 ± 0.1) , (0.28 ± 0.03) мг/г сыр. массы; *Oxyria digyna* (0.6 ± 0.06) , (0.15 ± 0.014) ; у *Polygonum viviparum* — (1.5 ± 0.1) , (0.31 ± 0.03) мг/г сыр. массы. Соотношение Хл *a/b* у всех видов 4.5–4.8 мг/г сыр. массы, а соотношение Хл/Кар — 4.2–4.9 мг/г сыр. массы. Авторы отмечают, что изменения в содержании пигментов слабо зависят от погодных условий, а более низкие значения у *Oxyria digyna* связаны с высоким накоплением антоцианов, которые активно защищают этот вид от избытка радиации. На примере шести видов арктических растений изучена суточная динамика содержания пигментов [Li et al., 2013]. Процесс этот видоспецифичен. Максимум содержания хлорофиллов отмечен в 14:30 (*Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Oxyria digyna*), в 20:30 (*Deschampsia alpina*), в 20:30 и 1:00 (*Silene acaulis*), в 14:30 и 1:00 (*Saxifraga hieracifolia*) соответственно в солнечные и пасмурные дни. У исследованных видов содержание хлорофиллов достигало максимального значения в разное время: у части видов — в середине дня, у других — ночью. Авторы предполагают, что эти различия связаны с разными значениями точки светового насыщения. Следует отметить, что у большинства видов абсолютный максимум содержания хлорофиллов отмечался в середине (около 14:30) солнечного дня, что имеет методическое значение для сопоставления видов по этому показателю. В представленных работах на основе небольшого числа исследованных видов показано, что содержание хлорофиллов в условиях Шпицбергена варьирует от 0.3 до 2.2 мг/г сыр. массы.

1.2. Функциональная активность растений

Фотосинтез. Для ассимиляционной деятельности растений Арктики выделены некоторые основные особенности: наличие круглосуточной ассимиляции, доля ночного фотосинтеза может составлять около 30% суточной продуктивности; высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза у арктических и арктоальпийских видов с более низким температурным оптимумом; высокий уровень интенсивности фотосинтеза при околонулевых и при супероптимальных (около 30 °С) температурах.

Световая зависимость интенсивности фотосинтеза для ряда доминантных видов травянистых многолетников характеризуется насыщением при 20–40 клк, а часть видов сохраняют линейную зависимость до 100 клк. Для арктических растений отмечена высокая скорость синтеза первичных продуктов фотосинтеза при околонулевой температуре; повышенное содержание РДФ-карбоксилазы и ее высокая активность; сохранение оттока ассимилятов в запасающие органы при низкой температуре; углеводная направленность фотосинтеза и доминирование в качестве конечного продукта и транспортной формы сахарозы. Сахароза рассматривается и как криопротектор, стабилизатор мембранных липидов и белков, источник энергии при отрицательном энергетическом балансе [Герасименко, Швецова, 1989].

ФСА растений Арктики является одним из наиболее устойчивых и одновременно уязвимых систем организма. Имеются данные о том, что общим интегральным процессом в ответ на действие негативных факторов различной природы является усиление генерации активных форм кислорода (АФК) [Полесская, 2007; Poljsak, Milisav, 2012; Miura, Tada, 2014]. Образование АФК возникло одновременно с появлением кислородного фотосинтеза [Mittler, 2000; Zhu, 2010; Foyer, Noctor, 2015]. Оно происходит в хлоропластах и митохондриях в том случае, когда акцептором электронов выступает кислород из-за истощенности пула других акцепторов электронов (например, НАДФ) [Gill, Tuteja, 2010], и при фотодыхании, скорость которого контролируется соотношением CO_2 : O_2 и температурой. Взаимодействие АФК с белками, липидами, нуклеиновыми кислотами приводит к нарушению структуры и функции мембран, активности ферментов, мутагенезу и, в итоге, к остановке клеточного цикла и апоптозу [Mittler, 2000; Hong et al., 2013]. В ответ на усиление генерации АФК, как правило, наблюдается активация элементов антиоксидантной защитной системы. Появление и развитие у организмов антиоксидантной системы, позволяющей контролировать уровень АФК, происходило в процессе эволюции одновременно с появлением и развитием фотосинтезирующих организмов. В антиоксидантной защите клетки растения принимает участие сеть окислительно-восстановительных реакций, в которых задействованы антиоксидантные ферменты (супероксиддисмутазы, пероксидазы, каталаза и др.) и низкомолекулярные метаболиты (аскорбиновая кислота, α -токоферол, глутатион, пролин, полиамины, каротиноиды, антоцианы и другие соединения). Эта система работает в нормальных условиях жизнедеятельности организма, поддерживая безопасный уровень АФК, но если баланс между образованием АФК и их разрушением нарушается [Полесская, 2007; Miura, Tada, 2014], то возникает окислительный стресс. Обобщающие исследования об антиоксидантной защите у дикорастущих растений разных

климатических поясов единичны, и вопрос о соотношении активности конститутивных и индуцибельных защитных систем остается открытым. В работе [Радюкина, 2015] показано, что у дикорастущих растений из умеренного и субтропического пояса системы антиоксидантной защиты сходны, а избирательность в системах защиты зависит от вида растения и природы действующих факторов.

В Антарктиде на больших приморских территориях обитают только два вида сосудистых растений — *Colobanthus quitensis* (*Caryophyllaceae*) и *Deschampsia antarctica* (*Poaceae*), имеющих сходные поведенческие стратегии в освоении территории, но принципиальные различия в метаболизме. Так, *Colobanthus quitensis* запасает раффинозу, мало сахарозы, активность сахарофосфатсинтазы (SPS) низкая, активность РДФ-карбоксилазы высокая, а *Deschampsia antarctica* запасает фруктаны, много сахарозы, активность SPS высокая, активность РДФ-карбоксилазы низкая. Эти виды различаются по содержанию хлорофиллов: у *Colobanthus quitensis* — 4.8 мг/см², у *Deschampsia antarctica* — 18 мг/см², т. е. почти в 3 раза больше; по оптимуму реального фотосинтеза — 13 и 19 °С соответственно; имеют низкое световое насыщение (50–100 мкмоль фотонов/г). Вид *Colobanthus quitensis* обнаружил слабую способность к относительной и отсутствие абсолютной акклимации фотосинтеза по температуре, повышение устойчивости идет за счет переохлаждения цитоплазмы при низкой отрицательной температуре. При низком содержании хлорофиллов у этого вида в ответ на свето-температурный стресс защита происходит в виде диссипации избыточной энергии. У *Deschampsia antarctica*, которая практически не способна к температурной акклимации ФСА, повышение устойчивости к низкой температуре идет за счет образования льда в тканях; в защиту ФСА при свето-температурном стрессе включается не только диссипация излишка световой энергии, но и активно работающие антиоксидантные системы [Xiong et al., 1999]. Эти виды различаются и жизненными формами: *Colobanthus quitensis* — подушковидная форма, а *Deschampsia antarctica* — простратный туф. Исследования последних десятилетий показали: размер и число популяций этих видов увеличивается, усиливается развитие репродуктивных структур и улучшается семенная продуктивность, что связывают с потеплением [Xiong et al., 1999].

Работы в различных районах Арктики включают исследования структурно-функциональных особенностей наиболее распространенных травянистых растений и кустарничков. Эти исследования продемонстрировали, что растения, произрастающие в Арктике, хорошо адаптированы к низкой температуре воздуха и высокой освещенности в течение поллярного дня [Герасименко и др., 1989; Chapin, 1983; Semichatova et al.,

1992; Larcher, 1995; Головки и др., 2009]. У антарктических видов в полевых условиях отмечается высокая фотохимическая эффективность ФС II (F_v/F_m) при низкой температуре и высокой освещенности, которая поддерживается на стабильном уровне не только в различные дни, но и в суточном цикле [Casanova-Katny et al., 2010]. Устойчивая работа ФС II поддерживается удалением избытка поглощенной энергии за счет нефотохимического тушения (NPQ) [Bascián-Godoy et al., 2010]. У арктических растений оптимальные температуры для фотосинтетических процессов — около 10 °C, но даже при температуре листа 0 °C скорость фотосинтеза еще остается на уровне около 30% от максимальной [Perez-Torres et al., 2004; Xiong et al., 1999]. На некоторых растениях, произрастающих на Шпицбергене в условиях низкой температуры (3–8 °C) и высокой освещенности, было показано, что интенсивность фотосинтетических процессов может подавляться из-за температурных ограничений транспорта ассимилятов [Lutz, 2010], но такое подавление фотосинтеза обратимо и не приводит к повреждениям [Huner et al., 1993; Lutz, 2010]. Избыток поглощенной солнечной энергии рассеивается в виде тепла за счет увеличения нефотохимического тушения. Адаптация к высокому уровню освещения может быть связана со снижением его поглощения за счет изменений в ФСА: уменьшения размеров антенных комплексов, более высокого соотношения $X_L a/b$, более низкого соотношения *антенна* *ФС II/ядро* *ФС II*, уменьшения размеров хлоропластов, числа их гран и тилакоидов [Anderson, 1986; Попова и др., 1989; Ensminger et al., 2006; Bascián-Godoy et al., 2010]. Долгосрочная физиологическая устойчивость к высокому освещению может быть основана на хорошо развитой защите от АФК. Измерения в течение летних месяцев показали, что арктические растения сохраняют уровень защиты от радикалов на постоянном уровне [Lutz et al., 2012]. Стабильность фотосинтетических процессов в условиях высокой освещенности и низких температур может быть обусловлена также высокой активностью альтернативной оксидазы [Streb et al., 2005]. Полученные данные сходны с результатами по антарктическим растениям (*Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis*).

Имеются работы, связанные с реакцией арктических растений на потепление. В эксперименте с повышением температуры для некоторых видов было отмечено снижение F_v/F_m [Marchand et al., 2006], что связано с уменьшением количества функциональных центров ФС II. Фотосинтез относится к процессам, чувствительным к действию высокой температуры. Известно, что высокая температура вызывает структурные изменения в тилакоидных мембранах, что приводит к блокировке ФС II [Navaux et al., 1988]. Экстремальные температуры могут вызывать избыточное иссушение [Easterling et al., 2000a], которое влияет на выживание

[Callaghan, Carlsson, 1997]. Слабая засуха вызывает временное закрытие устьиц, позволяя растению поддерживать водный баланс, а экстремальные условия приводят к полному закрытию устьиц и, соответственно, полному ингибированию фотосинтетической и ростовой функций [Yordanov et al., 2003]. Более того, длительная засуха может вызвать фотоингибирование и фотоповреждение ФСА, которые индуцируются высокими температурами [Seddon, Cheshire, 2001]. Этот синергический эффект вызывает гибель растения [Marchand et al., 2005, 2006].

Исследования различных показателей флуоресценции показали, что у 6 видов растений Шпицбергена (*Dryas octopetala*, *Silene acaulis*, *Deschampsia alpina*, *Salix polaris*, *Saxifraga hieracifolia*, *Oxyria digyna*) высокий уровень светового насыщения (до 700 мкмоль фотонов \cdot м⁻²с⁻¹), по сравнению с контрольным растением *Poa pratensis* (до 400 мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹) [Li et al., 2013]. Многие факторы флуоресценции зависят от ФАР. Так, у *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris* скорость транспорта электронов (ETR) отражала ход ФАР и колебалась от 15 до 250 мкмоль фотонов \cdot м⁻²с⁻¹ в зависимости от погодных условий (ясные и пасмурные дни), но никогда не достигала нулевых значений (даже в ночные часы, когда солнце находилось низко над горизонтом) [Bartac et al., 2012]. Максимальная скорость фотосинтеза (PNmax) достигала 17.6, 21.4 и 22.9 мкмоль CO₂ \cdot м⁻²с⁻¹ у *S. polaris*, *S. acaulis* и *D. octopetala* соответственно. На быстрой световой кривой ETR максимальные значения ETR (мкмоль E \cdot м⁻²с⁻¹) и насыщающая интенсивность света (мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹) между видами различались: у *D. octopetala* они были соответственно 55 и 600; у *Oxyria digyna*, *Saxifraga hieracifolia* — 40 и 400; у *Silene acaulis* — 35 и 700, *Salix polaris* — 23 и 600, *Deschampsia alpina* — 20 и 200. Дневной фотосинтез был сопоставим у всех видов. Так, у *S. polaris* и *S. acaulis* в пасмурный и солнечный дни он достигал значений 3.9 и 13.4 мкмоль CO₂ \cdot м⁻²с⁻¹, соответственно. Диапазон дневного фотосинтеза в пасмурный и солнечный дни у *S. polaris* и *S. acaulis* был 4.6–6.9 и 14.6–15.2 мкмоль CO₂ \cdot м⁻²с⁻¹ соответственно. В целом для *D. octopetala* характерны более низкие значения ETR и скорости фотосинтеза. При этом у всех трех видов показатели работы ФСА были сходными, несмотря на различия в морфологии и анатомии листа, форме роста (чуть более низкие значения у *Dryas octopetala*), что отражает согласованность фотосинтетических процессов с факторами среды. Так, для *Salix* sp. [Oberbauer, Oechel, 1989] был установлен диапазон интенсивности фотосинтеза (8–14 мкмоль CO₂ \cdot м⁻²с⁻¹). Starf et al. [2008] на основании сезонных изменений интенсивности фотосинтеза (максимальные значения за 3 года) показали, что у *Salix pulchra* диапазон варьирования 10.0–12.5 мкмоль CO₂ \cdot м⁻²с⁻¹. Данные для *Salix polaris*, *Silene acaulis* и *Dryas*

octopetala [Bartac et al., 2012] оказались сопоставимы с данными о скорости CO_2 -газообмена (NEE), которые были получены для тундровых экосистем [Laurila et al., 2001; Welker et al., 2004; Uchida et al., 2010].

При исследовании флуоресценции растений на Шпицбергене [Li et al., 2013] арктические виды были сопоставлены по потенциальным и реальным значениям эффективности квантового выхода фотосинтеза ($Y(II)$). Так, потенциальные и реальные значения фотосинтетической способности были высокими у *Saxifraga hieracifolia*, *Deschampsia alpina*, *Silene acaulis*, *Oxyria digyna*, а реальные значения $Y(II)$ у *Salix polaris*, *Deschampsia alpina*, *Silene acaulis* оказались значительно ниже, и эти виды менее устойчивы в условиях высокой освещенности. Обнаружилось, что более устойчивые *Oxyria digyna* и *Saxifraga hieracifolia* более активны и в состоянии некоторого стресса. Высокие значения фотохимического тушения (qP) отмечены у *Saxifraga hieracifolia*, а самые низкие — у *Salix polaris* и *Silene acaulis*. По мнению исследователей, *Saxifraga hieracifolia* обладает самой высокой фотосинтетической активностью среди исследованных видов. У *Salix polaris* эти значения оказались самыми низкими. Сопоставление данных о $Y(II)$ и qP у разных видов дало основание для предположения, что арктические растения с большей фотосинтетической активностью могут иметь и большую способность к адаптации к условиям среды.

Величина нефотохимического тушения (qN) является показателем самозащиты растения от фотоповреждения [Lakum et al., 2006]. В условиях очень высокой освещенности фотоповреждение предотвращается за счет увеличения qN [Li et al., 2013; Jones, Demmers-Derks, 1999]. Среди исследованных видов наиболее высокое значение имел контрольный неарктический вид *Poa pratensis*. Величины qN у таких арктических растений, как *Saxifraga hieracifolia* (0.42), *Salix polaris* (0.38) и *Oxyria digyna* (0.35), оказались очень низкими. Это означает, что эти виды хорошо адаптированы к высокой освещенности и эффективно утилизируют высокий свет в течение длинного полярного дня. Значения qN у *Silene acaulis* (0.59) и *Deschampsia alpina* (0.65) оказались более высокими, чем у других арктических видов [Li et al., 2013]. Эти два вида имеют высокое содержание хлорофиллов ночью, что дает основание предположить, что низкая освещенность более подходит для жизнедеятельности этих видов, и показывает их фотосинтетическую адаптацию к экстремальным условиям Арктики.

Арктические растения обладают большей способностью к адаптации к экстремальным условиям и поддержанию фотосинтетической активности в суточном цикле полярного дня [Jiao et al., 2008; Wang et al., 2008]. У исследуемых видов выявлены различия в содержании хлорофиллов в течение суток. Самые высокие значения у *Silene acaulis*

и *Deschampsia alpina* были вечером, а у других видов — утром. По фотосинтетической активности ФС II (ETR) *Saxifraga hieracifolia* была самой активной в любых погодных условиях; *Salix polaris*, *Deschampsia alpina* и *Silene acaulis* занимали промежуточное значение. *Saxifraga hieracifolia* показала высокие значения qP за счет большей площади листьев и содержания хлорофиллов; *Salix polaris* имел самые низкие значения qP , хотя также накапливал максимум значения хлорофиллов ночью, но на фоне его более низкой активности этот избыточный хлорофилл мог ингибировать интенсивность фотосинтеза. Значения qN говорят о том, что виды более адаптированы к свету высокой интенсивности, чем *Poa pratensis* (контрольный вид), а реальная световая кривая арктических растений — что они могут быть устойчивы к свету до $600\text{--}700$ $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$. *Silene acaulis* и *Deschampsia alpina* оказались менее адаптированы к высокой освещенности, и их система фотозащиты активно работает за счет увеличения qN .

Одним из показателей фотосинтетической продуктивности в условиях Арктики может быть площадь ассимилирующей поверхности листьев. В работе [Li et al., 2013] были исследованы 6 видов растений (*Silene acaulis*, *Deschampsia alpina*, *Salix polaris*, *Saxifraga hieracifolia*, *Oxyria digyna*, *Dryas octopetala*), площадь поверхности листьев которых варьировала в диапазоне от 0.17 (*Silene acaulis*) до 1.49 см^2 (*Saxifraga hieracifolia*). Авторы отмечают, что этот диапазон меньше, чем у тех же видов, произрастающих в более благоприятном климате, что свидетельствует об адаптации к холодному климату и короткому жизненному циклу.

Одним из путей адаптации ФСА является увеличение содержания таких хлоропластных пигментов, как каротиноиды и мембранно-связанные липофильные токоферолы, которые рассматриваются как эффективные тушители [Pallozza et al., 1992], позволяющие избежать нарушений в ФСА [Havaux et al., 2000; Lutz, 1996]. Показано, что у *Oxyria digyna*, *Dryas octopetala* и *Polygonum viviparum* в антиоксидантной защите ФСА принимают участие β -каротин и α -токоферол [Lutz, 1996]. Но их содержание у *Oxyria digyna* низкое, что может быть связано с высоким содержанием доминирующих у этого вида эпидермальных антоцианов. Показано, что у *Dryas octopetala* содержание хлорофиллов, каротиноидов, пигментов ксантофиллового цикла, β -каротина и α -токоферола сходно по количеству с их содержанием у растений этого вида в Альпах. Сравнение содержания пигментов и α -токоферолов у растений Шпицбергена показало, что оно видоспецифично и варьирует незначительно. Растения хорошо адаптированы к перепадам климатических условий в течение суток в местах произрастания. Виды имеют широкую область адаптаций, что позволяет нивелировать естественные колебания значений светового и температурного факторов [Lutz, Holzinger, 2004].

Наименее изученным остается клеточный уровень организации арктических растений [Lutz et al., 2012]. В этой работе были исследованы 8 видов (*Cerastium arcticum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Papaver dahlianum*, *Oxyria digyna*, *Dryas octopetala*, *Silene acaulis*, *Ranunculus pigmaeus*, *Bistorta vivipara*), у 7 из которых были обнаружены большие хлоропластные протрузии (РС). У всех этих 7 видов отмечены пространственные контакты с митохондриями. У *P. dahlianum* обнаружено большое количество микротел по сравнению с другими видами. Этот вид является одним из высокогорных на архипелаге Шпицберген [Rønning, 1996]. Только *Dryas octopetala* не обнаруживает протрузий и имеет мелкие клеточные структуры. Это наблюдение интересно, так как вид имеет летне-зеленые листья и мощную антиоксидантную защиту, также как *Cassiope tetragona*, что отличает их от кустарничков с опадающими листьями [Lutz, 2010; Orpenreiger, 2008]. Лучше описаны особенности структуры клетки у антарктических видов (*Colobanthus quitensis*, *Deschampsia antarctica*), которые имеют активный метаболизм, но никаких особенностей структурной адаптации не отмечено, кроме формирования в заметных количествах РС [Lutz, 2010]. Клеточные органеллы и внутренние клеточные стенки сходны у *S. acaulis* и *Colobanthus quitensis* — оба подушковидной формы, из сем. *Caryophyllaceae*. У *Deschampsia antarctica* РС встречаются в зависимости от условий произрастания. Аналогичная реакция у *Oxyria digyna*, которая не формирует РС при выращивании в более благоприятных условиях [Lutz, Engel, 2007]. Как считают исследователи, растения, живущие в нестабильных условиях, могут развивать экстраординарные функциональные адаптации на уровне клеточных органелл [Crawford, 2008]. Было проведено сравнение интенсивности фотосинтеза (полярографический метод) нескольких видов высокоарктических растений и антарктических. Ни один из этих видов не показал фотоингибирования в течение 1 часа эксперимента при освещенности в диапазоне от темноты до максимальных значений. *D. octopetala*, как единственный кустарничек, показала более низкую активность, но этот вид имеет зимне-зеленые листья. Считается, что виды, длительно растущие в экстремальных условиях, имеют широкий диапазон пластичности, и это способствует их выживанию [Lutz et al., 2012]. Встает вопрос о суточной ритмике фотосинтеза в условиях круглосуточного освещения. Исследование показало, что все исследованные арктические виды имели высокий уровень F_v/F_m — 0.7–0.8. Эту длинновременную функциональную стабильность можно связать с хорошей антиоксидантной защитой, поскольку все электронсвязанные процессы, особенно в фотосинтезе, могут образовывать АФК (радикалы).

Основными антиоксидантными системами у высших растений являются флавоноиды, аскорбиновая кислота, глутатион, β -каротин, токоферолы [Wildi, Lutz, 1996]. Самые высокие значения антиоксидантной защиты были выявлены у таких видов, как *D. octopetala* или *C. teragona*, а наименьшие — у *O. digyna*. Хотя *O. digyna* имеет более низкую активность антиоксидантов по сравнению с *Bistorta vivipara*, но больших отличий в жизнедеятельности этих двух видов в период полярного дня и полярной ночи не выявлено. В работе Singh et al. [2012] было исследовано 4 вида цветковых арктических растений, 8 видов лишайников и 1 вид грибов. На всех организмах показано, что в ответную реакцию включены различные системы защиты (система соединений, которые защищают от АФК, от перекисления мембранных липидов, другие системы антиоксидантной защиты). У растений в метаноловом экстракте были обнаружены неожиданные молекулы, имеющие антиоксидантное действие. Авторы делают вывод, что антиоксидантную активность проявляют также и органоселениды, линейные алкилбензинсульфонаты и олигосахариды. Растения могут использовать в качестве антиоксидантной защиты и источники минерального питания, которые содержат селен.

Стабильность фотосинтеза в условиях высокой освещенности и низких температур можно дополнительно объяснить активностью альтернативной оксидазы [Streb et al., 2005], которая в большом количестве присутствует у *Ranunculus glacialis*. Растение диссипирует избыток энергии электронов, если фотодыхание заблокировано или нарушено. Положительная роль фотодыхания как клапана в энергетическом метаболизме при экстремальных климатических условиях обсуждалась в работах [Lutz, Engel, 2007; Lutz, 2010]. Исследования арктических растений показали широкую область активности ФС II от $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ (низкая точка температурной компенсации) до $+26\text{ }^{\circ}\text{C}$ (высокая точка температурной компенсации) [Xiong et al., 1999]. На этих растениях были проведены камеральные исследования [Bravo et al., 2007; Perez-Torres et al., 2007]. Показано, что низкотемпературная устойчивость этих видов может свидетельствовать о хорошо развитых механизмах клеточной защиты подобно образованию дегидринов [Olave-Concha et al., 2005] и накоплению углеводов [Zuniga-Feest et al., 2005]. Высокую светостабильность можно объяснить генетической историей растений, которые продолжают поддерживать этот уровень защиты при световых условиях, отличных от характерных для районов их происхождения.

Минеральное питание. Хорошо известно, что почвы арктических регионов бедны питательными элементами. Показано, что, несмотря на низкую температуру и малое содержание в холодной почве минеральных элементов, растения Севера поглощают азот с большой скоростью и имеют высокий уровень его содержания [Semichatova et al., 1992].

В холодных почвах Севера преобладает азот в аммиачной форме, более доступной для метаболических превращений в растении. На 22 видах сосудистых растений из 14 семейств острова Врангеля показано, что содержание общего азота находится в пределах величин 17–47 мг/г сух. массы [Семихатова и др., 2010]. Средний уровень содержания общего азота у растений на Севере выше, чем в более благоприятных условиях умеренных широт. Процессы минерального питания растений в Арктике являются менее чувствительными к низкой температуре, что связано с расширением температурного оптимума в сторону пониженных значений [Charin, 1983]. Поглощение аммония и фосфата у растений в большинстве арктических сообществ происходит активно в широком диапазоне температурных условий [Charin et al., 1976; McCown, 1978] по сравнению с более южными районами. Это связано с большей потребностью в этих элементах растений Арктики, что приводит к расширению области оптимальных температур и более значимой энергетической поддержке этих процессов со стороны дыхательного метаболизма [Charin, 1983]. Растение получает в больших количествах, например, азот за счет увеличения потребности и активности самого организма.

Липидный обмен. Липиды являются важнейшим структурным, запасным и функциональным компонентом растительных клеток, который обеспечивает работу мембран всех органоидов и дает информацию о функциональной активности разных клеточных структур. Содержание липидов и их жирнокислотный состав варьируют в зависимости от вида, внутри вида и в онтогенезе растений. Степень этого варьирования определяется генотипом и зависит от факторов среды [Ветчинникова, 2005; Чернобровкина и др., 2008]. Выделяют три группы этих соединений: нейтральные липиды (НЛ), фосфолипиды (ФЛ) и гликолипиды (ГЛ), различающиеся по функциональной активности. НЛ — это эфиры глицерина и жирных кислот (ЖК). В этой фракции отсутствуют примеси свободных ЖК и неомыляемых веществ. Они являются структурным компонентом клетки, ее запасным фондом. ФЛ включают глицерофосфолипиды и сфинголипиды, составляют основу всех мембран клетки. ГЛ — сложные липиды, в составе которых имеются молекулы углеводной группы. Это липиды мембран хлоропластов. Во все группы входят ЖК. Их количественный состав и соотношение могут давать представление о некоторых особенностях биохимического статуса растений Арктики.

Одним из основных механизмов адаптации растений к температурным изменениям является увеличение степени ненасыщенности мембранных липидов при низких температурах и снижения — при высоких. Эта способность растительного организма поддерживать функциональную активность мембран адекватно действующим факторам [Sakai, Larcher, 1987; Wallis, Browse, 2002; Upchurch, 2008] обеспечивает успешное

произрастание видов в экстремальных условиях. В климате Арктики поддержание функциональной активности мембран важно при адаптации растений к низким и экстремально низким температурам (часы, сутки, месяцы), к кратковременным (часы) высоким, к суточным перепадам температур; к сезонным и суточным изменениям, которые действуют в кратковременный период активной вегетации. В связи с глобальным потеплением нестабильность климата будет увеличиваться, в градиентные суточные условия будут включаться экстремально высокие для этого региона температуры, что в большей степени будет влиять на степень функциональной активности мембранных систем. Особенности липидного метаболизма растений высоких широт исследованы недостаточно.

Для северных широт характерны частые изменения температуры в суточном цикле во время активной вегетации — одна из проблем адаптации растений, так как смена ненасыщенности является сложным комплексным процессом, который идет с большими энергетическими затратами. В условиях арктического климата в период вегетации, наряду с достаточно низкими средними температурами, суточные перепады могут достигать десятков градусов. Встает вопрос, как удастся растениям в этих нестабильных условиях поддерживать мембранную систему в рабочем состоянии. Причем эти условия не являются уникальными для периода вегетации, а имеющиеся в литературе данные свидетельствуют, что растения, адаптированные к климату Арктики по функциональным показателям, не находятся в состоянии стресса [Lutz et al., 2012]. В работе [Zhenk et al., 2011] описана реакция мембранных липидов альпийских растений, которые росли при резких перепадах температур от высоких до низких в суточном цикле. Оказалось, что у растений (*Saussurea medusa*, *Solms-laubachia linearifolia*, *Crucihimalaya himalaica*) в ответ на температурный градиент изменились 6 классов фосфолипидов и 2 класса галактолипидов, но степень ненасыщенности общих липидов и лизофосфолипидов оставалась неизменной. Авторы высказали гипотезу, что альпийские растения (*Saussurea medusa*, *Solms-laubachia linearifolia*) входят в группу длительное время адаптировавшихся к условиям среды и что эти адаптации происходили не только на уровне жизненного цикла, морфологии и физиологии, но и на биохимическом уровне. Поэтому изменения в классах липидов и отсутствие изменений в ненасыщенности жирных кислот в мембранных липидах при постоянных кратковременных температурных перепадах могли быть адаптацией, а не реакцией на стресс. Только у одного альпийского растения (*Crucihimalaya himalaica*) и модельного растения (*Arabidopsis thaliana*) реакция мембранной системы на кратковременные перепады температур была признана стрессовой. В связи с этим встает вопрос, как могут растения поддерживать функциональную активность мембран

в нестабильных условиях. Оказалось, что таким механизмом может быть структурная трансформация молекулы жирных кислот, что наблюдается у исследуемых растений как в поле, так и в лаборатории. Этот механизм является одноступенчатой реакцией с минимальными энергетическими затратами, в которой глицеролипиды могут менять свои головные группы [Murphy, 2005].

В природе реакция мембранных систем растений, которые поддерживают степень ненасыщенности мембран (функциональную активность) на постоянном уровне в широком диапазоне температур при условии их варьирования, рассматривается как стабильная адаптация к условиям среды. В литературе обсуждается вопрос о различной реакции растений на кратковременное и длительное низкотемпературное воздействие. Если в ответ на периодическое кратковременное воздействие низкой температуры растение способно увеличить устойчивость, функциональную активность и продуктивность, то при длительном многосуточном действии этой же температуры растение может замедлить развитие, повысить устойчивость и снизить жизнедеятельность. Механизмы повышения устойчивости, как и в случае с жирными кислотами, разные [Марковская и др., 2013].

Ионный состав клеточной стенки. Клеточная стенка является одной из наиболее важных структур растительной клетки, которая реагирует на климатические условия среды произрастания. Сложный состав и активная функциональная деятельность клеточной стенки свидетельствуют о значимых функциональных перестройках в зависимости от условий среды [Горшкова, 2007]. В экстремальных условиях Арктики роль клеточной стенки возрастает, что связано с ее участием в основной транспортной системе северных растений — апопласте [Гамалей, 2009]. Система апопласта — это внеплазматическое свободное пространство [Briggs, Robertson, 1957; Гамалей, 2009], которое включает целлюлозно-пектиновые оболочки клеток с большой внутренней поверхностью, построенные из относительно рыхло сложенных фибрилл, между которыми остаются многочисленные вытянутые параллельно волокнам пустоты и ходы. По этим пространствам может распространяться вода и растворенные в ней вещества, омывая внешний периметр клеток. Наряду с этим свободное пространство окружено внешней поверхностью наружной клеточной мембраны клеток и находится под влиянием различных компонентов, включающих ферментные системы и системы активной и пассивной транспортировки через мембрану различных метаболитов и воды. Оболочки клеток функционируют как активный адсорбент [Салаяев, Швецова, 1969; Салаяев 1969]. Объем свободного пространства может включать 3–5% общего объема ткани [Crowdy, Tanton, 1970]. В свободном пространстве происходит

накопление сахаров и аминокислот, стрессовых белков, антиоксидантов (пероксидаз). Ионный состав и метаболическая активность клеточной стенки у растений Арктики остаются слабо изученными, но это направление заслуживает специального внимания.

Флавоноиды. Наряду с контролем и регуляцией процессов первичного метаболизма большая роль в адаптации растений отводится участию вторичных метаболитов. Флавоноиды — один из больших классов природных метаболитов, относящийся к фенилпропаноидным производным, которые имеют широкое распространение среди растений. Флавоноиды — это соединения, состоящие из четырех конденсированных ароматических колец (А, В, С, D), которые синтезируются в растениях. Известно около 10 000 соединений класса флавоноидов [Williams, Grayer, 2004; Dixon, Pasinetti, 2010]. Флавоноиды в растениях являются стратегическими компонентами метаболома, связанными с процессами взаимодействия растения и экстремальных условий среды. Это группа растительных вторичных метаболитов, которые найдены во всех органах и тканях растений и которые синтезируются в ответ на воздействие стрессовых биотических и абиотических факторов [Winkel-Shirley et al., 2001]. Низкомолекулярные вещества фенольной природы участвуют в защитном ответе растения на УФ-абсорбирующие вещества при действии УФ-В-облучения на растения и как антиоксиданты в детоксикации АФК [Nakabayashi et al., 2014]. Растения делят на две основные группы по способности к аккумуляции флавоноидных соединений в различных тканях: двудольные аккумулируют флавоноиды в эпидермисе, однодольные — в эпидермисе и в мезофилле [McClure et al., 1986]. Они локализируются в вакуолях и способны убирать АФК [Kumar, Pandey, 2013]. Эпидермис листа поглощает от 95 до 99 % падающей УФ-радиации [Stapleton, 1994].

Защитное действие флавоноидов основано на их сильной абсорбции облучения в диапазоне 220–380 нм и их фотостабильности. Считается, что фактором, индуцирующим этот ответ, является синтез и накопление АФК, что ведет к окислительному стрессу, который может повреждать клеточные компоненты: ДНК, липиды, белки и сахара [Asada, 2006]. Для минимизации этого отрицательного воздействия, АФК гомеостаз контролируется системой ферментных и неферментных антиоксидантов [Mittler, 2000]. В удалении АФК принимают участие различные ферменты (супероксиддисмутаза, аскорбатспецифичная пероксидаза, дигидроаскорбатредуктаза, глутатионредуктаза), которые оказались высокоактивными у антарктических видов *Deschampsia antarctica* и *Colobanthus quitensis*. Причем было показано, что эта функция сильнее выражена у *Deschampsia antarctica* [Perez-Torres et al., 2004]. Флавоноиды выступают как неферментная группа антиоксидантов, защищающая растения

от окислительного стресса. Многие арктические растения имеют окрашенные в яркие красные оттенки листья, что свидетельствует о значимом присутствии в клеточном соке метаболитов из группы флавоноидов. В настоящее время наименее изученным аспектом функционирования антиоксидантной системы является ее согласованность и внутрисистемная регуляция в растениях как при стрессе, так и в нормальных условиях [Радюкина, 2015].

1.3. Исследования функциональной активности растительных сообществ

Современные исследования, ориентированные на оценку влияния глобального изменения состава атмосферы и климата на природные сообщества, показали, что экосистемы Крайнего Севера наиболее чувствительны к этим изменениям и, в свою очередь, способны оказать влияние на общий углеродный баланс биосферы. В связи с этим очевидна важность оценки параметров данного баланса в этих экосистемах и функциональной активности видов, их составляющих. Арктические тундры могут подвергнуться более раннему и разрушительному воздействию глобального изменения климата: повышение температуры воздуха и поверхности грунта, периодическое действие высокой температуры [Wigley 1985; Easterling et al., 2000b; Houghton et al., 2001; Weisheimer, Palmer, 2005]. За последние десятилетия в этом направлении проведены многочисленные исследования CO_2 -газообмена в некоторых арктических регионах. Этот показатель исследовали на Шпицбергене [Lloyd, 2001], в Гренландии [Nordstroem et al., 2001; Marchand et al., 2005], Европейской Арктике [Laurila et al., 2001], Канадской Арктике [Welker et al., 2004]. В результате получили интегральные данные о функционировании сообществ, но не удалось выделить вклад отдельных видов в общий баланс углерода [Lutz et al., 2012]. Живая надземная часть фитомассы — наиболее существенный параметр углеродного цикла, с которым тесно связаны другие физико-химические показатели экосистем [Карелин и др., 1996].

Тундровые сообщества Крайнего Севера, где лимитирующими факторами являются низкая температура, короткий сезон вегетации и недостаток питательных веществ, характеризуются низким уровнем продуктивности. Особенность пространственной структуры растительного покрова тундровой зоны — слабая дифференцированность по вертикали и сложная горизонтальная расчлененность, что является и своеобразным диагностическим признаком тундрового типа растительности. Для него характерна олигодоминантность — четкое доминирование нескольких видов в каждом из ярусов при низком обилии большого числа остальных

[Матвеева, 1998]. С мозаичностью пространственного размещения растений и проективным покрытием связано неравномерное распределение фитомассы по площади, занятой сообществом. Функционирование арктических экосистем осуществляется в условиях, которые при общепланетарной оценке близки к предельным для жизнедеятельности организмов.

Продукционный процесс сообществ архипелага Шпицберген изучен недостаточно, и проведены единичные исследования функциональной активности отдельных видов в типичных по градиенту условиям в уникальных сообществах Арктики.

Таким образом, высшие сосудистые растения флоры Шпицбергена хорошо адаптированы к условиям высоких широт и способны осуществлять полный онтогенетический цикл. Отдельные экотопы — открытые скальные выходы, полярные пустыни на высокогорьях — представляют условия выживания наиболее устойчивых растений на пределе их существования [Svoboda, Henry, 1987]. Распространение по территории Шпицбергена зависит от биологических особенностей видов, географической истории, особенностей экотопа и комплекса факторов среды, к которым они адаптированы. Организм в полярных условиях не стремится максимизировать любые виды продуктивности, а стабилизирует, по крайней мере, на минимуме жизненные функции для длительного выживания видов [Larcher, 1987; Svoboda, 2009], что приводит к различным путям адаптаций, которые включают в основном расширение диапазона оптимальных температур, повышение функциональной активности, повышение холодоустойчивости, замедление развития и увеличение продолжительности жизни, усиление поливариантности [Василювская, 2007] и смену жизненных форм [Billings, 1974; Kögner, Larcher, 1988; Grawford, 2005 и др.]. Однако, как показал анализ, практически во все исследования включено ограниченное число видов, что не позволяет составить более полное представление о функциональной активности и путях адаптаций в целом лишенобиоты, флоры мохообразных и даже наиболее изученной группы сосудистых растений.

Поэтому в настоящую работу были включены все три таксономические группы, но наиболее подробно были исследованы виды сосудистых растений. В отдельные анализы включалось от 15 до 80 % растений флоры Западного Шпицбергена.

Проведенный обзор литературы показал, что растения в условиях Арктики находятся в разном функциональном состоянии. Можно выделить три основные стратегии: 1) растение адаптировано к широкому спектру условий на всех уровнях организации; 2) растение адаптировано к локальному спектру условий и имеет некоторые структурно-функциональные ограничения; 3) растение встречается на единичных локальных

местообитаниях и находится на пределе выживания. Около 60% видов Западного Шпицбергена использует первую стратегию, около 30% — вторую и около 10% видов — третью стратегию. Мы предполагаем, что низкое содержание хлорофиллов является важным показателем высокого уровня адаптации растения.

Цель работы — выявить функциональные пути адаптаций растений и лишайников, произрастающих в различных экотопах Западного Шпицбергена.

Задачи:

1. Выявить роль фотосинтетических пигментов у автотрофных организмов разных таксономических групп в адаптации к условиям Арктики с учетом географического происхождения этих организмов.
2. Оценить роль климатических факторов в функциональной активности цветковых растений в период вегетации.
3. Исследовать некоторые метаболические показатели у цветковых растений в период активной вегетации.
4. Выявить основные стратегии функциональной адаптации растений флоры Западного Шпицбергена, обеспечивающие их выживание в условиях Арктики.



Глава 2. Природно-климатические условия района исследования, методы и объекты исследования

2.1. Природно-климатические условия

Физико-географическое положение. Шпицбэрген (нем. *Spitzbergen*, др.-рус. *Грумант*), также Свáльбард (норв. *Svalbard*), — обширный полярный архипелаг, расположенный в Северном Ледовитом океане, между 76°26' и 80°50' N и 10° и 32° E. Представляет собой самую северную часть Королевства Норвегия с административным центром Лонгйир (Longyearbyen), названным в честь основателя поселения Longyear (*Длинногодов*).

Архипелаг находится на стыке трех морей — Норвежского, Гренландского и Баренцева — и включает свыше 1000 островов общей площадью 62 700 км². Основную часть составляют 5 островов — Западный Шпицбэрген, Эдж, остров Баренца, Северо-Восточная Земля и Земля Принца Карла. От северной точки архипелага, острова Росс, до Северного полюса — 1020 км.

Ледниками покрыто 60 % площади. В прибрежных водах много айсбергов, которые образуются в результате схода ледников (рис. 1).

Рельеф. Район исследования — Западный Шпицбэрген, самый крупный из островов архипелага. Рельеф в районе исследования — окрестности поселков Баренцбург, Пирамида и Колсбей, расположенных на Западном Шпицбэргене, резко расчленен и представлен тремя ярусами. Верхний ярус в районе Баренцбурга представлен низкогорьями в среднем 200–600 м н. у. м., где крутые участки склонов чередуются с пологими и плоскими уступами-террасами на выходах полого залегающих пластов пород [The geological ... , 1986; Савченко, 2008] (рис. 2).

Высота горных вершин в окрестностях поселка Пирамида составляет 800–1000 м. Склоны покрыты тонкоплитчатыми и щебнистыми подвижными и водопроницаемыми осыпями.

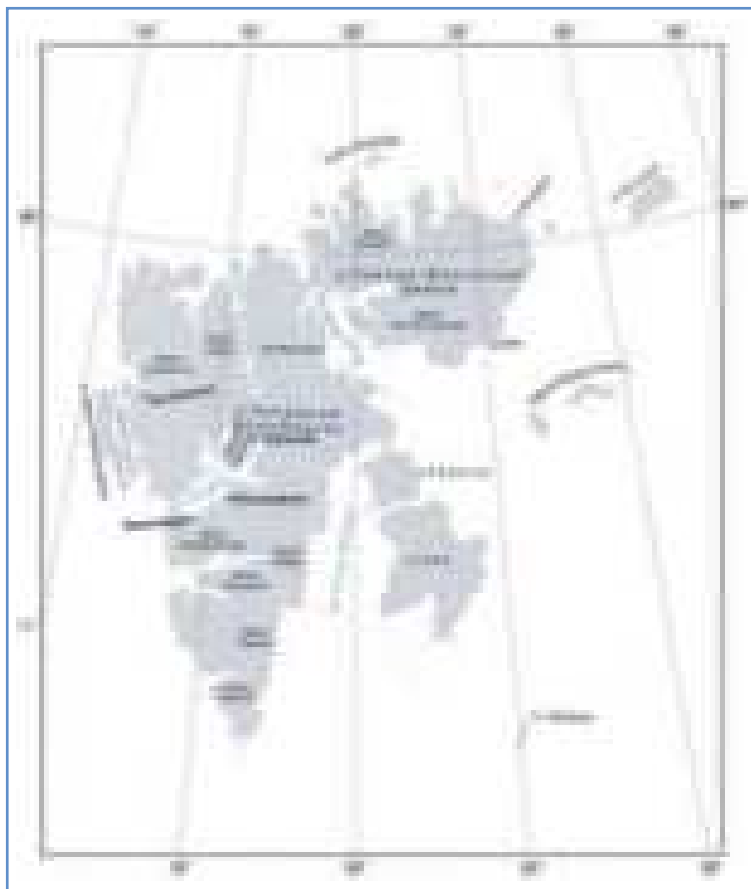


Рис. 1. Карта Шпицбергена (<http://www.gpavet.narod.ru/shpitsb.jpg>)

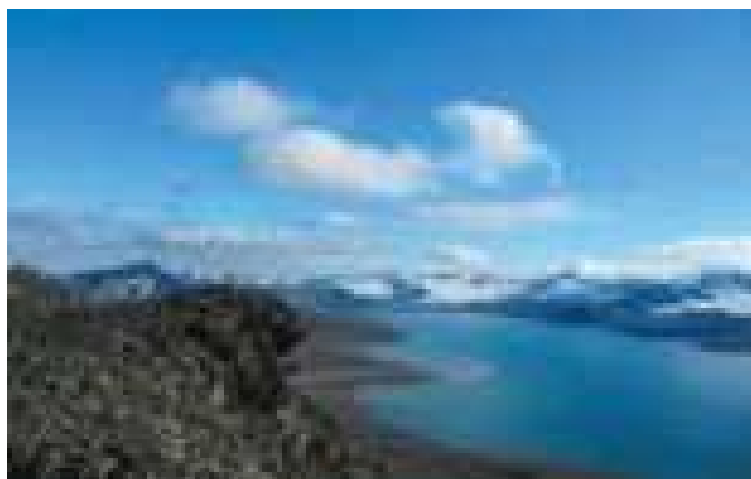


Рис. 2. Долина Грёндален в окрестностях Баренцбурга

В нижней части склонов и на предгорных террасах образованы обширные конусы выноса. Мезозойские отложения в окрестностях Баренцбурга представлены породами меловой системы, в основном аргиллитами; кайнозойские осадки сложены песчаниками, аргиллитами, алевролитами, преимущественно кислого состава.

В районе поселка Пирамида широко распространены породы нижнего карбона, представленные конгломератами, песчаниками и известняками с локальным залеганием каменного угля, также присутствуют девонские песчаники, алевролиты, кварцито-песчаники, аргиллиты [The geological ..., 1986; Королева, 2016]. Средний ярус рельефа образуют предгорные и приморские платообразные полого-выпуклые террасы — «ступени» высотой 50—100 м. Поверхность их покрыта рыхлыми современными аллювиально-делювиальными отложениями: суглинками, супесями, щебнем — и разрезана многочисленными долинами ручьев, иногда с крутыми отвесными склонами; в понижениях рельефа образуются мелкие озера и болота. Нижний ярус рельефа представлен полосой пляжа и морских аллювиальных отложений, приморской террасой, днищами долин и обширными дельтами рек.

Долины рек и ручьев в пределах горной части V-образные, в равнинной и прибрежной части — корытообразные. Реки (Мимерэльва, Грёндальсэльва) в нижнем течении, как правило, не имеют единого русла, пойма прорезана многочисленными протоками и рукавами, в районе впадения рек в морские заливы формируются обширные дельты. Щебень и галька покрывают большую часть дельт, а более тонкодисперсные фракции (ил и мелкозем) осаждаются вблизи русла, береговой линии и на литорали.

Повсеместно распространен криогенный микрорельеф, связанный по происхождению с образованием морозобойных трещин, морозной сортировкой материала, пучением, солифлюкцией, термокарстом и морозным выветриванием. Глубина естественного оттаивания грунтов в летний период от 0.5 до 2.5 м. Вследствие промерзания сезонно-талого слоя напряжения, возникающие в грунтах, вызывают образование бугров пучения высотой 0.2—0.6 м, шириной до 2—3 м и пятен-медальонов до 1 м диаметром, часто вытянутых вдоль направления уклона.

На пологих склонах с близким залеганием поверхности сезонно-талого слоя развиты процессы солифлюкции — сползания переувлажненных грунтов вниз по склону с образованием натечных террас, окаймленных валиком, каменных полос, шлейфов мелкозема. Чрезвычайно широко распространены такие формы криогенного микрорельефа, как каменные полигоны и кольца.

Почвенный покров маломощный. В горных участках преобладают щебнистые почвы, по долинам рек — слаборазвитые аллювиальные,

в понижениях — торфяные болотные. Почвы в окрестностях Баренцбурга бескарбонатные, формирующиеся на породах в основном кислого состава. В окрестностях Пирамиды почвенный покров с повышенным содержанием карбонатов [Переверзев, 2012].

Климат. Климат Шпицбергена отличается от других мест на этих широтах Арктики. Благодаря присутствию в этом районе теплых атлантических вод Гольфстрима океанический арктический климат Шпицбергена характеризуется умеренными температурами летом и зимой. Из-за высокой влажности воздуха даже зимние осадки могут выпадать дождем или туманом. В районе исследований, на Западном Шпицбергене, за 1960–2000 гг. среднегодовая температура воздуха составляла $+5.8$ °С. Средняя температура самого теплого месяца (июля) — $+8.0$ °С. Абсолютный максимум ($+20.3$ °С) зарегистрирован в июле 1999 г. Наиболее холодный месяц — февраль, среднемесячная температура -18 °С. Минимальная температура (-39.8 °С) отмечена в Баренцбурге в марте 1986 г. [Семенов и др., 2002]. По средним многолетним наблюдениям устойчивый переход температуры через 0 °С в сторону положительных значений происходит 5 июня, в сторону отрицательных — 18 сентября.

В среднем за год выпадает 563 мм осадков. Наибольшее их количество приходится на декабрь (62.2 мм) и январь (59.5 мм), среднее минимальное — на май (29.0 мм). Преобладают осадки в виде снега, снежный покров достигает в апреле 104 см. В течение всего года наблюдается высокая относительная влажность воздуха, среднее многолетнее значение — 78%. Летом часто бывают туманы.

На широте Баренцбурга с 19 апреля по 24 августа (127 дней) длится полярный день, с 28 октября по 15 февраля (120 дней) — полярная ночь [Королева и др., 2008]. Средняя продолжительность солнечного сияния составляет 886 часов.

Климатические особенности обуславливают короткий вегетационный период. Даже при отсутствии недостатка света первые весенние растения не цветут до середины июня, и вегетационный период заканчивается в середине августа, т. е. длится 40–70 дней. За этот период растительность успевает развиваться, отцвести и образовать зрелые семена.

Снежное покрытие является важным экологическим фактором для развития растительных сообществ. На Шпицбергене зимой мало снега, уровень его определяется направлением действия ветра. Снег скапливается на дне долин и на берегах рек. Это определяет скорость оттаивания, схода снега и, соответственно, длину вегетационного периода.

Растительность. Существование современной арктической флоры связано с господствующим в этом регионе комплексом физико-географических, в частности климатических, условий. Однако палеоботаническая

история архипелага включает свидетельства о динамике смен различных климатов и флор. Попытка восстановления климатических условий палеогеновой Арктики была сделана А. И. Толмачевым [1944], который пришел к выводу о существовании на Шпицбергене в период процветания арктотретичной флоры в целом умеренного, ограниченно контрастного в отношении термических сезонов года климата со среднегодовой температурой порядка 5—8 °С, годовым количеством осадков 800—1000 мм и сезонным световым режимом (полярная ночь и полярный день), формировавшегося под очевидным влиянием неледовитого в то время арктического водного пространства. Однако более теплые периоды сменялись более холодными.

Архипелаг Шпицберген был полностью покрыт льдом во время последнего, вислинского, оледенения, которое закончилось только 10 тысяч лет назад. В составе арктической флоры отсутствуют виды растений, которые могли бы рассматриваться как остатки или малообразованные производные арктотретичного флористического комплекса. По мнению ученых, арктическая флора — сравнительно молодое образование, которое относится к грани *плиоцен/плейстоцен* и раннему плейстоцену, что подтверждается палеонтологическими данными [Толмачев, Юрцев, 1970].

Современная флора архипелага Шпицберген очень разнообразна для северных широт во многом благодаря влиянию мощных теплых северо-атлантических течений. На Шпицбергене выделяют три природные зоны: средне-арктическая в районе центральных фьордов, северо-арктическая тундровая на большей части свободной ото льда территории, полярно-пустынная на самых северных и восточных окраинах архипелага.

Поселки Баренцбург и Пирамида расположены в средне-арктической зоне, или зоне С, по биоклиматическому делению циркумполярной Арктики [Королева, 2016]. В горах выделяется вертикальная поясность.

В районе Баренцбурга природная среда испытывает значительное и длительное антропогенное воздействие, в основном в результате добычи угля, строительства и эксплуатации дорог и других линейных сооружений, развития подсобного животноводства.

На исследуемых территориях встречены следующие группы типов растительных сообществ [Королева, 2016]:

I. Арктические тундры с сомкнутым растительным покровом, которые занимают нижние части горных склонов, предгорные, речные и приморские террасы.

II. Несомкнутые растительные группировки на каменистых и щебнистых местообитаниях и на аллювиальных наносах. Группировки с сомкнутым растительным покровом (сосудистых менее 5%) преобладают на обнаженном субстрате (камни, щебень, мелкозем), расположены

Из истории Баренцбурга

В Баренцбурге живут и трудятся российские ученые: геофизики, геологи, археологи, биологи, гляциологи, географы. Постоянно работают метеорологическая станция Росгидромета и станция регистрации космических лучей (самая северная в мире). Длительная изоляция Баренцбурга как от норвежской части острова, так и от континентальной России привела к тому, что в Баренцбурге сохранилась практически нетронутой атмосфера социалистического реализма. В 1931 г. по постановлению Совета народных комиссаров СССР был организован «Арктикуголь», который добывает уголь и сегодня. Первым руководителем треста «Арктикуголь» был Михаил Плисецкий, отец всемирно известной балерины Майи Плисецкой. В этом северном городке будущая великая балерина делала свои первые па. И хотя норвежцы (викинги) считают эту землю своей, с этим спорит древнерусская история. Задолго до открытия в 1596 г. В. Баренцем этих земель, гор и фьордов сюда ходили на своих судах — кочах — архангелогородцы. Память о наших предках-поморах сохраняют более 150 памятников русской истории: жилищные постройки, погребения, приметные кресты, скопления остатков судового дерева, уникальные авторские предметы быта и духовной культуры, самые старые из которых датируются XV—XVI вв.



Майя Плисецкая — знаменитая русская балерина, жила в детстве в Баренцбурге.



М. Э. Плисецкий, генеральный консул и начальник угольных рудников треста «Арктикуголь» в 1932—1936 гг.

главным образом на горных склонах, выше, чем тундры с сомкнутым растительным покровом, или на вершинах моренных холмов, а также в долинах рек.

III. Приморские марши и пляжи, повсеместно распространенные на морских побережьях Шпицбергена, в устьях больших рек, защищенных от сильных прибоев морских заливов.

IV. Растительные сообщества в заболоченных местообитаниях, на речном аллювии в долине Грёндален, широко распространенные в арктических тундрах.

V. Антропогенные и зоогенные луговины. Сообщества встречаются на территориях около птичьих базаров и ферм в арктических поселках; на влажных скальных полках; на искусственных газонах в поселках. Имеющиеся на луговинах в поселке Пирамида заносные космополитные виды лишь вегетируют, не распространяются даже по территории поселка и не представляют опасности как инвазионные виды.

Растительный покров нарушенных местообитаний представлен рассеянными куртинами и дерновинами трав, подушечками рудеральных видов апокарпных мхов и корочками лишайников и водорослей. Покрытие и число видов отличаются в разных типах сообществ, но в целом состав и структура растительных группировок довольно сходны. Флористическое подобие с разреженными группировками на горных склонах и осыпях достаточно велико, но в антропогенных типах доля трав больше. Дальнейший ход сукцессии ведет к развитию здесь сомкнутых антропогенных луговин. Экологические условия, топографические вариации способствуют появлению промежуточных типов и временных форм, в частности в арктическом регионе, которые ведут к заметным изменениям в растительности [Королева, 2016].

2.2. Методы и объекты исследования

Методы исследования

Отбор проб. Отборы проб лишайников, мохообразных, сосудистых растений были выполнены в арктических тундрах, которые занимают нижние части горных склонов, предгорные, речные и приморские террасы в окрестностях поселков Баренцбург и Пирамида, бухт Колсбей и Петуны (рис. 3–8).



Рис. 3. У подножия горы Улаф

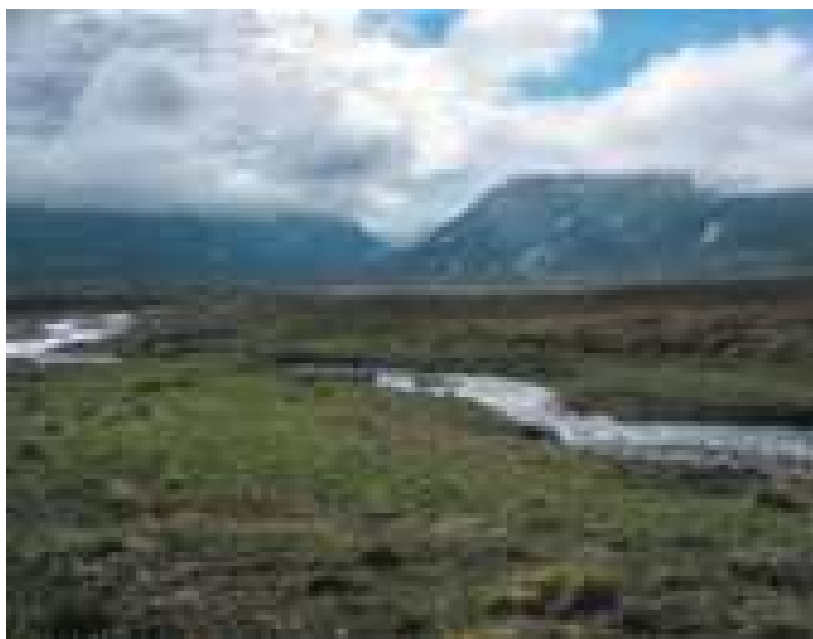


Рис. 4. Сообщества в районе пос. Колсбей



Рис. 5. Мыс Норвежка

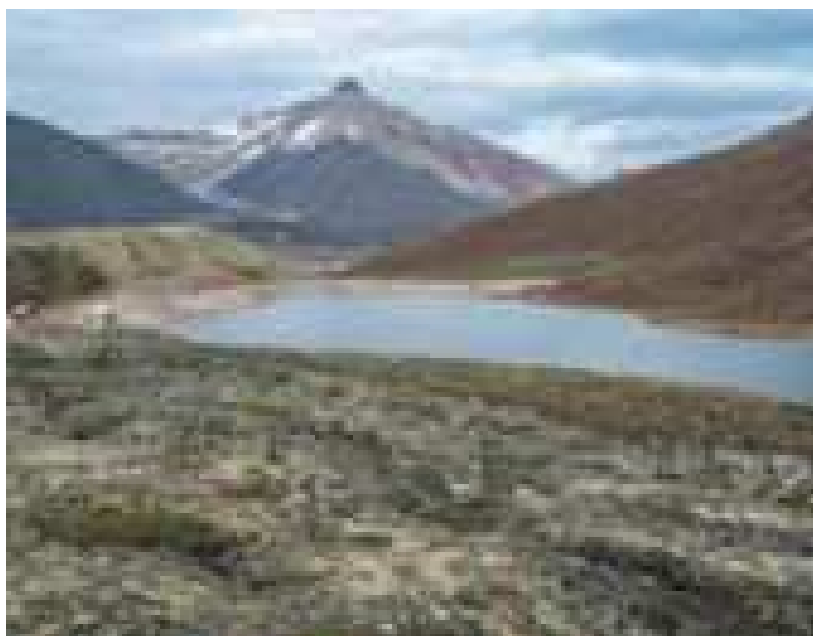


Рис. 6. Окрестности пос. Пирамида у Голубого озера



Рис. 7. За пробами на Колсбей



Рис. 8. Средство доставки в маршруты

Пробы листьев цветковых растений в фазе цветения и ассимилирующих органов хвощей, плаунов, мхов отбирали с 5–10 растений (или куртин), у лишайников — с 10 талломов в 3–4-кратной биологической повторности в различных местообитаниях.

Содержание пигментов пластид. Пробы листьев растений, мхов и талломы лишайников фиксировали в 96%-м этиловом спирте. Суммарное содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом (спектрофотометр UV-1800, Shimadzu, Япония) в спиртовой вытяжке по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов (*a* и *b*) и каротиноидов. Долю Хл *b* в ССК рассчитывали, приняв, что практически весь Хл *b* находится в ССК и соотношение Хл *a* / *b* в нем равно 1 : 2 [Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Maslova, Poroва, 1993]. Для лишайников рассчитывали содержание пигментов на единицу массы таллома (рис. 9).



Рис. 9. Полевая лаборатория

Содержание азота. Пробы листьев растений, мхов, талломы лишайников высушивали в термостате при 60 °С. Содержание общего азота определяли методом Кьельдаля [Аринушкина, 1970].

Содержание флавоноидов. Пробы листьев растений, мхов и талломы лишайников высушивали в термостате при 60 °С. Содержание суммы флавоноидов определяли спектрофотометрическим методом (при 410 нм) в пересчете на рутин и абсолютно сухую массу (%) [Зайчикова и др., 1983].

Состав липидов. Для исследования фракционного и жирнокислотного состава липидов растительный материал фиксировали в термостате при температуре 110 °С в течение 30 минут. Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1 и фракционировали методом колоночной хроматографии на НЛ, ГЛ и ФЛ. Определение жирнокислотного состава липидных фракций проводили хроматографическим методом на газожидкостном хроматографе («Хроматэк-Кристалл-5000.1», Россия). Идентификацию ЖК проводили по стандартным образцам (Supelko, 37 компонентов). Определение количественного содержания ЖК проводили методом внутреннего стандарта (в качестве стандарта — маргариновая кислота) и выражали в миллиграммах на грамм сухой массы (мг/г сух. массы) [Шуляковская и др., 2014].

Коэффициент ненасыщенности ЖК (К) рассчитывали по формуле:

$$K = \frac{\sum \text{ненасыщенных ЖК}}{\sum \text{насыщенных ЖК}}$$

Активность ацил-липидных $\Delta 9$, $\Delta 12$ и ω^3 десатураз определялась как стероил- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитанные на основании содержания компонентов С18, как описано в работе [Алаудинова, Миронов, 2009].

Антиоксидантная активность. Растительный материал растирали с жидким азотом и гомогенизировали и экстрагировали (центрифуга Sigma 2-16ПК, Германия). Активность каталазы в супернатанте определяли на спектрофотометре («СФ-2000», Россия) по методике [Никерова и др., 2016]. Для определения активности пероксидазы в листьях в качестве донора водорода использовали гваякол, в качестве субстрата — перекись водорода. Активность фермента определяли спектрофотометрически (спектрофотометр «СФ-2000», Россия) по методике [Галибина и др., 2016]. Содержание белка было определено по методу Бредфорда.

Биологическая продуктивность. Запас надземной фитомассы сообществ определяли методом учетных площадок (25 × 25 см) в 3-кратной повторности [Александрова, 1958]. На каждой учетной площадке определяли видовой состав, отделяли живые части растений от отмерших, у кустарничков — побеги текущего года от побегов прошлых лет. Побеги разделяли на листья и стебли. Расчеты производили в г/м² абсолютно сухого органического вещества. Запасы подземных органов не определяли.

Определение радиоуглеродного возраста. Для определения радиоуглеродного возраста почв, формирующихся под подушками, было отобрано 5 образцов. Образцы взяли из нижней части органо-аккумулятивного горизонта. Радиоуглеродное датирование было проведено в лаборатории Института географии РАН. Для датирования выделяли гуминовые кислоты по принятой в лаборатории методике [Чичагова, 1985; Чичагова, 2008].

Определение ионогенных групп клеточной стенки. Пробы листьев растений высушивали при 60 °С. Для определения состава и количества ионогенных групп в клеточных стенках листа использовали метод потенциометрического титрования, количество групп оценивали по сорбционной емкости (S , мкмоль/г сух. массы клеточной стенки), весовой коэффициент набухания ($K_{\text{наб}}$) клеточной стенки определяли гравиметрическим методом [Галибина, Терехова, 2008], расчет константы ионизации — по [Мейчик, 2007; Славинская, Хохлов, 2004].

Показатели флуоресценции хлорофилла. Использовали флуориметр с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Измерения проводили на активно растущих листьях растений в фазе цветения (3–5-й лист). После темновой адаптации определяли начальный (F_0), максимальный (F_m) и потенциальный фотохимический квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m), эффективный квантовый выход ФС II, относительную ETR, коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения [Гольцев и др., 2014] в 3-кратной повторности. Обработку результатов флуориметра JUNIOR-PAM осуществляли на компьютере с помощью полнофункционального программного обеспечения WinControl.

Геоботанический метод. В экотопах закладывались трансекты по градиенту условий. Для птичьего базара трансекта начиналась вверху склона и заканчивалась у его основания, на приливно-отливной зоне — от уреза воды до выхода на плакорную поверхность. Пробные площадки (ПП) размером 1 × 1 м в 2 повторностях закладывались по градиенту условий через каждые 10–30 м по трансекте в зависимости от смены растительных сообществ. На каждой ПП были отмечены доминирующие виды растений и определено проективное покрытие (%). При работе на растительных сообществах птичьего базара параллельно на склоне вне действия птиц на сходных высотах брали пробы контрольных растений.

Статистический анализ. Статистическая обработка данных проведена в среде Microsoft Excel, пакетах программ Microsoft Excel 7 и Statistica for Windows. На диаграммах приведены средние значения и их стандартные ошибки ($n \geq 3$). Для оценки достоверности различий использовали t -критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Для обработки данных было использовано оборудование лаборатории физиологии растений ПАБСИ, кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ, ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН, экспериментальной лаборатории научного стационара РАН в пос. Баренцбург, лаборатории радиоуглеродных методов Института географии РАН.

Объекты исследования

В настоящее время на архипелаге обнаружено более 757 видов лишайников, 310 видов мхов, 270 видов синезеленых водорослей и 108 видов печеночников [Белкина и др., 2015]. В естественной флоре Шпицбергена обнаружено 164 вида высших сосудистых растений [Rønning, 1996].

В полевые сезоны 2007–2015 годов на Западном Шпицбергене нами было исследовано 22 вида лишайников из 8 семейств (табл. 1), 28 видов мхов из 18 семейств (табл. 2), 98 видов сосудистых растений из 20 семейств (табл. 3). Исследованные виды сосудистых растений составляют около 60 % всей флоры Шпицбергена, или 80 % флоры зоны внутренних фьордов Западного Шпицбергена.

Таблица 1. Список видов лишайников, исследованных на Западном Шпицбергене

Семейства	Виды*
<i>Sphaerophoraceae</i>	<i>Sphaerophorus fragilis</i> (L.) Pers.
<i>Icmadophilaceae</i>	<i>Thamnia vermicularis</i> (Sw.) Schaer.
<i>Lobariaceae</i>	<i>Lobaria linita</i> (Ach.) Rabenh.
	<i>Solorina crocea</i> (L.) Ach.
	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.
<i>Peltigeraceae</i>	<i>P. aphthosa</i> (L.) Willd.
	<i>P. malacea</i> (Ach.) Funck
	<i>P. rufescens</i> (Weiss) Humb.
	<i>P. leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.
	<i>C. arbuscula</i> (Wallr.) Flot. s. l.
<i>Cladoniaceae</i>	<i>C. macroceras</i> (Delise) Hav.
	<i>C. gracilis</i> (L.) Willd. subsp. <i>elongata</i> (Wulfen) Vain.
	<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.
	<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.
	<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Kärnefelt & A. Thell
<i>Parmeliaceae</i>	<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.
	<i>Melanelia hepatizon</i> (Ach.) A. Thell
	<i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Kärnefelt & A. Thell
	<i>Cetraria ericetorum</i> Opiz
<i>Stereocaulaceae</i>	<i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer
	<i>Rusavskia soredata</i> (Vain.) S. Y. Kondr. & Kärnefelt
<i>Teloschistaceae</i>	<i>R. elegans</i> (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt

* Латинские названия видов лишайников даны по [Nordin et al., 2011].

Таблица 2. Список видов мхов, исследованных на Западном Шпицбергене

Семейства	Виды*
<i>Sphagnaceae</i>	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome
<i>Andreaeaceae</i>	<i>Andreaea rupestris</i> Hedw.
<i>Polytrichaceae</i>	<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.
	<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.
	<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.
	<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.
<i>Timmia</i>	<i>Timmia austriaca</i> Hedw.
<i>Grimmiaceae</i>	<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.
<i>Dicranaceae</i>	<i>Dicranum spadiceum</i> J. E. Zetterst.
	<i>D. angustum</i> Lindb.
<i>Rhabdoweisiaceae</i>	<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.
	<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra
<i>Ditrichaceae</i>	<i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Hampe
<i>Meesiaceae</i>	<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.
<i>Bryaceae</i>	<i>Bryum cryophilum</i> Mertensson
<i>Mielichhoferiaceae</i>	<i>Pohlia drummondii</i> (Müll. Hal.) A. L. Andrews
	<i>P. wahlenbergii</i> (F. Weber & D. Mohr) A. L. Andrews
<i>Mniaceae</i>	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T. J. Kop.
<i>Bartramiaceae</i>	<i>Conostomum tetragonum</i> (Hedw.) Lindb.
<i>Aulacomniaceae</i>	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.
	<i>A. turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.
<i>Hylocomiaceae</i>	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.
<i>Calliergonaceae</i>	<i>Warnstorfia sarmentosa</i> (Wahlenb.) Hedenäs
	<i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske
<i>Scorpidiaceae</i>	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske
<i>Amblystegiaceae</i>	<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C. E. O. Jensen
	<i>Ochyraea cochlearifolia</i> (Venturi) Ignatov & Ignatova
	<i>Toментупnum nitens</i> (Hedw.) Loeske

* Латинские названия видов мхов даны по [Ignatov et al., 2006].

Таблица 3. Характеристика сосудистых растений, исследованных на Западном Шпицбергене

Таксоны	Группы растений*			Жизненные формы
	Географическая характеристика		Экологическая характеристика	
	Долготные элементы	Широтные элементы	Увлажнение	
1	2	3	4	5
<i>Equisetaceae</i>				
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich.	Ц	ГА-М	меГИ	Тдж
<i>E. scirpoides</i> Michx.	Цб	АБ	МЕ	Тдж
<i>E. arvense</i> L.	Ц	ГА	МЕ	Тдж
<i>Hyperziaceae</i>				
<i>Hyperzia arctica</i> (Grossh.) A. & D. Løve	Ц	пА	МЕ	Тк
<i>Poaceae</i>				
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	Ц	пА	ЭВ	Тпд
<i>Deschampsia alpina</i> (L.) Roem. et Schult.	вА-Евр	пА	МЕ	Тпд
<i>D. borealis</i> (Trautv.) Rosh.	С-А	пА	МЕ	Тпд
<i>Alopecurus borealis</i> (Trin.) Jurtz.	пЦ	пА	ЭВ	Тдж
<i>Festuca cryophila</i> V. Krecz & Bobr.	Ц	ГА-М	МЕ	Тдж
<i>Poa alpigena</i> (Fr.) Lindm.	Ц	пА	МЕ	Тдж
<i>P. alpina</i> L. var. <i>vivipara</i>	пЦ	АЛ	гиМЕ	Трд
<i>P. arctica</i> R. Br. var. <i>vivipara</i>	Ц	пА	МЕ	Тдж
<i>P. hartzii</i> Gand.	Ч-А-Евр	А	гиМЕ	Тпд
<i>Dupontia psilosantha</i> (Rupr.) Griseb.	Ц	А	ГИГ	Тдж
<i>D. pelligera</i> (Rupr.) A.	Ц	А	ГИГ	Тдж
<i>Phippisia concinna</i> (Th. Fr.) Lindeb.	Еаз	А	меГИ	Тпд
<i>Puccinellia capillaris</i> (Liljeb.) Jansen	Евр	АБ	МЕ	Трд
<i>P. phryganodes</i> (Trin.) Scribn. & Merr.	Ц	А	ГИГ	Тнпл-рд
<i>Cyperaceae</i>				
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	Ц	АЛ	ГИГ	Тдж
<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schwein.	вА-Евр	пА	МЕ	Трд
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr.	Ц	АЛ	гиМЕ	Тпд

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5
<i>C. misandra</i> R. Br.	Ц	МА	меГИ	Тпд
<i>C. nardina</i> Fries	Ч-А-Евр	А	меКС	Тпд
<i>C. parallela</i> (Laest.) Sommerf.	пЕвр	пА	ГИГ	Трд
<i>C. subspathacea</i> Wormsk	Ц	пА	ГИГ	Тдж
<i>C. ursina</i> Dew.	Ц	А	ГИГ	Тпд
<i>Juncaceae</i>				
<i>Juncus biglumis</i> L.	Ц	АЛ	меГИ	Трд
<i>Luzula arctica</i> Blytt.	Ц	А	—	Трд
<i>L. arcuata</i> Swartz.	Евр	ГА	МЕ	Трд
<i>L. confusa</i> Lindb.	Ц	АЛ	меКС	Трд
<i>L. wahlenbergii</i> Rupr.	Ц	пА	меГИ	Трд
<i>Salicaceae</i>				
<i>Salix polaris</i> Walenb.	Еаз-ЗА	МА	гиМЕ	КСпр
<i>S. reticulata</i> L.	Ц	АЛ	ЭВ	КСпр
<i>Betulaceae</i>				
<i>Betula nana</i> L.	Евр-зС	АБ	ЭВ	Кг
<i>Polygonaceae</i>				
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	Ц	АЛ	гиМЕ	Тдж-ст
<i>Koenigia islandica</i> L.	Ц	АЛ	меГИ	Од
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	Ц	АЛ	ЭВ	Тк
<i>Caryophyllaceae</i>				
<i>Stellaria crassipes</i> Hult.	Ц	пА	ГИГ	Тдж-ст
<i>S. humifusa</i> Rottb.	Ц	пА	ГИГ	Тдж-ст
<i>Cerastium alpinum</i> L.	вА-Евр	АЛ	МЕ	Тст
<i>C. arcticum</i> Lge.	вА-Евр	А	МЕ	Тст
<i>C. regelii</i> Ostenf.	Ц	А	МЕ	Тст. пр (пд)
<i>Sagina cespitosa</i> (J. Vahl.) Lange	Ц	А	гиМЕ	Тст
<i>S. nivalis</i> (Lindb.) Fr.	Ц	пА	гиМЕ	Тст
<i>Minuartia biflora</i> (L.) Schinz et Thell.	Ц	АЛ	гиМЕ	Тст
<i>M. rubella</i> (Wahlenb.) Hiern	Ц	МА	меКС	Тст.пд
<i>M. stricta</i> (Sw.) Hiern.	пЦ	ГА-М	меГИ	Тст
<i>Honckenya peploides</i> (L.) Ehrh.	Ц	А	МЕ	Тдж

1	2	3	4	5
<i>Arenaria pseudofrigida</i> (Ostf. & Dahl) Juz.	П-Евр	пА	МЕ	Тст. пд
<i>Silene acaulis</i> L.	Ч-А-Евр	АЛ	ЭВ	Тст. пд
<i>S. furcata</i> Rafin.	Ц	А	кСМЕ	Тст
<i>S. uralensis</i> (Rupr.) Bocq.	Ц	АЛ	меГИ	Тст
<i>Ranunculaceae</i>				
<i>Ranunculus hyperboreus</i> Rottb.	Ц	А	ГИГ-ГД	Тнпл
<i>R. pygmaeus</i> Wahlenb.	Ц	пА	гиМЕ	Ткис
<i>R. spetsbergensis</i> (Nath.) Hadac.	Ц	А	ГД	Тнпл
<i>R. sulphureus</i> Soland.	Ц	А	гиМЕ	Ткис
<i>Papaveraceae</i>				
<i>Papaver dahlianum</i> Nordh.	Ц	А	МЕ	Тст. пд
<i>Brassicaceae</i>				
<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.	Ц	АЛ	МЕ	Тст
<i>Braya purpurascens</i> (R. Br.) Bunge	пЦ	А	меГИ	Тст
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.	Ц	АЛ	ЭВ	Тст
<i>C. nymanii</i> Gand.	Ц	АЛ	ГИГ	Тк
<i>Draba alpina</i> L.	Ц	АЛ	кСМЕ	Тст.пд
<i>D. corymbosa</i> R. Br.	пЦ	А	кСМЕ	Тст
<i>D. daurica</i> Dc.	Ц	ГА-М	кСМЕ	Тст
<i>D. lactea</i> Adams	Ц	пА	МЕ	Тст
<i>D. norvegica</i> Gunn.	вА-Евр	пА	кСМЕ	Тст
<i>Cochlearia groenlandica</i> L.	Ц	А	МЕ	Дв
<i>Saxifragaceae</i>				
<i>Saxifraga aizoides</i> L.	вА-Евр	АЛ	меГИ	Тст. пр
<i>S. cernua</i> L.	Ц	АЛ	ЭВ	Тстл
<i>S. cespitosa</i> L.	Ц	АЛ	ЭВ	Тст
<i>S. foliolosa</i> R. Br.	Ц	АЛ	меГИ	Тк
<i>S. hieracifolia</i> Waldst. & Kit.	Ц	АЛ	меГИ	Тк
<i>S. hirculus</i> L.	Цб	АБ	ГИГ	Тк
<i>S. hyperborea</i> R. Br.	Ц	АЛ	меГИ	Тк
<i>S. nivalis</i> L.	Ц	АЛ	кСМЕ	Тк
<i>S. oppositifolia</i> L.	пЦ	АЛ	ЭВ	Тст. пр

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
<i>S. platysepala</i> (Trautv.) Tolm.	Ц	А	ксМЕ	Тстл
<i>S. rivularis</i> L.	ВА-Евр	МА	гиМЕ	Тк
<i>S. svalbardensis</i> D. O. Ovstedal.	Ц	АЛ		
<i>S. tenuis</i> (Wahlenb.) H. Sm.	Ц	АЛ	гиМЕ	Тк
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i> (N. Lund) Th. Fr.	пЦ	пА	меГИ	Тстл
Rosaceae				
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	Ц	АБ	меГИ	Т-КС
<i>Potentilla hyperctica</i> Malte	Ц	пА	МЕ	Тст
<i>P. pulchella</i> R. Br.	пЦ	А	МЕ	Тст
<i>Dryas octopetala</i> L.	ВА-Евр-зС	пА	МЕ	КСпр
Empetraceae				
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	ВА-Евр-зС	ГА-М	МЕ	КСг
Ericaceae				
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D.	пЦ	МА	МЕ	КСг
<i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov.	ВА-Евр-зС	пА	МЕ	КСпр
<i>Vaccinium gaultherioides</i> Bigl.	Ц	ГА-М	МЕ	КС
Polemoniaceae				
<i>Polemonium boreale</i> Adams	пЦ	МА	ксМЕ	Тк
Boraginaceae				
<i>Mertensia maritima</i> (L.) S. F. Gray	АО	АБ	МЕ	Тст
Scrophulariaceae				
<i>Euphrasia frigida</i> Pugsl.	ВА-Евр-зС	пА	МЕ	Од
<i>Pedicularis dasyantha</i> (Traut.) Hadac.	Евр-С	А	МЕ	Тст
<i>P. hirsuta</i> L.	ВА-Еаз	пА	меГИ	Тст
Asteraceae				
<i>Erigeron humilis</i> J. Grah.	Ч-А-Евр	МА	гиМЕ	Тк
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries	Еаз-ЗА	АБ	ЭВ	Тдж
<i>Arnica angustifolia</i> J. Vahl.	Ч-ЗА	пА	МЕ	Тк
<i>Taraxacum arcticum</i> (Trautv.) Dahlst.	ВА-Еаз	пА	гиМЕ	Тст

* Латинские названия видов, трактовка групп и элементов даны по Rønning O. I. [1996] и Секретаревой Н. А. [2004].

Типы широтных ареалов видов [Секретарева, 2004]:

Арктическая фракция:

А — арктические,

пА — преимущественно арктические,

МА — метаарктические,

АЛ — арктоальпийские.

Гипоарктическая фракция:

ГА — гипоарктические,

ГА-М — гипоарктомонтанные.

Бореальная фракция:

АБ — арктобореальные.

Типы долготных ареалов:

1. Группа с циркумареалами:

Ц — циркумполярные,

пЦ — почти циркумполярные,

Цб — циркумбореальные.

2. Группа с амфиокеаническими ареалами:

АО — собственно океанические;

амфитлантические:

вА-Евр — восточноамериканско-европейские,

вА-Евр-зС — то же, но проникающие в западную часть Сибири;

амфиберингийские и амфипацифические:

Ч-ЗА — чукотско-западноамериканские.

3. Группа с преимущественно американскими ареалами:

Ч-А-Евр — чукотско-американско-европейские.

4. Группа с евразийскими ареалами:

Еаз — собственно евразийские, распространенные по всей Евразии;

Еаз-ЗА — евразийско-западноамериканские;

вА-Еаз — восточноамериканско-евразийские;

Евр-С — евросибирские.

5. Группа с европейскими ареалами:

Евр — европейские;

пЕвр — преимущественно европейские;

Евр-зС — европейско-западносибирские.

Экологические группы по увлажнению:

КС — ксерофиты;

меКС — мезоксерофиты;

ксМЕ — ксеромезофиты;

МЕ — мезофиты;

гиМЕ — гигромезофиты;
 меГИ — мезогигрофиты;
 ГИГ — гигрофиты (наземные растения сырых мест);
 ГД — гидрофиты (прибрежноводные);
 ГДТ — гидатофиты (полностью в воде);
 ЭВ — эвритопные, встречаются везде.

Жизненные формы:

Кустарники:

Кг — гемипростратные;
 Кпр — простратные.

Кустарнички:

КС — прямостоячие;
 КСг — гемипростратные;
 КСпр — простратные;
 КСпд — подушковидные.

Полукустарнички:

Т-КС — прямостоячие.

Поликарпические травы:

Тст — стержнекорневые;
 Тст. пд — то же подушковидные;
 Тст. Ср — то же простратные;
 Тдк-ст — длиннокорневищно-стержнекорневые;
 Тдк — длиннокорневищные;
 Тнпл — наземноползучие;
 Тстл — столонообразующие;
 Тк — короткокорневищные;
 Ткис — кистекокорневые;
 Трд — рыхлодерновинные с короткоползучим корневищем;
 Тпд — плотнодерновинные;
 Тпд-к — плотнодерновинные, образующие кочки.

Моно- и олигокарпические травы:

Од — однолетники;
 Дв — двулетники.



Глава 3. Характеристика пигментного аппарата растений и лишайников Западного Шпицбергена

3.1. Содержание фотосинтетических пигментов у автотрофных организмов разных таксономических групп Западного Шпицбергена

Растительный мир и лишенобиота высоких широт представляют большой интерес в связи с резкой выраженностью экстремальности условий и более значимой зависимостью жизнедеятельности организмов от климатических факторов. Адаптация растений к условиям Арктики затрагивает прежде всего активность ФСА. Количественные данные о содержании фотосинтетических пигментов могут рассматриваться как компонент эколого-физиологической характеристики, позволяющей, вместе с другими параметрами функциональной активности, выявить особенности адаптации вида, обеспечивающие успешное существование растений и лишайников в экстремальных условиях среды.

Отдел Lichophyta (Ascomycota) — Лишайники. У лишайников фотосинтетический компонент как одна из симбиотических составляющих включает слой водорослей, весовая доля которых весьма невелика (5–10%), поэтому характерно низкое содержание как хлорофиллов, так и каротиноидов при расчете на единицу массы всего таллома [Маслов, Павлова, 2005]. Диапазон суммарного содержания хлорофиллов исследованных видов лишайников составляет 0.17–6.28 мг/г сух. массы, каротиноидов — 0.04–4.14 мг/г сух. массы. Отношение Хл *a/b* соответствует 1.8 : 6.2; значения соотношения Хл/Кар у исследованной группы видов входит в диапазон 1.0–4.2 (табл. 4). Минимальные значения содержания пигментов (сумма хлорофиллов — 0.17, каротиноидов — 0.04 мг/г сух. массы) отмечены у *Sphaerophorus fragilis* и *Cetraria islandica* (сумма хлорофиллов — 0.17, каротиноидов — 0.06 мг/г сух. массы); наибольшие величины содержания пигментов получены у *Rusavskia elegans* (сумма хлорофиллов — 6.28, каротиноидов — 4.14 мг/г сух. массы) (рис. 10–12).

Таблица 4. Содержание фотосинтетических пигментов у лишайников Западного Шпицбергена

Виды	Хл (a + b), мг/г сух. массы	Кар, мг/г сух. массы	Хл / Кар
<i>Sphaerophoraceae</i>			
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	0.17	0.04	4.2
<i>Isomadophilaceae</i>			
<i>Thamnolia vermicularis</i>	0.19	0.09	2.1
<i>Lobariaceae</i>			
<i>Lobaria linita</i>	0.27	0.10	2.7
<i>Peltigeraceae</i>			
<i>Solorina crocea</i>	0.36	0.61	0.6
<i>Peltigera canina</i>	0.30	0.09	3.3
<i>P. aphthosa</i>	0.41	0.14	2.9
<i>P. malacea</i>	0.46	0.19	2.4
<i>P. rufescens</i>	0.45	0.19	2.4
<i>P. leucophlebia</i>	0.78	0.25	3.1
<i>Cladoniaceae</i>			
<i>Cladonia arbuscula</i>	0.22	0.06	3.7
<i>C. macroceras</i>	0.34	0.08	4.2
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>elongate</i>	0.54	0.14	3.8
<i>Parmeliaceae</i>			
<i>Alectoria nigricans</i>	0.23	0.08	2.9
<i>Cetraria islandica</i>	0.17	0.06	2.8
<i>Flavocetraria nivalis</i>	0.20	0.07	2.9
<i>Pseudophebe minuscula</i>	0.21	0.10	2.1
<i>Melanelia hepatizon</i>	0.20	0.06	3.3
<i>Cetrariella delisei</i>	0.43	0.21	2.0
<i>Cetraria ericetorum</i>	0.40	0.15	2.7
<i>Stereocaulaceae</i>			
<i>Stereocaulon alpinum</i>	0.48	0.14	3.4
<i>Teloschistaceae</i>			
<i>Rusavskia soredata</i>	0.25	0.24	1.0
<i>R. elegans</i>	6.28	4.14	1.5



Puc. 10. Peltigera rufescens



Puc. 11. Rusaovskia elegans



Рис. 12. *Stereocaulon alpinum*

Высокие значения содержания хлорофиллов получены у видов сем. *Peltigeraceae*, особенностью которых является ассоциация с синезелеными водорослями, поэтому они способны к фиксации атмосферного азота. Так, *Peltigera aphthosa*, широкораспространенный вид, отличается крупным слоевищем с расположенными на поверхности цефалодиями и отсутствием нижнего корового слоя.

В качестве фотобионта у него выступают два вида водорослей: в слоевище — зеленые водоросли, а в цефалодиях — цианопрокариоты, основная функция которых — фиксация азота [Lange et al., 1999]. Виды рода *Peltigera* являются бореальными, более южными по происхождению, по сравнению с остальными изученными арктоальпийскими видами. Представители сем. *Stereocaulaceae* широко распространены по земному шару, но наибольшую роль играют в сложении тундровых фитоценозов. Особую значимость представители этого рода имеют благодаря наличию синезеленых водорослей.

Наибольшее содержание пигментов отмечено у листоватого эпилитного лишайника *Rusavskia elegans*, слоевище которого с обеих сторон покрыто коровым слоем, что может свидетельствовать о лучшей защите ассимилирующей системы. Этот вид имеет ярко-оранжевую окраску, которая обеспечивается специальным веществом — париетином, обладающим способностью поглощать, наряду с УФ, и фотосинтетическую радиацию [Hill, Woolhouse, 1996]. Часть исследованных нами

лишайников, особенно в горах, имеют темную окраску. К ним относятся *Cetrariella delisei*, *Cetraria ericetorum* — лишайники с кустистым слоевищем и хорошо развитым только верхним коровым слоем. Изменение окраски таллома свидетельствует о фотозащите от избытка УФ [Lange et al., 1999] и ФАР, которую осуществляют группы вторичных метаболитов [Nybakken, 2003]. Содержание каротиноидов у лишайников меньше, чем хлорофиллов, за исключением таких видов, как *Solorina crocea*, *Rusavskia sorediata* с характерной ярко-оранжевой окраской. В целом на примере небольшой исследованной группы лишайников Западного Шпицбергена можно сказать о низком содержании фотосинтетических пигментов, большой гетерогенности в соотношении Хл / Кар, что совпадает и с данными литературы [Тарасова и др., 2012]. Отчасти это обусловлено расчетом пигментов пластид на массу таллома, а не на единицу фотосинтезирующего компонента, что затрудняет сопоставление с данными по другим группам организмов.

Отдел Bryophyta — Моховидные. Исследованные виды мхов различны по экологической приуроченности и фитоценотической роли в сообществах арктических тундр. Некоторые виды могут быть доминантами и содоминантами в растительном покрове, а также имеют высокую встречаемость в разных растительных сообществах Западного Шпицбергена. Для анализа полученные данные расположены по убыванию содержания хлорофиллов и разделены на 4 группы (табл. 5). Такое деление условно, однако позволяет провести некоторые сравнения.

В первой группе с высоким содержанием хлорофиллов (0.61–0.96 мг/г сыр. массы), каротиноидов (0.14–0.23 мг/г сыр. массы) оказалось 8 видов (*Polytrichum piliferum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia drummondii*, *P. wahlenbergii*, *Timmia austriaca*, *Warnstorfia fluitans*). Соотношение Хл / Кар 3.6–5.9; ССК — 51–71 %. Почти все виды этой группы являются мезофитами.

Таблица 5. Содержание фотосинтетических пигментов у мхов Западного Шпицбергена (по экологическим группам)

Виды	Экологические группы	% а. с. в.	Хл (a + b), мг/г сыр. массы	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар	ССК, %
1	2	3	4	5	6	7
Группа 1						
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	Мезофит	23	0.96 ± 0.05	0.16 ± 0.02	5.9	71
<i>Polytrichum piliferum</i>	Ксеромезофит	44	0.90 ± 0.08	0.23 ± 0.03	3.9	54
<i>Pogonatum urnigerum</i>	Мезофит	50	0.82 ± 0.06	0.21 ± 0.02	3.9	62

Окончание табл. 5

1	2	3	4	5	6	7
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	Гигромезофит	45	0.65 ± 0.04	0.17 ± 0.01	3.8	58
<i>Timmia austriaca</i>	Гигромезофит	65	0.65 ± 0.06	0.13 ± 0.06	5.1	66
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	Мезофит	41	0.61 ± 0.06	0.17 ± 0.02	3.6	61
<i>Pohlia drummondii</i>	Мезофит	13	0.62 ± 0.05	0.16 ± 0.02	3.9	51
<i>Warnstorfia fluitans</i>	Гидрофит	14	0.61 ± 0.04	0.14 ± 0.01	4.3	62
Группа 2						
<i>Ditrichum flexicaule</i>	Мезогигрофит	54	0.49 ± 0.03	0.17 ± 0.02	2.9	57
<i>Paludella squarrosa</i>	Гидрофит	21	0.44 ± 0.04	0.11 ± 0.01	4.0	57
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Мезофит	20	0.44 ± 0.03	0.11 ± 0.01	3.8	68
<i>Warnstorfia sarmentosa</i>	Гидрогигрофит	22	0.42 ± 0.05	0.10 ± 0.01	4.2	58
<i>Conostomum tetragonum</i>	Гигрофит	32	0.40 ± 0.03	0.13 ± 0.02	3.1	55
<i>Dicranum angustum</i>	Гигрофит	27	0.40 ± 0.05	0.11 ± 0.01	3.6	53
<i>D. spadiceum</i>	Гигрофит	50	0.33 ± 0.04	0.07 ± 0.01	4.7	64
Группа 3						
<i>Aulacomnium palustre</i>	Гигрофит	38	0.28 ± 0.03	0.08 ± 0.01	3.5	52
<i>Bryum cryophilum</i>	Гигрофит	26	0.25 ± 0.04	0.08 ± 0.01	3.1	60
<i>Hymenoloma crispulum</i>	Мезогигрофит	53	0.24 ± 0.02	0.07 ± 0.01	3.4	58
<i>Aulacomnium turgidum</i>	Мезогигрофит	45	0.20 ± 0.02	0.05 ± 0.01	4.0	55
<i>Sanionia uncinata</i>	Мезофит и гидрофит	25	0.20 ± 0.02	0.06 ± 0.01	3.3	53
Группа 4						
<i>Tomentypnum nitens</i>	Гигрофит	39	0.18 ± 0.01	0.08 ± 0.01	2.2	43
<i>Ochyraea cochlearifolia</i>	Гидрофит	14	0.16 ± 0.02	0.05 ± 0.01	3.2	52
<i>Hylocomium splendens</i>	Мезофит	50	0.14 ± 0.02	0.07 ± 0.01	2.0	51
<i>Campylium stellatum</i>	Гигрофит	63	0.13 ± 0.01	0.06 ± 0.01	2.2	61
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	Гидрогигрофит	29	0.12 ± 0.01	0.05 ± 0.01	2.4	60
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	Ксеромезофит	50	0.10 ± 0.01	0.05 ± 0.01	2.0	62
<i>Andreaea rupestris</i>	Мезофит	53	0.08 ± 0.01	0.07 ± 0.01	1.1	56
<i>Sphagnum squarrosum</i>	Гигрофит	10	0.05 ± 0.01	0.02 ± 0.01	2.5	57

Представитель первой группы — *Warnstorfia fluitans* является гидрофитом, на архипелаге это редкий вид, который, как правило, обитает в обильно увлажненных местах и имеет низкое содержание сухой массы. Четыре вида сем. *Polytrichaceae* относятся к эндогидрильным, так как способны поддерживать относительно постоянный водный режим [Schofield, 1985; Proctor, 2002]. Виды сем. *Polytrichaceae* отличаются максимальными значениями содержания зеленых пигментов, имеют многослойные листья с большим количеством хлорофиллоносных клеток, большой объем ассимиляционной ткани и дифференцированную проводящую систему [Зитте и др., 2007]. Промежуточное положение занимает *Pohlia drummondii*, которая может встречаться как в избыточно влажных, так и в более сухих местообитаниях. *Pohlia wahlenbergii* — очень редкий вид на Шпицбергене, характеризуется максимальным содержанием хлорофиллов и высоким соотношением Хл / Кар. В тоже время высокий уровень ССК (71 %) говорит о защите ФСА этого вида хлорофиллом *b*.

Во вторую группу входят 7 видов (*Ditrichum flexicaule*, *Paludella squarrosa*, *Warnstorfia sarmentosa*, *Conostomum tetragonum*, 2 вида рода *Dicranum*), которые относятся к группе гигрофитов и гидрофитов, с содержанием хлорофиллов 0.3–0.5 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.07–0.17 мг/г сыр. массы. Отношение Хл / Кар — 2.9–4.7; ССК — 53–68 %.

В третьей группе находятся виды с содержанием хлорофиллов 0.20–0.28 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.05–0.08 мг/г сыр. массы. Отношение Хл / Кар — 3.1–4.0; ССК — 53–60 %. Мхи этой группы (*Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Bryum cryophilum*, *Sanionia uncinata*, *Hymenoloma crispulum*) также являются гигрофитами и гидрофитами, но с более низким содержанием хлорофиллов (рис. 13–14).

В четвертую группу, наиболее многочисленную, входят 8 видов — *Tomentypnum nitens*, *Ochyraea cochlearifolia*, *Campylium stellatum* (виды сем. *Amblystegiaceae*); *Hylocomium splendens*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Racomitrium lanuginosum*, *Andreaea rupestris*, *Sphagnum squarrosum*. Содержание хлорофиллов 0.05–0.18 мг/г сыр. массы, содержание каротиноидов 0.02–0.05 мг/г сыр. массы. В эту группу вошли виды из разных экологических групп по отношению к увлажнению — гигрофиты, мезофиты и ксеромезофиты. Отношение Хл / Кар — важный показатель, связанный с адаптацией растений. Максимальный диапазон его изменения отмечен в 4-й группе, куда вошли виды с низким содержанием хлорофиллов и относительно высоким — каротиноидов. Многие из них имеют желтоватые ассимилирующие органы или даже темную окраску, что свидетельствует об их высокой чувствительности к световому фактору и наличию защитных метаболитов, экранирующих



Рис. 13. Aulacomnium turgidum (фото О. А. Белкиной)



Рис. 14. Racomitrium lanuginosum (фото О. А. Белкиной)

воздействие избытка световой энергии. Низкое содержание хлорофиллов (0.1 мг/г сыр. массы и менее) является одним из путей адаптации к условиям освещенности в Арктике. Низкие значения соотношения Хл / Кар могут свидетельствовать об усилении функциональной значимости каротиноидов. Величина ССК 43–62 %. Минимальное содержание хлорофиллов отмечено у *Sphagnum squarrosum*, структура мезофилла которого отличается крупными водоносными и мелкими хлорофиллоносными клетками. Особое положение по отношению к световому фактору в этой группе занимает вид *Andreaea rupestris*, окраска которого сильно варьирует (от пурпурного, черного до оливкового цвета). Изменение цвета может быть связано как с повышением температуры, так и с защитой от избытка световой энергии. Хотя эти две функции могут и взаимодополнять друг друга.

Анализ показал, что виды с высоким содержанием пигментов пластид, которые входят в первую группу, в основном не являются доминантами и редко встречаются в растительных сообществах арктических тундр. Исключение составляет вид *Polytrichum hyperboreum*, который может доминировать в некоторых сообществах. Связь между количеством пигментов и степенью участия видов в формировании сообществ была ранее установлена для высших сосудистых растений растительных сообществ горной тундры Хибин [Шмакова и др., 2008а] и подтверждается для исследованных видов мхов на Шпицбергене. Следует отметить, что в каждой из групп оказались виды одного семейства (в 1-й группе — четыре вида сем. *Polytrichaceae*, в 4-й группе — три вида сем. *Amblystegiaceae*, во 2-й и 3-й группах — по два вида одного рода (*Dicranum* и *Aulacomnium*), что подтверждает генетическую детерминированность содержания хлорофиллов у вида [Любименко, 1916].

Между содержанием хлорофиллов и каротиноидов у мхов выявлена достоверная связь ($r = 0.96$). У мхов Западного Шпицбергена отмечено наибольшее соотношение между максимальным и минимальным содержанием пигментов (в 23 раза) по сравнению с лишайниками и сосудистыми растениями (в 6–9 раз), видна отчетливая тенденция возрастания количества пигментов, связанная с усложнением структуры растения. Сравнение данных для мхов Западного Шпицбергена с полученными ранее нами данными для тех же видов в Хибинах [Шмакова и др., 2008б] показало, что при продвижении на север происходит снижение количества пигментов в 2–3 раза [Шмакова, Марковская, 2010]. Диапазон содержания хлорофиллов для исследованных видов Шпицбергена — 0.05–0.96 мг/г сыр. массы, а для Хибин — 0.19–1.18 мг/г сыр. массы. По каротиноидам диапазоны содержания почти совпали — 0.02–0.23 и 0.06–0.23 мг/г сыр. массы соответственно.

Соотношение Хл/Кар уменьшается в 1.3–1.6 раза, что подтверждает наши данные об увеличении значимости каротиноидов в защите ФСА у растений в условиях высоких широт. Разница в размерах ССК незначительна.

Из другого отдела мохообразных — *Печеночников* — изучено всего два вида *Lophozia* ssp. и *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. (птилидиум реснитчатый). Печеночники представлены во всех растительных группировках, могут доминировать в некоторых растительных сообществах. Обычны они и на местах с несомкнутой растительностью, в трещинах скальных выходов, каменистых россыпях, в трещинах на оголенной почве, на антропогенно нарушенных участках [Королева и др., 2008]. Птилидиум реснитчатый — один из самых распространенных на Шпицбергене видов. Очень изящный вид, ажурный из-за многочисленных ресничек листьев, встречается в кустарничково-моховых тундрах, где иногда может быть обильным [Белкина и др., 2015]. Оба исследованных вида имеют среднее, как у большинства видов мхов, содержание пигментов: хлорофиллов 0.20 мг/г сыр. массы и каротиноидов 0.06 мг/г сыр. массы, значения соотношений пигментов и ССК сопоставимы с данными для цветковых растений.

Сосудистые растения — обширная группа высших растений, которые характеризуются наличием специализированных проводящих тканей. К ней принадлежат все высшие растения: плауновидные, хвощи, папоротники, голосеменные, покрытосеменные. Флора сосудистых растений архипелага Шпицберген представлена 23 семействами, 72 родами и 171 видом (164 — естественная флора и 7 — интродуценты) [Rónning, 1996]. Во флоре Шпицбергена в число ведущих семейств входят: *Poaceae* (33 вида), *Brassicaceae* (21), *Caryophyllaceae* (19), *Cyperaceae* (17) и *Saxifragaceae* (15). Семейств с числом видов более 5 во флоре Шпицбергена — 7 (*Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Rosaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*), одно-видовых — 9 [Rónning, 1996]. На группу пяти ведущих семейств этого района высокоширотной Арктики приходится 65% видового богатства флоры Шпицбергена.

Отдел Equisetophyta — Хвощевидные. На Западном Шпицбергене в отделе хвощевидных нами исследованы все виды, которые представлены во флоре архипелага. Диапазон содержания хлорофиллов узкий — 0.78–0.97 мг/г сыр. массы (2.17–4.35 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.20–0.23 мг/г сыр. массы (0.55–1.05 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a/b — 2.4–2.9, соотношение Хл/Кар — 3.9–4.2, доля хлорофиллов в ССК составляет 56–65% (табл. 6).

Таблица 6. Содержание пигментов пластид у хвощевидных Западного Шпицбергена

Виды	% а. с. в.	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы	Хл a / b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар	ССК, %
<i>Equisetum variegatum</i>	36	0.78 ± 0.02	2.4	0.20	3.9	65
<i>E. arvense</i>	20	0.87 ± 0.09	2.9	0.21	4.0	56
<i>E. scirpoides</i>	25	0.97 ± 0.12	2.8	0.23	4.2	57



Рис. 15. *Equisetum arvense*

Листья хвощей имеют редуцированные листовые пластинки с небольшим объемом хлоропластов, дополнительной ассимилирующей системой является хлоропласт стебля. Содержание хлорофиллов у этой группы растений близко к максимальному у мхов и среднему у цветковых растений (рис. 15).

Отдел Lycopodiophyta — Плауновидные. Представителем когда-то процветавшего на Шпицбергене отдела плауновидных является единственный вид *Huperzia arctica*, для которого характерно низкое для сосудистых растений содержание хлорофиллов в сочетании с относительно высоким содержанием каротиноидов. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 0.52 мг/г сыр. массы (1.27 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.34 мг/г сыр. массы (0.83 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 3.0, Хл/Кар — 1.5, доля ССК — 55% (рис. 16).



Рис. 16. *Huperzia arctica* (фото Н. А. Константиновой)

Отдел Magnoliophyta (Angiospermae) — Покрытосеменные, цветковые. Содержание хлорофиллов у изученных цветковых растений Западного Шпицбергена изменяется от 0.39 до 2.57 мг/г сыр. массы, или от 1.27 до 8.29 мг/г сух. массы (табл. 7). Различия между крайними значениями составляют до 6 раз. Наименьшее содержание хлорофиллов (менее 0.5 мг/г сыр. массы) отмечено у видов разных семейств: *Silene acaulis* (сем. *Caryophyllaceae*), *Saxifraga cespitosa*, *Saxifraga platysepala* (сем. *Saxifragaceae*), *Euphrasia frigida* (сем. *Scrophulariaceae*). Наибольшим содержанием хлорофиллов (свыше 2 мг/г сыр. массы) отличаются виды однодольных растений: *Juncus biglumis*, *Carex lachenalii*, *C. misandra*, *C. nardina*, *C. parallela*. У половины изученных видов хлорофиллов менее 1 мг/г сыр. массы, не более чем у 4 % — свыше 2 мг/г сыр. массы, у остальных — от 1 до 2 мг/г сыр. массы. Полученные нами данные сопоставимы с величинами содержания хлорофиллов (2.5–10.5 мг/г сух. массы) у растений арктических тундр острова Врангеля [Герасименко и др., 1989]. В сравнительном анализе содержания хлорофиллов у растений в связи с факторами разной природы Н. Н. Слемнев с соавт. [2012] отмечают, что арктические растения функционируют в интенсивном режиме, компенсируя недостаток тепла при относительно одинаковом световом режиме увеличением содержания хлорофиллов и фотосинтетического потенциала.

Таблица 7. Содержание пигментов пластид у сосудистых растений Западного Шпицбергена

Виды	% а. с. в.	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы	Хл a / b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар	ССК, %
1	2	3	4	5	6	7
<i>Poaceae</i>						
<i>Phippsia concinna</i>	24	0.78 ± 0.08	4.1	0.31	2.5	42
<i>Puccinellia phryganodes</i>	31	0.84 ± 0.09	3.6	0.28	3.0	47
<i>P. capillaris</i>	28	1.19 ± 0.11	3.5	0.33	3.6	49
<i>Poa arctica</i>	37	0.80 ± 0.08	4.1	0.30	2.7	44
<i>P. alpina</i> var. <i>vivipara</i>	31	1.30 ± 0.16	3.6	0.37	3.5	47
<i>P. hartzii</i>	44	1.33 ± 0.11	2.9	0.42	3.1	56
<i>P. alpigena</i>	35	1.46 ± 0.16	3.2	0.43	3.4	53
<i>Festuca cryophila</i>	27	1.00 ± 0.09	4.4	0.38	2.7	41
<i>Dupontia psilosantha</i>	31	1.17 ± 0.08	3.0	0.35	3.3	55
<i>D. pelligera</i>	26	1.38 ± 0.07	3.1	0.35	3.9	53
<i>Deschampsia borealis</i>	31	1.20 ± 0.15	3.6	0.29	4.1	48
<i>D. alpina</i>	29	1.44 ± 0.18	3.4	0.38	3.8	50
<i>Alopecurus borealis</i>	27	1.28 ± 0.15	3.7	0.36	3.5	46
<i>Trisetum spicatum</i>	35	1.35 ± 0.15	3.0	0.39	3.7	55
<i>Cyperaceae</i>						
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	19	1.12 ± 0.07	3.2	0.33	3.4	53
<i>Carex ursina</i>	31	1.47 ± 0.09	3.2	0.49	3.4	53
<i>C. bigelowii</i>	24	1.57 ± 0.11	3.1	0.40	3.9	54
<i>C. subspathacea</i>	29	1.61 ± 0.14	3.5	0.48	3.4	49
<i>C. nardina</i>	39	2.02 ± 0.05	3.5	0.50	4.0	49
<i>C. parallela</i>	46	2.05 ± 0.17	3.7	0.59	3.5	47
<i>C. misandra</i>	47	2.23 ± 0.08	3.7	0.57	3.9	46
<i>C. lachenalii</i>	31	2.57 ± 0.13	3.2	0.86	3.0	52
<i>Juncaceae</i>						
<i>Luzula confusa</i>	27	1.35 ± 0.10	3.0	0.35	3.7	55
<i>L. wahlenbergii</i>	21	1.37 ± 0.09	3.0	0.37	3.7	54
<i>L. arcuata</i>	29	1.67 ± 0.20	2.6	0.36	4.6	61
<i>L. arctica</i>	25	1.70 ± 0.10	2.5	0.51	3.3	62
<i>Juncus biglumis</i>	34	2.44 ± 0.15	3.6	0.69	3.5	48

Продолжение табл. 7

1	2	3	4	5	6	7
<i>Salicaceae</i>						
<i>Salix polaris</i>	29	1.45 ± 0.09	3.3	0.34	4.3	51
<i>S. reticulata</i>	31	1.63 ± 0.13	3.3	0.36	4.5	51
<i>Betulaceae</i>						
<i>Betula nana</i>	31	1.98 ± 0.11	2.9	0.39	5.1	56
<i>Polygonaceae</i>						
<i>Oxyria digyna</i>	10	0.81 ± 0.07	3.0	0.14	5.4	55
<i>Koenigia islandica</i>	22	0.83 ± 0.09	2.2	0.29	2.9	69
<i>Bistorta vivipara</i>	23	1.35 ± 0.05	3.0	0.30	4.5	51
<i>Caryophyllaceae</i>						
<i>Silene acaulis</i>	17	0.44 ± 0.02	3.5	0.11	4.0	50
<i>S. furcata</i>	15	0.95 ± 0.04	4.2	0.31	3.1	42
<i>S. uralensis</i>	19	1.08 ± 0.11	3.4	0.31	3.5	49
<i>Honckenia peploides</i>	11	0.53 ± 0.03	3.4	0.15	3.5	50
<i>Stellaria humifusa</i>	21	0.79 ± 0.06	2.7	0.16	4.9	59
<i>S. crassipes</i>	24	1.10 ± 0.09	3.9	0.27	4.1	44
<i>Cerastium arcticum</i>	17	0.71 ± 0.08	3.8	0.18	3.9	46
<i>C. regelii</i>	25	0.76 ± 0.09	2.7	0.21	3.6	58
<i>C. alpinum</i>	20	0.91 ± 0.07	2.9	0.22	4.1	56
<i>Arenaria pseudofrigida</i>	22	0.74 ± 0.07	3.6	0.21	3.5	47
<i>Minuartia biflora</i>	25	0.78 ± 0.04	3.1	0.22	3.5	53
<i>M. stricta</i>	14	0.81 ± 0.10	2.4	0.19	4.3	64
<i>M. rubella</i>	32	0.83 ± 0.06	3.5	0.23	3.6	49
<i>Sagina cespitosa</i>	24	0.81 ± 0.08	3.4	0.22	3.6	49
<i>S. nivalis</i>	27	0.89 ± 0.10	4.0	0.28	3.2	44
<i>Ranunculaceae</i>						
<i>Ranunculus hyperboreus</i>	21	0.90 ± 0.08	1.9	0.24	3.7	75
<i>R. sulphureus</i>	20	1.11 ± 0.07	3.2	0.26	4.3	52
<i>R. pygmaeus</i>	20	1.14 ± 0.14	3.0	0.28	4.1	55
<i>R. spetsbergensis</i>	19	1.33 ± 0.08	2.8	0.31	4.3	58
<i>Papaveraceae</i>						
<i>Papaver dahlianum</i>	22	0.82 ± 0.05	3.0	0.21	3.8	55

1	2	3	4	5	6	7
<i>Brassicaceae</i>						
<i>Draba norvegica</i>	21	0.60 ± 0.06	3.2	0.17	3.5	52
<i>D. corymbosa</i>	28	0.67 ± 0.05	4.0	0.24	2.8	44
<i>D. daurica</i>	34	0.80 ± 0.07	2.9	0.19	4.1	57
<i>D. alpina</i>	19	0.85 ± 0.06	3.4	0.22	3.9	50
<i>D. lactea</i>	22	0.86 ± 0.22	4.0	0.26	3.3	44
<i>Cochlearia groenlandica</i>	12	0.76 ± 0.04	3.8	0.19	3.8	46
<i>Braya purpurascens</i>	16	0.89 ± 0.11	3.4	0.22	4.0	49
<i>Cardamine nymanii</i>	21	0.97 ± 0.09	3.3	0.23	4.2	51
<i>C. bellidifolia</i>	17	1.15 ± 0.09	3.9	0.26	4.4	44
<i>Eutrema edwardsii</i>	24	1.21 ± 0.12	3.1	0.33	3.7	53
<i>Saxifragaceae</i>						
<i>Saxifraga cespitosa</i>	16	0.39 ± 0.01	2.5	0.09	4.3	62
<i>S. platysepala</i>	21	0.48 ± 0.01	2.8	0.18	2.7	60
<i>S. cernua</i>	14	0.51 ± 0.03	2.9	0.15	3.4	55
<i>S. foliolosa</i>	24	0.59 ± 0.07	2.7	0.19	3.1	60
<i>S. aizoides</i>	21	0.65 ± 0.04	2.6	0.18	3.6	61
<i>S. oppositifolia</i>	26	0.65 ± 0.04	2.7	0.19	3.5	60
<i>S. rivularis</i>	14	0.76 ± 0.09	3.2	0.21	3.6	52
<i>S. svalbardensis</i>	17	0.83 ± 0.05	2.1	0.23	3.7	72
<i>S. hirculus</i>	19	0.88 ± 0.11	3.1	0.27	3.3	53
<i>S. nivalis</i>	23	0.98 ± 0.04	3.2	0.24	4.1	52
<i>S. tenuis</i>	24	1.02 ± 0.11	3.3	0.26	3.9	51
<i>S. hieracifolia</i>	23	1.02 ± 0.06	2.5	0.23	4.4	63
<i>S. hyperborea</i>	17	1.08 ± 0.12	2.7	0.21	5.1	59
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	16	1.21 ± 0.06	2.7	0.28	4.3	60
<i>Rosaceae</i>						
<i>Rubus chamaemorus</i>	36	0.99 ± 0.01	3.2	0.30	3.3	52
<i>Dryas octopetala</i>	39	1.49 ± 0.09	3.0	0.40	3.5	55
<i>Potentilla pulchella</i>	25	1.45 ± 0.08	4.3	0.44	3.3	42
<i>P. hyparctica</i>	34	1.54 ± 0.09	3.1	0.38	4.0	53

Окончание табл. 7

1	2	3	4	5	6	7
<i>Empetraceae</i>						
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	43	0.70 ± 0.09	2.6	0.24	2.9	60
<i>Ericaceae</i>						
<i>Harrimanella hypnoides</i>	49	1.26 ± 0.12	2.6	0.47	2.7	61
<i>Cassiope tetragona</i>	48	1.37 ± 0.10	2.8	0.33	4.2	58
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	32	1.66 ± 0.07	2.9	0.49	3.4	56
<i>Polemoniaceae</i>						
<i>Polemonium boreale</i>	17	1.21 ± 0.13	3.1	0.26	4.6	53
<i>Boraginaceae</i>						
<i>Mertensia maritima</i>	13	1.04 ± 0.09	2.7	0.23	4.5	59
<i>Scrophulariaceae</i>						
<i>Euphrasia frigida</i>	23	0.39 ± 0.04	2.0	0.18	2.2	73
<i>Pedicularis hirsuta</i>	19	0.97 ± 0.09	2.5	0.30	3.2	62
<i>P. dasyantha</i>	21	1.13 ± 0.08	2.0	0.33	3.4	73
<i>Asteraceae</i>						
<i>Petasites frigidus</i>	18	0.84 ± 0.05	1.8	0.19	4.4	78
<i>Arnica angustifolia</i>	15	0.91 ± 0.09	1.7	0.45	2.0	82
<i>Taraxacum arcticum</i>	16	1.10 ± 0.05	3.0	0.29	3.8	55
<i>Erigeron humilis</i>	20	1.23 ± 0.05	2.8	0.26	4.2	47

Так, среднее содержание хлорофиллов у растений на острове Врангеля (7.4 мг/г сух. массы) выше, по сравнению с видами других северных регионов, высокогорий Памира и криоаридных экосистем Монголии (3.1–6.2 мг/г сух. массы). В этом плане наши средние данные по Западному Шпицбергену (4.6 мг/г сух. массы) можно сравнить с пустынными и лесостепными экосистемами Монголии [Слемнев и др., 2012], горно-тундровыми сообществами Полярного Урала [Головко и др., 2009] и Хибин [Лукьянова и др., 1986]. При относительной выравненности свето-температурных условий в тундровых сообществах Арктики важным фактором разнообразия пигментов является фактор увлажнения местообитания. По отношению к нему выделяют ряд экологических групп растений (табл. 8).

Таблица 8. Содержание хлорофиллов у сосудистых растений в разных по увлажнению экологических группах Западного Шпицбергена

Параметры	Ксеромезофиты	Мезофиты	Гигромезофиты	Мезогигрофиты	Гигрофиты	Эвритопные
Диапазон содержания Хл ($a + b$), мг/г сух. массы	2.29–7.12	1.27–8.0	3.02–8.29	2.17–7.56	2.71–5.89	2.44–6.76
Хл ($a + b$), среднее, мг/г сух. массы	4.0	4.24	5.17	4.77	4.50	4.40
Доля изученных видов, %	8	32	15	16	12	11

Необходимо отметить, что среди изученных видов не встречается ксерофитов, число мезоксерофитов незначительно, выделяется среди них только *Luzula confusa* (содержание хлорофиллов 5 мг/г сух. массы) — вид, который относится к группе высокоактивных видов и коллективных доминантов в большинстве арктических сообществ Шпицбергена. Ксеромезофиты включают почти все исследованные нами виды рода *Draba* (рис. 17), *Saxifraga platysepala*, *S. nivalis* и редкий вид *Polemonium boreale* (7.12 мг/г сух. массы).



Рис. 17. *Draba alpina* (фото Н. А. Константиновой)

Самая многочисленная и разнообразная группа — мезофиты, с наибольшим диапазоном варьирования содержания хлорофиллов. Сюда не вошли представители таких семейств: *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*, *Polemoniaceae*. В 2 раза меньше по составу видов группы гигромезофитов и мезогигрофитов, для которых в среднем характерно наибольшее содержание хлорофиллов. Среди гигромезофитов не отмечено видов с низким содержанием хлорофиллов, самыми распространенными видами среди них являются *Salix polaris* (5.0 мг/г сух. массы), *Ranunculus sulphureus* (5.55 мг/г сух. массы), *Poa alpina* var. *vivipara* (4.19 мг/г сух. массы). Мезогигрофитами являются не очень распространенные виды, некоторые даже редкие (*Rubus chamaemorus*), многие приурочены только к определенным типам сообществ (*Juncus biglumis*, *Carex misandra*, *Phippsia concinna*). Гигрофиты характеризуются достаточно узким диапазоном содержания хлорофиллов, поскольку сюда в основном относятся виды специфических местообитаний — приморских маршей, минеральных болот. В группу эвритоных видов с содержанием хлорофиллов в диапазоне, близком к гигрофитам, оказались виды разной приуроченности: как распространенные, постоянные во многих сообществах (*Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *Bistorta vivipara*, *Silene acaulis*, *Trisetum spicatum*), так и редкие, встреченные только в некоторых экотопах (*Betula nana*, *Salix reticulata*).

Распределение изученных растений разных жизненных форм по содержанию хлорофиллов показало, что наибольший (6-кратный) диапазон различий отмечен у поликарпических трав (1.3–8.3 мг/г сух. массы); у кустарничков, полукустарничков и кустарников — почти 4-кратный (1.6–6.4 мг/г сух. массы), у монокарпических трав различия минимальны (до 2 раз). 85 исследованных видов — это травы, большинство из которых поликарпические, и только 3 вида — монокарпические.

Среди поликарпических трав максимальная доля видов приходится на стержнекорневые растения (30 %) с содержанием хлорофиллов 2.35–6.88 мг/г сух. массы. Количество видов с подушковидной жизненной формой минимальное, и они имеют низкое содержание хлорофиллов. Отдельную биоморфу составляют моно- и олигокарпические травы. Сюда относятся: однолетники — *Euphrasia frigida* (сем. *Scrophulariaceae*) (содержание хлорофиллов — 1.7 мг/г сух. массы), *Koenigia islandica* (сем. *Polygonaceae*) (содержание хлорофиллов — 3.8 мг/г сух. массы) и двулетник — *Cochlearia groenlandica* (сем. *Brassicaceae*) (содержание хлорофиллов — 6.3 мг/г сух. массы). *Koenigia islandica*, как мезогигрофит, тяготеет к увлажненным экотопам, другие виды — мезофиты. *Cochlearia groenlandica* отличается высоким содержанием хлорофиллов и способна при условии азотной подкормки (антропогенные местообитания и орнитофильные сообщества) накапливать большую биомассу. При этом сохраняет качественные характеристики ФСА на заданном уровне в различных контрастных условиях местообитания.

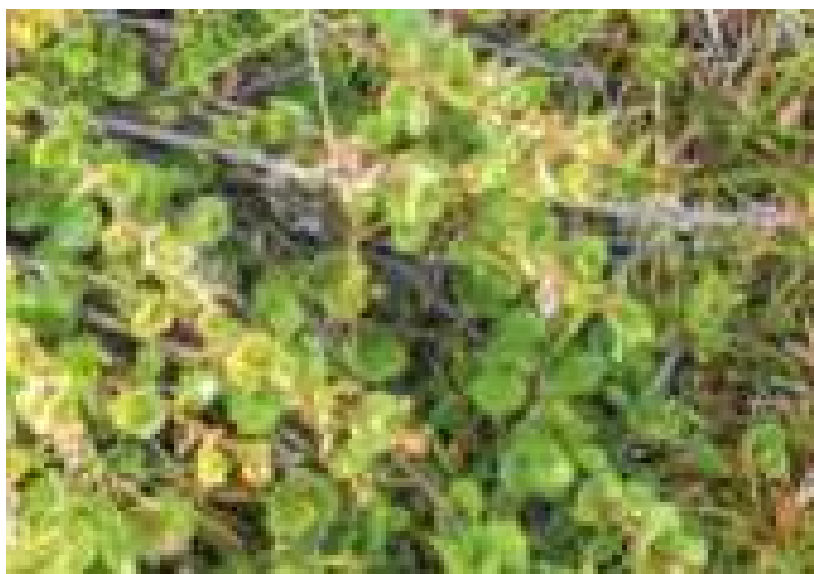
Разнообразие среди кустарников и кустарничков незначительное: 1 кустарник (*Betula nana*), 7 кустарничков (в том числе 3 вечнозеленых) и один полукустарничек (*Rubus chamaemorus*). Доминируют в арктических сообществах только 2 вида кустарничков — *Salix polaris* и *Dryas octopetala*. Другие виды являются редкими и, как правило, встречаются в одном-двух местообитаниях (например, *Betula nana*, *Vaccinium gaultherioides*, *Rubus chamaemorus*).

В группу кустарников и кустарничков Западного Шпицбергена входят несколько видов:

Betula nana (береза карликовая, рис. 18). Циркумполярный, арктобореальный, эвритопный вид [Секретарева, 2010]. Гемипростратный кустарник с европейским ареалом. Характерный для умеренно северных районов приатлантической Арктики вид, образующий в южной части тундровой зоны и в горах выше верхней границы леса разнообразные ерниковые заросли, развивающиеся в самых различных почвенно-грунтовых условиях.



a



б

Рис. 18. *Betula nana*: а – стебель; б – побеги

На Западном Шпицбергене находится северная граница распространения *Betula nana*, где она входит в группу арктобореальных видов. Обитает в моховых, лишайниковых, сухих каменистых тундрах, на поверхности торфяных бугров в бугристой тундре, в долинных ивняках, не избегает открытых обдуваемых участков. Вид был

встречен нами в единственном месте, вблизи поселка Колсбей, где при определенных микроусловиях (склон южной экспозиции, в понижении) формирует стелющиеся по земле березовые заросли. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 1.98 мг/г сыр. массы (6.39 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.39 мг/г сыр. массы (1.26 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a/b — 2.9; Хл/Кар — 5.1; доля хлорофиллов в ССК — 56% (табл. 7).

Rubus chamaemorus (морозка приземистая). Циркумпольный арктобореальный вид [Секретарева, 2010]. Прямостоячий полукустарничек, мезогигрофит. На Шпицбергене, где известны единичные местонахождения, имеет северный предел распространения. В арктических тундрах встречается спорадически, в полярных пустынях отсутствует. Как олиготрофный вид, морозка особенно характерна для кислых торфянисто-глеевых тундровых и торфянисто-глеевых болотных почв. Морозка хорошо мирится с близостью вечной мерзлоты; ее многочисленные придаточные корни глубоко пронизывают верхние горизонты почвы, достигая поздно оттаивающих минеральных слоев [Арктическая флора, 1984]. Мощная придаточная корневая система компенсирует отсутствие микоризы. Плодоносит морозка в тундре не каждый год. Нами этот вид обнаружен недалеко от Баренцбурга в нехарактерном засушливом местообитании. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 0.99 мг/г сыр. массы (2.75 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.30 мг/г сыр. массы (0.83 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a/b — 3.2; Хл/Кар — 3.3; доля хлорофиллов в ССК — 52% (табл. 7).

Dryas octopetala (дриада восьмилепестковая, рис. 19). Преимущественно арктический вид с амфиатлантическим ареалом. Простратный кустарничек, мезофит. Чаше встречается на сухих щебнистых и глинистых склонах, краях высоких террас, образуя пятнистые дриадовые, дриадово-лишайниковые и разнотравно-дриадовые моховые тундры.

На Шпицбергене преобладает форма с мелкими, глубоко надрезанными листьями с сильно загнутыми краями и менее крупными цветками, летне-зелеными листьями [Арктическая флора, 1984]. Широко распространенный вид для Шпицбергена, кальцифил [Rønning, 1996].



Из русской истории Шпицбергена

В 1912 году выдающийся русский полярный исследователь В. А. Русанов на судне «Геркулес» выполнил комплексную программу обследования горных богатств Шпицбергена и определил возможные перспективы горной промышленности. Было пройдено около 2000 километров побережий и поставлено 27 заявочных столбов на разработку каменного угля. Один из таких столбов с автографом В. А. Русанова хранится в музее «Помор». При возвращении со Шпицбергена В. А. Русанов решил пройти сквозным путем в сторону Берингова пролива — будущим Северным морским путем... «Геркулес» погиб где-то к востоку от Новой Земли, вероятно, у самого побережья полуострова Таймыр.

На месте горных работ в пределах современного поселка Колсбей Р. Л. Самойлович поставил большой жилой дом, где ныне размещается музей В. А. Русанова. На склонах вблизи этого дома, в условиях локальных, более теплых экотопов, произрастает множество редких видов флоры Западного Шпицбергена (береза карликовая, голубика, водяника обоеполая, гариманелла моховидная), которые встречаются на острове редко и в более угнетенном виде.

А в Баренцбурге стоит памятник судну «Геркулес».



Р. Самойлович и О. Шмитдт на «Седове» (<http://novozemelets.livejournal.com/67858.html#cutid1>)



Парусно-моторный кеч «Геркулес» экспедиции В. А. Русанова

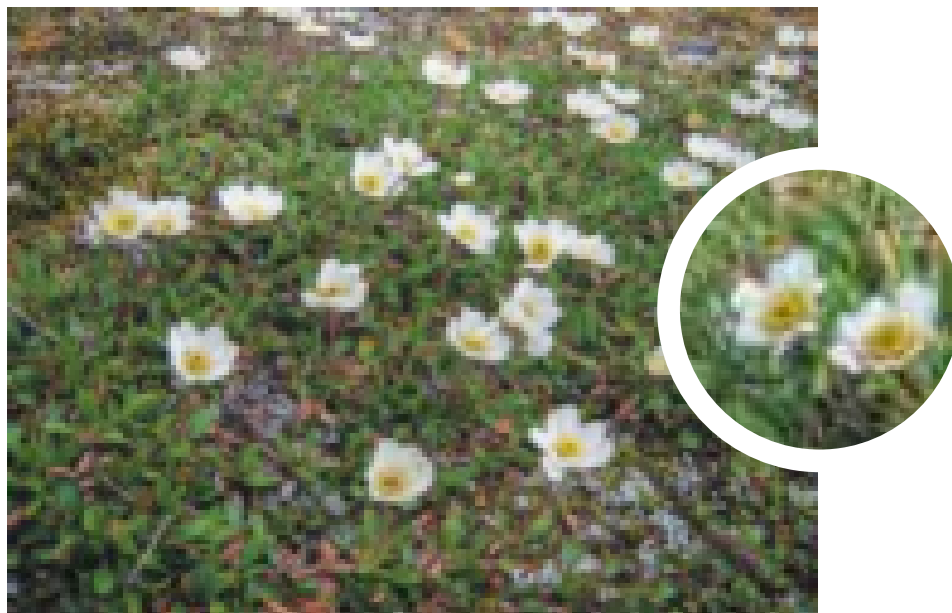


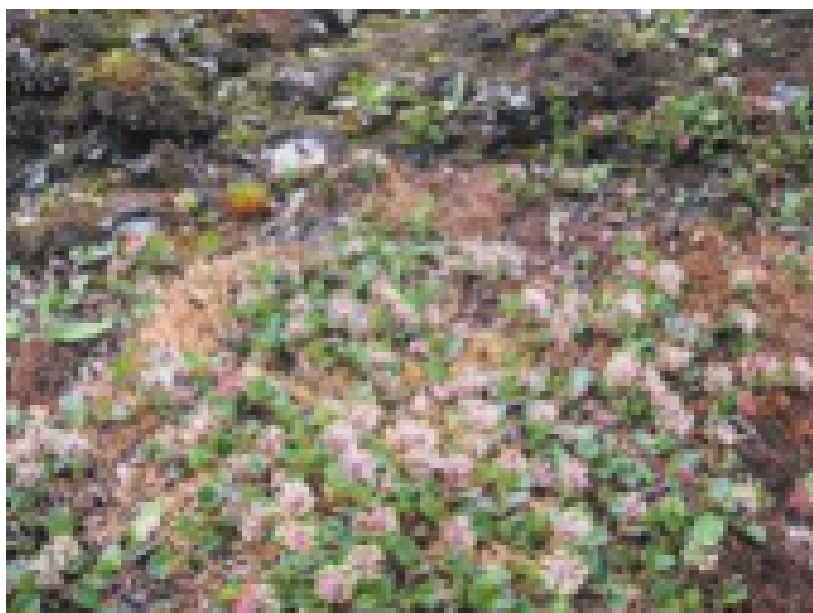
Рис. 19. *Dryas octopetala*

Суммарное содержание хлорофиллов — 1.49 мг/г сыр. массы (3.82 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.40 мг/г сыр. массы (1.02 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 3.0; Хл / Кар — 3.5; доля хлорофиллов в ССК — 55 % (табл. 7).

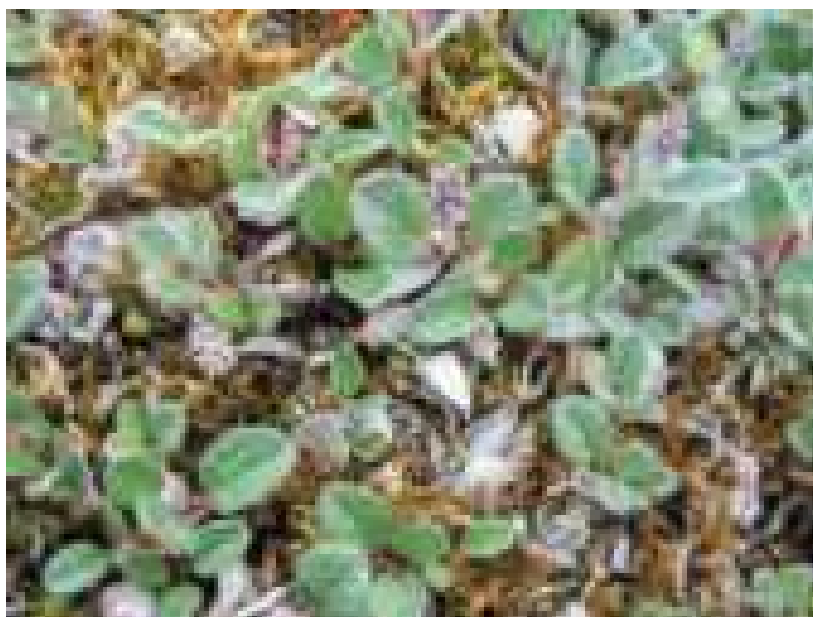
Salix polaris (ива полярная, рис. 20). Хионофильный арктический вид с евразийско-западноамериканским ареалом [Секретарева, 2010], простратный кустарничек, гигромезофит, единственный из всех видов кустарничков постоянный компонент высокоарктических флор Евразии.

Наибольшую роль в растительном покрове *Salix polaris* играет в подзоне арктических тундр и южной полосе высокоарктических; в подзоне типичных тундр его роль увеличивается при подъеме в горы. Наиболее часто встречается этот вид в местах долгого лежания снега. Общий вид для Шпицбергена [Rønning, 1996]. Суммарное содержание хлорофиллов — 1.45 мг/г сыр. массы (5.0 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.34 мг/г сыр. массы (1.17 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 3.3; Хл / Кар — 4.3; доля хлорофиллов в ССК — 51 % (табл. 7).

Salix reticulata (ива сетчатая, рис. 21). Циркумпольярный, арктоальпийский эвритопный вид. Простратный стелющийся кустарничек с укореняющимися ветвями, морфологически очень обособлен от всех других ив Евразийской Арктики, поэтому всегда легко узнается.



Puc. 20. Salix polaris



Puc. 21. Salix reticulata

Это эвтрофное кальцефильное растение. Вид характерен для умеренных в климатическом отношении районов Арктики, в высокоарктических тундрах отсутствует. Широко распространен вдоль восточного и северного побережья Шпицбергена, особенно вдоль фьордов [Rønning, 1996]. *S. reticulata* приурочена к умеренно или избыточно увлажненным, удовлетворительно дренированным субстратам, зимой достаточно укрытых снегом; особенно характерна для горных тундр (пятнистых травянисто-моховых, сырых пятнистых мохово-осоковых, касиопово-моховых, нивальных мохово-разнотравных). Суммарное содержание хлорофиллов — 1.63 мг/г сыр. массы (5.26 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.36 мг/г сыр. массы (1.16 мг/г сух. массы). Соотношение Хл *a* / *b* — 3.3; Хл / Кар — 4.5; доля хлорофиллов в ССК — 51 % (табл. 7).

Vaccinium gaultherioides (голубика, рис. 22). Гипоаркто-монтанная циркумполярная раса. Прямостоячий кустарничек, мезофит. В полосе гипоарктических тундр характеризуется очень широкой экологической амплитудой; местообитания — от сухих до умеренно переувлажненных, включая плакорные.

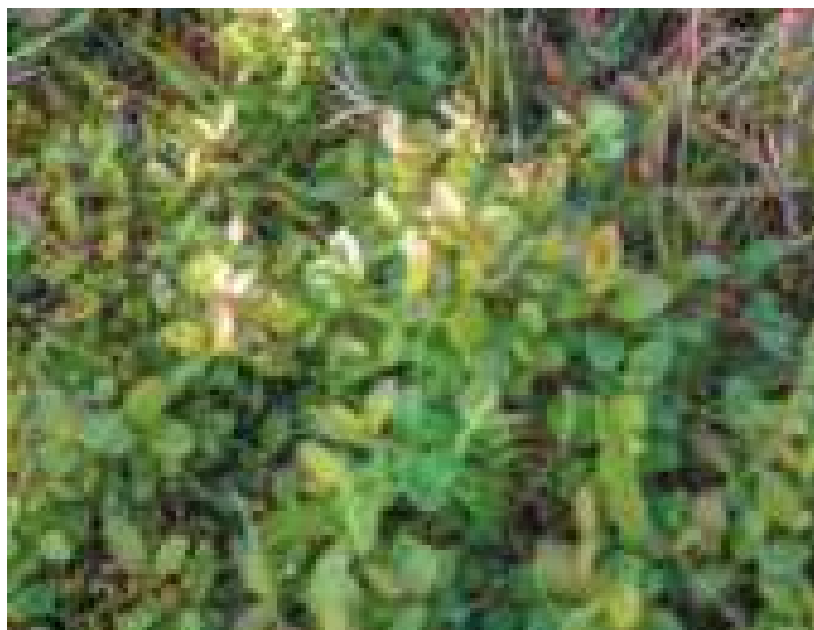


Рис. 22. *Vaccinium gaultherioides*

В подзону арктических тундр заходит лишь спорадически и редко. Мелколистная простратная форма, соответствующая *V. gaultherioides*, широко представлена на щебнистых сухих открытых

участках в широких горных долинах [Rónning, 1996]. Нами была обнаружена на антропогенных склонах южной экспозиции, вблизи поселка Колсбей. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 1.66 мг/г сыр. массы (5.19 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.49 мг/г сыр. массы (1.53 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 2.9; Хл / Кар — 3.4; доля ССК — 56 % (табл. 7).

Cassiope tetragona (кассиопея четырехгранная, рис. 23). Метарктический вид с циркумполярным ареалом. Гемипростратный кустарничек, мезофит.



Рис. 23. *Cassiope tetragona* (фото Н. В. Лебедевой)

Вид, имеющий равновесный ареал в Арктике и на высокогорьях, сформировавшийся на гольцовых высокогорьях умеренно континентального сектора северо-восточной окраины Ангарского материка и вошедший в состав криофитной арктической флоры с начала ее становления в позднем неогене [Арктическая флора, 1984]. Экология вида свидетельствует о его горном происхождении, тяготении к снежным местообитаниям. В подзоне арктических тундр безраздельно господствует в кассиопеево-моховых и лишайниково-моховых тундрах более снежных склонов гор, высоких террас, вокруг больших снежников. В подзоне арктических тундр сообщества с его участием — крайний северный предел распространения вечнозеленых кустарничков. Вид относительно индифферентен к содержанию кальция

в почве, но крайне кислых почв избегает [Rønning, 1996]. В ряде районов амплитуда его распространения очень узка, в том числе и на Западном Шпицбергене — это участок арктических тундр в районе пос. Колсбей. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 1.37 мг/г сыр. массы (2.85 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.33 мг/г сыр. массы (0.69 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 2.8; Хл / Кар — 4.2; доля ССК — 58 % (табл. 7).

Harrimanella hypnoides (гарриманелла моховидная, рис. 24). Почти арктический вид с восточноамериканско-европейским ареалом, но проникающий в западную часть Сибири. Простратный вечнозеленый кустарничек, мезофит. Обычно растет среди мхов, приурочен к местам долгого лежания снега, в нивальных луговинках и тундрах, отмечается также в лишайниковых, ерниковых, ерnikово-ивняковых тундрах [Rønning, 1996].



Рис. 24. *Harrimanella hypnoides*

Вид редкий, произрастает на кислых горных породах, но встречается и на основных. Пробы взяты на склоне вблизи пос. Баренцбург. Вероятно, что *H. hypnoides* пережила ледниковую эпоху на неоледеневавших участках в североатлантических районах Арктики. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 1.26 мг/г сыр. массы (2.57 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.47 мг/г сыр. массы (0.96 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a / b — 2.6; Хл / Кар — 2.7; доля ССК — 61 % (табл. 7).

Empetrum hermaphroditum (водяника обоеполая, рис. 25). Гипоарктомонтанный, амфиатлантический вид, заходящий в качестве реликта позднеледникового периода в северную часть лесной зоны.



Рис. 25. *Empetrum hermaphroditum*

Гемипростратный вечнозеленый кустарничек, мезофит, растет в кустарниковых и кустарничковых тундрах, кустарничково-моховых и мохово-лишайниковых тундрах, в горах на каменистых россыпях и скалах [Арктическая флора, 1980]. Обитает на сухих местах, встречается редко на западном и северном побережье Шпицбергена [Rønning, 1996]. Пробы взяты на склоне вблизи пос. Баренцбург. *Empetrum hermaphroditum* отличается самым низким содержанием пигментов среди всех кустарничков. В изученных районах вид встречен в фазе вегетации, нечасто. Суммарное содержание Хл ($a + b$) — 0.70 мг/г сыр. массы (1.63 мг/г сух. массы); каротиноидов — 0.24 мг/г сыр. массы (0.56 мг/г сух. массы). Соотношение Хл a/b — 2.6; Хл/Кар — 2.9; доля ССК — 60% (табл. 7).

Единственный исследованный кустарник *Betula nana* отличается высоким содержанием хлорофиллов и низким уровнем ССК. Вечнозеленые кустарнички в условиях Арктики имеют содержание хлорофиллов в 2 раза ниже, чем листопадные, и соотношение хлорофиллов ниже 3.0, что говорит о большей доле Хл b и увеличении ССК. Листопадные кустарнички содержат хлорофиллов от 3.8 до 5.3 мг/г сух.

массы, соотношение Хл a/b около 3, соотношение зеленых и желтых пигментов — 3–3.3, ССК — 51–55%, что соответствует значениям для светолюбивых растений более южных широт.

В таксономическом плане изученные цветковые растения относятся к 18 семействам с разной степенью представительности: есть как одновидовые, так и многовидовые семейства. В маловидовых семействах (*Betulaceae*, *Papaveraceae*, *Empetraceae*, *Ericaceae*, *Polemoniaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*) изучены все виды, известные во флоре Шпицбергена. В многовидовых наиболее изученными оказались 5 ведущих семейств: *Caryophyllaceae* — 15 (из 19 известных видов), *Saxifragaceae* — 14 (из 15 известных видов), *Poaceae* — 14, *Brassicaceae* — 10, *Cyperaceae* — 8 видов. В остальных семействах исследовано около половины известных во флоре видов.

В отделе покрытосеменных выделяются две группы растений, которые дифференцируются по содержанию хлорофиллов: одна группа с низкими значениями (менее 1 мг/г сыр. массы), включающая в основном виды сем. *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, другая — с более высокими значениями (более 1 мг/г сыр. массы) с видами из сем. *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Rosacea*, *Poaceae*. В первую группу входят виды из более примитивных семейств, которые занимают лидирующее положение в арктических растительных сообществах, а во вторую — преимущественно виды из более продвинутых семейств, которые тяготеют к специфическим экотопам, и только некоторые из них являются доминантами сообществ в Арктике. В арктических тундрах именно гвоздичные, камнеломковые, крестоцветные, лютиковые — представители относительно примитивных или умеренно продвинутых таксонов — показывают интенсивное формообразование и широкий диапазон адаптаций [Чернов, Матвеева, 1983]. Они содержат в 1.5–2 раза меньше хлорофиллов по сравнению с более продвинутыми семействами. Ведущие семейства арктических тундр Западного Шпицбергена (табл. 9) различаются по средним величинам содержания хлорофиллов в 2.3 раза, по минимальным — в 2.9 раза, максимальным — в 2.4 раза. Внутри семейств различия между видами в содержании хлорофиллов составляют от 2 до 3 раз.

Виды доминирующих семейств Западного Шпицбергена (более примитивных) имеют содержание хлорофиллов 0.8–0.9 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.2 мг/г сыр. массы (табл. 9). Максимальные величины содержания хлорофиллов у видов этих семейств довольно близки, минимальные значения различаются в большей степени. Для таких семейств, как ивовые, березовые, розоцветные и вересковые, куда

относятся все исследованные кустарнички, характерен узкий диапазон варьирования содержания фотосинтетических пигментов.

Таблица 9. Содержание пигментов пластид у растений ведущих семейств сосудистых растений арктических тундр Западного Шпицбергена

Семейства	Хл ($a + b$)		Хл a / b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар	ССК, %
	среднее	минимум/ максимум				
<i>Saxifragaceae</i>	0.79 ± 0.08	0.39/1.21	2.8	0.21 ± 0.02	3.8	58
<i>Caryophyllaceae</i>	0.81 ± 0.08	0.44/1.08	3.4	0.22 ± 0.03	3.8	47
<i>Brassicaceae</i>	0.88 ± 0.07	0.60/1.21	3.5	0.23 ± 0.02	3.8	49
<i>Poaceae</i>	1.19 ± 0.07	0.78/1.46	3.5	0.35 ± 0.02	3.3	49
<i>Cyperaceae</i>	1.85 ± 0.17	1.12/2.57	3.4	0.53 ± 0.03	3.5	50

Содержание каротиноидов у цветковых растений Западного Шпицбергена изменяется от 0.09 до 0.86 мг/г сыр. массы (0.55–3.0 мг/г сух. массы). Почти у 60 % изученных видов каротиноидов не более 0.3 мг/г сыр. массы, и только у 5 % видов — свыше 0.5 мг/г сыр. массы. Виды с максимальным количеством хлорофиллов характеризуются и максимумом содержания каротиноидов (сем. *Cyperaceae* и *Juncaceae*).

Соотношение Хл / Кар — один из важных показателей состояния ассимиляционного аппарата. Величина соотношения Хл / Кар у видов разных таксономических групп варьирует в диапазоне 2.0–5.4. Однако у большей части видов этот показатель изменяется от 3 до 5. Крайне низкие (от 2 до 3) значения этого соотношения были отмечены у светолюбивых растений Памира в условиях высокой инсоляции [Попова, 1958]. На Западном Шпицбергене виды с таким соотношением скорее исключение. Это однолетники *Koenigia islandica* и *Euphrasia frigida*, многолетники *Arnica angustifolia* (рис. 26), *Phippsia concinna*, *Poa arctica*, *Festuca cryophila*, *Saxifraga platysepala*, *Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*.



Рис. 26. *Arnica angustifolia*



Рис. 27. *Taraxacum arcticum*

Интересно отметить, что у видов сем. *Росеae* низкая величина Хл / Кар сочетается с высокой величиной соотношения Хл a / b (выше 4.0), тогда как у остальных — наоборот, с низкой (ниже 3.0).

Вероятно, для злаков с вертикально расположенными листьями нет потребности в дополнительной защите от высокой освещенности (при помощи Хл *b*). В другом случае высокая доля Хл *b*, наряду с относительно большим содержанием каротиноидов, защищает ФСА от солнечной радиации.



Рис. 28. *Ranunculus sulphureus*



Рис. 29. *R. pygmaeus*

В семействах с высоким содержанием пигментов, как правило, расчетные величины соотношения пигментов свидетельствуют о большей доле Хл *a* и меньшей — каротиноидов. У видов с низким содержанием пигментов больше выражена защитная функция желтых пигментов и Хл *b*, что соответствует и большему объему ССК. Значение ССК у исследованных растений Шпицбергена варьирует в широком диапазоне от 40 до 80 %, причем этот диапазон практически одинаков у разных таксономических групп. Растения с невысокими (до 55 %) величинами ССК, в основном злаки и осоки, не испытывают потребности в защите ассимиляционного аппарата от избытка солнечного света. Листья их ориентированы вертикально и в дневное время довольствуются прямым рассеянным светом. Это дает основание предполагать, что пути адаптаций ФСА различны даже в таких экстремальных условиях, когда практически каждое растение может не испытывать затенения, варьирование величины ССК свидетельствует об его участии в адаптивных перестройках, поскольку хлорофилл ССК осуществляет основное поглощение света.

Сравнение данных о содержании хлорофиллов у сосудистых растений разных ботанико-географических зон выявило, что на широтах севернее Полярного круга (67° N) нет видов с содержанием хлорофиллов более 3 мг/г сыр. массы, у большинства — до 2 мг/г сыр. массы (табл. 10). На Западном Шпицбергене 43 % исследованных нами видов отличаются невысоким содержанием зеленых пигментов (от 1 до 2 мг/г сыр. массы). Это говорит о схожести видового состава сосудистых растений, формирующих сообщества Крайнего Севера. Несмотря на различные микроусловия местообитаний, сообщества Арктики сформированы видами, ФСА которых имеет необходимый минимум пигментов, характерный для арктического биома. Интересно отметить, что диапазон изменения содержания хлорофиллов для всех регионов Крайнего Севера (остров Западный Шпицберген, полуостров Таймыр, остров Врангеля, Хибины) невелик и составляет 0.3–2.9 мг/г сыр. массы; что касается содержания каротиноидов, то картина более однообразна (табл. 11). Удивительно близки границы диапазонов содержания зеленых и желтых пигментов у растений этих экстремальных районов. Несколько изменяется только характер распределения видов в них: уменьшается количество видов с очень низким, увеличивается количество со средним (2–3 мг/г сыр. массы) содержанием хлорофиллов. Минимальное количество хлорофиллов, необходимое для успешного роста растений, приблизительно одинаково во всех широтах (0.4 мг/г сыр. массы), максимальное же непрерывно растет от полюсов к экватору [Любименко, 1916]. В более южных зонах большинство видов характеризуется содержанием хлорофиллов в диапазоне 1.1–2.0 и 2.1–3 мг/г сыр. массы (табл. 10).

В умеренном поясе (60° N) отмечен небольшой процент видов с содержанием хлорофиллов до 4 мг/г, в Крыму (45° N) — такая же доля видов с еще более высоким (до 6 мг/г) количеством хлорофиллов, и только вблизи экватора, в тропиках (6° N) появляются виды с максимальным (до 7 мг/г сыр. массы) содержанием хлорофиллов. Единичными являются виды с содержанием пигментов ниже 1 мг/г сыр. массы. В пустыне Гоби (42° N) всего 5% видов содержит от 3 до 4 мг/г сыр. массы зеленых пигментов, а около 70% — от 0.3 до 2.0 мг/г сыр. массы, что характерно для растений экстремальных мест обитаний (табл. 10). В среднем на одно растение (по данным В. Н. Любименко [1916] для более чем 600 видов высших сосудистых растений более южных широт) содержание хлорофиллов составило 2.52 мг/г сыр. массы, а у исследованных нами видов растений Западного Шпицбергена — около 1.1 мг/г сыр. массы.

Таблица 10. Содержание хлорофиллов у растений разных ботанико-географических зон (% от числа исследованных видов)

Районы исследования, координаты	Хл, мг/г сыр. массы								Источники
	0.3-0.8	0.8-1.0	1.1-2.0	2.1-3.0	3.1-4.0	4.1-5.0	5.1-6.0	6.1-7.0	
Западный Шпицберген, 78° N	22.0	31.0	43.0	4.0	0	0	0	0	[Шмакова, Марковская, 2010]
Остров Врангеля, 71° N	8.0	0	76.0	16.0	0	0	0	0	[Герасименко, Швецова, 1989]
Хибины, 67° N	13.0	15.0	63.0	9.0	0	0	0	0	[Шмакова и др., 1996]
Петроград, 60° N	0	1.3	15.5	77.5	5.7	0	0	0	[Любименко, 1916]
Крым, 45° N	0	0.7	26.5	50.5	16.5	5.8	0	0	[Любименко, 1916]
Гоби, 42° N	23.0	12.0	33.0	27.0	5.0	0	0	0	[Попова и др., 1989]
Ява, 6° N	0	2.5	36.0	27.5	16.0	13.0	4.0	1.0	[Любименко, 1916]

Примечание. Жирным шрифтом выделена максимальная доля видов с характерным для каждой широты содержанием фотосинтетических пигментов.

Таблица 11. Пигментный аппарат сосудистых растений в разных районах Арктики и Субарктики

Районы исследования, координаты (число исследованных видов)	Пигменты, мг/г сыр. массы		Хл / Кар	ССК, %	Источники
	Хл (<i>a + b</i>)	Кар			
Западный Шпицберген, 78° N (98)	0.4–2.6	0.1–0.9	2.0–5.4	41–82	[Шмакова, Марковская, 2010]
Таймыр, 73° N (10)	0.3–2.3	0.1–0.6	3.6–5.7	60–65	[Попова и др., 1989]; [Maslova, Popova, 1993]
Остров Врангеля, 71° N (25)	0.5–2.9	0.1–0.6	3.5–6.5	38–62	[Герасименко, Швецова, 1989]
Хибины, 67° N (63)	0.5–2.9	0.1–0.6	2.3–6.5	37–69	[Шмакова и др., 1996]

Заслуживает внимания сравнение содержания пигментов пластид у одноименных или близкородственных видов цветковых растений на Западном Шпицбергене, острове Врангеля и в Хибинах (табл. 12).

Таблица 12. Характеристика пигментного комплекса одноименных или близкородственных видов сосудистых растений Крайнего Севера

Виды	Пигменты, мг/г сыр. массы		Хл / Кар	Местообитания
	Хл	Кар		
1	2	3	4	5
<i>Hyperzia arctica</i>	0.52 ± 0.05	0.34 ± 0.02	1.5	Шпицберген
<i>H. selago</i>	0.61 ± 0.05	0.23 ± 0.02	2.6	Хибины
<i>Salix polaris</i>	1.45 ± 0.09	0.34 ± 0.03	4.3	Шпицберген
	1.63 ± 0.09	0.67 ± 0.05	2.4	Хибины
<i>S. reticulata</i>	1.63 ± 0.08	0.36 ± 0.05	4.5	Шпицберген
	1.69 ± 0.11	0.38 ± 0.03	4.4	Хибины
<i>Betula nana</i>	1.98 ± 0.11	0.39 ± 0.07	5.1	Шпицберген
	1.95 ± 0.14	0.40 ± 0.04	4.9	Хибины
<i>Bistorta vivipara</i>	1.35 ± 0.05	0.30 ± 0.02	4.5	Шпицберген
	1.50 ± 0.08	0.34 ± 0.02	4.4	Остров Врангеля
	1.78 ± 0.15	0.36 ± 0.03	4.9	Хибины

Окончание табл. 12

1	2	3	4	5
<i>Oxyria digyna</i>	0.81 ± 0.07	0.14 ± 0.01	5.4	Шпицберген
	1.10 ± 0.06	–	–	Остров Врангеля
<i>Silene acaulis</i>	0.87 ± 0.09	0.18 ± 0.02	4.8	Хибины
	0.44 ± 0.02	0.11 ± 0.02	4.0	Шпицберген
<i>Ranunculus sulphureus</i>	0.59 ± 0.06	0.15 ± 0.03	3.9	Хибины
	1.11 ± 0.07	0.26 ± 0.03	4.3	Шпицберген
<i>Papaver dahlianum</i>	1.50 ± 0.08	0.29 ± 0.01	5.2	Остров Врангеля
	0.82 ± 0.05	0.21 ± 0.03	3.8	Шпицберген
<i>P. lapponicum</i>	1.14 ± 0.04	0.31 ± 0.02	3.7	Хибины
<i>Cardamine bellidifolia</i>	1.15 ± 0.09	0.26 ± 0.01	4.4	Шпицберген
	0.61 ± 0.05	0.21 ± 0.04	2.9	Хибины
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	0.65 ± 0.04	0.19 ± 0.01	3.5	Шпицберген
	0.65 ± 0.07	0.14 ± 0.03	4.6	Хибины
<i>S. platysepala</i>	0.48 ± 0.01	0.18 ± 0.02	2.7	Шпицберген
	0.50 ± 0.03	–	–	Остров Врангеля
<i>S. hirculus</i>	0.88 ± 0.11	0.27 ± 0.06	3.3	Шпицберген
	1.20 ± 0.06	0.23 ± 0.01	5.2	Остров Врангеля
<i>Dryas octopetala</i>	1.49 ± 0.09	0.40 ± 0.05	3.5	Шпицберген
	1.80 ± 0.09	0.40 ± 0.02	4.5	Остров Врангеля
	1.93 ± 0.11	0.39 ± 0.04	4.9	Хибины
<i>Harrimanella hypnoides</i>	1.26 ± 0.12	0.47 ± 0.04	2.7	Шпицберген
	1.46 ± 0.12	0.31 ± 0.02	4.7	Хибины
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	0.70 ± 0.09	0.24 ± 0.03	2.9	Шпицберген
	1.09 ± 0.10	0.21 ± 0.02	5.2	Хибины
<i>Polemonium boreale</i>	1.21 ± 0.13	0.26 ± 0.07	4.6	Шпицберген
	1.60 ± 0.08	0.31 ± 0.02	5.2	Остров Врангеля
<i>Carex bigelowii</i>	1.57 ± 0.05	0.40 ± 0.03	3.9	Шпицберген
	1.63 ± 0.12	0.57 ± 0.05	2.8	Хибины
<i>Poa alpina</i>	1.30 ± 0.16	0.37 ± 0.05	3.5	Шпицберген
	1.05 ± 0.13	0.35 ± 0.03	3.0	Хибины
<i>Deschampsia borealis</i>	1.20 ± 0.14	0.29 ± 0.04	4.1	Шпицберген
<i>D. cespitosa</i>	1.31 ± 0.06	0.42 ± 0.04	3.1	Хибины

Примечание. Хибины — [Шмакова и др., 1996]; остров Врангеля — [Герасименко и др., 1989]; Западный Шпицберген — [Шмакова, Марковская, 2010].

Диапазоны содержания зеленых и желтых пигментов у растений в этих регионах сопоставимы. Интересно, что при продвижении в высокие широты в отношении большинства одноименных видов отмечено достоверное снижение содержания хлорофиллов (20–40%). Максимальное снижение количества зеленых пигментов наблюдается у следующих видов: *Empetrum hermaphroditum*, *Saxifraga hirculus*, *Dryas octopetala*, *Polemonium boreale* (рис. 30), *Bistorta vivipara*. У ряда видов (*Salix reticulata*, *Betula nana*, *Carex bigelowii*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. platysepala*) в сравниваемых районах величины содержания хлорофиллов очень близки. Изменения в содержании каротиноидов не так однозначны, поэтому и в соотношении количества пигментов нет определенной зависимости. Одинаковые или статистически близкие величины показателей пигментного аппарата у одноименных и близкородственных видов из экстремальных зон свидетельствуют о генетической детерминированности содержания хлорофиллов.



Фото Н. А. Константиновой



Рис. 30. *Polemonium boreale*

Содержание фотосинтетических пигментов во всех исследованных таксономических группах Западного Шпицбергена значительно варьирует, но наиболее широк диапазон значений у цветковых растений. С повышением уровня организации (от лишайников до сосудистых растений) содержание пигментов увеличивается, соотношение Хл a / b и значение ССК варьируют независимо от таксономической принадлежности, величина Хл / Кар имеет тенденцию к увеличению от лишайников к покрытосеменным растениям. Низкое содержание хлорофиллов характерно для лишайников, в два раза выше их содержание у мхов и почти в 6 раз выше — у сосудистых растений (табл. 13). В среднем количество хлорофиллов у сосудистых растений составляет (1.10 ± 0.04) мг/г сыр. массы (4.56 мг/г сух. массы), каротиноидов — (0.30 ± 0.01) мг/г сыр. массы (1.23 мг/г сух. массы). Диапазон изменений уровня каротиноидов в разных отделах в два раза меньше, чем уровня хлорофиллов.

Таблица 13. Характеристика пигментного комплекса основных таксономических отделов растений и лишайников Западного Шпицбергена

Отделы	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы	Хл a / b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар
Лишайники	0.19	4.0	0.09	2.6
Мхи	0.38	2.8	0.10	3.4
Сосудистые	1.10	3.1	0.30	3.7

Анализ фотосинтетических пигментов растений и лишайников исследованной территории Западного Шпицбергена показал, что их количество связано с эволюционной продвинутостью таксона. У видов примитивных семейств в условиях Арктики содержание пигментов ниже, чем у продвинутых. Сопоставление данных по широтному градиенту подтвердило тезис об уменьшении количества хлорофиллов при продвижении в высокие широты и показало, что высшие сосудистые растения Западного Шпицбергена имеют невысокое содержание зеленых пигментов с небольшим разнообразием. Причем видам, наиболее адаптированным к экстремальным условиям Арктики, свойствен низкий уровень содержания хлорофиллов.

3.2. Эколого-физиологическая характеристика сосудистых растений арктических тундр Западного Шпицбергена на основе географического анализа

Проблема формирования флоры видами с различными типами географического распространения связана с их биологическими возможностями и адаптивным потенциалом, который определяется прежде всего их эколого-физиологическими особенностями. В качестве такой характеристики мы используем пигментный аппарат. Биотопические особенности и поведенческие механизмы видов, позволяющие ослабить действие на них неблагоприятных факторов и выбрать подходящее сочетание условий для обитания, — один из путей освоения организмами различных ландшафтно-зональных условий [Чернов, 1975].

Авторами принята двухступенчатая система широтных географических групп и фракций, разработанная по инициативе А. И. Толмачева и отчасти вместе с ним сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН для всех секторов Российской Арктики [Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1979; Секретарева, 2004, 2010]. Выделены следующие широтные географические группы и фракции арктической флоры: арктическая фракция (арктическая группа, преимущественно арктическая группа, метаарктическая и арктоальпийская группы); гипоарктическая фракция (гипоарктическая группа, гипоарктомонтанная группа) и бореальная фракция (бореальная группа, арктобореальная группа). Сравнение соотношения широтных географических элементов показало, что 85% приходится на виды арктической фракции, 8% — гипоарктической и 7% — бореальной фракции.

Арктическая фракция

Арктические и преимущественно арктические виды. Это в основном высокоарктические виды — эуаркты, исторически наиболее молодой комплекс видов, сложившийся на равнинах и в высокогорьях высоких широт в эпоху похолодания, предшествующую ледниковому периоду, и во время плейстоцена оказавшийся на территориях, лишенных ледникового покрова [Толмачев, 1960; Раменская, 1983]. Преимущественно арктические виды, как считает А. И. Толмачев [1974], возникли в Арктике и вторично проникли в высокогорья умеренных широт. В эту группу вошла часть видов прилегающих субарктических высокогорий, некоторые водно-болотные виды и виды арктических побережий [Секретарева, 2004]. Это виды с наибольшей активностью у северного предела тундры. Они наиболее характерны для подзоны арктических и северной части типичных тундр [Матвеева, 2009].



Рис. 31. *Cochlearia groenlandica*



Рис. 32. *Papaver dahlianum*

Изученная группа арктических видов арктической фракции флоры Западного Шпицбергена составляет 59 % и включает 49 видов из 22 семейств. Наибольшее число видов приходится на семейства *Caryophyllaceae* и *Poaceae*, несколько меньше видов в семействах *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*; другие семейства представлены единичными видами.

Диапазон содержания хлорофиллов составляет 0.39–2.05 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.15–0.59 мг/г сыр. массы, сюда вошли виды как с низкими, так и с высокими значениями. Более 80 % арктических видов имеют высокие и средние значения содержания пигментов. Соотношение Хл *a/b* находится в диапазоне 1.7–4.3; Хл/Кар — 1.5–4.9; содержание хлорофиллов в ССК — 42–82 %.

В этой группе преобладают виды с циркумполярным типом распространения (65 %). Представителей с амфиокеаническим типом распространения, куда относится и единственный однолетник *Euphrasia frigida* с минимальным содержанием хлорофиллов, меньше в 4 раза (16 %). Равноценно представлены виды с преимущественно американскими, евразийскими и европейскими типами распространения. Единственный вид, *Deschampsia borealis*, имеет азиатско-американский тип распространения.

Метаарктические виды. По Б. А. Юрцеву [1977] это виды, которые, кроме Арктики, встречаются в горах, непосредственно прилегающих к границе тундровой зоны, и являются частью одной крупной «метаарктической флоры», объединяющей флоры разных частей Арктики и субарктических высокогорий. Однако термин сборный и неоднозначный [Секретарева, 2010]. На исследуемой нами территории это самая многочисленная группа представлена 7 видами, по 1 виду из разных семейств (*Salix polaris*, *Minuartia rubella*, *Saxifraga rivularis*, *Cassiope tetragona*, *Polemonium boreale*, *Erigeron humilis*, *Carex misandra*).



Рис. 33. *Erigeron humilis* (Фото Н. А. Константиновой)

Диапазон содержания хлорофиллов у видов этой группы составляет 0.76–2.23 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.21–0.57 мг/г сыр. массы. Соотношение Хл *a* / *b* находится в диапазоне 2.8–3.7; Хл / Кар — 3.6–4.6; хлорофиллов в ССК — 46–58 %. Большинство видов — с циркумполярным типом распространения, по одному виду — с амфиатлантическим, преимущественно американским и евразийским, типами распространения.

Арктоальпийские виды. По А. И. Толмачеву [1932, 1974] эта группа является сборной как в географическом, так и в генетическом плане. Ареалы видов приурочены к тундровой зоне и горнотундровым

поясам северных и южных высокогорий [Королева, Зверев и др., 2012]. По происхождению виды могут быть как арктическими, так и альпийскими. Арктоальпийские наиболее широко представлены в растительном покрове Шпицбергена, среди них много доминантов растительного покрова, наиболее полно представлены растения понижений, где долго залеживается снег, и открытых ветрам возвышенных участков, откуда снег сдувается. Арктические по происхождению виды, проникшие в высокогорные ландшафты умеренно теплых областей, сформировались главным образом в горах высоких широт [Раменская, 1983].

Исследовано 27 видов из 8 семейств, большинство составляют почти все виды семейства *Saxifragaceae* (10 из 14), *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*.



Рис. 34. *Silene uralensis* (Фото Н. А. Константиновой)

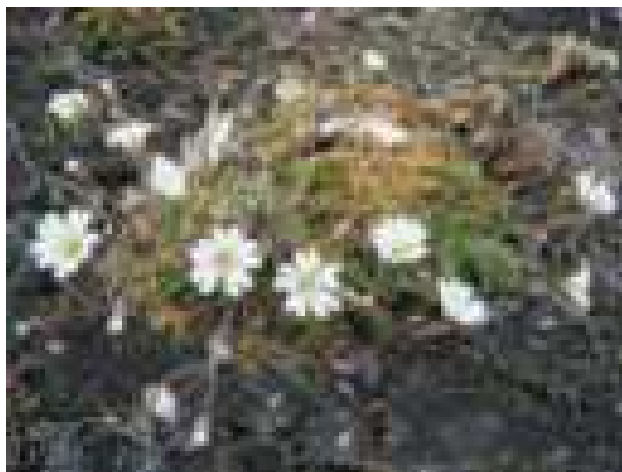


Рис. 35. Cerastium alpinum (Фото Н. В. Лебедевой)



Рис. 36. Cardamine nymanii (Фото Н. В. Лебедевой)



Рис. 37. *Oxyria digyna*

В этой группе находятся виды как с наиболее низким, так и с максимальным количеством пигментов пластид. Диапазон содержания хлорофиллов составляет 0.39–2.57, каротиноидов — 0.09–0.86 мг/г сыр. массы. Соотношение Хл a/b находится в диапазоне 2.1–3.9; Хл/Кар — 2.9–5.4; хлорофиллов в ССК — 44–72%. Около 90% — циркумполярные виды, два вида — амфиатлантические. К этой группе относится единственный адвентивный североамериканский вид *Silene acaulis* с низким содержанием хлорофиллов (0.44 мг/г сыр. массы), который характерен для европейского сектора Арктики. В эту группу входит также еще один вид однолетников из флоры Шпицбергена — *Koenigia islandica* из семейства *Polygonaceae*.

Гипоарктическая фракция

Гипоарктические виды. Гипоарктические виды наиболее характерны и активны в Субарктике в пределах северной тайги, лесотундры и южных тундр, т. е. в пределах гипоарктического ботанического пояса, с максимальным благоприятствованием для развития кустарничков, лишайников и мхов, с наиболее бедными торфянистыми почвами [Юрцев, 1966; Раменская, 1983]. Гипоарктические формации образовались почти одновременно с тайгой в горных странах внетропических областей во время предледникового похолодания и затем

спустились на равнины в период первичного облесения территорий высоких широт. Для этого пояса характерны неблагоприятные условия для развития древесных пород, но благоприятные для деревянистых видов — кустарников и кустарничков [Юрцев, 1966; Толмачев, Юрцев, 1970].

Гипоарктомонтанные виды. Эти виды произрастают в тундровой зоне субарктического высокогорья. В северных или южных высокогорьях, на высотном градиенте встречаются чаще всего в диапазоне от верхней части горно-лесного пояса до нижней части горно-тундрового. Они приурочены как к высокогорному поясу, так и к верхней части лесного пояса растительности [Секретарева, 2010].

На долю этой фракции приходится 8 видов из 7 семейств, в том числе два вида хвощей, остальные семейства представлены единичными видами. Диапазон содержания хлорофиллов составляет 0.70–1.67, каротиноидов — 0.19–0.49 мг/г сыр. массы. Соотношение Хл a/b в диапазоне 2.4–4.4; Хл/Кар — 2.7–4.6; хлорофиллов в ССК — 41–65%. Большинство видов имеют циркумполярный тип распространения, *Empetrum hermaphroditum* — единственный вид с амфиокеаническим типом распространения, *Luzula arcuata* — единственный вид с европейским типом распространения.

Бореальная фракция

Виды этой фракции имеют свой основной ареал в бореальной (таежной) зоне, в некоторых регионах Арктики широко распространены в южных районах тундровой зоны, но обычны и на юге таежной зоны и могут заходить в высокоширотные регионы Арктики. Виды с арктобореальным распространением широко представлены на территориях с относительно мягким океаническим климатом в восточноевропейском и чукотском секторах Арктики. Бореальный пояс — наиболее благоприятный для роста и развития хвойных древесных пород [Юрцев, 1966]. Типичными бореальными видами являются представители темнохвойной тайги. Таежный комплекс флоры и растительности — в целом образование древнее, зародившееся в горах умеренной зоны задолго до похолодания третичного времени и спустившееся затем на равнины [Толмачев, 1944; Раменская, 1983]. Бореальные виды редки и немногочисленны на арктических территориях, где они занимают места в интразональных элементах ландшафта. По современным представлениям в эту группу входят два вида (на территории Шпицбергена), которые ранее были отнесены к гипоарктическим видам, — *Betula nana* и *Rubus chamaemorus* [Секретарева, 2010]. На территории Западного Шпицбергена они представлены небольшими реликтовыми популяциями.

Группа бореальных видов представлена 7 видами из разных семейств (*Equisetum scirpoides*, *Saxifgара hirculus*, *Rubus chamaemorus*, *Mertensia maritima*, *Petasites frigidus*, *Betula nana*, *Puccinellia capillaris*). Диапазон содержания хлорофиллов составляет 0.84–2.0, каротиноидов — 0.19–0.39 мг/г сыр. массы. Соотношение Хл *a/b* — 1.8–3.5; Хл/Кар — 3.3–5.1; хлорофиллов в ССК — 49–78%. Три вида имеют циркумполярный тип распространения (*Equisetum scirpoides*, *Saxifgара hirculus*, *Rubus chamaemorus*), один вид (*Mertensia maritima*) — амфиокеанический, два вида — европейский (*Betula nana*, *Puccinellia capillaris*) и один вид — евразийский (*Petasites frigidus*).

Проведенное исследование показало, что если весь диапазон содержания хлорофиллов у изученных видов сосудистых растений ранжировать на 3 группы: с низким содержанием (0.4–0.7), со средним (0.8–1.3) и высоким (1.4 мг/г сыр. массы и более), — то можно проследить определенную зависимость между содержанием пигментов и географическим распространением вида (табл. 14). Низкое содержание хлорофиллов не отмечено у растений, входящих в группы метаарктических и арктобореальных видов. Эти группы включают виды, большая часть ареала которых лежит южнее тундровой зоны, но которые далеко заходят в нее. В группе арктоальпийских видов низкое содержание хлорофиллов у 22%, в группе типично арктических видов — у 16%, гипоарктических — у 12%.

Виды с высоким содержанием хлорофиллов многочисленны в группах метаарктических (43%), арктических (25%) и гипоарктических видов (25%). Наибольшая доля во всех широтных группах приходится на виды со средним содержанием хлорофиллов. Особого внимания заслуживает факт достаточно большого присутствия в арктической фракции видов с высоким содержанием хлорофиллов.

Таблица 14. Содержание хлорофиллов в группах сосудистых растений разных широтных географических элементов на Западном Шпицбергене

Широтные географические элементы	Хл, мг/г сыр. массы	Группы по содержанию Хл, мг/г сыр. массы		
		0.4–0.7	0.8–1.3	≥ 1.4
		Число видов/%	Число видов/%	Число видов/%
Арктические	0.39–2.05	8/16	29/59	12/25
Метаарктические	0.76–2.23	0	4/57	3/43
Арктоальпийские	0.39–2.57	6/22	18/67	3/11
Гипоарктические	0.70–1.67	1/12	5/63	2/25
Арктобореальные	0.84–1.98	0	6/86	1/14

Примечание. Полужирным шрифтом выделены максимальные значения.

Сравнение соотношения долготных географических элементов показало, что 69 исследованных видов (70 %) имеют циркумполярные типы распространения (табл. 15). В группу видов с амфиокеаническим типом распространения вошло 13 видов (13 %), с преимущественно американским — 4 (4 %), евразийским — 6 (6 %) и европейским типом распространения — 5 видов (5 %).

Анализ содержания пигментов показал, что виды с низким суммарным содержанием хлорофиллов наиболее широко представлены в группе видов с амфиокеаническим (39 %) и американским (25 %) типом распространения. Максимальный процент с высоким содержанием хлорофиллов (60 %) отмечен у видов с европейским типом распространения. Во всех группах представлены виды со средним содержанием хлорофиллов, но большинство из них приходится на группы, имеющие евразийское (83 %), циркумполярное (68 %), американское (50 %) и амфиокеаническое (46 %) распространение. Наиболее многочисленной и гетерогенной оказалась группа видов с циркумполярным и амфиокеаническим типом распространения, где присутствуют растения как с высоким, так и низким содержанием хлорофиллов.

Таблица 15. Содержание хлорофиллов в группах сосудистых растений разных долготных географических элементов на Западном Шпицбергене

Долготные географические элементы	Хл, мг/г сыр. массы	Группы по содержанию Хл, мг/г сыр. массы		
		0.4–0.7	0.8–1.3	≥ 1.4
		Число видов/%	Число видов/%	Число видов/%
Виды с циркумареалами	0.39–2.57	8/12	47/ 68	14/20
Виды с амфиокеаническим ареалом	0.39–1.57	5/ 39	6/ 46	2/15
Виды с американским ареалом	0.44–2.02	1/25	2/ 50	1/25
Виды с евразийским ареалом	0.78–1.45	0	5/ 83	1/17
Виды с европейским ареалом	0.74–2.05	1/20	1/20	3/ 60
Виды с азиатско-американским ареалом	1.20	0	1/100	0

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены максимальные значения.

Таким образом, из исследованных 98 видов растений у 15 низкое, у 21 — высокое, у 62 видов — среднее содержание суммы хлорофиллов.

В группе с низким содержанием пигментов (до 0.7 мг/г сыр. массы) доминируют виды арктической фракции (за исключением группы метаарктических видов) с циркумполярным и амфиокеаническим типом распространения. В бореальной фракции не отмечено видов растений с низким содержанием хлорофиллов. Немногочисленны виды с преимущественно американскими и европейскими типами распространения, видов с евразийским типом распространения не отмечено.

В группе со средними значениями (до 1.3 мг/г сыр. массы) содержания хлорофиллов представлены растения всех широтных географических элементов, но доминируют виды арктической фракции (в основном арктические и арктоальпийские виды) с циркумполярными ареалами. Единично представлены гипоарктические и арктобореальные виды. По соотношению долготных элементов доминируют виды с циркумполярными типами распространения, однако виды с амфиокеаническими, евразийскими и американскими типами распространения также характеризуются относительно большой долей участия.

В группе видов с высоким содержанием хлорофиллов доминируют арктические виды, с меньшим участием — метаарктические и арктоальпийские, роль гипоарктических и арктобореальных видов незначительна. По соотношению долготных элементов лидируют виды с циркумареалами, значима доля видов с европейскими типами распространения, роль других незначительна.

Флора Арктики представлена видами высших сосудистых растений с различными широтными и долготными географическими элементами и с различным диапазоном содержания хлорофиллов. Интересно, что наибольший спектр широтных и долготных элементов отмечен в группе видов со средним количеством хлорофиллов. Это означает, что содержание хлорофиллов, которое, как считает В. Н. Любименко [1916], является генетически детерминированным, может рассматриваться как фактор географического распространения растений. Среди арктических видов арктической фракции флоры большинство составляют виды со средними значениями содержания хлорофиллов, далее идет группа с высокими значениями и минимально участие видов с низкими значениями. Метаарктическая группа этой же фракции отличается отсутствием видов с низкими значениями, два других диапазона содержания хлорофиллов представлены примерно равноценно. Арктоальпийская группа отличается от всех элементов арктической фракции, наоборот, высокой долей видов с низким содержанием хлорофиллов при доминировании среднего диапазона содержания хлорофиллов. Гипоарктическая фракция также представлена в большинстве

видами со средним содержанием хлорофиллов. Арктобореальная фракция отличается отсутствием видов с низкими значениями суммы хлорофиллов и максимальным количеством видов со средним содержанием.

В группе циркумполярных видов растения со средним содержанием хлорофиллов составляют большинство. У амфиокеанических видов, как правило, низкие и средние значения содержания хлорофиллов. Группа видов с американским типом распространения отличается достаточно широким диапазоном содержания хлорофиллов в целом, но в ней также доминируют виды со средними величинами. Среди евразийских отсутствуют виды с низким содержанием хлорофиллов и доминируют виды со средними значениями. У европейских видов нижняя граница всего диапазона содержания хлорофиллов сдвинута в область средних значений, поэтому здесь мы наблюдаем доминирование видов с высоким содержанием хлорофиллов.

На основании анализа собственных и литературных данных нами подтверждена закономерность снижения суммарного содержания хлорофиллов при продвижении видов в высокие широты [Любименко, 1916; Герасименко, Швецова, 1989; Попова и др., 1989; Maslova, Porova, 1993]. Однако определенные ограничения отмечаются для тех видов, которые имеют область оптимума в более южных тундрах на широтном градиенте и более благоприятные климатические условия на долготном градиенте. Однако и в этих группах имеются виды, которым удается продвинуться достаточно высоко на север, при этом содержание хлорофиллов у них снижается или остается без изменения. И пути, которые ведут их в Арктику, остаются неясными. Доминирующую роль в растительном покрове Арктики имеют виды цветковых растений арктической фракции со средним содержанием хлорофиллов.



Глава 4. Метаболические пути адаптаций арктических растений

4.1. Роль метаболитов клеточной стенки в адаптации растений

Основной транспортной системой растений Арктики является система транспортных путей растительных клеточных стенок — апопласт, где могут передвигаться воздух, вода, ионы, фотоассимиляты, гормоны. Активность этого транспортного пути обеспечивает функциональную активность растительного организма в Арктике. Матрикс клеточной стенки представляет собой высокогидратированный полисахаридный гель, поэтому вода, газы и небольшие водорастворимые молекулы легко диффундируют. Общий заряд клеточной стенки — отрицательный, поэтому и передвигающиеся ассимиляты — низкомолекулярные, нейтральные или отрицательно заряженные [Горшкова, 2007]. Важнейшее свойство клеточной стенки — капиллярность, которая и обеспечивает эффективный транспорт. Существенную роль в нем могут играть ионообменные свойства клеточных стенок. Клеточная стенка — слабый катионообменник, в котором выделяют 4 типа ионообменных групп [Мейчик, Ермаков, 2001].

Для работы были выбраны 4 вида сосудистых растений одной жизненной формы: *Betula nana* (сем. *Betulaceae*) — гемипростратный кустарник, эвритопный вид, листопадный, арктобореальный вид, с европейско-западносибирским ареалом (рис. 38); *Dryas octopetala* (сем. *Rosaceae*) — прямостоячий кустарничек, мезофит, с летне-зелеными листьями, почти арктический вид с восточноамериканским-европейским ареалом, проникающий в западную часть Сибири (рис. 39); *Salix polaris* (сем. *Salicaceae*), простратный кустарничек, гидромезофит, листопадный, метаарктический вид, с евразийско-западноамериканским ареалом (рис. 40); *Cassiope tetragona* (сем. *Ericaceae*) — гемипростратный кустарничек, мезофит, с вечнозелеными листьями, метаарктический вид с почти циркумполярным ареалом (рис. 41). Все виды, за исключением *Dryas octopetala*, имеют широтные ареалы, сдвинутые в более южные тундры [Секретарева, 2004].

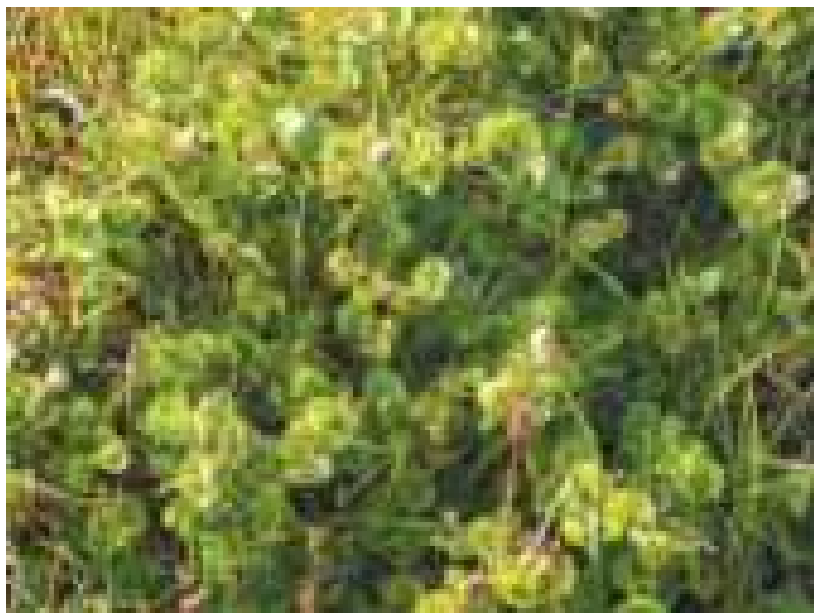


Рис. 38. Betula nana



Рис. 39. Dryas octopetala (Фото О. А. Белкиной)



Рис. 40. *Salix polaris* (фото Н. А. Константиновой)



Рис. 41. *Cassiope tetragona*

В ходе исследования было установлено, что в структуру клеточной стенки листа растений Арктики включены ионообменные группы четырех типов. Для этих групп были рассчитаны значения констант ионизации и установлено, что это анионообменные аминогруппы с константой ионизации ($pK_a \sim 3-4$) и три катионообменные группы: карбоксильные группы α -D-полигалактуроновой кислоты (СООН ПГУК) ($pK_a \sim 5-6$), карбоксильные группы гидроксикоричных кислот (СООН ГКК) ($pK_a \sim 7-8$) и фенольные ОН-группы ($pK_a \sim 9-10$) [Славинская, Хохлов, 2004; Мейчик, 2007]. Состав ионообменных групп клеточной стенки листа изученных растений сходен с составом клеточной стенки листа и корня древесных [Теребова, Галибина, 2010] и травянистых растений [Мейчик, Ермаков, 2001; Мейчик, 2007] умеренных широт.

Максимальные значения сорбционной емкости соответствуют общему количеству ионообменных групп в структуре клеточной стенки растений. Эти группы выполняют транспортную функцию и принимают участие в реакциях обмена (табл. 16).

Таблица 16. Количество функциональных групп клеточной стенки листьев кустарника и кустарничков на Западном Шпицбергене

Типы групп	Количество ионогенных групп ΔS_p , мкмоль/г сух. массы клеточной стенки			
	<i>Betula nana</i>	<i>Dryas octopetala</i>	<i>Salix polaris</i>	<i>Cassiope tetragona</i>
Аминогруппы	1200 ± 50	500 ± 50	450 ± 30	400 ± 20
СООН ПГУК*	1900 ± 30	1100 ± 50	450 ± 20	600 ± 40
СООН ГКК**	2500 ± 90	3000 ± 60	1700 ± 90	750 ± 30
Фенольные ОН-группы	2700 ± 80	2600 ± 60	550 ± 25	950 ± 70
Общее количество катионообменных групп	7100 ± 100	6700 ± 80	2700 ± 50	2300 ± 50
Общее количество функциональных групп	8300 ± 100	7200 ± 90	3150 ± 50	2700 ± 50

*СООН ПГУК — карбоксильные группы α -D-полигалактуроновой кислоты;

**СООН ГКК — карбоксильные группы гидроксикоричных кислот.

Полученные данные свидетельствуют о том, что качественный состав функциональных групп клеточной стенки листа изученных видов не различался, но существенно варьировали их соотношение и константы ионизации.

В состав клеточной стенки входят белки, и их содержание может достигать 15% от массы клетки. Эта группа соединений составляет аминогруппы гидролизованной фракции клеточной стенки. В состав этой

фракции входят как структурные белки, так и ферменты. Важно отметить, что большинство структурных белков, как отмечает Т. С. Горшкова [2007], следует рассматривать как непрерывный ряд от щелочных, минимально гликолизированных, белков (пролин-богатые) до кислых, высокогликолизированных протеогликанов (арабиногалактоновые белки). Основной аминокислотой, которая обнаруживается в гидролизате клеточной стенки, является оксипролин, содержание которого может достигать 40% [Lamport, 1970]. Наличие большого набора ферментов также является особенностью клеточной стенки и сутью ее динамической системы. Наиболее представлены гидролазы, большинство из которых гидролизуют полисахариды и приводят к изменению физических свойств клеточной стенки, что сказывается на ионном обмене. Трансцеллазы участвуют в формировании кутина и суберина — поверхностных слоев эпидермы, которые присутствуют почти на всех листьях растений Арктики. Анализ количества аминокислотных групп клеточной стенки в листьях исследуемых растений показал, что максимально высокие значения (до 1200) получены для *B. nana*, количество аминокислотных групп у остальных видов варьирует незначительно: от 500 у *D. octopetala* до 450 у *S. polaris* и до 400 у *C. tetragona*. Определение содержания общего азота (белков) показало, что наибольшие значения также отмечаются у *B. nana* (2.9), несколько меньше — у *S. polaris* (2.6) и *D. octopetala* (2.1), самое низкое — у *C. tetragona* (1.2).

Пектиновые вещества как природные ионообменники могут создавать подвижную систему локального изменения pH, заряда клеточной стенки, что и приводит к регуляции действия ферментов. Основным полимером пектиновых веществ является полигалактуроновая кислота, которая находится в пиранозной форме. Полигалактуроновая кислота определяет отрицательный заряд клеточной стенки [Горшкова, 2007]. Вторая функциональная группа клеточной стенки — карбоксильная группа α -D-полигалактуроновой кислоты (COOH ПГУК). Исследуемые виды различаются по числу карбоксильных групп, и максимальное их число обнаружено у *B. nana*, высокие и близкие значения имеют виды *S. polaris* и *D. octopetala*, а низкие — *C. tetragona*.

Клеточная стенка содержит фенольные соединения — продукты вторичного метаболизма, выполняющие множество функций в растительном организме, в том числе защитную (как от биогенных, так и от абиогенных факторов). Эти соединения подразделяют на три группы: лигнин, связанные оксикоричные кислоты и минорные компоненты — кутин, воск, суберин. Лигнин как структурная стабильная компонента клеточной стенки составляет до 40% ее сухой массы, а оксикоричные кислоты (п-кумаровая, феруловая и синаповая) относятся к лабильной составляющей [Там же].

Третья функциональная группа — карбоксильная группа гидроксикоричных кислот (СООН ГКК) является метаболической составляющей суберина, кутина и пектиновых полисахаридов. Фенольные кислоты клеточной стенки могут в качестве восстановителей участвовать в окислительно-восстановительных процессах, способствовать утилизации активных форм кислорода. Они также могут выполнять функции регуляторов роста и играть сигнальную роль при взаимодействии растений с микроорганизмами [Шарова, 2004]. Благодаря образованию диферулатов феруловая кислота может выполнять в клеточной стенке структурную функцию, связывая между собой полисахариды, уменьшая растяжимость клеточной стенки [Там же]. Исследуемые виды по количеству метаболитов с карбоксильной группой полигалактуроновой кислоты разделились на две группы: с более высокими значениями у *Betula nana*, *Dryas octopetala* и более низкими у *Salix polaris* и *Cassiope tetragona*.

Четвертая функциональная группа — фенольные ОН-группы — может входить в состав компонентов первичной клеточной стенки — полисахаридов, и вторичной — лигнина, суберина. К видам с высоким количеством фенольных ОН-групп относятся *Betula nana*, *Dryas octopetala*; почти в 2 раза их меньше у *Cassiope tetragona* и еще меньше — у *Salix polaris*.

Расчет общего количества катионообменных групп у разных видов показал, что у двух из них эти значения высокие и достаточно близкие — *Betula nana*, *Dryas octopetala*; почти в 2–2.5 раза меньше — у *Salix polaris* и *Cassiope tetragona*. Общее количество всех исследованных функциональных групп клеточной стенки изменяется от максимального у *Betula nana* (8300) до минимального у *Cassiope tetragona* (2700). Однако следует отметить, что число ионообменных групп каждого типа в структуре клеточной стенки листа у растений Арктики выше в 3–5 раз по сравнению с клеточной стенкой у видов рода *Betula* и в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающих в более южных районах [Галибина, Теребова, 2008; Теребова, Галибина, 2010].

Проведенный анализ показал, что у каждого вида растений Арктики в структуре клеточной стенки присутствует определенное количество разных функциональных групп. Это может определяться происхождением вида [Горшкова, 2007], особенностями структуры клеточной стенки и ее физиологическими особенностями, географическим ареалом и реакцией на действующие факторы среды. Так, известно, что количество ионогенных групп в структуре клеточной стенки органов может изменяться при действии тяжелых металлов [Теребова, Галибина, 2008; Krzeslowska, 2011], засолении, нарушении минерального питания [Мейчик, 2007]. Для анализа полученных данных мы рассчитали процентное соотношение групп для каждого вида (табл. 17).

Таблица 17. Соотношение отдельных функциональных групп клеточной стенки листьев кустарника и кустарничков на Западном Шпицбергене (%)

Функциональные группы	Виды			
	<i>Betula nana</i>	<i>Dryas octopetala</i>	<i>Salix polaris</i>	<i>Cassiope tetragona</i>
Аминогруппы	14	7	13	15
СООН ПГУК	23	15	13	16
СООН ГКК	30	43	54	27
Фенольные ОН-группы	32	36	17	35

Анализ соотношения функциональных групп в клеточной стенке у разных видов показал, что наибольший процент приходится на карбоксильные группы гидроксикоричных кислот и фенольные ОН-группы, которые в основном определяются соединениями фенольной природы. Исследование содержания общих флавоноидов у изучаемых видов продемонстрировало [Марковская и др., 2012]: наибольшие значения свойственны *Betula nana* (10.3%), что согласуется с большим содержанием гидроксикоричных кислот и фенольных групп в клеточной стенке у этого вида; у *Cassiope tetragona* и других видов такого соответствия нет, что может быть связано с накоплением гидроксикоричных кислот и фенольных групп в других структурных компонентах клетки. Процент аминогрупп сходен, за исключением низких значений у *D. octopetala*. Соединений пектиновой природы с карбоксильной группой полигалактуровой кислоты в клеточной стенке отмечается больше у *B. nana*, по сравнению с другими видами. Известно, что фенольные соединения могут накапливаться в разных структурах клетки. Полученные данные показали, что у карликовой березки, которая находится на пределе своего ареала, они, по-видимому, в большем количестве сосредоточены в клеточной стенке, в отличие от других видов.

Определенного внимания заслуживают константы ионизации функциональных групп клеточной стенки у разных видов (табл. 18).

Таблица 18. Константы ионизации функциональных групп (pK_{aj}) клеточной стенки листьев кустарника и кустарничков Западного Шпицбергена (%)

Виды	Константы ионизации функциональных групп			
	аминогруппы	СООН ПГУК	СООН ГКК	фенольные ОН-
<i>Betula nana</i>	4.50 ± 0.62	7.04 ± 0.22	7.95 ± 0.15	9.40 ± 0.08
<i>Dryas octopetala</i>	3.38 ± 0.58	5.87 ± 0.35	7.79 ± 0.18	9.03 ± 0.09
<i>Salix polaris</i>	4.05 ± 0.45	6.42 ± 0.41	8.07 ± 0.10	9.73 ± 0.10
<i>Cassiope tetragona</i>	3.39 ± 0.32	6.22 ± 0.12	7.62 ± 0.10	9.35 ± 0.11

pK_{aj} в большей степени может зависеть от качественного состава полимеров, несущих конкретную функциональную группу. Если согласиться с этим предположением, то наибольшее разнообразие в структуре клеточной стенки между исследованными видами отмечается по аминогруппе, и диапазон варьирования константы ионизации составляет: для аминогруппы — около 40 %, для СООН ПГУК — около 15 %, для СООН ГКК — около 18 %, для фенольных ОН-групп — около 8 %. Это может означать, что в метаболическом разнообразии видов, произрастающих в высоких широтах, в большей степени участвует белковая компонента. Виды различаются по величинам константы ионизации групп. Вклад более высокомолекулярных соединений в состав клеточной стенки, несущих аминогруппу (белки), выше у *Betula nana* и *Salix polaris*; соединений, несущих СООН ПГУК (пектины), — у *Betula nana*; веществ, содержащих СООН гидроксикоричных кислот и фенольные ОН-группы (фенольные вещества), — выше у *Salix polaris*.

Для клеточной стенки как структурной единицы характерно свойство набухания, которое определяет ее гидравлическую проводимость. $K_{наб}$ (г H_2O /г сух. массы клеточной стенки) является количественной характеристикой проницаемости полимерного матрикса клеточной стенки. Поглощение воды клеточными стенками связано с разностью водного потенциала между внешней средой и стенкой и приводит к конформационным изменениям полимеров матрикса клеточной стенки. Степень набухания оболочек зависит от степени сшивки полимеров (жесткости), общего числа функциональных групп и константы их ионизации, концентрации внешнего раствора [Мейчик, 2007].

Исследование показало, что самые высокие значения $K_{наб}$ в воде были получены на клеточной стенке *Salix polaris*, далее идут *Betula nana*, *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*, у которой эта величина почти в 4 раза ниже. Известно, что чем меньше набухание, тем выше степень сшивки полимерных цепей клеточной стенки, тем она более жесткая и плотнее ее структура. Кутикулярное диффузное сопротивление в большинстве случаев очень велико. Оно зависит от толщины кутикулы, расположения, плотности и числа прослоек кутина и воска. Кутикулярная защита от транспирации весьма эффективна. Низкие значения $K_{наб}$ у *Cassiope tetragona* могут быть связаны с ее высокой степенью кутинизации и осмоления, особенно покровных тканей, но также и клеток паренхимы, что другим путем, но тоже повышает степень жесткости. Остальные виды не имеют таких мощных дополнительных механизмов для защиты покровной ткани. Однако у кутикулы есть уникальное свойство, обусловленное особенностями ее состава, — изменять гидравлическую проводимость в зависимости от оводненности. Таким образом, потеря воды через кутикулу регулируется

оводненностью листа. Наличие кутикулы, интенсивность набухания и система апопласта — сложно связанные процессы.

Ср. значения $K_{\text{наб}}$ в воде клеточной стенки листьев кустарника и кустарничков Западного Шпицбергена: *Betula nana* — (1.93 ± 0.20) г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки, *Dryas octopetala* — (1.45 ± 0.15) , *Salix polaris* — (2.6 ± 0.13) , *Cassiope tetragona* — (0.83 ± 0.14) г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки.

Известно, что у растений существует прямая связь между величиной набухания полимерного матрикса клеточной стенки и водным током [Мейчик, 2007], что, должно быть, связано с активностью апопластной системы. Это означает, что она наиболее активно работает у ивы полярной (*Salix polaris*) — широко распространенного вида в условиях Шпицбергена. Остальные виды (возможно, за исключением *C. tetragona*) имеют некоторые ограничения в распространении, и одной из причин может быть снижение функциональной активности апопласта.

Кислотность среды является одним из важных условий минерального питания растений и определяет функциональную активность не только корней, но и листьев. Процесс набухания клеточной стенки корней связан с рН внешнего раствора [Мейчик, 2007], для листьев этих данных меньше.

У кустарничков Западного Шпицбергена $K_{\text{наб}}$ клеточной стенки при изменении рН внешнего раствора составил: у *Betula nana* — от 1,8 до 6,5 г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки, у *Salix polaris* — от 3,5 до 5, у *Dryas octopetala* — от 1,8 до 5,5, у *Cassiope tetragona* — от 2 до 3,7 г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки (рис. 42). Чем уже этот диапазон, тем меньше зависимость от рН, тем больше эврибионтность вида по этому параметру. Оказалось, что в группу менее чувствительных видов вошли *Salix polaris* и *Cassiope tetragona*, наиболее чувствительной оказалась *Betula nana*. Для сравнения можно привести наши данные для листьев видов родов *Salix* и *Betula*, произрастающих в Карелии. Так, в зависимости от рН среды $K_{\text{наб}}$ варьирует: у *Salix alba* — от 1,7 до 2,8 г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки, *Salix caprea* — от 1,7 до 3,5, *Betula verucosa* и *B. pubescens* — от 1,5 до 3,5 г $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$ сух. массы клеточной стенки [Теребова и др., 2014]. Для арктической ивы этот диапазон узкий и сдвинут в сторону более высоких (щелочных) значений рН, а для карликовой березки он более широкий и включает также высокие значения рН. Хорошо известно, что процесс набухания является частью роста растяжением, которое ингибируется у растений высоких широт [Гамалей, 2004]. Набухание первичной клеточной стенки, достигающее высоких значений, увеличивает объем апопласта, что может привести к возрастанию способности тканей проводить воду при радиальном транспорте (от поверхности корня к сосудам), который характеризуется наибольшим сопротивлением в корне [Ионенко и др., 2008].

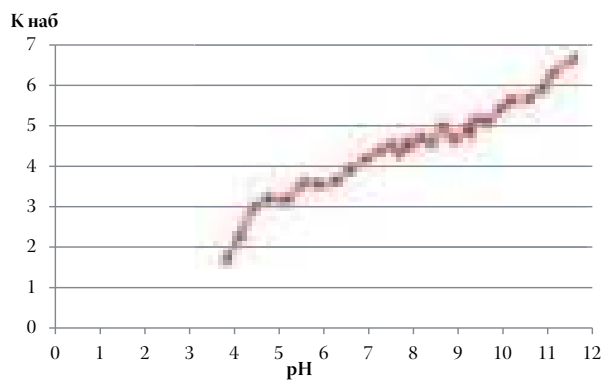
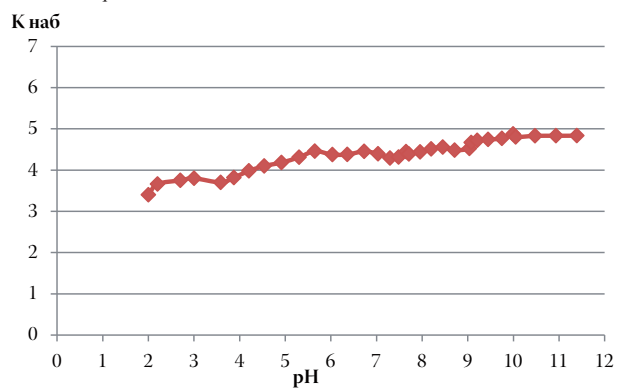
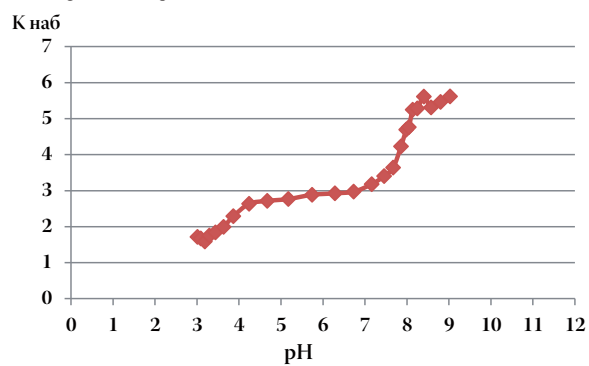
Betula nana*Salix polaris**Dryas octopetala*

Рис. 42. Зависимость $K_{наб}$ (г H_2O /г сух. массы клеточной стенки) клеточной стенки листьев у разных видов от pH раствора (см. так же с. 122)

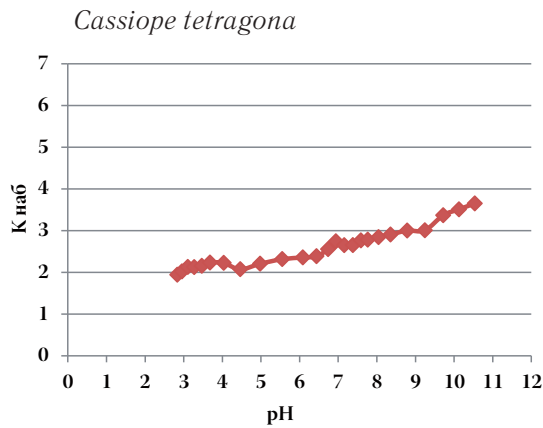


Рис. 42. Окончание

Одним из важных параметров клеточной стенки является гидравлическая проводимость, которая в соответствии с композитной теорией транспорта воды отличается высокими значениями в системе апопласта и возрастает при повышении pH среды [Steudle et al., 1998]. По-видимому, более широкий, сдвинутый в сторону повышения pH, диапазон $K_{наб}$ у всех исследованных арктических видов свидетельствует об активизации водного потока по системе апопласта и активизации метаболических процессов в клеточной стенке у растений высоких широт [Гамалей, 2004]. Можно отметить закономерность: с увеличением $K_{наб}$ увеличивается площадь листа, в последовательности: *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Betula nana*, *Salix polaris*.

Проведенное исследование показало, что клеточные стенки листьев растений Арктики являются катионообменниками и по составу ионообменных групп сходны с клеточными стенками растений тундровой зоны [Галибина, Терехова, 2008; Терехова, Галибина, 2010]. Однако особенностями растений Арктики является: 1) увеличение (в 2–3 раза) количества ионообменных групп каждого типа в структуре клеточной стенки листа; 2) ведущая роль в метаболизме компонентов клеточной стенки отводится соединениям фенольной природы; 3) для клеточных стенок растений всех исследованных видов характерна высокая функциональная активность; 4) межвидовые особенности связаны с ареалом исследованных видов и их функциональной активностью в условиях Арктики.

Полученные данные впервые показали, что имеются функциональные различия в ионном составе клеточной стенки растений арктических

видов. У кустарничков всех изученных видов отмечена ее более высокая функциональная активность по сравнению с растениями южных широт. Этот результат согласуется с высокой фотосинтетической и дыхательной способностью растений Арктики [Mugaoka et al., 2008; Семихатова и др., 2010].

Самое большое количество ионообменных групп, а значит, и наибольшая ионообменная способность установлена для клеточной стенки тканей листа *Betula nana*, арктобореального вида на пределе своего ареала — вида, который спорадически произрастает на территории Западного Шпицбергена. Можно предположить, что увеличение функциональной активности клеточной стенки за счет усиления ее прочности и жесткости связано с необходимостью большей изоляции от неблагоприятных факторов среды и активизацией метаболических путей системы апопласта у карликовой березки, для которой эти климатические условия являются пределом ее существования.

У исследованных видов в клеточной стенке доминировали соединения фенольной природы, что совпадает с данными о содержании суммарных флавоноидов, количество которых увеличивается при продвижении в высокие широты. Факт высокого содержания суммарных флавоноидов в листьях карликовой березки и группы соединений фенольной структуры в клеточной стенке этого вида показал, что флавоноиды являются основными защитными соединениями у *Betula nana*. Наиболее широко распространенным видом, представленным в широком спектре экотопов, является *Salix polaris*. Его эврибионтность и высокая функциональная активность подтвердились высокими значениями $K_{\text{наб}}$ и слабой зависимостью от pH среды. Следует отметить некоторые особенности *Salix polaris*, который, как и все виды этого рода, способен к активному водному обмену, что достигается за счет большого процента ионных групп пектиновой природы в клеточной стенке и обеспечивает адаптацию к широкому спектру экотопов Арктического региона. Важной особенностью клеточной стенки *Cassiope tetragona* являются низкие $K_{\text{наб}}$ и слабая зависимость от pH, а по остальным показателям он занимает промежуточное положение. Это метаарктический вид с циркумполярным ареалом, который на Западном Шпицбергене имеет ограниченное распространение. Успешное произрастание *Cassiope tetragona* в локальных экотопах связано с большим объемом покровных тканей, некоторым замедлением онтогенетического развития и, как следствие, значительным увеличением продолжительности жизни особи (до 100 лет) [Василевская, 2007].

Одним из условий продвижения растений в Арктику было поддержание гомеостаза организма в экстремальной среде, что предполагало развитие покровных тканей и защитных структур, охраняющих организм от

негативного воздействия факторов. Это сопровождается развитием органов и механизмов, обеспечивающих селективную связь растений со средой, возможно, через появление дополнительных функций у имеющихся структур. В этом могла участвовать и клеточная стенка, которая не только выполняла защитную функцию, но была включена и в метаболические процессы, что привело к повышению целостности организма [Волков, 2006]. Особенно актуально это оказалось для северных растений с усилением роли их апопластического потока, в котором большое значение имеют метаболические процессы в свободном пространстве клеточной стенки [Гамалей, 2004]. Это совпадает и со стратегией приспособительной эволюции растений, которая идет по пути увеличения общей эффективности структур и минимизации негативного воздействия факторов внешней среды [Волков, 2006].

4.2. Роль липидного обмена в адаптации арктического растения *Stellaria humifusa* в период активной вегетации

Stellaria humifusa, звездчатка приземистая (рис. 43), — приморский вид, обитающий на скальном экотопе вблизи приморских территорий. Растения *S. humifusa* составляют сплошное растительное сообщество (в форме мата), которое не включает другие виды. Сплошной слой зеленых растений покрывает такой же слой отмерших прошлогодних листьев светло-коричневой окраски, который обильно покрыт белыми цветами с душистым ароматом. Зеленые листья сверху почти не просматриваются. Растение имеет мелкие многочисленные листья (в среднем площадь листа составляет 0.06 см²), расположенные плотно на побеге, и очень тонкие корни. Цветы почти в 2 раза крупнее листьев. Анализ суммарного содержания пигментов в листьях *Stellaria humifusa* из разных местообитаний (тундра, скальные экотопы, приливно-отливная зона) показал незначительные различия: сумма хлорофиллов — 0.71–0.84 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.14–0.17 мг/г сыр. массы, соотношение Хл *a* / *b* — 2–2.9, Хл / Кар — 4.4–5.3, ССК — 60–76 %.



Эрнест Эдуардович Бо



«Шанель № 5» и *Stellaria humifusa*

Эрнест Эдуардович Бо родился 8 декабря 1881 года в Москве, в семье парфюмера Эдуарда Бо, который работал в крупнейшем российском парфюмерном доме «Альфонс Ралле и К°». Повзрослев, после обучения в России и стажировки во Франции, в этом доме начал работать и сам Эрнест. В 1912 году он представил к 100-летию Отечественной войны аромат Bouquet de Napoléon. Но Первая мировая война прервала его парфюмерную карьеру. Эрнест Бо ушел на фронт, получил за храбрость несколько орденов. Разразившаяся Гражданская война вынудила его уехать на историческую родину, но до конца своих дней Бо помнил, что он из России, старался помогать русским эмигрантам.

В Первую мировую войну Эрнест Бо служил в Кольском Заполярье и любил подниматься к Семеновскому озеру, лежащему над Мурманским портом. В своих мемуарах он писал: «Меня часто спрашивают, как мне удалось изобрести “Шанель № 5”. Отвечаю: я создал эти духи на Севере, за Полярным кругом. Во время летнего полярного дня озёра здесь источают особую свежесть. Этот характерный запах я сохранил в своей памяти, и после с большим трудом мне удалось воссоздать его, хотя поначалу альдегиды новой композиции были очень неустойчивы...» В конце лета 1920 года великий князь Дмитрий Павлович познакомил Эрнеста Бо с Коко Шанель. Она искала парфюмера, который будет способен создать духи-сенсацию в стиле минимализма. И Бо представил образцы под номерами от 1 до 5 и от 20 до 24. Шанель выбрала № 5. Это были первые абстрактные духи — невозможно было понять, из каких натуральных эссенций создан аромат. Но есть основание предполагать, что в составе “Шанель № 5” был аромат, который издает одно удивительно сильно пахнущее растение на Севере — *Stellaria humifusa*, или северная звездчатка, — приморский вид, произрастающий тогда на угольных отвалах в тех местах. Авторы этой книги тоже впервые ощутили аромат северной звездчатки на угольных отвалах побережья Шпицбергена. Степень непримечательности растения такова, что сразу невозможно понять, откуда идет благоухание, а его невыразимая прелесть только усиливается, сочетаясь с запахом моря.

(<http://xn--h1ah4c.xn--p1ai/estetweek/60/>)



a



б

Рис. 43. *Stellaria humifusa*: *a* — в поле; *б* — в лаборатории

Активность антиоксидантных ферментов в листовом аппарате *S. humifusa*. При определении активности ферментов антиоксидантной системы отмечены интересные закономерности. Так, пероксидазная активность в листьях *S. humifusa* была низка: при pH 5 — 2.2 мкмоль ТГ/мг белка, при pH 7.8 — 1.04 мкмоль ТГ/мг белка (рис. 44а). Различия между показателями активности разных изоформ (кислой и слабощелочной) незначительны. Активность каталазы была очень высокой и достигала 366 мкмоль H_2O_2 /мг белка (рис. 44б).

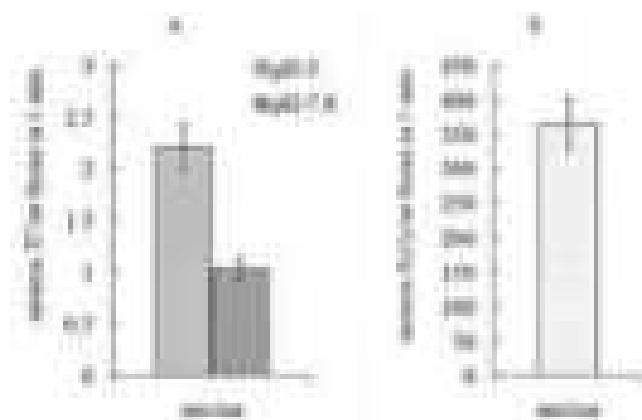


Рис. 44. Активность пероксидазы при pH 5 и 7.8 (А) и каталазы (Б) в листьях *S. humifusa*

Жирнокислотный состав липидных фракций у *S. humifusa*. ЖК, входящие в состав липидов у стелларии, содержат от 10 до 24 атомов углерода. Во фракции ФЛ суммарное содержание ЖК (8.7 ± 0.5 мг/г) было больше, чем во фракциях НЛ (7.1 ± 0.4 мг/г) и ГЛ (7.5 ± 0.6 мг/г). Из всех ЖК в наибольшем количестве во всех фракциях встречались пальмитиновая (16:0), линолевая ($18:2\Delta^{9,12}$) и α -линоленовая ($18:3\Delta^{9,12,15}$) кислоты (табл. 19).

Таблица 19. Содержание жирных кислот во фракциях липидов у *S. humifusa* (мг/г)

ЖК	НЛ	ФЛ	ГЛ
Пальмитиновая кислота (16:0)	1.34 ± 0.04	1.91 ± 0.06	1.01 ± 0.03
Линолевая кислота ($18:2\Delta^{9,12}$)	1.83 ± 0.02	3.34 ± 0.03	1.38 ± 0.01
α -Линоленовая кислота ($18:3\Delta^{9,12,15}$)	0.32 ± 0.04	1.84 ± 0.09	2.79 ± 0.14

Исследуемые фракции различались по содержанию полиненасыщенных ЖК. В зависимости от числа двойных связей в углеродной цепочке выделяли: моноеновые, диеновые, триеновые, тетраеновые и насыщенные ЖК. Во фракции НЛ отмечалось довольно высокое содержание насыщенных ЖК, количество их достигало 30 % от общей суммы ЖК. Среди ненасыщенных преобладали ЖК с двумя двойными связями (2.6 мг/г). Во фракции ФЛ количество насыщенных ЖК составляло 25 %. Среди ненасыщенных преобладали диеновые (3.5 мг/г) и триеновые (2.4 мг/г) ЖК. Содержание диеновых ЖК во фракции ФЛ было в 1.3 и в 2.3 раза больше, чем во фракциях НЛ и ГЛ соответственно. Во фракции ГЛ на долю насыщенных ЖК приходилось всего 20 %. В этой фракции отмечалось самое высокое содержание триеновых ЖК (3.4 мг/г), что в 1.4 и 4.3 раза больше, чем в ФЛ и НЛ соответственно (рис. 45). Большой процент ненасыщенных ЖК во всех фракциях и почти полное отсутствие кислот с длинной цепью свидетельствуют о низкой точке плавления и поддержании липидных фракций всех органов в период вегетации у *Stellaria humifusa* в условиях высоких широт в жидком состоянии.

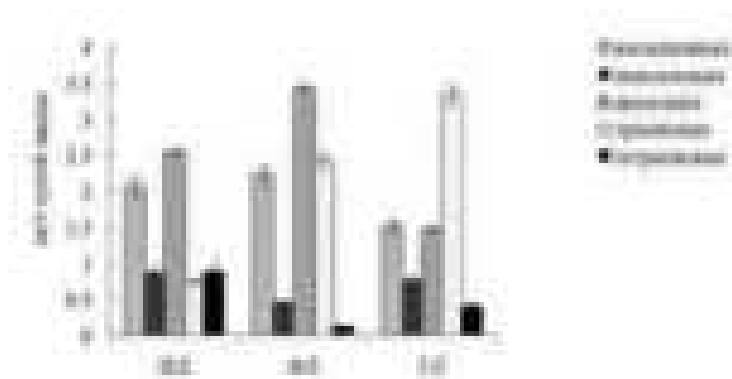


Рис. 45. Суммарное содержание групп жирных кислот в нейтральных, фосфо- и гликолипидах в листьях *S. humifusa*

Коэффициент ненасыщенности (K) используется в качестве параметра, характеризующего состояния мембранных компонентов. Наибольшие значения K были получены для группы ГЛ (3.98), что в 1.4 и 1.6 раза превышает таковой показатель в ФЛ (2.87) и НЛ (2.44) соответственно.

Степень ненасыщенности ЖК определяется функционированием десатураз. Расчет активности ацил-липидных $\Delta 9$, $\Delta 12$, $\omega 3$ -десатураз показал, что они различаются во фракциях липидов. Активность

$\Delta 9$ -десатуразы во фракции НЛ и ГЛ на 14 % выше, чем в ФЛ. Для $\Delta 12$ -десатураз различия составляют 24 % с наибольшим значением (0.93) для ФЛ. Для $\omega 3$ -десатуразы различия достигают максимума — 76 % с наибольшими значениями (0.67) для фракции ГЛ. Следует отметить, что максимальная активность отмечается для $\Delta 12$ -десатураз во всех исследуемых фракциях. Наиболее контрастные данные получены для $\omega 3$ -десатуразы с максимальными значениями в группе ГЛ, почти на 50 % ниже — в группе ФЛ и на 76 % — в группе НЛ (рис. 46).

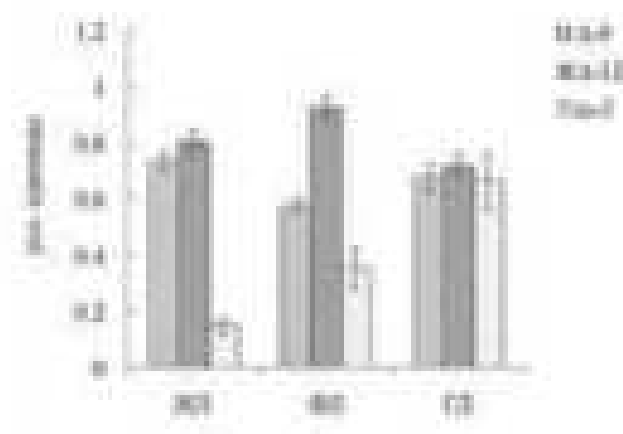


Рис. 46. Активность ацил-липидных $\Delta 9$, $\Delta 12$, $\omega 3$ -десатураз во фракциях нейтральных, фосфо- и гликолипидов в листьях *S. humifusa*

Одним из показателей липидного обмена является соотношение между α -линоленовой и линолевой кислотами, которыми богаты растения [Лось, 2014]. По этому соотношению судят о нормальном развитии растения. На растениях ячменя было показано, что соотношение « α -линоленовая / линолевая кислота» должно быть не менее 2 [Laskay, Lehoczki, 1986]. Факт более высокого содержания в разных растениях линоленовой кислоты отмечается в литературе [Родионов, 1978; Жиров, Мерзляк, 1983]. По нашим данным, во фракциях липидов у *S. humifusa* эта тенденция неоднозначная. Во фракциях НЛ и ФЛ больше линолевой кислоты, а в ГЛ — линоленовой (табл. 19). Соотношение « α -линоленовая / линолевая кислота» достигает значения 2.02 только во фракции ГЛ, а во фракциях НЛ и ФЛ составляет всего 0.18 и 0.58 соответственно (рис. 47).

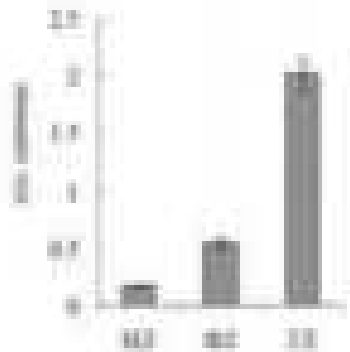


Рис. 47. Отношение «α-линоленовая / линолевая кислота» во фракциях нейтральных, фосфо- и гликолипидов в листьях *S. humifusa*

Проведенное исследование показало, что *S. humifusa*, как арктический вид, в период активной вегетации имеет липидные фракции во всех исследованных органах в функционально активном состоянии. Фракция НЛ, куда включены эфиры глицерина и ЖК и которые являются структурным компонентом клетки и ее запасным фондом, составляет третью часть от общего количества ЖК. Эта группа доминирует по процентному содержанию насыщенных ЖК. Однако сравнительно высокая активность исследованного ферментного состава (кроме ω^3 -десатуразы) говорит о напряженности в этой фракции процессов, связанных с липидным обменом. Низкие значения коэффициентов ненасыщенности и активности ω^3 -десатуразы свидетельствуют о том, что участники этой группы не включаются в процессы поддержания текучести мембран.

Фракция ФЛ как системы клеток имеет наибольший уровень ЖК, высокое содержание диеновых, триеновых и насыщенных ЖК. Именно эта фракция содержит максимальное количество линолевой кислоты. Однако для липидного обмена этой фракции характерны средние и высокие значения активности ферментов (исключение — ω^3 -десатураза) и несколько более высокие, по сравнению с фракцией НЛ, показатели коэффициента ненасыщенности. Это достаточно гетерогенная фракция, в которую включены мембранные системы органелл разного уровня и функционального назначения, что, вероятно, и приводит к усреднению показателей, хотя ФЛ как депонирующий орган линолевой кислоты заслуживает внимания.

Третья группа — ГЛ, куда входят сложные липиды, в составе которых имеются молекулы углеводной группы. ГЛ являются липидами мембран хлоропластов. Следует отметить, что только в эту фракцию входят около 32% всех ЖК исследуемого вида, что свидетельствует

о напряженности липидного обмена, связанного с фотосинтетической активностью. Известно, что именно хлоропласты являются местом синтеза липидной фракции, и это хорошо согласуется с большим их содержанием [Schmid et al., 2002]. В этой фракции ниже уровень диеновых и насыщенных ЖК, но он значительно выше по сравнению с другими группами триеновых ЖК, в том числе и линоленовой кислоты. Именно с этими значениями и связаны высокая активность ω^3 -десатуразы и более высокие значения коэффициента ненасыщенности. Показано, что увеличение количества линоленовой кислоты обеспечивает не только более высокий уровень фотосинтетических процессов, но и повышение холодоустойчивости [Hugly, Somerville, 1992; Routaboul et al., 2000; Li et al., 2008], а также общей резистентности растений [Matsuda, Iba, 2005].

Из литературы известно, что ФСА растений в условиях Арктики имеет высокие функциональные показатели, что было продемонстрировано при оценке потенциальной и реальной фотосинтетической активности арктических видов острова Врангеля и Шпицбергена в работах отечественных и иностранных ученых. Это подтверждается и в нашем исследовании. Выявленная высокая функциональная активность всех структур у *S. humifusa*, оцененная по липидной составляющей, связана с особенностями адаптации этого вида в условиях скального экотопа. Темная поверхность мата, образующаяся за счет отмерших листьев, обеспечивает локальное повышение температуры и одновременно защиту зеленых листьев от избыточного поглощения световой энергии. Подобное сочетание привело к тому, что ведущим фактором в жизнедеятельности растений оказался температурный. Именно скальные экотопы характеризуются максимальным температурным градиентом, к которому должны адаптироваться обитающие в этих условиях виды. Поддержание высокого уровня ненасыщенности именно липидных структур ФСА дает возможность арктическим видам, обитающим в условиях круглосуточного полярного дня, даже в разных экотопах за уникально короткий вегетационный период успешно проходить онтогенез и давать семенное потомство.

В работе [Zheng et al., 2011] была высказана гипотеза, что растения, произрастающие в условиях нестабильного суточного климата, имеют специальный механизм, обеспечивающий поддержание ненасыщенности мембран на постоянном уровне при резких суточных переменах температур от низких к высоким и наоборот. Оказалось, что у альпийских растений (*Saussurea medusa*, *Solms-laubachia linearifolia*, *Crucihimalaya himalaica*) в ответ на температурный градиент изменились 6 классов ФЛ и 2 класса галактолипидов, но степень ненасыщенности общих липидов и лизофосфолипидов оставалась неизменной. Авторы высказали гипотезу, что альпийские растения (*Saussurea medusa*, *Solms-laubachia linearifolia*) входят в группу растений, которые длительное

время адаптировались к условиям среды, и эти адаптации происходили не только на уровне жизненного цикла, морфологии и физиологии, но и на биохимическом уровне. Поэтому изменения в классах липидов и отсутствие изменения ненасыщенности ЖК в мембранных липидах при постоянных кратковременных температурных перепадах могли быть адаптацией, а не реакцией на стресс.

В пользу адаптации говорят и невысокие значения пероксидазной активности (2.2 и 1 мкмоль ТГ/мг белка при рН 5 и 7.8 соответственно) в листьях у *S. humifusa* (рис. 48), по сравнению с другими травянистыми растениями. У растений томата активность гваякол-пероксидазы при разных температурах варьирует в диапазоне 7–16 мкмоль ТГ/мг белка, у арбуза — 10–19 [Rivero et al., 2001], у красной свеклы на разных стадиях развития — 5–15 [Nimaeva et al., 2014], у шафрана — 10 [Namdjoyana et al., 2011], у картофеля в контроле и при дальнейшем охлаждении изменялась в диапазоне 15–30 [Синькевич и др., 2009], а у сортов капусты достигала 72 мкмоль ТГ/мг белка [El-Beltagi et al., 2011]. Низкие значения активности пероксидазы у *S. humifusa* свидетельствуют о том, что не происходит чрезмерного накопления перекиси водорода, которое наблюдается в стрессовых условиях.

Кроме того, мы не обнаружили большой разницы в активности исследуемых изоформ пероксидазы, хотя у растений кислые изоформы гваякол-пероксидазы обычно намного более активны, чем слабощелочные [Прадедова и др., 2011; Никерова, Галибина, 2017]. Использование растением различных изоформ фермента может свидетельствовать о высокой приспособленности вида к условиям среды.

Вероятно, участие пероксидазы в нейтрализации перекиси становится незначительным в связи с очень высокой каталазной активностью (366 мкмоль H_2O_2 /мг белка), которая значительно превосходит таковую у травянистых растений. У растений нута активность каталазы составила 2 мкмоль H_2O_2 /мг белка, у растений арабидопсиса при гипотермии — 2.5 [Nazari et al., 2012], у шафрана — 15 [Namdjoyana et al., 2011], у капусты — 18 мкмоль H_2O_2 /мг белка [El-Beltagi et al., 2011]. Даже при воздействии стресс-факторов (высокой освещенности и охлаждения) каталазная активность у растений табака не превысила 200 мкмоль H_2O_2 /мг белка [Gechev et al., 2003]. Высокие показатели каталазной активности могут стать следствием высокой интенсивности дыхания и обменных процессов в связи с участием фермента в кислородном метаболизме. Показано, что каталаза отсутствует в анаэробных условиях и индуцируется кислородом при повышении интенсивности дыхания [Мирошниченко, 1992; Павлова и др., 2014]. Таким образом, высокие значения каталазной активности позволяют косвенно судить об интенсивной жизнедеятельности *S. humifusa*.



Рис. 48. *S. humifusa* (местообитание на угле)

В работе Е. Ф. Марковской с соавторами [Марковская и др., 2013] было показано, что имеются существенные различия в реакции растений огурца на постоянное и кратковременное ежесуточное низкотемпературное воздействие на уровне липидной составляющей мембран. В природе реакция мембранных систем растений, которые поддерживают степень ненасыщенности мембран (функциональную активность) на постоянном уровне в широком диапазоне температур при условии их варьирования, рассматривается как стабильная адаптация к условиям среды. В литературе обсуждается вопрос о различной реакции растений на кратковременное и длительное низкотемпературное воздействие. Если в ответ на периодическое кратковременное воздействие низкой температуры растение способно увеличить устойчивость, функциональную активность и продуктивность, то из-за длительного многосуточного действия этой же температуры растение может замедлить развитие, повысить устойчивость и снизить жизнедеятельность. Механизмы повышения устойчивости, как и в случае с ЖК, разные. Так, на постоянное низкотемпературное воздействие в системную реакцию растительного организма включена в основном вся липидная фракция, а на кратковременное периодическое — главным образом только одна из ее составляющих — линоленовая кислота.

Полученные на *S. humifusa* данные косвенно свидетельствуют в пользу идеи существования специфического механизма реакции растения на градиент температур в сутках. Этот механизм включает в себя поддержание ненасыщенности липидов и возможности его работы у растений Арктики. Показано, что в сохранении высокой функциональной активности типичного арктического растения *Stellaria humifusa* имеет значение высокий уровень ненасыщенности липидных структур мембранной системы ФСА. Это дает возможность арктическим видам, обитающим в условиях круглосуточного полярного дня и суточной температурной нестабильности, даже в экстремальных экотопах за уникально короткий вегетационный период успешно проходить онтогенез и давать семенное потомство. Подтверждением высказанной гипотезы также стали данные о нестандартной активности ферментов антиоксидантной системы (каталаза и возрастание доли активности пероксидазы при pH 7.8 по отношению к пероксидазе при pH 5), работа которой направлена на поддержание высоких скоростей метаболических процессов, необходимых для приспособления к изменяющимся условиям среды.

4.3. Роль общего азота в адаптации арктических растений и лишайников

Высокое содержание азота в растениях на относительно бедных почвах северных территорий выглядит как парадокс. Однако этот феномен был подтвержден в многочисленных работах [Chapin et al., 1982; Семихатова и др., 2010], хотя и на ограниченном числе видов.

Лишайники. В работу были включены только 3 широко распространенных вида лишайника. Проведенное исследование показало достаточно широкий диапазон содержания общего азота (0.5–2.5 % а. с. в.) (табл. 20). *Lobaria linita* и *Peltigera aphthosa* являются цианобионтными, что, возможно, и определяет высокие значения содержания азота в отличие от *Cladonia macroceras*. Кроме того, *Peltigera aphthosa* является бореальным видом, и условия Западного Шпицбергена не должны быть оптимальными для него, но присутствие цианобактерий обеспечивает высокую функциональную активность этого вида.

Таблица 20. Содержание общего азота у лишайников Западного Шпицбергена

Виды	Общий азот, % а. с. в.
<i>Peltigera aphthosa</i>	2.54
<i>Lobaria linita</i>	2.00
<i>Cladonia macroceras</i>	0.50

Мохообразные. Для 11 видов исследованных мохообразных отмечен подобный диапазон содержания азота — от 0.3 до 2.6 % а. с. в. (табл. 21). В группу с высокими значениями относятся виды *Oncophorus wahlenbergii*, *Warnstorfia sarmentosa*, *W. fluitans*: содержание азота составило 2.6, 2.2, 1.7 % а. с. в. соответственно. Если *Oncophorus wahlenbergii* относится к широко распространенным растениям, занимающим широкий спектр экотопов, в том числе и антропогенных, то *Warnstorfia fluitans* — редкий на Шпицбергене вид [Королева и др., 2008]. В группу с низким (0.3–0.85 % а. с. в.) содержанием азота попали 6 видов, такие как *Racomitrium lanuginosum*, *Hymenoloma crispulum*, *Andreaea rupestris*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum hyperboreum*. Это все широко распространенные виды. Так, *Racomitrium lanuginosum* — вид с минимальным содержанием азота (0.31 % а. с. в.), доминант моховых тундровых сообществ; *Andreaea rupestris* (0.67 % а. с. в.) — обитающий на горных породах и каменистых россыпях; *Sphagnum squarrosum* (0.76 % а. с. в.), самый распространенный вид Шпицбергена [Королева и др., 2008]. Остальные виды оказались со средним содержанием азота.

Печеночники. Определено содержание азота и у одного представителя группы печеночников — *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Он имеет низкое содержание азота и входит в группу широко распространенных видов. Является арктобореально-монтанным видом с циркумполярным ареалом [Константинова, 2008].

Таблица 21. Содержание общего азота у мохообразных Западного Шпицбергена

Виды	Общий азот, % а. с. в.
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	0.31
<i>Andreaea rupestris</i>	0.67
<i>Sanionia uncinata</i>	1.03
<i>Warnstorfia sarmentosa</i>	2.21
<i>W. fluitans</i>	1.70
<i>Aulacomnium palustre</i>	0.82
<i>Hymenoloma crispulum</i>	0.49
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	2.63
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	0.85
<i>Conostomum tetragonum</i>	1.01
<i>Sphagnum squarrosum</i>	0.76
<i>Ptilidium ciliare</i>	0.83

Сосудистые растения. Определение общего азота проведено у 62 видов высших сосудистых растений флоры Западного Шпицбергена. Содержание общего азота в сосудистых растениях на Шпицбергене составляет 1.1–4.7 % а. с. в., что согласуется с данными, приведенными для острова Врангеля [Семихатова и др., 2010]. Среди исследованных видов около 24 % (15 видов) имеют высокое содержание азота (больше 3 % а. с. в.), около 48 % (30 видов) — среднее (от 2 до 3 % а. с. в.) и 28 % — низкое (от 1 до 2 % а. с. в.) (табл. 22).

Во многих семействах присутствуют виды как с низким, так и с высоким содержанием азота. Большое число видов с низкими и средними значениями были отмечены в сем. *Caryophyllaceae*, *Saxifragaceae*, *Ericaceae*. Эти данные подтверждают ранее сделанный вывод об отсутствии связи содержания белкового азота в растениях острова Врангеля с принадлежностью к какому-либо семейству [Семихатова и др., 2010]. Следует отметить, что диапазон низких величин содержания азота у растений Шпицбергена соответствует средним значениям (18.5 мг/г) для растений умеренной зоны [Wright et al., 2006]. Высокие величины получены для *Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Honkenya peploides*, *Ranunculus sulphureus*, *Mertensia maritima*, *Pedicularis dasyantha*, *Eriophorum scheuchzeri* (3.0–47 мг/г). Различий по этому показателю между кустарничками и травянистыми многолетниками не выявлено. У четырех общих видов сосудистых растений, исследованных на Шпицбергене и острове Врангеля (*Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga hirculus*), содержание общего азота оказалось выше на Западном Шпицбергене.

Таблица 22. Содержание общего азота у сосудистых растений Западного Шпицбергена

Семейства	Виды	Общий азот, % а. с. в.
1	2	3
<i>Equisetaceae</i>	<i>Equisetum variegatum</i>	2.0
	<i>E. arvense</i>	3.3
<i>Salicaceae</i>	<i>Salix polaris</i>	2.6
	<i>S. reticulata</i>	3.1
<i>Betulaceae</i>	<i>Betula nana</i>	2.9
	<i>Koenigia islandica</i>	2.8
<i>Polygonaceae</i>	<i>Bistorta vivipara</i>	3.3
	<i>Oxyria digyna</i>	4.7

Продолжение табл. 22

1	2	3
<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Silene acaulis</i>	1.2
	<i>Stellaria humifusa</i>	1.8
	<i>Arenaria pseudofrigida</i>	1.1
	<i>Minuartia biflora</i>	2.1
	<i>Cerastium arcticum</i>	2.5
	<i>C. alpinum</i>	2.5
	<i>C. regelii</i>	2.2
	<i>Honkenya peploides</i>	3.4
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Ranunculus pygmaeus</i>	2.4
	<i>R. sulphureus</i>	3.7
<i>Papaveraceae</i>	<i>Papaver dahlianum</i>	3.1
<i>Brassicaceae</i>	<i>Cochlearia groenlandica</i>	3.7
	<i>Braya purpurascens</i>	3.0
	<i>Cardamine nymanii</i>	2.4
	<i>Draba alpina</i>	2.2
<i>Saxifragaceae</i>	<i>Saxifraga cespitosa</i>	1.6
	<i>S. cernua</i>	1.5
	<i>S. rivularis</i>	2.4
	<i>S. aizoides</i>	1.9
	<i>S. oppositifolia</i>	1.5
	<i>S. hirculus</i>	2.6
	<i>S. nivalis</i>	2.3
	<i>S. foliolosa</i>	2.9
<i>Rosaceae</i>	<i>S. hieracifolia</i>	2.2
	<i>Potentilla hyperborea</i>	2.8
<i>Rosaceae</i>	<i>Dryas octopetala</i>	2.1
	<i>Mertensia maritima</i>	3.9
<i>Ericaceae</i>	<i>Harrimanella hypnoides</i>	1.2
	<i>Cassiope tetragona</i>	1.2
<i>Empetraceae</i>	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	1.1
<i>Polemoniaceae</i>	<i>Polemonium boreale</i>	2.5

Окончание табл. 22

1	2	3
Asteraceae	<i>Taraxacum arcticum</i>	2.7
	<i>Erigeron humilis</i>	2.6
	<i>Arnica angustifolia</i>	3.0
	<i>Petasites frigidus</i>	2.8
Juncaceae	<i>Luzula confusa</i>	1.6
	<i>L. arcuata</i>	1.8
Cyperaceae	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	3.4
	<i>Carex subspathacea</i>	3.0
	<i>C. ursina</i>	2.3
	<i>C. lachenalii</i>	3.0
	<i>C. glareosa</i>	2.0
Poaceae	<i>Poa arctica</i>	2.4
	<i>P. alpigena</i>	1.8
	<i>P. alpina</i>	1.2
	<i>Puccinellia capillaris</i>	3.4
	<i>P. phryganodes</i>	2.1
	<i>Deschampsia alpina</i>	2.8
	<i>Trisetum spicatum</i>	1.9
	<i>Alopecurus borealis</i>	2.0
<i>Dupontia psilosantha</i>	1.7	
Lycopodiaceae	<i>Huperzia arctica</i>	1.0

Анализ отдельных органов *Oxyria digyna* показал, что содержание азота в листьях составило 4.7% а. с. в., соцветиях — 3.1% а. с. в., в семенах — 2.6% а. с. в.; у *Cochlearia groenlandica* в листьях — 3.7% а. с. в., в побегах — 2.4% а. с. в., в соцветиях с зелеными семенами — 2.9% а. с. в. Содержание азота во всех органах оказалось очень высоким. У *Betula nana* содержание азота в листьях — 3.0% а. с. в., в стеблях — 1.1% а. с. в.; у *Salix polaris* в листьях — 2.6% а. с. в., в приросте побегов — 2.6% а. с. в., в корнях — 1.1% а. с. в. Содержание азота в листьях зависит от их окраски: у *Saxifraga cespitosa* в зеленых листьях оно выше (1.6% а. с. в.), чем в красных (1.1% а. с. в.); у *S. oppositifolia* зеленые листья содержат азот в количестве 1.6% а. с. в., а красные — 1.3% а. с. в.; у *Oxyria digyna* содержание азота в зеленых листьях — 4.7% а. с. в., в красных — 2.7% а. с. в. Показано, что содержание азота зависит от органа растения, его возраста и состояния,

но функционально у растений Арктики активен весь организм в целом. Более высокое содержание азота обнаружено в ассимилирующих надземных органах и в более функционально активных — зеленых листьях.

Между содержанием общего азота и содержанием хлорофиллов не выявлено достоверной корреляции. Так, часть видов имеют высокое содержание азота (3–4.7 % а. с. в.) и среднее содержание хлорофиллов (0.8–1.4 мг/г сыр. массы). В эту группу входят виды разных семейств: *Equisetum arvense*, *Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Ranunculus sulphureus*, *Papaver dahlianum*, *Cochlearia groenlandica*, *Braya purpurascens*, *Mertensia maritima*, *Arnica angustifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Puccinellia capillaris*. Имеются виды с более низким содержанием азота (1.0–1.5 % а. с. в.) и низким содержанием хлорофиллов (0.4–0.8 мг/г сыр. массы). В эту группу вошли: *Silene acaulis*, *Arenaria pseudofrigida*, *Empetrum hermaphroditum*, *Huperzia arctica*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cernua*.

Проведенные исследования показали, что все группы автотрофных организмов Западного Шпицбергена имеют, по сравнению с организмами умеренных широт, высокое содержание общего азота, что связано с уникальной способностью растений Арктики к поглощению органического и минерального азота из почвы и его накоплению во всех органах. Виды с высоким содержанием азота имеются во всех группах автотрофов. Показано, что нет достоверной связи между интенсивностью дыхания и содержанием азота [Семихатова и др., 2010]. И хотя оба показателя при продвижении в высокие широты увеличиваются, между ними нет причинно-следственных связей. Однако был сделан вывод, что рост содержания азота и интенсивности дыхания имеют общую причину — необходимость увеличения энергетических затрат на поддержание структуры и метаболизма в условиях холода. Мы также получили результат об отсутствии связи между содержанием азота и содержанием хлорофиллов. Известно, что подкормка азотом в полевых и модельных экспериментах часто приводит к увеличению количества зеленых пигментов [Чернобровкина, 2001]. Отсутствие этой зависимости у растений, естественно произрастающих в условиях Арктики, может свидетельствовать о другой направленности энергетических и продукционных процессов: не на увеличение биомассы, а на поддержание уже имеющихся структур в экстремальных условиях среды.

4.4. Участие флавоноидов в адаптации высших сосудистых растений в Арктике

Флавоноиды как полифункциональные соединения имеют большое значение при адаптации автотрофных организмов в высоких широтах. Именно эту группу вторичных метаболитов нужно исследовать

у большого числа видов в высоких широтах (количество и качественный состав), чтобы понять степень их участия в адаптации. Это связано с такими особенностями флавоноидов, как сочетание полифункциональности и видоспецифичности химического состава на уровне не только вида, но даже популяций [Щербаков и др., 2012].

Диапазон содержания суммы флавоноидов у 63 сосудистых растений Западного Шпицбергена оказался довольно широким: от 0.9 до 10.8% а. с. в. (табл. 23), причем это в 2–3 раза выше, чем у растений Субарктики — до 6% [Жибоедов и др., 1997]. Исследованные виды Западного Шпицбергена можно разделить на группы с разным содержанием флавоноидов.

В группу с высоким содержанием флавоноидов (7–11%) вошло 19 видов (30% от числа исследованных) из семейств *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Papaveraceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Ericaceae*, *Polemoniaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Asteraceae*, *Juncaceae*, *Poaceae*.

Во вторую группу со средним содержанием флавоноидов (4.0–6.9%) вошло 35 видов (56%) из семейств *Equisetaceae*, *Lycopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Rosaceae*, *Ericaceae*, *Empetraceae*, *Asteraceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*.

В третью группу с низким содержанием флавоноидов (0.8–3.9%) вошло 9 видов (14%) из семейств *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*.

Анализ показал, что в таких семействах, как *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Papaveraceae*, *Polemoniaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, отмечены виды только с высоким содержанием флавоноидов; в шести семействах — *Equisetaceae*, *Lycopodiaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Empetraceae*, *Cyperaceae* — не встречено видов с высоким содержанием флавоноидов.

Сравнение видов из выделенных групп по типу широтных ареалов [Секретарева, 2004] показало, что в первой и во второй группах 83% видов относятся к арктической фракции, 5% — к гипоарктической и 12% — к бореальной фракции флоры. В третьей группе виды распределены между арктической (89%) и гипоарктической (11%) фракциями флоры. Таким образом, четкой зависимости содержания в растениях флавоноидов от характеристик широтного географического элемента не установлено. Поскольку большая часть видов входит в арктическую фракцию, то они являются хорошо адаптированными к условиям Арктики.

Среди всех исследованных представителей многовидовых семейств имеются виды с разным содержанием флавоноидов. Так, в сем. *Saxifragaceae* есть виды как с очень высоким содержанием — *Saxifraga*

hirculus (9.1%), так и с самым низким — *Saxifraga foliolosa* (0.9%); в сем. *Caryophyllaceae*: с высоким содержанием — *Silene acaulis* и *Honkenya peploides* (7.8%), с низким — *Arenaria pseudofrigida* (2.8%) и *Stellaria humifusa* (3.0%). Однако можно отметить, что *маловидовые семейства* включают виды со средним или высоким содержанием флавоноидов. Не было отмечено определенной зависимости от степени эволюционной продвинутости семейства, так как виды с разным содержанием флавоноидов оказались как в более продвинутых (*Poaceae*, *Cyperaceae*), так и в более примитивных (*Saxifragaceae*) семействах. Это показывает, что генезис и таксономическая принадлежность вида на синтез флавоноидов в растениях в условиях высоких широт не влияют.

Однако около 85% исследованных видов имеют высокое и среднее содержание флавоноидов, что свидетельствует о важности участия этой группы вторичных метаболитов в процессе адаптации к условиям Крайнего Севера. Сравнение данных о содержании флавоноидов у одних и тех же видов в разных условиях обитания (табл. 23) подтверждает идею об увеличении концентрации этих соединений в более экстремальных условиях среды. Далее встал вопрос об участии флавоноидов в защите ФСА. Как мы предполагали, более высокое содержание хлорофиллов будет сопровождаться и более высоким содержанием флавоноидов. Мы одновременно проанализировали накопление фотосинтезирующих пигментов и флавоноидов у 25 видов растений. Анализ этих результатов показал, что выделяются четыре основные группы видов.

Таблица 23. Суммарное содержание флавоноидов в листьях сосудистых растений Арктики и Субарктики

Семейства, виды	Флавоноиды, % а. с. в.	
	Западный Шпицберген	Кольский полуостров
1	2	3
<i>Equisetaceae</i>		
<i>Equisetum variegatum</i>	4.2	
<i>E. arvense</i>	4.7	2.1; 5.1**
<i>Lycopodiaceae</i>		
<i>Huperzia arctica</i>	4.9	2.7*
<i>Salicaceae</i>		
<i>Salix polaris</i>	8.4	8.7*
<i>S. reticulata</i>	10.2	1.8

Продолжение табл. 23

1	2	3
<i>Betulaceae</i>		
<i>Betula nana</i>	10.3	8.8*
<i>Polygonaceae</i>		
<i>Oxyria digyna</i>	4.3	
<i>Koenigia islandica</i>	6.9	
<i>Bistorta vivipara</i>	10.8	
<i>Caryophyllaceae</i>		
<i>Arenaria pseudofrigida</i>	2.3	
<i>Stellaria humifusa</i>	3.0	5.5**
<i>Cerastium regelii</i>	3.4	
<i>C. alpinum</i>	4.1	1.4
<i>C. arcticum</i>	4.4	
<i>Stellaria crassipes</i>	5.7	
<i>Minuartia biflora</i>	6.1	
<i>Silene acaulis</i>	7.8	
<i>Honkenya peploides</i>	7.8	4.9**
<i>Ranunculaceae</i>		
<i>Ranunculus pygmaeus</i>	4.1	
<i>R. sulphureus</i>	5.5	
<i>Papaveraceae</i>		
<i>Papaver dahlianum</i>	7.4	
<i>Brassicaceae</i>		
<i>Cochlearia groenlandica</i>	3.9	3.1**
<i>Cardamine nymanii</i>	4.8	
<i>Braya purpurascens</i>	6.2	
<i>Draba alpina</i>	7.3	
<i>Saxifragaceae</i>		
<i>Saxifraga foliolosa</i>	0.9	
<i>S. rivularis</i>	4.7	
<i>S. cernua</i>	5.5	
<i>S. cespitosa</i>	5.7	
<i>S. nivalis</i>	5.9	
<i>S. oppositifolia</i>	6.3	

Продолжение табл. 23

1	2	3
<i>S. hieracifolia</i>	6.5	
<i>S. aizoides</i>	6.6	
<i>S. hirculus</i>	9.1	
<i>Rosaceae</i>		
<i>Potentilla hyparctica</i>	6.6	
<i>Dryas octopetala</i>	6.7	2.1
<i>Ericaceae</i>		
<i>Harrimanella hypnoides</i>	5.3	
<i>Cassiope tetragona</i>	10.9	
<i>Empetraceae</i>		
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6.4	6.3*
<i>Polemoniaceae</i>		
<i>Polemonium boreale</i>	7.4	
<i>Boraginaceae</i>		
<i>Mertensia maritima</i>	9.7	4.4**
<i>Scrophulariaceae</i>		
<i>Pedicularis dasyantha</i>	9.2	
<i>Asteraceae</i>		
<i>Taraxacum arcticum</i>	4.8	
<i>Arnica angustifolia</i>	5.6	
<i>Petasites frigidus</i>	6.9	
<i>Erigeron humilis</i>	7.8	
<i>Juncaceae</i>		
<i>Luzula arcuata</i>	3.8	
<i>L. wahlenbergii</i>	4.2	
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	5.5	
<i>Luzula confusa</i>	7.8	
<i>Cyperaceae</i>		
<i>Carex ursina</i>	2.9	
<i>C. lachenalii</i>	3.4	
<i>C. glareosa</i>	4.5	
<i>C. subspathacea</i>	6.5	3.8**

Окончание табл. 23

1	2	3
<i>Poaceae</i>		
<i>Deschampsia alpina</i>	3.0	
<i>Puccinellia capillaris</i>	4.3	
<i>Poa alpigena</i>	5.4	
<i>P. arctica</i>	6.1	
<i>Trisetum spicatum</i>	6.3	
<i>Poa alpina</i>	7.1	
<i>Puccinellia phryganodes</i>	7.3	5.1**
<i>Alopecurus borealis</i>	7.6	
<i>Dupontia psilosantha</i>	8.1	

Примечание. В столбце «Кольский полуостров»:

* Хибины, собственные данные;

** Дальние Зеленцы, собственные данные.

Остальные сведения — Хибины, данные П. М. Жибоедова и др. [1997].

В **первую группу** входят виды *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *Pedicularis dasyantha* с высоким содержанием зеленых пигментов и высоким содержанием флавоноидов. Сюда же примыкают виды *Erigeron humilis*, *Potentilla hyperctica*, *Dryas octopetala* с высоким содержанием хлорофиллов, но с несколько более низким содержанием флавоноидов.

Во **вторую группу** вошли виды *Arenaria pseudofrigida*, *Huperzia arctica*, у которых низкое содержание пигментов сочетается с низким содержанием флавоноидов. Сюда же входят близкие к ним виды *Oxyria digyna*, *Braya purpurascens*, *Equisetum arvense*, *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa*, *Ranunculus pygmaeus*, у которых флавоноидов несколько больше.

В **третью группу** вошли виды *Puccinellia capillaris*, *Poa alpigena*, *Luzula wahlenbergii*, *Taraxacum arcticum*, *Saxifraga hieracifolia*, *Ranunculus sulphureus*, у которых высокое содержание хлорофиллов сочетается с низким содержанием флавоноидов.

В **четвертую группу** вошли виды *Saxifraga oppositifolia*, *S. hirculus*, *S. aizoides*, *Cochlearia groenlandica*, у которых низкое содержание хлорофиллов сочетается с высоким содержанием флавоноидов.

Анализ данных показал, что у 70% видов увеличение содержания пигментов сопровождается увеличением содержания флавоноидов, и это дает основание предполагать, что соединения группы флавоноидов активно участвуют в защите ФСА большой группы арктических растений. Однако роль флавоноидов значительно шире и в отношении функциональной активности растений Арктики.

Известно, что синтез флавоноидов зависит от различных стрессовых факторов среды, таких как: высокий уровень УФ-радиации [Dixon, Palva, 1995], высокий уровень ФАР и низкая температура, ухудшение минерального питания [Lavola, Julkunen-Tiitto, 1994; Hakulinen et al., 1995; Hunt, McNeil, 1998] и др. В Арктике, в отличие от Антарктиды, низкий уровень УФ-радиации. В работе Solghau et al. [2003] искусственное увеличение УФ-радиации не привело к возрастанию содержания флавоноидов у растений Арктики (*Dryas octopetala*, *Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*). Однако, как показали наши исследования, такой вид, как *Dryas octopetala*, имеет сравнительно высокое, а *Oxyria digyna* — среднее содержание флавоноидов в своем естественном произрастании. Авторы [Solghau et al., 2003] считают, что естественные условия произрастания растений в высоких широтах (Шпицберген) способствуют максимальному синтезу защитных пигментов, куда включены и флавоноиды. В литературе имеются исследования, связанные с защитой растений Арктики от УФ, в которой принимают участие флавоноиды эпидермальных тканей [Jordan, 1996]. В работе Nybakken [2003] на некоторых видах арктических растений (*Bistorta vivipara*, *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Papaver dahlianum*, *Salix reticulata*, *S. polaris*, *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa* (рис. 49), *S. nivalis*, *S. oppositifolia*, *Silene acaulis*) показано, что от 88 до 98 % падающей УФ-радиации поглощаются эпидермальными пигментами, в том числе флавоноидами. Автор делает



Рис. 49. *Saxifraga cespitosa* с красными листьями

вывод о лучшей защите этих растений от коротковолновой части УФ-излучения и предполагает наличие конститутивного синтеза флавоноидов. Анализ данных показал, что лучше от УФ-А- и В-излучения в Арктике (процент пропускания до 6 %) защищены такие виды, как *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*, *S. reticulata*. По нашим данным, они имеют высокое содержание флавоноидов, а у *Saxifraga cespitosa* почти самое низкое содержание хлорофиллов, но достаточно высокое содержание флавоноидов. Менее защищенным оказался вид *Saxifraga oppositifolia* с величиной пропускания УФ до 12 %: он, наряду с низким содержанием зеленых пигментов, имеет высокое содержание флавоноидов, которое, по-видимому, не ориентировано на эпидермальную защиту структуры листа. Остальные виды занимают промежуточное положение.

Флавоноиды являются полифункциональными соединениями, но наше внимание в большей степени связано с их ролью в хлоропластах, прежде всего с защитой работы хлорофилла ФС II. Важно отметить, что большинство исследователей считает, что активность генов, кодирующих ферменты метаболизма флавоноидов, определяется освещением [Bueg et al., 2007], что особенно актуально в Арктике при круглосуточном полярном дне.

Известно, что одним из путей адаптации пигментного аппарата к условиям арктических широт является снижение содержания зеленых пигментов [Шмакова, Марковская, 2010], которое, как предполагают, связано с понижением риска окислительного стресса. Для ряда видов так и оказалось: больше хлорофиллов — больше флавоноидов (группа 1), меньше хлорофиллов — меньше флавоноидов (группа 2). Поскольку хлоропласты являются основным источником внутриклеточных активных форм кислорода, то гликолизированные флавоноиды, присутствующие в хлоропластах, выполняют антиоксидантную функцию. Антиоксидантные свойства флавоноидов основаны на их способности быть ловушками для свободных радикалов, а также хелатировать ионы металлов, участвующих в перекисном окислении [Es-Safi et al., 2007; Korkina et al., 1997]. Как показано в модельных экспериментах, эта функция может быть связана с гликолизированными кверцетином и камферолом, которые окисляются на окислительной стороне ФС II и препятствуют липидному перекислению мембран тилакоидов в освещенных хлоропластах. Однако экспериментально доказано антиоксидантное участие только флавонолов в хлоропластах, и это действие, как считают исследователи, пока нельзя перенести на все группы флавоноидов [Hernandez et al., 2004]. Выявленная нами у ряда видов связь между содержанием пигментов и содержанием флавоноидов поддерживает представление об их участии в антиоксидантной защите растений

Арктики. Определенная роль в этой функции может быть связана с активностью каротиноидов.

Антоцианины и проантоцианины накапливаются в вакуолях, где они участвуют в световом скрининге, пигментации и фотозащите [Hernandez et al., 2004]. Однако в таких условиях эти флавоноиды физически отделены тонопластом от основных источников АФК, и следовательно, их участие в антиоксидантом эффекте *in vivo* может быть незначительным и скорее связано с реакцией на механическое повреждение [Gould, 2002]. Изменение окраски разных органов растений, что отмечается осенью, по-видимому, в большей степени связано с вакуолярными флавоноидами.

Одной из особенностей жизни растений в условиях арктического региона являются бедные почвы с недостатком минерального питания. Естественная добавка в почву азота, что имеет место в орнитогенных сообществах, приводит к формированию более продуктивных сообществ, которые выделяются геоботаниками в отдельную группу [Королева и др., 2008]. Сопоставление содержания флавоноидов у некоторых растений на орнитогенных местообитаниях (птичий базар вблизи пос. Баренцбург) и вне их практически совпадают: у *Salix polaris* — 8.0 и 8.4%, у *Bistorta vivipara* — 11.5 и 10.8% соответственно. Это свидетельствует о том, что уровень содержания минеральных элементов в почве не влияет на уровень синтеза флавоноидов.

Таким образом, содержание флавоноидов у растений Западного Шпицбергена очень высоко и значительно выше, чем у растений в Субарктике [Жибоедов и др., 1997; Кашулин и др., 2005], и это может быть связано с возрастанием экстремальности условий произрастания. Однако следует отметить: есть виды (например, *Stellaria humifusa*), которые имеют минимальное количество флавоноидов, что свидетельствует об избирательности механизмов защиты у растений Арктики.

Анализ содержания флавоноидов показал, что их количество не связано с таксономией, географическим ареалом и распространением, а определяется в большей степени биологическими особенностями вида, где ведущая роль отводится их метаболической составляющей. Как уже отмечено, для растений Арктики характерен высокий уровень поливариантности, и такая полифункциональная группа должна участвовать в этом направлении адаптации, что отмечалось в серии работ по другим регионам с высоким уровнем мозаичности природно-климатических условий [Тюкавкина и др., 2008; Усманов и др., 2000; Щербаков и др., 2012].

Флавоноиды включены в ответную реакцию на экстремальные условия, и их широкий диапазон варьирования между видами и относительная

видовая константность у растений Арктики привлекают внимание и поддерживают гипотезу о конститутивном синтезе флавоноидов [Nybakken et al., 2003] в условиях Крайнего Севера.

Полученная в настоящем исследовании информация имеет большой практический интерес. В мире широко ведется поиск растений, богатых флавоноидами, исследуется фармакологическое действие растительных экстрактов и отдельных веществ. Разрабатываются биохимические модификации, пути повышения их биодоступности, что могло бы усилить лекарственный эффект флавоноидов. Однако до настоящего времени нет ясного понимания механизмов действия этой группы метаболитов, которые называются флавоноидами. Ученые считают, что в настоящее время наука все еще находится на этапе накопления фактов, тогда как создание единой теоретической основы, объясняющей действие флавоноидов, остается делом будущего.

Многомерный кластерный анализ экспериментальных данных о содержании хлорофиллов, каротиноидов, общего азота, флавоноидов, сухого вещества для большинства исследованных видов сосудистых растений Западного Шпицбергена выявил, что содержание пигментов у растений Арктики — один из наиболее информативных показателей (рис. 50). В одну группу (26 видов) объединены виды с низким и средним содержанием хлорофиллов (0.39–1.23 мг/г сыр. массы), каротиноидов и флавоноидов. Во вторую группу (17 видов) включены виды с высоким содержанием хлорофиллов (0.70–1.98 мг/г сыр. массы), каротиноидов и флавоноидов. Различия между подгруппами внутри групп отмечены только по содержанию азота. Подтверждено высокое значение флавоноидов как антиоксидантов в защите ФСА у арктических растений. С увеличением содержания хлорофиллов возрастает роль каротиноидов, которые также могут выполнять защитную функцию. Высокий уровень общего азота в листьях растений может быть связан с высокой метаболической активностью.

Первая группа включает 26 видов, и в нее вошли две подгруппы. В первой подгруппе 15 видов: сем. *Saxifragaceae*: *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa*, *S. oppositifolia*, *S. aizoides*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*; сем. *Caryophyllaceae*: *Silene acaulis*, *Minuartia biflora*; сем. *Brassicaceae*: *Braya purpurascens*, *Draba alpina*; сем. *Asteraceae*: *Erigeron humulis*, *Petasites frigidus*; сем. *Polemoniaceae*: *Polemonium boreale*; сем. *Papaveraceae*: *Papaver dahlianum*; сем. *Polygonaceae*: *Koenigia islandica*. Во второй подгруппе 11 видов: сем. *Caryophyllaceae*: *Honckenya peploides*, *Stellaria humifusa*; сем. *Brassicaceae*: *Cochlearia groenlandica*, *Cardamine nymmanii*; сем. *Polygonaceae*: *Oxyria digyna*, сем. *Saxifragaceae*: *Saxifraga foliolosa*, *S. rivularis*; сем. *Asteraceae*: *Taraxacum*

Tree Diagram for 43 Cases
Complete Linkage Euclidean distances

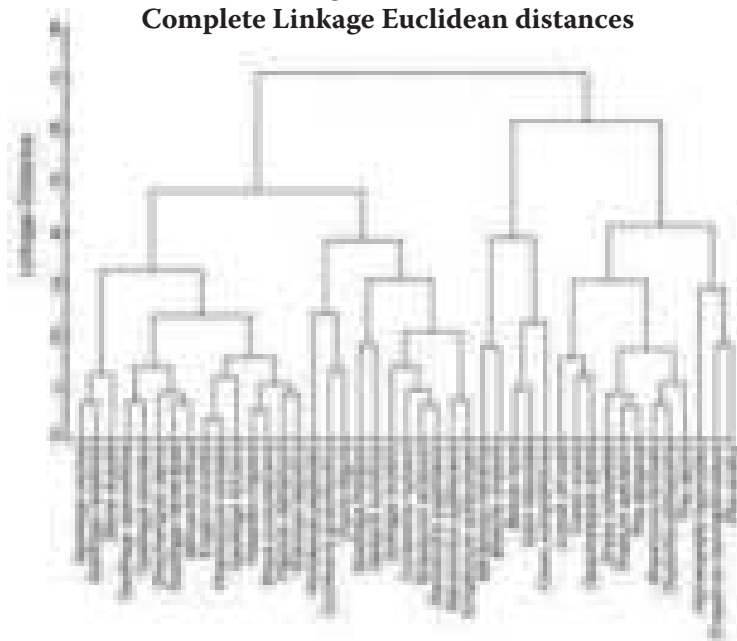


Рис. 50. Содержание пигментов у растений Арктики
 (обработка экспериментальных данных методом кластерного анализа)

arcticum, сем. *Ranunculaceae*: *Ranunculus pigmaeus*, *R. sulphureus*, сем. *Cyperaceae*: *Eriophorum scheuchzeri*.

Вторая группа включает 17 видов, объединенных в две подгруппы. В первой подгруппе 5 видов: сем. *Boraginaceae*: *Mertensia maritima*; сем. *Polygonaceae*: *Bistorta vivipara*; сем. *Betulaceae*: *Betula nana*; сем. *Salicaceae*: *Salix reticulata*; сем. *Cyperaceae*: *Carex subspathacea*. Во второй подгруппе 12 видов: сем. *Juncaceae*: *Luzula arcuata*; сем. *Cyperaceae*: *Carex ursina*; сем. *Poaceae*: *Deschampsia alpina*, *Poa alpina*, *P. alpigena*, *P. arctica*, *Alopecurus borealis*, *Dupontia psilosantha*; сем. *Rosaceae*: *Dryas octopetala*; сем. *Ericaceae*: *Harrimanella hypnoides*; сем. *Empetraceae*: *Empetrum hermaphroditum*.

Флавоноиды — одна из наиболее широко распространенных антиоксидантных систем в мире растений. Высокое содержание этих защитных веществ отмечается в обеих выделенных нами группах растений Арктики, но максимальные значения отмечаются у растений с высоким содержанием хлорофиллов. Мембранные флавоноиды, например, связываясь с галловой кислотой в липосомах, проникают в билипидный слой и защищают липиды и белки мембран от окислительного

повреждения. Флавоноиды присутствуют в хлоропластах, основной структуре клетки, в которой образуются активные формы кислорода и особая роль отводится флавонолам. Таким образом, растения в виде фенольных соединений имеют комплексную защиту всех органоидов клетки от окислительного повреждения.

Полученные данные свидетельствуют о том, что растения в условиях Арктики имеют большое разнообразие различных сочетаний метаболитических компонентов, и это говорит о ведущей роли именно метаболитической составляющей в адаптации растений и лишайников.



Глава 5. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата арктических растений

5.1. Исследование параметров флуоресценции у арктических видов

Экспресс-оценка гетерогенности функционального состояния арктических растений. Работа выполнена на 20 видах высших сосудистых растений, которые произрастали в пределах плакорной территории (площадь около 1.5 км²), в нижней части склонов вдоль предгорной террасы в окрестностях Баренцбурга, в широком спектре локальных экотопов, связанных главным образом с неровностями микрорельефа. Климатические условия в период эксперимента (рис. 51) включали в основном облачную погоду, изменение температуры в диапазоне от 5.8 до 8 °С с единичным подъемом до 10 °С. Пробы отбирали с 10 до 18 часов в 3–5 повторностях в разные сутки.

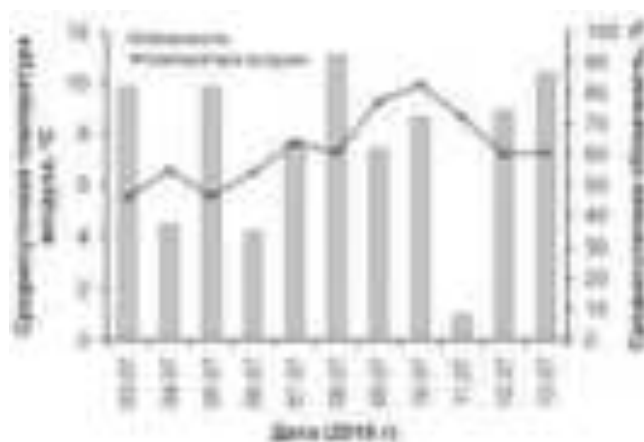


Рис. 51. Климатические условия в период эксперимента

Для оценки функционального состояния ФСА и его устойчивости к стрессовым воздействиям использовали метод индукции флуоресценции с применением импульсно-модулированного флуориметра. Для оценки исходного состояния растений использовался показатель F_v/F_m , который характеризует максимальную квантовую эффективность фотохимических процессов в ФС II и используется как показатель стресса. В полевых исследованиях значения F_v/F_m , равные 0.7 и более, свидетельствуют об оптимальном состоянии растительного организма, менее этой величины — о стрессе. Для каждого исследованного вида (в опыт было включено от 7 до 30 растений каждого вида) оценивали долю растений, у которых значения F_v/F_m оказались >0.7 . Судя по показателю F_v/F_m , в оптимальном состоянии оказались все или почти все исследованные растения: *Saxifraga nivalis* (100%), *Ranunculus sulphureus* (100%), *Chriosplenium tetrandrum* (100%), *Lusula confusa* (100%), *Bistorta vivipara* (97%), *Oxyria digyna* (96%), *Mertensia maritima* (88%), *Taraxacum arcticum* (87%), *Salix polaris* (84%), *Erigeron humilis* (83%), *Potentilla hyparctica* (81%), *Papaver dahlianum* (80%). Эта группа включила в себя 12 видов, среди которых более 80–100% растений находятся в функционально оптимальном состоянии с высокими значениями максимальной квантовой эффективности ФС II. Ниже значение F_v/F_m оказалось у *Cochlearia groenlandica* (77%), *Cerastium alpinum* (77%), *Dryas octopetala* (63%). У трех видов камнеломок в оптимально функциональном состоянии оказалось около 50% растений — *Saxifraga foliolosa* (58%), *Saxifraga cernua* (53%), *Saxifraga hieracifolia* (50%). Все особи морозники (*Rubus chamaemorus*) (100%) были в состоянии стресса.

Полученные данные позволяют предположить: 1) имеется большая гетерогенность между особями отдельных видов в пределах небольшой и достаточно ровной территории их произрастания; 2) большая часть растений из исследованных видов находится в оптимальном функционально активном состоянии и показывает высокие значения максимальной квантовой эффективности; 3) узколокальные местообитания оказывают значимое влияние на функциональную активность растений. Даже растения одного вида, произрастающие на расстоянии нескольких метров, могут иметь различную функциональную активность.

Показатели флуоресценции и их взаимосвязи у арктических растений. Исследованы следующие показатели — F_0 , F_m , F_v/F_m , которые получены на растениях, адаптированных к темноте, до получения светового импульса. F_0 — нулевая флуоресценция на фоне освещения. F_m — максимальная флуоресценция Хл *a* в листьях, адаптированных к свету. SF1 и SF9 — насыщающие импульсы (saturation flash) во время записи световых кривых 1 и 9 соответственно.

Начальная флуоресценция (F_0) у арктических растений. Параметр F_0 является индикатором энергетических потерь при передаче энергии возбуждения от антенны к реакционному центру ФС II. F_0 определяется в условиях, когда все реакционные центры (РЦ) находятся в открытом рабочем состоянии и способны тушить флуоресценцию антенны. Как показали исследования, у большинства видов значения F_0 варьируют в диапазоне от 20 до 140 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (рис. 52).

Низкие значения F_0 (ниже 40 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) получены у *Erigeron humulis*, *Taraxacum arcticum*, *Ranunculus sulphureus*, *Lusula confusa*, *Poa alpina*, *Saxifraga nivalis*, *S. cernua*, *S. foliolosa*, *Oxyria digyna*, *Cochlearia groenlandica*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium alpinum*, *Mertensia maritima*. Средние значения (выше 40 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) отмечены у *Chrysosplenium tetrandrum*, *Saxifraga hieracifolia*, *Potentilla hyparctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Carex ursina*, *Draba norvegica*. Высокие значения F_0 (выше 100 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) отмечены у *Salix polaris*, *Dryas octopetala*, что указывает на менее эффективную передачу энергии возбуждения между молекулами ССК и может быть связано с повреждением тилакоидов, и/или инактивацией ФС II, или с разобщением антенны и ядра ФС II [Navaux, 1999].

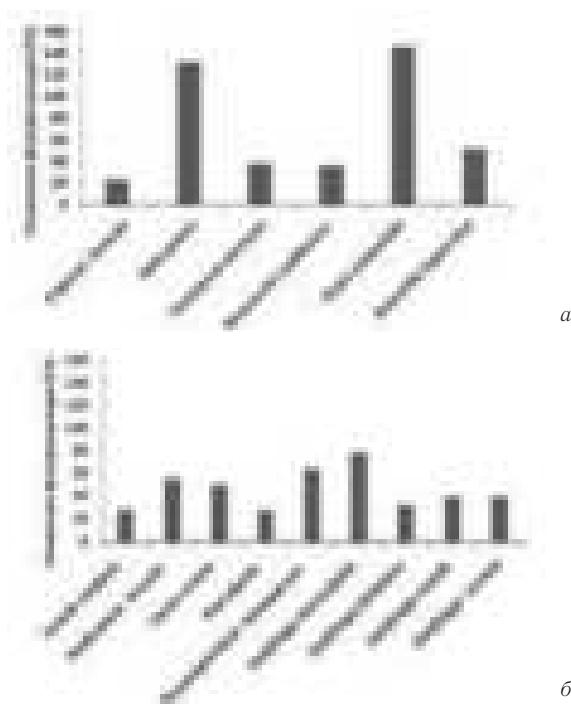


Рис. 52 а, б. Значение начальной флуоресценции (F_0) у арктических растений

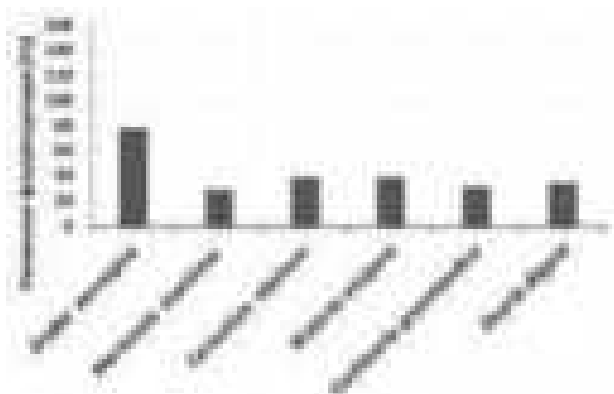


Рис. 52 в. Значение начальной флуоресценции (F_0) у арктических растений

Максимальная флуоресценция (F_m) у арктических растений. F_m определяется после адаптации с помощью насыщающего импульса света. Молекулы хлорофиллов приходят в возбужденное состояние из-за «закрытия» РЦ, вся энергия реализуется преимущественно в процессе флуоресценции, абсолютная величина и квантовый выход которой достигают максимальных значений. Величины максимальной флуоресценции варьируют в диапазоне от 100 до 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Наибольшие значения (250–450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) отмечены у таких видов, как *Salix polaris*, *Dryas octopetala*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Saxifraga hieracifolia*, *Draba norvegica*. У остальных видов значения варьируют в диапазоне 100–150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Высокие значения F_m свидетельствуют о высоком потенциале функционального состояния этих видов.

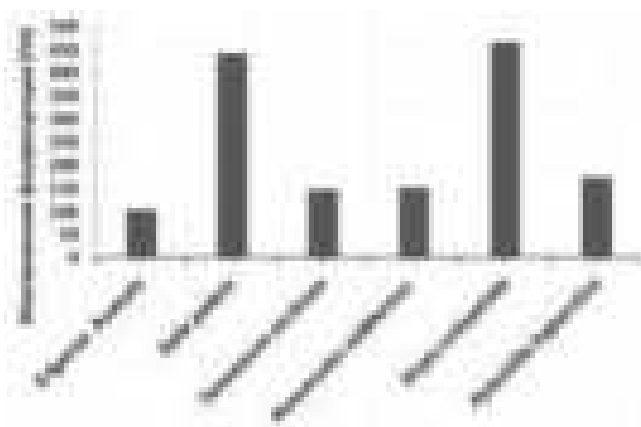


Рис. 53 а. Значение максимальной флуоресценции (F_m) у арктических растений

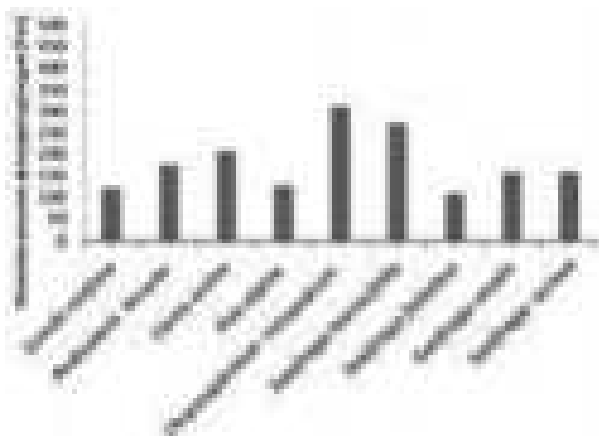


Рис. 53 б. Значение максимальной флуоресценции (F_m) у арктических растений

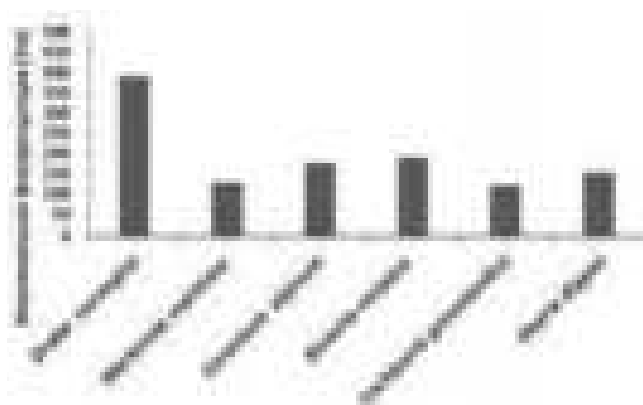


Рис. 53 в. Значение максимальной флуоресценции (F_m) у арктических растений

Оценка максимальной фотохимической эффективности ФС II — F_v / F_m . Соотношение F_v / F_m отражает потенциальную квантовую эффективность ФС II и может быть использовано как индикатор фотохимической активности ФСА. Чувствительность этого показателя к ингибированию световой фазы фотосинтеза позволяет рассматривать это соотношение при оценке стрессовой ситуации. Все значения $F_v / F_m > 0.7$ у растений в природе показывают, что организм работает в условиях нормальной жизнедеятельности. Понижение этого показателя может быть связано с ингибированием ФС II и уменьшением доли реакционных центров ФС II, не способных к восстановлению терминального акцептора.



Рис. 54. *Erigeron humilis*

Анализ полученных данных показал, что у большинства исследованных видов $F_v / F_m \geq 0.7$ (рис. 55 а, б, в). Только у *Pedicularis hirsuta* этот показатель оказался ниже, что может свидетельствовать об ингибировании ФС II. Близкие к этому значения были и у таких видов, как *Dryas octopetala*, *Potentilla hyparctica*, *Salix polaris*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. foliolosa*.

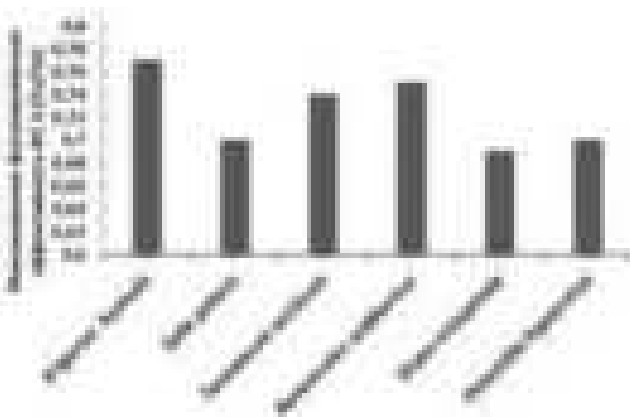


Рис. 55 а. Значения максимальной фотохимической эффективности ФС II

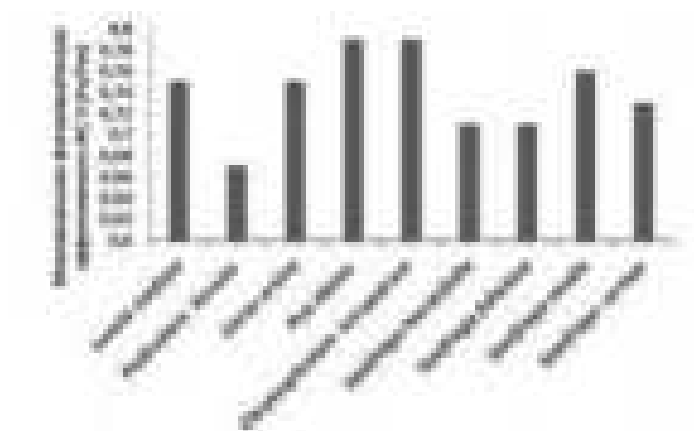


Рис. 55б. Значения максимальной фотохимической эффективности ФС II

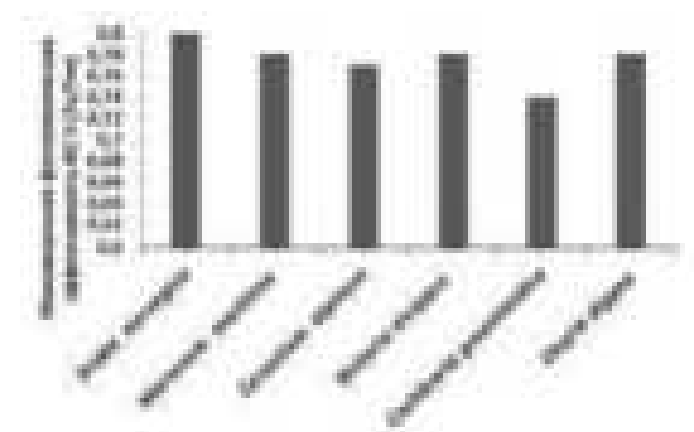


Рис. 55в. Значения максимальной фотохимической эффективности ФС II

Потенциально почти все исследуемые виды способны иметь высокую функциональную активность ФСА (по активности ФС II).

Фотохимический квантовый выход ФС II [$Y(II)$] — эффективный фотохимический квантовый выход ФС II, или фотосинтетическая способность. При ФАР $0 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ $Y(II)$ означает максимальную фотосинтетическую способность ФСА, при ФАР $90 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ — актуальную реальную фотосинтетическую способность. Различие в значениях при разной интенсивности света показывает разницу между актуальной и потенциальной фотосинтетической способностью у растения.

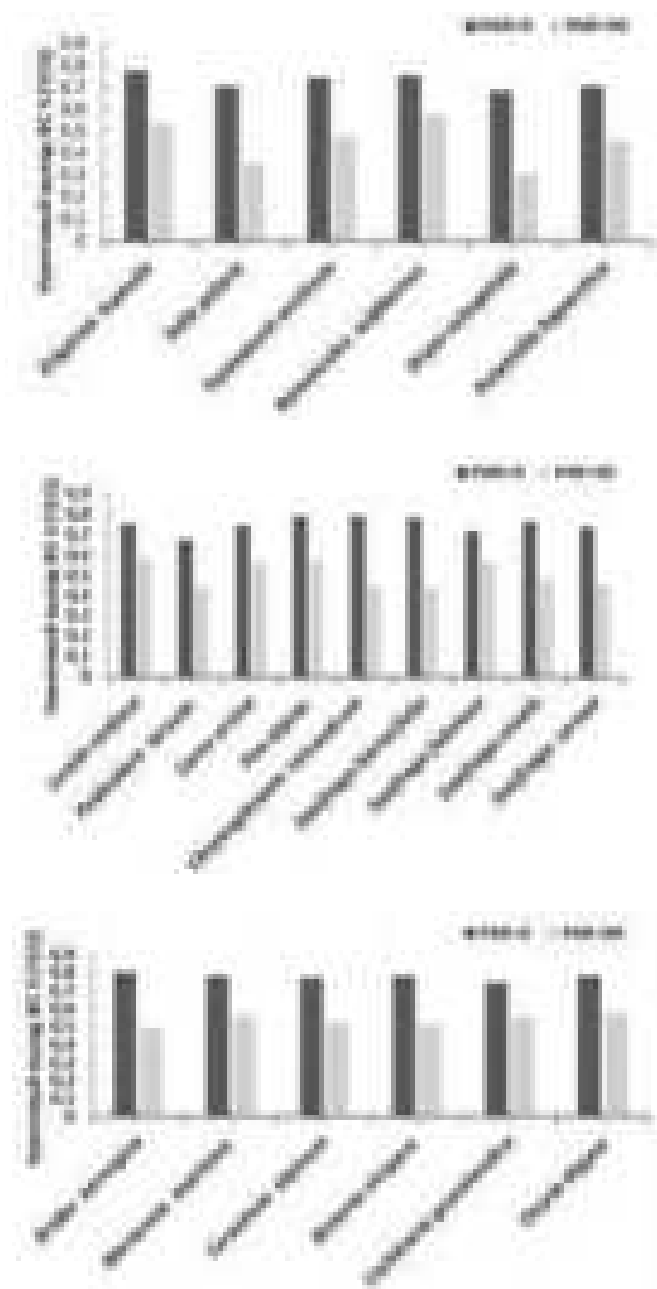


Рис. 56. Квантовый выход ФС II [Y(II)] арктических растений при ФАР, равной 0 и 90 мкмоль · м⁻² · с⁻¹

На рис. 56 показано, что у всех исследованных видов потенциальные значения $Y(II) > 0.7$ мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹, т. е. растения имеют высокую потенциальную функциональную активность. Анализ актуальных значений $Y(II)$ показал, что значения ниже 0.6 мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹ отмечаются у всех видов. Более высокие значения (>0.5) получены у *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga foliolosa*, *Lusula confusa*, *Carex ursina*, *Poa alpina*, *Oxyria digyna*, *Cochlearia groenlandica*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium alpinum*, *Mertensia maritima*, *Draba norvegica*, *Erigeron humulis*. Более низкие значения квантового выхода фотосинтеза показали виды *Taraxacum arcticum*, *Potentilla hyparctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. cernua*, а минимальные значения (<4.0) — *Salix polaris* и *Dryas octopetala*. Реальная фотосинтетическая способность у исследованных видов составила 50–80% от максимума, причем высокие значения были получены почти у 60% исследованных видов. Этот результат показал, что даже такие неблагоприятные условия, как низкая освещенность и температура, обеспечивают высокую функциональную активность арктических растений.



Рис. 57. *Potentilla hyparctica* (Фото Н. А. Константиновой)

Световые зависимости ETR у арктических видов. Световые кривые ETR арктических видов в разные по освещенности дни (рис. 58а). Максимальная ETR (160 Е мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹) установлена у *Ranunculus sulphureus* при 800 мкмоль \cdot м⁻²с⁻¹, но насыщения

не отмечается. В менее благоприятный облачный день ETR снижается до $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и насыщения также не отмечается. В группе камнеломок все виды при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ имеют значения ETR около $100\text{--}120 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Однако если для *Saxifraga cernua* и для *S. nivalis* уже при $600\text{--}800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ отмечается насыщение, то для других видов требуется более высокая интенсивность света.

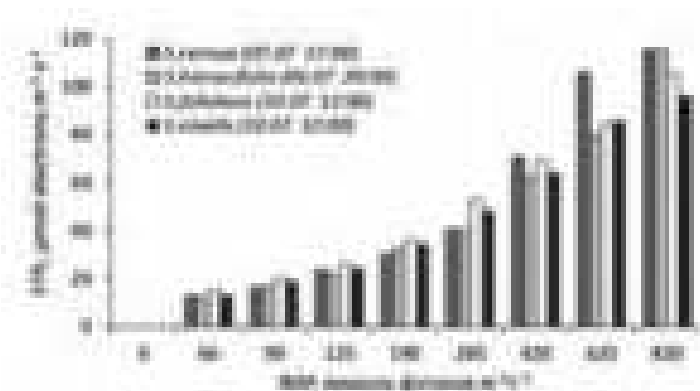


Рис. 58а. Скорость транспорта электронов у арктических видов рода *Saxifraga*

ETR у *Potentilla hyparctica* достигает максимальных значений ($120 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), но насыщения не отмечается, а в более облачный день ETR снижается до $50 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и насыщение отмечается при $500\text{--}700 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Для *Dryas octopetala* исследование выполнено только в облачный день: значение ETR оказалось очень низким (около $20 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), и этот уровень достигается при освещенности $200\text{--}300 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Аналогичный результат был получен и для растений морошки *Rubus chamaemorus*. Исследование *Cerastium alpinum* сделано в менее облачный день, при этом ETR достигает $120 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, светового насыщения не отмечается. По результатам исследования световой зависимости *Salix polaris* выяснилось, что в солнечный день ETR составляет около $90 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при освещенности $600\text{--}800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а в более облачный день ETR снижается до $20 \text{ Е мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и она отмечается при освещенности $150\text{--}250 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.



Рис. 58б. Скорость транспорта электронов (ETR) у арктических видов *Potentilla hyparctica*, *Dryas octopetala*, *Cerastium alpinum*, *Rubus chamaemorus*



Рис. 58в. Скорость транспорта электронов (ETR) у арктических видов *Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus*

Проведенный анализ показал: у всех растений Арктики ETR очень динамично настраивается на имеющийся уровень освещенности, что свидетельствует о высоком уровне их функциональной пластичности. Все исследуемые виды являются светолюбивыми, могут иметь высокую ETR, и эта величина в большей степени определяется уровнем освещенности. Полученные нами данные говорят о значительно более высоких ETR и показателях светового насыщения при более высоких освещенностях, по сравнению с данными (по одноименным видам), представленными в работе [Li et al., 2013]. Однако, возможно, это зависит от исходного состояния растений (в поле) в дни исследования.

Следующая серия показателей флуоресценции связана с оценкой тушения флуоресценцией той части энергии, которая обусловлена использованием в процессах фотохимии (qP) или нефотохимической энергии диссипации (NPQ).

Световые кривые фотохимического (qP) и нефотохимического тушения (NPQ) у арктических растений. Значение qP указывает на эффективность работы реакционных центров ФС II, а по значению NPQ оценивают эффективность нефотохимического тушения. Величина NPQ, как предполагают, связана с количеством центров тушения в светособирающем антенном комплексе. Высокий qP (0.65–0.9) отмечается у 3 видов камнеломок (*Saxifraga hieracifolia*, *S. cernua*, *S. foliolosa*), и этот уровень поддерживается в широком диапазоне освещенности. Исключение составляет *S. nivalis*, у которой к 800 мкмоль · м⁻²с⁻¹ qP снижается до 0.5 (рис. 59а).

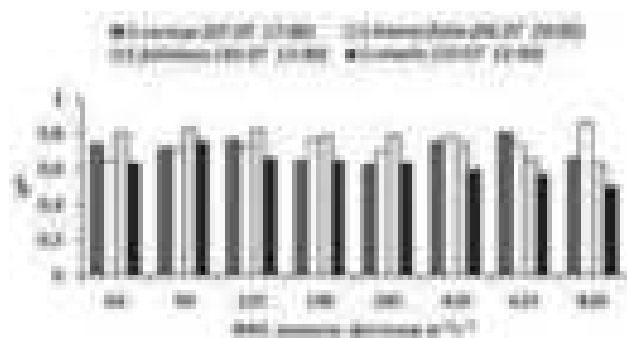


Рис. 59а. Значения фотохимического тушения флуоресценции (qP) у арктических видов рода *Saxifraga*

Определение qP у *Salix polaris* в разные по климатическим условиям дни показало большие различия. Если в более благоприятных условиях максимальный qP = 0.7 и снижается при увеличении освещенности до 0.5, то в более неблагоприятный день qP составляет соответственно 0.45 и 0.1 при освещенности 800 мкмоль · м⁻²с⁻¹. Аналогичные результаты получены и для *Ranunculus sulphureus*: в солнечный день максимальный qP = 0.85, а в облачный неблагоприятный — 0.7.

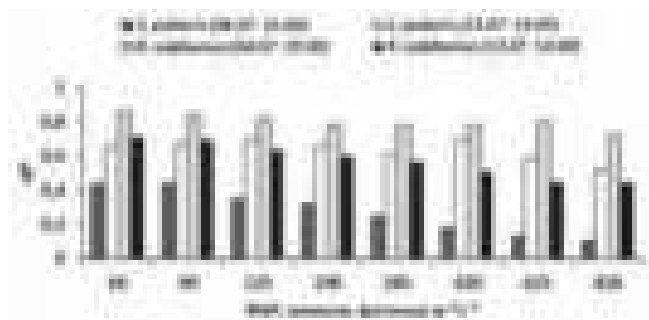


Рис. 59б. Значения фотохимического тушения флуоресценции (qP) у арктических видов *Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus*

Для *Potentilla hyperctica* максимальный qP в более солнечный день — около 0.6, а в более облачный — около 0.4, но различия у этого вида менее существенны. Для *Cerastium alpinum* qP изменяется незначительно, в зависимости от освещенности, и составляет 0.6–0.7. Максимальные значения qP у *Dryas octopetala* и *Rubus chamaemorus* сходны (около 0.6), но с увеличением освещенности до 800 мкмоль · м⁻²с⁻¹ у *Rubus chamaemorus* снижаются только до 0.4, а у *Dryas octopetala* — до 0.1 (рис. 59 в). Этот анализ продемонстрировал, что и показатель фотохимического тушения обусловлен состоянием растений. Максимальные значения qP сходны у всех видов растений.

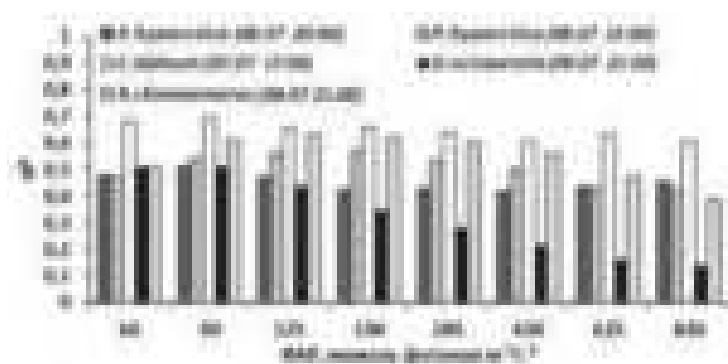


Рис. 59 в. Значения фотохимического тушения флуоресценции (qP) у арктических видов *Potentilla hyperctica*, *Dryas octopetala*, *Cerastium alpinum*, *Rubus chamaemorus*

Величина NPQ отражает возможность защиты растения от фотоповреждений, которые могут возникать, например, при несогласованности количества поглощенной световой энергии и возможности ее утилизации в фотохимических реакциях при низкой температуре. В группе камнеломок (рис. 60) выявляются большие различия по этому показателю на световых кривых. Самые высокие значения NPQ отмечаются у *Saxifraga hieracifolia*, которые при 800 мкмоль · м⁻²с⁻¹ составляют 2.6 мкмоль · м⁻²с⁻¹. Максимальные и одинаковые значения NPQ (около 1.5 мкмоль · м⁻²с⁻¹) у *S. foliolosa* и *S. nivalis*. Низкие значения NPQ (0.7 мкмоль · м⁻²с⁻¹) у *S. cernua*. Высокие значения NPQ получены и у *Salix polaris*, причем эта величина не зависела от условий освещенности и составляла около 2.0 мкмоль · м⁻²с⁻¹ (рис. 60 б). Для *Ranunculus sulphureus* максимальные значения NPQ оказались низкими как в солнечный день — около 0.3, так и в более облачный — около 0.6 мкмоль · м⁻²с⁻¹. Самые высокие значения NPQ были отмечены у *Rubus chamaemorus* — 2.8 мкмоль · м⁻²с⁻¹ при 800 мкмоль · м⁻²с⁻¹ (рис. 60 в), и очень близкими оказались значения у *Potentilla hyperctica* в очень облачный день. У растения *Potentilla*

hyparctica, которое было взято в опыт в солнечный день, значения NPQ также были высокие, но ниже, чем в предыдущем варианте опыта, и составили $1.5 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. У *Dryas octopetala* и *Cerastium alpinum* значения NPQ были одинаковыми, около $0.8 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Считается, что растения с более низкими значениями NPQ более устойчивы к высокой освещенности.

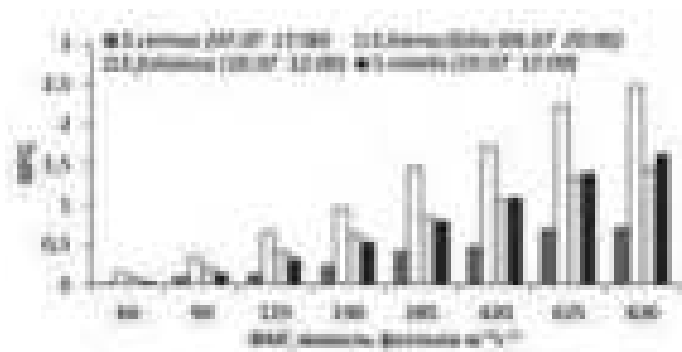


Рис. 60а. Значения нефотохимического тушения (NPQ) у арктических видов рода *Saxifraga*

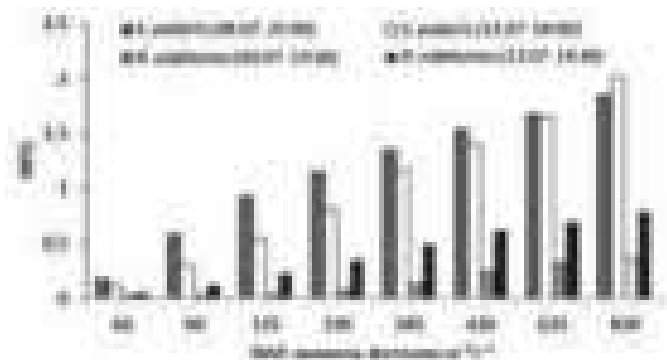


Рис. 60б. Значения нефотохимического тушения (NPQ) у арктических растений. *Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus*

Показатели NPQ были более низкими у видов *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua*, *Dryas octopetala* и *Cerastium alpinum*, что может свидетельствовать об их более высокой адаптивности и высокой эффективности утилизации световой энергии на круглосуточном полярном дне. Наиболее высокие значения отмечены у *Saxifraga hieracifolia*, *Potentilla hyparctica*.

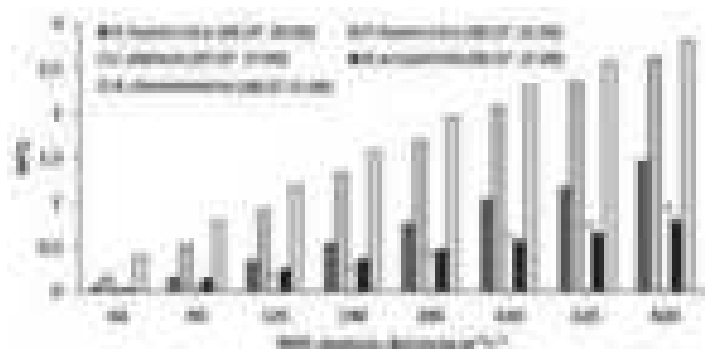


Рис. 60в. Значения нефотохимического тушения (NPQ) у арктических растений видов *Potentilla hyperctica*, *Dryas octopetala*, *Cerastium alpinum*, *Rubus chamaemorus*

Полученные в этой работе данные позволяют выявить некоторые закономерности. Так, все исследованные виды рода *Saxifragaceae* имеют относительно высокий уровень ETR, что свидетельствует о высокой фотосинтетической активности со сходными максимальными значениями ($100\text{--}120 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) в исследованном диапазоне освещенности. По кинетике и значениям \dot{Y} (II) при различной освещенности эти виды также не различаются. Вклад энергии в фотохимическую работу имеет зависимость от освещенности и различается по видам. Если у *Saxifraga foliolosa* максимум отмечается при низкой освещенности (около $200\text{--}300 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), то у *S. cernua* — при 600 мкмоль , а у *S. hieracifolia* — при 800 мкмоль освещенности. Активность NPQ у видов резко различается даже в исследованном диапазоне: максимальные значения NPQ отмечаются у *S. hieracifolia* (до 2.5), средние — у *S. foliolosa* и *S. nivalis* (около 1.5) и самые низкие значения — у *S. cernua* (0.8). Этот анализ показал, что виды камнеломок различаются по отношению к свету. Наибольшее светолюбие свойственно *S. hieracifolia*, у которой более высокий уровень вклада световой энергии в фотосинтез поддерживается значительно более высокой активностью NPQ, что совпадает и с данными литературы [Li et al., 2013]. Другая ситуация с *S. cernua*: также относительно высокие значения qP при более низкой освещенности поддерживаются очень низкими значениями NPQ, что может свидетельствовать о значительно более низкой потребности в освещенности и меньшей устойчивости *S. cernua* в условиях высокой ФАР. По устойчивости к высокой ФАР исследуемые виды можно поставить в ряд по убывающей: *S. hieracifolia* (рис. 61), *S. nivalis*, *S. cernua*, *S. foliolosa*. Выявленные у разных видов камнеломок особенности реакции показателей флуоресценции частично подтвердились и на других видах.



Рис. 61. *Saxifraga hieracifolia*

Полученные данные дают возможность оценить степень уязвимости исследуемых видов в условиях высокой освещенности и низкой температуры, что периодически встречается в период активной вегетации в дневное время. В отношении всех исследованных видов было отмечено уменьшение $F'm$ (флуоресценция во время насыщающего импульса) с ростом ФАР. Однако у двух видов — *Ranunculus sulphureus* и *Dryas octopetala* — снижение $F'm$ между SF1 и SF9 было незначительным и составило 33.9 и 32.8% соответственно. Это указывает на ограниченные возможности нефотохимической диссипации энергии. Это подтверждается и очень низкими значениями NPQ (при ФАР 820 мкмоль·м⁻²с⁻¹ NPQ равнялось 0.58 и 0.55 для *Ranunculus sulphureus* и *Dryas octopetala* соответственно). Таким образом, в условиях высокой освещенности ФСА таких видов растений (*Ranunculus sulphureus*, *Dryas octopetala*, *Saxifraga cernua*) может подвергаться фотоповреждению. В отличие от *Ranunculus sulphureus*, *Dryas octopetala*, *Saxifraga cernua*, для остальных изученных видов было отмечено значительное снижение $F'm$ между SF1 и SF9 (снижение варьировало от 48.0 до 73.8%). Это позволяет предположить, что имеется хорошо развитый механизм рассеивания избыточной энергии. При этом, как показало измерение NPQ, рассеивание излишней энергии было связано с нефотохимическим тушением. Для большинства видов, за исключением *Chrysosplenium tetrandrum*, был

отмечен быстрый рост NPQ по мере роста ФАР. Высокое значение NPQ позволяет предположить, что в условиях высокой освещенности оно будет выступать основным механизмом, который позволит предотвратить фотоповреждение ФСА. По значению NPQ от других видов резко отличается *Rubus chamaemorus*. У него были отмечены самые высокие показатели NPQ (при ФАР 820 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ NPQ = 2.81). При этом значения ETR у *Rubus chamaemorus* были самыми низкими, по сравнению с другими видами, и при ФАР 820 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ составили 37.2 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Низкие значения ETR и Fv/Fm, а также высокие значения NPQ свидетельствуют о том, что *Rubus chamaemorus* находится в стрессовом состоянии и недостаточно адаптирован к условиям Шпицбергена. Это может являться одной из причин редкой встречаемости данного вида.

Активность ФСА арктических растений в суточном цикле. Известно, что функциональная активность арктических видов может изменяться в суточном цикле [Li et al., 2013]. Показано, что изменяется содержание хлорофиллов, и растения Арктики адаптируются к более высокой освещенности в течение дня и более низкой — в ночной период.

Таблица 24. Параметры флуоресценции (по средним значениям) у арктических растений в разное время суток

Виды	Время суток (часы)	F0	Fm	Fv / Fm	Y(II)	ETR	qP	qN	NPQ
<i>Oxyria digyna</i>	16–17	61	322	0.8	0.5	21	0.7	0.2	0.22
	19–20	39	178	0.8	0.5	20	0.75	0.1	0.1
	22–23	17	82	0.8	0.6	24	0.8	0.04	0.04
	3–4	25	96	0.7	0.6	2.2	0.8	0.07	0.04
<i>Dryas octopetala</i>	17–18	163	505	0.7	0.3	12	0.5	0.3	0.3
	22–23	31	185	0.7	0.6	22	0.8	0.08	0.06
	2–3	20	82	0.8	0.6	21	0.8	0.02	0.02
<i>Cerastium alpinum</i>	17–18	295	960	0.7	0.3	12	0.7	0.75	1.7
	1–2	27	105	0.75	0.5	19	0.7	0/08	0.07
<i>Cochlearia groenlandica</i>	15–16	91	232	0.6	0.4	16	0.86	0.4	0.5
	22–23	32	131	0.75	0.55	21	0.8	0.15	0.15
	1–2	24	191	0.7	0.56	22	0.8	0.07	0.06
<i>Saxifraga nivalis</i>	18–20	38	160	0.76	0.47	18	0.67	0.18	0.17
	1–2	25	107	0.76	0.55	21	0.79	0.1	0.07

Оказалось, что у исследуемых видов показатель максимальной квантовой эффективности ФС II (Fv/Fm) вечером и ночью варьирует незначительно, в диапазоне от 0.7 до 0.8, что свидетельствует о высокой функциональной активности организма (табл. 24). Ночью (к 1–3 часам)

снижаются значения F_0 и F_m , что может быть связано с уменьшением доли работающих РЦ в условиях более низкой освещенности. Это объяснение лучше согласуется с данными о функциональной активности растений Арктики в ночной период (это не нарушения, а скорее, некоторая коррекция функциональных единиц), а также с данными о ETR, скорость которой остается сходной (около $20 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) с отмеченной у растений около 18–22 часов. В литературе для *Oxyria digyna* и *Dryas octopetala* максимальная ETR днем составляет 40 и 55 $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ [Li et al., 2013], т. е. ночью скорость снижается почти в 2 раза, но остается высокой. Данные о высоких значениях qP и низких значениях qN , NPQ хорошо согласуются с высокой фотохимической активностью растений Арктики ночью в круглосуточный полярный день.

5.2. Эколого-биологические особенности и аспекты адаптации фотосинтетического аппарата некоторых видов Западного Шпицбергена

Rubus chamaemorus — морошка, редкий вид. Семейство *Rosaceae* на Шпицбергене представлено 5 родами и несколькими видами, а род *Rubus* — одним видом *Rubus chamaemorus*. Этот вид найден на Шпицбергене только в нескольких местах в Ис-фьорде [Røpping, 1996]. В 2015 г. нами была обнаружена небольшая ценопопуляция этого вида в районе Грэн-фьорда вблизи Баренцбурга, на атропогенно трансформированном склоне вблизи дороги из Баренцбурга в сторону Грэндалена (рис. 62). Эта популяция произрастает в затененных условиях около старых построек 30-х годов XX века.



Рис. 62. Ценопопуляция *Rubus chamaemorus*

Растения произрастали на площади 90×60 см, на сильно трансформированной территории склона около построек, которые экранируют освещенность в первую половину дня, и находились в условиях полной освещенности после полудня. Растительное сообщество достаточно разреженное, имеются фрагменты грунта без растительности. Сообщество включает *Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Salix polaris*, *Trisetum spicatum*, *Poa arctica*, незначительно присутствие мхов и лишайников — виды, которые обычно принимают участие в зарастании антропогенных территорий. Большинство сопутствующих *R. chamaemorus* видов относятся к широко распространенным в экотопах арктической тундры. Ценопопуляция представлена 35 побегами, которые отходят от корневища, часть его выходит на поверхность (толщина корневища около 1 см, что может свидетельствовать о длительном произрастании в этих условиях). Побеги имели по 1–2 сформированных листа, 3–4-й начинали формироваться; через 10 дней вегетации у каждого побега было сформировано по 2–3 листа, а 4–5-й формировались. Процесс развития в этот теплый период (температура поднималась до $+10$ °C и однажды до $+16$ °C) по сравнению с другими видами шел очень медленно. По площади сформированные листья были почти одинаковы — 18 ± 4 см². Растения визуально не имели зачатков репродуктивных органов. Этот вид может не иметь плодов на территории Шпицбергена [Rønning, 1996], что видно и по данной ценопопуляции. Эта особенность вида отмечается и на острове Врангеля [Герасименко и др., 1989], где исследуемые растения обычно не плодоносили в подобных условиях. Листья морошки были светло-зелеными, сильно обесцвечены, что резко выделяло их на фоне других видов. Определение содержания пигментов показало, что сумма Хл ($a + b$) — 0.99 мг/г сыр. массы (Хл a — 0.76, Хл b — 0.23); каротиноидов — 0.30 мг/г сыр. массы; соотношение Хл a / b — 3.2; Хл / Кар — 3.3; ССК — 52 %). Это содержание пигментов — среднее для растений Шпицбергена, но минимальное для видов сем. *Rosaceae* на архипелаге [Шмакова, Марковская, 2010]. Низкое содержание как хлорофиллов, так и каротиноидов в листьях *R. chamaemorus* может быть связано с ингибированием синтеза фотосинтетических пигментов у этого вида в таких условиях произрастания. При сравнении с данными, полученными на территории Российской Арктики, оказалось: на Таймыре содержание суммы хлорофиллов у морошки составляет 0.95 мг/г сыр. массы, что аналогично нашим данным, содержание каротиноидов более низкое (0.22 мг/г сыр. массы) и, соответственно, соотношение Хл / Кар выше (4.5) [Попова и др., 1989]. Ввиду ограниченности растительного материала нами были проведены единичные исследования фотохимической активности ФСА. Эти исследования показали, что отношение F_v / F_m равно 0.610 ± 0.051 . Это свидетельствует о пониженной фотохимической

активности ФС II, а также может говорить о стрессовом состоянии ФСА. Хотя величины фотохимического тушения ($qP = 0.71 \pm 0.23$) сравнительно высоки, т. е. энергия эффективно передается на использование в фотосинтезе, но при этом очень высоки и показатели нефотохимического тушения (NPQ до 2.7), что может свидетельствовать об активном подключении систем диссипации световой энергии и участии антиоксидантных систем (с этим может быть связано и увеличение содержания каротиноидов) в защите ФСА от избытка солнечной энергии. Следует отметить, что максимальные значения ETR (37 мкмоль, определяемые по световой кривой флуоресценции) низки и сопоставимы со значениями (около 30 мкмоль), которые были нами получены на растениях в условиях пониженной освещенности на индукционных кривых флуоресценции [Марковская и др., 2015].

Все эти данные говорят о том, что вид в подобных условиях произрастания находится на пределе своего жизненного потенциала, который поддерживается на низком уровне благодаря эффективной работе световой фазы фотосинтеза. Для *R. chamaemorus* (остров Врангеля) определены условия для выявления максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза: освещенность 68 клк, температура 23 °С и значение потенциальной интенсивности фотосинтеза 35 мг CO_2 /г сух. массы в час, что, однако, соответствует низким значениям по сравнению с другими исследованными арктическими видами, и авторы включили этот вид в группу низкоассимилирующих [Герасименко и др., 1989]. Интерес к этому виду определяется также произрастанием его в нетипичных для него условиях экотопа по влажности. В изучаемом экотопе влажность создается тающим выше по склону снегом и подтоком внутренних вод. По сравнению с другими видами этого семейства, у *R. chamaemorus* климатические условия Шпицбергена ограничивают формирование репродуктивных органов, и вид размножается только вегетативно. Следует отметить, что *R. chamaemorus* имеет высокий уровень сухой биомассы в листьях (32%), что характерно и для других видов сем. *Rosaceae* [Шмакова, Марковская, 2010] и является свидетельством того, что имеющейся фотосинтетической активности достаточно, чтобы обеспечить не только развитие надземных ассимилирующих органов, но и отток ассимилятов в корневище. Эта его особенность позволяет надеяться на обеспечение жизнедеятельности *R. chamaemorus* за счет запасных веществ корневища как способа поддержания этой цепопопуляции за счет вегетативного размножения.

Bistorta vivipara (рис. 63, 64) — широко распространенный вид. *Bistorta vivipara* (сем. *Polygonaceae*) — циркумполярный арктоальпийский вид [Zajac, Zajac, 2009], который произрастает от арктической до умеренной зоны. Это многолетний геофит с короткими корневищами, дающий прямой, неветвистый облиственный побег с нецветущими апексом

[Pawłowski, 1956; Webb, Chater, 1964]. *B. vivipara* широко распространен на Шпицбергене, осваивает широкий спектр естественных и антропогенных экотопов. Высокий уровень адаптации данного вида привлекает внимание исследователей, которые отмечают характерные биологические особенности — внутривидовую морфологическую вариабельность и особенности размножения. Молекулярные исследования показали, что внутривидовая вариабельность арктоальпийских растений, к которым относится и *B. vivipara*, является результатом миграции в Арктику и связана с пространственной изоляцией популяций. Это было показано и для двух других арктоальпийских видов (*Salix herbacea*, *S. reticulata*). *B. vivipara* активно размножается формированием не семян, а бульбочек — органов вегетативного размножения [Rønning, 1986; Wookey et al., 1994]. Это явление — инфлоральная гемморизогенная вивипария, наличие выводковых почек, которые образуются на всем протяжении соцветия, чередуясь с цветками [Батыгина и др., 2002]. Эти выводковые почки (клубеньки) формируются в пазухе кроющих листьев соцветий.

В литературе отмечается высокое генетическое разнообразие альпийских, субарктических [Law et al., 1983; Bauert, 1993; 1996] и высокогорных популяций *B. vivipara* [Diggle et al., 1998; Diggle et al., 2002], что, возможно, определяется присутствием незначительного семенного размножения, которого достаточно для поддержания наблюдаемого генетического разнообразия [Diggle et al., 1998].

Считается, что явление вивипарии может быть связано с полиплоидией [Батыгина и др., 2002], которая характерна для различных видов, произрастающих в полярных районах. Особенности биологии *B. vivipara* делают этот вид перспективным в отношении исследования особенностей адаптации на уровне ФСА в условиях высоких широт.



Рис. 63–64. Заросли *Bistorta vivipara* (Фото Н. В. Лебедевой)

На исследуемой территории отмечено варьирование размеров и биомассы растений *B. vivipara*. Сухая масса цветущего растения может варьировать в диапазоне от 0,05 до 1.50 г, а высота растения — от 50 до 250 мм, что соответствует данным, полученным на растениях из альпийской зоны: высота стебля варьирует от 28 до 396 мм и от 50 до 400 мм [Pawłowski, 1956; Webb, Chater 1964; Villar, 1990; Bauert, 1993]. Следует отметить, что в Арктике сухая масса *B. vivipara* варьирует в 30 раз, а линейные размеры — только в 5 раз. Исследование распределения сухой биомассы по органам показало, что этот процесс не зависит от размеров растения: листья составили около 20%, корневище с корнями — 55%, отмершие остатки — 18%, цветоносы с цветами — 8%. Измерение содержания фотосинтетических пигментов показало, что сумма хлорофиллов может изменяться в диапазоне от 1.1 до 1.7 мг/г сыр. массы, содержание каротиноидов — от 0.2 до 0.4 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a/b — от 1.7 до 4.5, Хл/Кар 3.3 до 6.8. Содержание пигментов изменяется, но этот показатель варьирует меньше, чем биометрические. Более высокое содержание пигментов и соотношение Хл a/b (4.1–4.5) отмечается у крупных особей на антропогенных экотопах. Содержание пигментов у этого вида на Шпицбергене оказалось сходным с растениями *B. vivipara* на острове Врангеля [Герасименко и др., 1989].

Исследование фотохимических реакций фотосинтеза было проведено на растениях, произрастающих только на естественных тундровых территориях. Работа была начата с растениями в вегетативном состоянии, а через неделю у большинства растений на исследуемой нами территории появились цветоносы. Массовый переход к цветению сопровождался повышением температуры (рис. 65).

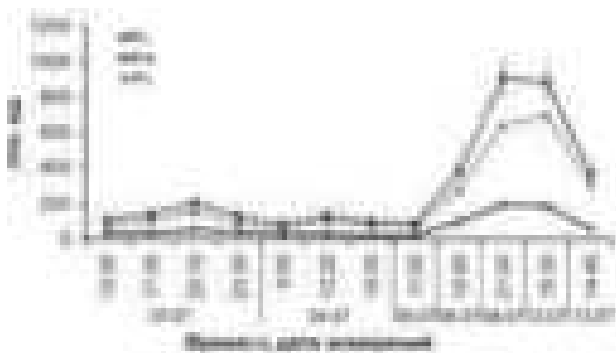


Рис. 65. Значения начальной, максимальной и переменной флуоресценции в период измерений у растений *Bistorta vivipara* (время измерений — местное (UTC + 1); каждая точка соответствует значению, среднему из 4–11 измеренных)

При исследовании показателей флуоресценции было обнаружено, что у растений *Bistorta vivipara* в течение всего периода работы отмечались как низкие (F0 19–53, Fm 88–204 и Fv 61–152), так и высокие (F0 103–196, Fm 362–911 и Fv 279–696) значения показателей фотохимической активности ФСА. Смена этих значений произошла с 5 на 6 июля и была связана с изменениями суточных погодных условий. В более прохладные и облачные дни отмечались низкие значения, а в более теплые и солнечные — высокие (увеличение в 4–5 раз) значения этих базовых показателей флуоресценции хлорофилла (рис. 65–66).

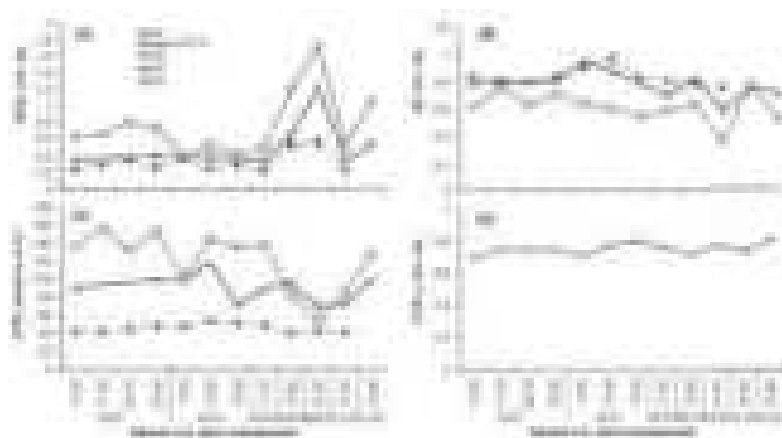


Рис. 66. Значения NPQ (A), qP (B), ETR (C) при разном значении ФАР и Fm / Fv (D) в период измерений у растений *Bistorta vivipara* (время измерений — местное (UTC + 1); каждая точка соответствует среднему из 4–11 измеренных значений)

Соотношение Fv/Fm в период измерений изменялось у исследованных растений в пределах от 0.73 до 0.82, что соответствует диапазону оптимальной жизнедеятельности растения [Björkman, Demming 1987; Angelini et al., 2001]. При изменении погодных условий этот диапазон сохранялся.

На протяжении эксперимента при варьировании свето-температурных условий отмечались стабильные значения qP и его варьирование отмечалось в сравнительно узком диапазоне: 0.37–0.79 (на индукционных кривых при ФАР 820 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) и 0.79–0.98 (при ФАР 190 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) с показателем варьирования 12.8%.

Значения NPQ изменялись в зависимости от свето-температурных условий: от 0.2 (на индукционных кривых при ФАР 190 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) до 1.7 (при ФАР 820 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) с показателем варьирования 47.2%.

Исследование световой зависимости ETR показало, что скорость транспорта электронов вплоть до ФАР 420 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ незначительно различается у растений в различных свето-температурных условиях и в разное время суток [Magkovskaya et al., 2016]. Коэффициент вариации равен 10.0 и 16.9% при ФАР 190 и 420 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ соответственно. Различия отмечаются только в максимальных значениях ETR (при ФАР 820 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ они варьировали от 53 до 180 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$, что зависело от климатических условий. Так, 3 июля (14 ч), 6 июля (в 10 ч), 8 июля (21 ч) и 12 июля (в 15 ч) максимальные значения ETR не поднимались выше 100, а в остальное время исследования эти значения достигали 128–157 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (при ФАР 820 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$).

Проведенное исследование показало, что в условиях Западного Шпицбергена отмечается внутривидовая вариабельность биометрических характеристик (линейных размеров и биомассы) растений *Bistorta vivipara*, которая относится к арктоальпийскому географическому элементу, что связано с теми миграционными процессами, которые формировали флору Шпицбергена [Skrede et al., 2006]. Выявленные различия в вариабельности показателей роста и продуктивности (в 6 раз) могут быть связаны с тем, что низкая температура лимитирует у этого вида в большей степени ростовую функцию, а не накопление биомассы [Гамалей, 2004]. Хотя, по мнению Chapin [1983], температура не сильно ограничивает рост растений в Арктике. Однако *Bistorta vivipara* входит в группу арктоальпийских видов, для которых возможна большая чувствительность ростовой функции к низкотемпературному воздействию в условиях Арктики. Различия в биологической продуктивности должны быть связаны с функциональной активностью растения, что подтвердилось измерением у них и содержания пигментов. Оказалось, что чем больше биомасса, тем выше содержание фотосинтезирующих пигментов, а значит, и функциональная активность ФСА. Исследование фотохимической активности ФСА показало некоторые механизмы, включенные в реакцию ФСА на изменение погодных условий, характерную для растений Арктики в суточной и сезонной динамике.

В начале июля отмечены большие изменения некоторых параметров флуоресценции (с 5 на 6 июля). Эти изменения прежде всего включали значительное увеличение значений F_0 и F_m , что может быть связано с регуляцией числа активных реакционных центров и количества активных пигментов светособирающего комплекса [Marchand et al., 2006]. Однако этот процесс происходит на фоне небольшого варьирования F_v/F_m , что свидетельствует об отсутствии стрессовых условий, а оптимальные значения F_v/F_m свидетельствуют о наличии работающих систем регуляции на уровне ФСА в нестабильных условиях суточного климата. Это подтверждается и данными литературы об измерении

суточного ритма F_v/F_m у *Dryas octopetala* на Шпицбергене [Lutz et al., 2012]. Оказалось, что в течение суток этот показатель был на уровне 0.7–0.8. При этом в полдень не наблюдалось ингибирования, которое отмечалось у других видов.

Стабильность F_v/F_m в наших опытах подтверждается и тем, что почти отсутствует варьирование в величине qP , что свидетельствует об одинаковой фотохимической активности растений при изменении погодных условий. Данные о NPQ дают основание предположить, что именно нефотохимическое тушение выступает как корректирующий фактор, поддерживающий ФСА в оптимально активном состоянии у растений в условиях Арктики. С этим предположением согласуются данные литературы о том, что корректирующее воздействие связано как с рассеиванием энергии в виде тепла за счет увеличения нефотохимического тушения и не приводит к необратимым повреждениям [Huner et al., 1993; Lutz, 2010], так и с хорошо развитой системой антиоксидантной защиты. Из данных литературы о работе антиоксидантных систем в летние месяцы и полярной ночью следует, что арктические растения поддерживают эту защитную систему на постоянном уровне в течение вегетации [Lutz et al., 2012]. Стабильность фотосинтетических процессов в условиях высокой освещенности и низких температур может быть обусловлена также высокой активностью альтернативной оксидазы [Streb et al., 2005].

Сходные данные были получены и на растениях (*Deschampsia antarctica*, *Colobanthus quitensis*), произрастающих в Антарктиде (в условиях низких температур и высокой освещенности). В полевых условиях отмечаются высокие стабильные значения флуоресценции (F_v/F_m) при низкой температуре и высокой освещенности не только в разные дни, но и в суточном цикле [Casanova-Katny et al., 2010]. У этих растений оптимальная температура для фотосинтетических процессов — около 10 °С. Но даже при температуре листа 0 °С скорость фотосинтеза еще остается на уровне около 30% от максимальной [Perez-Torres et al., 2004; Xiong et al., 1999].

Оказалось также, что с увеличением температуры и освещенности увеличивается и ETR (показатель, ближе связанный со скоростью интегрального показателя ФСА — фотосинтеза). Сходство световой зависимости ETR в диапазоне низких освещенностей показывает, что растения хорошо адаптированы к низкой температуре и освещенности, обычных в период вегетации на полярном дне в течение суток в Арктике. Из литературы известно, что многие показатели флуоресценции сильно зависят от динамики ФАР. Так, у *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris* ETR отражала изменение ФАР и колебалась от 15 до 250 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ в зависимости от погодных условий (ясные и пасмурные дни), но никогда не достигала нулевых значений (даже в ночные часы, когда солнце

находилось низко над горизонтом) [Bartac et al., 2012]. При этом у всех трех видов показатели работы ФСА были сходными, несмотря на различия в морфологии и анатомии листа, форме роста (более низкие значения — у *Dryas octopetala*), что отражает согласованность фотосинтетических процессов с факторами среды.

Проведенное исследование показало, что растения *Bistorta vivipara* хорошо адаптированы к широкому спектру экотопов. Ведущую роль в этих процессах играет исходная внутривидовая вариабельность биометрических показателей, с чем, возможно, и связаны особенности функциональной адаптации. Мобильность ФСА на уровне структуры и реакций световой фазы фотосинтеза позволяет этому виду существовать на высоком функциональном уровне, что обеспечивает успешность произрастания в высокой Арктике. Ранее было показано, что для этого вида на Шпицбергене характерно высокое содержание общего азота (3.3% а. с. в.), что также свидетельствует о высокой функциональной активности [Markovskaya et al., 2014]. Условия Шпицбергена способствуют развитию *Bistorta vivipara* не только за счет более благоприятных для биологической продуктивности факторов, по сравнению с другими регионами Арктики на этой широте, но и за счет условий для прорастания выводковых почек. Сформированные бульбочки трогаются в рост при повышенной влажности [Батыгина, 1999] (на Шпицбергене доминирующий моховой покров создает наиболее благоприятные условия для роста и развития клубеньков у *Bistorta vivipara*). Высокая пластичность ФСА дает основание предполагать, что *Bistorta vivipara* способна к активным адаптивным изменениям при прогнозируемом изменении климата.

Выяснилось, что большинство видов растений, произрастающих на территории Западного Шпицбергена, имеют функционально оптимальный уровень жизнедеятельности в период активной вегетации на протяжении полярного дня. Одним из основных путей адаптации к избыточной освещенности на уровне световой фазы фотосинтеза является способность видов к освобождению избытка энергии путем нефотохимического тушения и участие антиоксидантной системы защиты ФСА. Исследуемый период времени включал низкие температуры, низкую облачность и их перепады, но для большинства растений эти факторы оказались оптимальными, а поэтому представления о стрессовых для растений высоких широт условиях в период активной вегетации являются преувеличенными.



Глава 6. Пигментный аппарат растений, произрастающих на градиентных экотопах: орнитогенный экотоп и приливно-отливная зона

6.1. Эколого-физиологическая характеристика растений сообществ орнитогенных экотопов

Работа выполнена на двух орнитофильных экотопах. Состав растительности вблизи птичьих базаров достаточно специфичен [Королева, 2004], и в него входят олиго-, монодоминантные луговины, где преобладают *Trisetum spicatum*, *Poa arctica* var. *vivipara*, *Poa alpina* var. *vivipara*, *Poa alpigena*; встречаются и другие травянистые растения (*Cochlearia groenlandica*, *Cerastium alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga cernua*, *Arabis alpina*, *Chrysosplenium tetrandrum*). Участие видов, характерных для зональных тундровых и горно-тундровых сообществ, невелико — это *Salix polaris*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*; значительная часть видового разнообразия приходится на моховые и лишайниковые синузии. Показатели видового разнообразия сообществ составляют 5–13 видов на сообщество.

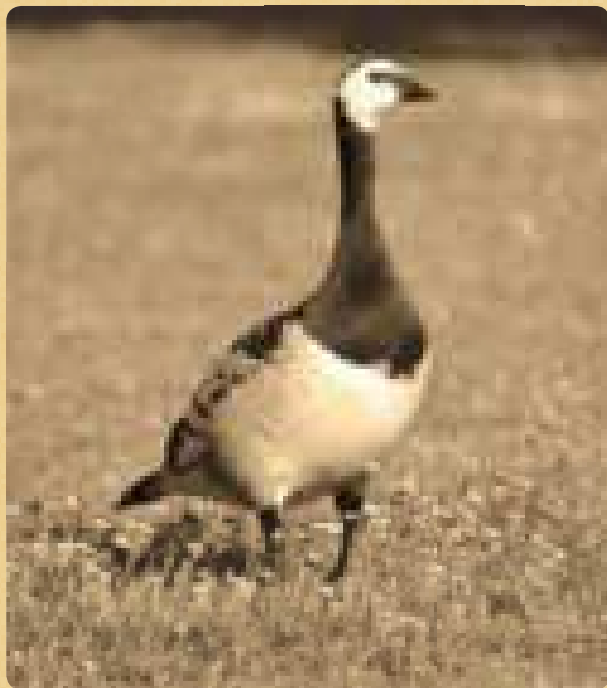
В окрестностях пос. Баренцбург (78°02' N, 14°12' E), на склоне под птичьим базаром, где гнездились бургомистры и люрики, вблизи гнезд, конуса выветривания горных пород, была заложена трансекта по склону с выделением пробных площадей 1 × 1 м для описания растительности. Птичий базар расположен в перепаде высот от 50 до 100 м н. у. м. Исследуемый птичий базар — это сочетание утеса и каменной осыпи, и он относится к типичному сухому базару, на котором представлено большое число высших сосудистых растений и имеются дифференциальные виды (*Salix polaris*, *Trisetum spicatum*), характерные для сухого биотопа, и дифференциальные виды (*Ranunculus sulphureus*), характерные для влажного биотопа [Eurola et al., 1977].

Птицы Шпицбергена

На островах обитает множество птиц — около 164 видов, из них только 30 регулярно гнездятся на Шпицбергене. Это гагары, гуси, бургомистры, глупыши, чайки, тупики, пуночки, чистики, гаги и др.

Гуси на Шпицбергене очень крупные. Во время линьки они не могут летать, и стая этих длинноногих птиц, убегающая от какой-либо опасности, производит диковинное впечатление.

Горная куропатка — единственная птица, постоянно живущая на Шпицбергене и не покидающая его на зиму.



(<http://www.animalspot.net/wp-content/uploads/2012/04/Barnacle-Goose.jpg>)

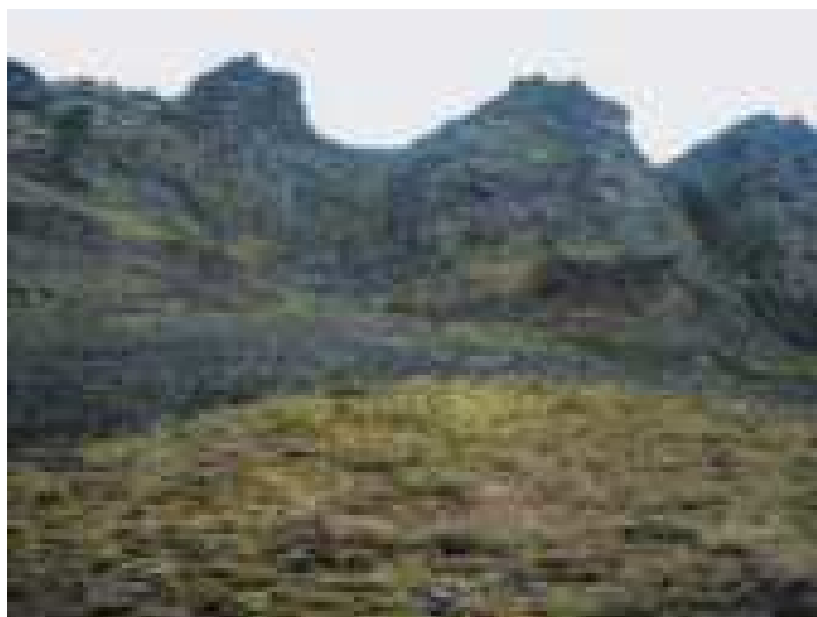


Рис. 67. Вид растительного сообщества под птичьим базаром (пос. Баренцбург) (фото Н. В. Лебедевой)

На исследуемой трансекте в соответствии с последовательностью смены растительных сообществ были выделены следующие пробные площади (ПП). На самой верхней ПП-1, расположенной в 10 м под птичьим базаром (рис. 67) отмечено ивково-ожиково-моховое сообщество (с доминированием *Salix polaris*, *Bistorta vivipara*, *Lusula confusa*, *Aulacomnium palustre*). На ПП-2 (ниже на 10 м) формируется травяно-моховое сообщество, где обильно появляется *Ranunculus sulphureus* и снижается покрытие *Salix polaris*, что может свидетельствовать об увеличении увлажнения. На ПП-3 (от предыдущего на 15 м) появляется ясколка альпийская (*Cerastium alpinum*), а на ПП-4 (от предыдущего на 10 м) отмечено ивково-ожиковое сообщество с минимальным обилием мхов и появляется *Potentilla hyparctica*, что может свидетельствовать о снижении степени увлажнения. На самой нижней ПП-5 (15 м) отмечено травяно-моховое сообщество с большим видовым разнообразием сосудистых растений (*Ranunculus sulphureus*, *R. pygmaeus*, *Oxyria digyna*, *Cochlearia groenlandica*, *Salix polaris*, *Alopecurus borealis*) и мхов (*Sanionia uncinata*, *Polytrichum ssp*). Эта ПП переходит в сильно увлажненную территорию, благоприятную для развития бриофитов.

Анализ показал, что описываемый склон неравномерен по увлажнению: более сухие местообитания сменяются более влажными. Влажность является тем ведущим фактором, который участвует в формировании орнитофильной растительности. Распад органического вещества орнитофильного сообщества определяет и состояние растительности, которая является кормовой базой многих почвенных организмов. Все высвобождающиеся минеральные вещества, а особенно азот, являются важными и наиболее информативными показателями почвенного богатства и состояния растений. Для оценки содержания азота были выбраны виды, которые произрастали по всему склону под птичьим базаром по исследованной трансекте. Такими оказались виды с широкой экологической амплитудой — *Bistorta vivipara* и *Salix polaris*, которые характерны для зональных тундровых и горно-тундровых сообществ, и специфический для этих местообитаний мох *Aulacomnium palustre*, а также на отдельных ПП — *Oxyria digyna*, *Trisetum spicatum* и *Ranunculus sulphureus*.

В соответствии с данными литературы, содержание общего азота у растений должно увеличиваться от птичьего базара по трансекте к подножию склона. Однако реакция исследованных видов неоднозначная, содержание азота увеличивалось в верхней и нижней частях трансекты (табл. 25).

Таблица 25. Содержание общего азота (% а. с. в.) в доминирующих видах растительных сообществ под птичьим базаром (пос. Баренцбург)

Виды растений	Точки отбора образцов				
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4	ПП-5
<i>Oxyria digyna</i>	–	3.91	–	–	4.64
<i>Bistorta vivipara</i>	3.20	3.67	3.08	3.63	3.94
<i>Salix polaris</i>	2.75	2.31	2.71	2.44	3.30
<i>Trisetum spicatum</i>	1.79	3.07	1.68	1.53	2.15
<i>Ranunculus sulphureus</i>	–	3.21	3.36	2.97	3.52
<i>Aulacomnium palustre</i>	1.25	1.27	1.33	–	1.52

Это свидетельствует о том, что исследованный нами склон входит в группу профилей, для которых характерны два пика подъема содержания азота: вблизи базара (его может не быть) и в самой нижней части трансекты, что отмечается для всех исследованных видов. Эти особенности связаны прежде всего с морфологией скальной структуры базара и с различиями в увлажнении [Euroala et al., 1997].

На мысе Старостина, на одном из фрагментов скальной гряды, нами исследован еще один орнитофильный экотоп (78°4'44" N, 13°50'16" E).



Рис. 68. Домик Старостина (Фото Д. А. Давыдова)

Из истории Шпицбергена

Мыс Старостина — южный мыс у входа в Исфьорд. История этого места связана с жизнью одного из самых знаменитых поморов — Ивана Старостина, зимовавшего на Груманте (так называли Шпицберген поморы, еще до официального открытия архипелага Виллемом Баренцем). Тогда промысловики приходили сюда на короткий летний сезон, Старостин был единственным постоянным жителем архипелага целых 39 зим и был похоронен здесь в 1826 г.

Археологи из арктической экспедиции (рук. В. Ф. Старков) 1955 и 1969 гг. раскопали на мысе Старостина большой жилищно-хозяйственный комплекс (жилое помещение, баня, кузница, различные хозяйственные постройки) — основательно, на года, строили свои жилища поморы. В настоящее время на этом месте стоят поморская изба, норвежский охотничий домик с надписью *Russekeila* и небольшой экспозицией, посвященной Старостину, а также мемориальный крест.

Все эти постройки находятся в тундре вблизи открытого моря: можно наблюдать за плавающими вдалеке китами, а около домиков бегают песцы. Это место с юга на расстоянии более километра закрывается крутыми горными отрогами с птичьими базарами и зелеными полосами спускающейся по склонам ниже базаров растительности. На одном из этих склонов были проведены исследования, описанные в нашей книге.

<http://www.globustur.spb.ru>



Иван Старостин



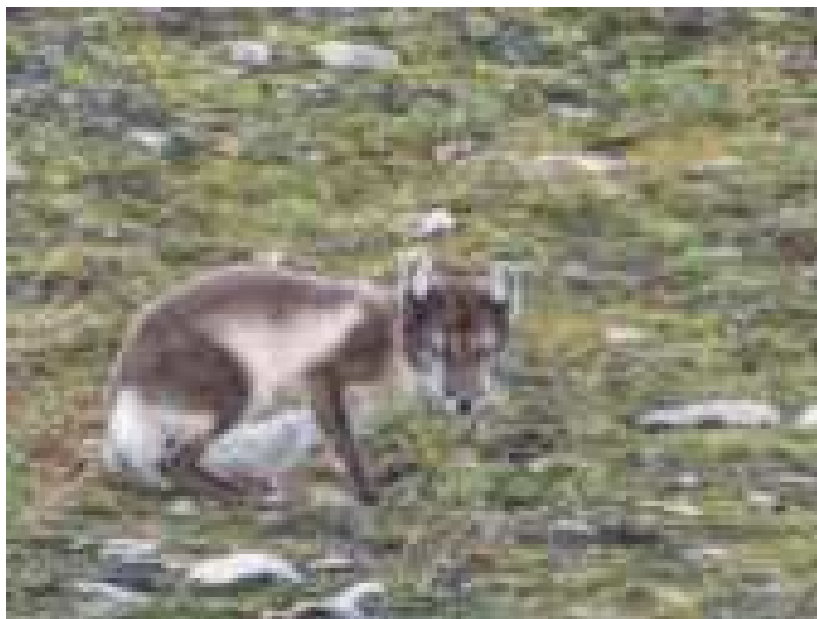


Рис. 69. Нежданный гость — песец

Площадка птичьего базара (протяженность около 150 м) расположена вдоль скалы длиной около 400 м. Горные отроги интенсивно окрашены в красно-коричневый цвет, высота их 300–400 м, языки снега подходят на 150–200 м. Горы сложены известняками, доломитами, конгломерато-брекчиями карбон-пермского возраста. В этом районе обитает колония глупышей (*Fulmarus glacialis*), численность небольшая [Tertitski et al., 2000]. Базар южной экспозиции, освещен около 11 часов в сутки. Территория по дороге к базару представляет сообщество плакорной тундры с многочисленными снежными озерами и ручьями, много болотистых мест.

Под птичьим базаром в растительном сообществе (рис. 70) сверху вниз была заложена трансекта, на которой выделено 7 ПП по 1 м². Всего на исследуемой трансекте исследовано 27 видов, в том числе 15 видов высших сосудистых растений, 7 мхов и 5 лишайников (табл. 26).



Рис. 70. Растительное сообщество под птичьим базаром (мыс Старостина)

Таблица 26. Видовой состав и проективное покрытие видов (%) растений и лишайников орнитофильного сообщества

Группы видов	Пробные площадки трансекты (сверху вниз)						
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4	ПП-5	ПП-6	ПП-7
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Oxyria digyna</i>	40	-	-	-	-	-	+
<i>Puccinellia phryganodes</i>	20	20	10	20	-	-	-
<i>Cerastium alpinum</i>	+	1	+	-	+	-	-
<i>Saxifraga cespitosa</i>	+	10	5	-	+	-	+
<i>S. oppositifolia</i>	+	1	20	-	20	1	+
<i>S. nivalis</i>	+	1	+	-	5	-	-
<i>S. cernua</i>	+	+	+	1	-	+	+
<i>Salix polaris</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bistorta vivipara</i>	-	-	30	-	-	-	-
<i>Luzula confusa</i>	-	-	-	10	1	2	2
<i>Cochlearia groenlandica</i>	-	+	-	-	-	-	+
<i>Dupontia pelligera</i>	-	+	-	-	-	10	2
<i>Alopecurus borealis</i>	-	-	-	20	+	5	5

Окончание табл. 26

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ranunculus sulphureus</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>R. pygmaeus</i>	+	-	-	-	-	+	+
Итого видов высших сосудистых растений	8	8	8	4	6	7	10
<i>Sanionia uncinata</i>	80	50	-	-	20	90	20
<i>Hylocomium splendens</i>	10	50	50	50	20	15	20
<i>Aulacomnium palustre</i>	10	50	50	50	20	10	25
<i>Dicranum angustum</i>	+	+	+	1	+	+	+
<i>D. spadiceum</i>	+	+	+	1	+	+	+
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	-	-	+	+	-	+	+
<i>Paludella squarrosa</i>	-	-	-	-	+	+	+
Итого видов мохообразных	5	5	5	5	6	7	7
<i>Peltigera rufescens</i>	21	25	3	2	2	2	-
<i>P. leucophlebia</i>	-	-	5	5	-	-	-
<i>P. malacea</i>	-	-	-	5	-	-	-
<i>P. aphthosa</i>	-	+	1	-	+	1	-
<i>Rusavskia elegans</i>	20	-	-	-	-	-	-
Итого видов лишайников	2	2	3	3	2	2	0

ПП-1. Расположена ниже птичьего базара на 5 м, между скалой и снежником (в 3 м от языка снега), вблизи водопада, что обеспечивает ее увлажнение. Доминирует *Oxyria digyna* при активном участии *Puccinellia phryganodes* на фоне сплошного покрытия мхами, большой вклад вносят лишайники *Rusavskia elegans* и *Peltigera rufescens* с проективным покрытием на скальных выходах до 20 %.

ПП-2. Расположена по трансекте на 3 м ниже предыдущей. Отличается богатым моховым покрытием (100 %). Доминирует *Puccinellia phryganodes*, виды рода *Saxifraga* отличаются крупными листьями и цветоносами, что не характерно для обычных местообитаний. Из лишайников преобладает *Peltigera rufescens*.

ПП-3. На расстоянии 5 м ниже предыдущей, вдоль скалы, в 15 м от снежника. Моховой покров сплошной (100 %). В сообществе с большим проективным покрытием появляется *Bistorta vivipara* и *Saxifraga oppositifolia*, лишенобиота представлена *Peltigera leucophlebia*, *Peltigera rufescens*, *Peltigera aphthosa*.

ПП-4. На расстоянии 40 м от птичьего базара, ниже предыдущей на 20 м. Моховой покров сплошной (100%), присутствуют с заметным проективным покрытием злаки — *Puccinellia phryganodes* и *Alopecurus borealis*. Лишайники представлены видами рода *Peltigera* (*P. rufescens*, *P. leucophlebia*, *P. malacea*).

ПП-5. Ниже на 60 м от предыдущей, снежника нет, в 20 м от каменного стока слева. Моховой покров редет (90%), камни и пустоши. Присутствуют *Saxifraga oppositifolia* и *Alopecurus borealis* с проективным покрытием 20%, видовой состав и проективное покрытие лишайников снижается.

ПП-6. Расположена у основания склона, сток проходит правее по ложбине, на 120–130 м ниже предыдущей площадки. Нанорельеф не выражен, сплошной моховой покров с доминированием *Sanionia uncinata*. Из злаков — *Dupontia pelligera*, *Alopecurus borealis*, из лишайников с небольшим проективным покрытием — *Peltigera rufescens*, *Peltigera aphthosa*.

ПП-7. Расположена на 200 м ниже предыдущей площадки, вдоль по потоку (ручей со снежника и птичьего базара) с выходом на плакорную территорию, на которой много ручьев. Сплошной моховой покров, злаки с небольшим проективным покрытием, лишайники отсутствуют.

Анализ распределения видов по трансекте показал, что количество видов и проективное покрытие лишайников снижается по склону, на плакорной территории они отсутствуют. Моховой покров богатый на всех ПП, но разнообразие видов увеличивается на нижних площадках. Видовое разнообразие высших сосудистых растений больше в верхней и нижней частях трансекты. Проективное покрытие при этом уменьшается при продвижении вниз по склону. На всех ПП трансекты представлены два вида мхов (*Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*); среди сосудистых растений постоянно встречающихся видов нет, что свидетельствует о дифференциальной требовательности этой таксономической группы к условиям произрастания на исследуемой территории.

Содержание пигментов пластид. Сравнительный анализ содержания хлорофиллов у видов, произрастающих в сообществе вблизи птичьего базара и в естественных условиях арктических тундр, выявил соответствующее увеличение содержания пигментов в условиях орнитофильных сообществ (на 25–100%) у следующих видов высших сосудистых растений: *Luzula confusa*, *Puccinellia phryganodes*, *Alopecurus borealis* — и почти в 2 раза у мхов: *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*. У лишайников изменения содержания пигментов по сравнению с другими местообитаниями не выявлено (табл. 27).

Таблица 27. Содержание хлорофиллов и общего азота в растениях сообществ арктических тундр (1) и орнитофильных сообществ (2)

Виды растений	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы		Общий азот, % а. с. в.	
	1	2	1	2
<i>Oxyria digyna</i>	0.76	0.61	4.7	4.4
<i>Bistorta vivipara</i>	1.32	1.17	3.3	3.5
<i>Saxifraga cespitosa</i>	0.39	0.37	1.5	2.1
<i>S. oppositifolia</i>	0.66	0.58	1.5	2.5
<i>S. nivalis</i>	0.98	1.10	2.5	2.8
<i>Salix polaris</i>	1.23	1.22	2.6	2.6
<i>Luzula confusa</i>	1.12	1.68	Н. д.	2.4
<i>Puccinellia phryganodes</i>	0.78	1.81	2.1	3.2
<i>Dupontia pelligera</i>	1.38	1.38	1.7	3.3
<i>Alopecurus borealis</i>	1.28	1.56	2.0	Н. д.
<i>Sanionia uncinata</i>	0.18	0.42	1.0	1.2
<i>Hylocomium splendens</i>	0.14	0.30	Н. д.	0.8
<i>Aulacomnium palustre</i>	0.19	0.42	0.8	0.9

Особи *S. oppositifolia* на орнитофильной ПП-2 отличались большими размерами вегетативных органов — крупными и длинными побегами, но более низким содержанием хлорофиллов, чем у растений в естественных сообществах. Тогда как у мелких особей с ПП-5 отмечено более высокое содержание хлорофиллов, сопоставимое с величинами для местообитаний, не обогащенных азотом. Снижение содержания хлорофиллов в условиях богатых почв в большей степени связано, по-видимому, с изменением осмотического потенциала за счет поглощения азота и, соответственно, с более высоким содержанием воды у этих растений. Крупные экземпляры *S. oppositifolia* имеют большую вегетативную массу, но почти не цветут, что является негативной реакцией этого вида на условия повышенного богатства почвы, и связано с увеличением продолжительности вегетативного развития.

Sanionia uncinata — самый распространенный вид мхов на всех ПП с наиболее высоким проективным покрытием. Содержание хлорофиллов изменялось по трансекте сверху вниз: 0.25 (ПП-2), 0.27 (ПП-4); 0.72 (ПП-6) и 0.42 (ПП-7) мг/г сыр. массы. Аналогичная закономерность отмечена и для *Aulacomnium palustre*, у которого содержание хлорофиллов увеличивается к нижней части склона: 0.29 (ПП-2), 0.49 (ПП-4) и 0.47 (ПП-7) мг/г сыр. массы. Содержание хлорофиллов у *Peltigera*

rufescens варьирует по трансекте следующим образом: 0.35 (ПП-1), 0.15 (ПП-2), 0.23 (ПП-3) мг/г сыр. массы.

Содержание общего азота. Влажность является ведущим фактором, который участвует в формировании орнитофильной растительности и в процессах переработки органики. Распад органического вещества орнитофильного сообщества определяет и состояние растительности, которая является кормовой базой многих почвенных организмов. Все высвобождающиеся минеральные вещества, а особенно азот, являются важным и наиболее информативным показателем почвенного богатства и состояния растений. Определение общего азота как показателя функциональной активности растительного организма выявило общую закономерность: более низкое количество азота отмечается на пробных площадях в верхних частях конусов выветривания, ближе к базару, а максимальное — на самой нижней ПП — ближе к подножию склона.

По содержанию общего азота среди сосудистых растений можно выделить две группы. В первую вошли виды, содержание азота в которых не изменилось по сравнению с естественными условиями (*Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium alpinum*, *Salix polaris*). Для *Cerastium alpinum* также не отмечено увеличения содержания общего азота, хотя установлено, что другой вид — *C. arcticum* — имеет очень высокую конститутивную активность нитратредуктазы [Odasz, 1994]. Разница в активности ферментов может быть связана с генетическими различиями как между видами одного семейства, так и ценопопуляциями одного вида. Этим аргументом можно объяснить ряд расхождений между данными, полученными в настоящей работе, и некоторыми данными литературы [Klanderud, Birks, 2003].

Вторую группу составляют виды, содержание общего азота в которых увеличилось. Так, у видов рода *Saxifraga* (*S. cespitosa*, *S. oppositifolia*, *S. nivalis*) это увеличение составило 15–70%. Максимальные значения отмечены у *S. oppositifolia* (табл. 27). Известно, что *S. oppositifolia* является эктомикоризным видом, но в условиях Шпицбергена это свойство не реализуется [Odasz, 1994]. Можно предположить, что естественное увеличение содержания азота у видов рода *Saxifraga* в условиях орнитофильных сообществ может быть связано с индукцией этого процесса только в этом экотопе Шпицбергена. У однодольных растений (*Puccinellia phryganodes*, *Dupontia pelligera*, *Luzula confusa*) увеличение содержания общего азота составило 50–100%. Реакция этих видов может быть связана с их способностью к освоению рудеральных экотопов. Реакция мхов и лишайников выражена менее заметно, увеличение содержания общего азота составило 30–40% у *Aulacomnium palustre*, *Sanionia uncinata* и *Peltigera rufescens* (табл. 27).

Эффект увеличения содержания азота и потепления широко исследован в трехгодичном полевом эксперименте, который можно назвать жестким [Klanderud, 2008]. Результаты показали, что повышение температуры меньше влияет на величину проективного покрытия различных видов, а больший и, как правило, негативный эффект достигается при добавке азота или азота в сочетании с повышением температуры. В условиях птичьего базара это воздействие происходит в системе мягкого эксперимента, где каждый вид может найти себе «микронишу» с содержанием органического вещества, соответствующим его потребностям. В этом исследовании представители кустарничков (виды рода *Salix*) уменьшали проективное покрытие во всех вариантах опыта с добавкой азота и при увеличении температуры, в условиях птичьего базара этот вид встречался редко и имел небольшое покрытие. Среди травянистых видов наибольший эффект был отмечен у *Cerastium alpinum*, проективное покрытие которого может увеличиваться до 90 % в варианте с добавкой азота. Большой эффект стимуляции роста *Cerastium alpinum* в ответ на добавку азота и потепление отмечен и в других работах [Hollister et al., 2005]. Проективное покрытие *Saxifraga oppositifolia* увеличивается при добавке азота, но уменьшается в варианте с сочетанием повышенной температуры и добавки азота. В нашем исследовании *Cerastium alpinum* присутствовал по всей трансекте, но его проективное покрытие было незначительным; проективное покрытие *S. oppositifolia* увеличилось на 20 % в нижней части трансекты [Шмакова, Марковская, 2016].

Реакция мохообразных на увеличение азота и повышение температуры во всех вариантах эксперимента — отрицательная, и большинство видов исчезает с площадок к третьему году (виды р. *Dicranum*). Аналогична реакция и других групп организмов (представители печеночников и частично лишайники исчезают либо резко сокращают свое обилие). В нашем исследовании отмечено резкое увеличение мохового покрытия на протяжении всей трансекты, образование больших моховых лугов. Известно, что 3–6-годичное повышение температуры приводило к изменению состава сообществ (оно становится более бедным), по данным исследования, выполненного на 17 альпийских и арктических территориях [Walker et al., 2006]. Мелкие растения, которые имеют более низкий потенциал для увеличения биомассы, например виды рода *Saxifraga*, в том числе и *S. oppositifolia*, уменьшают проективное покрытие [Klanderud, Birks, 2003; Hollister et al., 2005] в условиях эксперимента при длительном действии повышенной температуры за счет появления конкуренции. Этот фактор играет большую роль и в исчезновении мхов, которые не могут

конкурировать и выносить затенение при сильном воздействии высших сосудистых растений [Pearson, Dawson, 2003]. Показано, что травы, мхи и лишайники реагируют конститутивно на потепление и/или увеличение азота, и эта реакция зависит от функционального типа и местообитания вида [Dogmann, Woodin, 2002]. Однако это исследование показывает достаточно противоречивую картину в реакции отдельных видов, принадлежащих к одному функциональному типу [Klanderud, 2008].

Орнитофильные сообщества птичьих базаров являются уникальными природными объектами, в которых причинно-следственные связи сложны для анализа и моделирования. Проведенное исследование показало, что растительные сообщества птичьих базаров, где снижено действие одного из лимитирующих факторов Арктики (бедность почвенного горизонта), дают некоторое представление о той «зеленой Арктике», к которой современное изменение климата ведет этот район Земли. В условиях Арктики природа ставит свои неповторимые эксперименты, примером которых является растительность птичьих базаров, где жизнь определяется той органикой, которая выносится птицами с моря и используется автотрофами в таких локальных экотопах, как орнитогенные сообщества под птичьими базарами.

6.2. Эколого-физиологическая характеристика высших сосудистых растений приливной зоны приморских побережий Западного Шпицбергена

Исследования выполнены в окрестностях поселка Баренцбург, в приморской части долины Грёндален и нижнем течении реки Грёндальсэльва, на восточном побережье Грён-фьорда, в июле 2007–2013 гг.

Для определения физиологических характеристик приморских видов по градиенту изменения факторов в условиях литоральной зоны были заложены ПП по трансекте длиной 170 м на однородных участках приморской растительности размером 1 × 1 м от берега до линии уреза малой воды в максимальный отлив (170 м) с интервалом 10 метров. Верхней границей трансекты была верхняя граница супралиторали, нижняя граница совпадала с максимальным отливом (нижняя литораль). Характеристика особенностей взаимодействия популяций исследованных видов с комплексом экологических факторов, характерных для его среды обитания, основана на геоботанических исследованиях Н. Е. Королевой [2008, 2016].

Анализ видов на литорали по трансекте от линии максимального отлива показал, что единственным видом у линии уреза воды была *Puccinellia phryganodes*. Первые растения в виде единичных экземпляров грязно-буроватого цвета были отмечены на расстоянии 40 м от уреза воды на глинистом субстрате. Это арктический вид с циркумполярным ареалом из группы наземно-ползущих гигрофитов [Секретарева, 2004]. В зависимости от положения в приливно-отливной зоне изменяется морфология и окраска *Puccinellia phryganodes*: единичные экземпляры сменяются мелкими группировками — агрегациями, а затем особи формируют сомкнутое сообщество. Это сообщество, по Н. Е. Королевой [2016], относится к асс. *Puccinellietum phryganodis* и включает доминирующие виды — *Puccinellia phryganodes*, *Cochlearia groenlandica*, *Phippsia algida*, *P. concinna*, *Stellaria humifusa*, *Carex subspathacea*. Распределение вида по трансекте на приливно-отливной зоне (рис. 71) сопровождается изменением содержания пигментов [Markovskaya et al., 2012].



Рис. 71. Отливно-приливное сообщество

Содержание суммы хлорофиллов у растений *Puccinellia phryganodes* (рис. 72) изменялось от 0.70 мг/г сыр. массы у уреза воды до 1.5 мг/г сыр. массы ближе к коренному берегу; содержание каротиноидов соответственно — от 0.3 до 0.49 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — от 3 до 4.8 соответственно, а ССК уменьшался с 60 до 38 %.



Рис. 72. *Puccinellia phryganodes*

На расстоянии 70 м от уреза воды в асс. *Puccinellietum phryganodis* появляется *Carex subspathacea* (почти арктический вид, длиннокорневищный гигрофит), далее по трансекте ближе к берегу — *Carex ursina* (арктический вид, плотнодерновинный гигрофит), затем *Stellaria humifusa* (почти арктический вид, длиннокорневищностержнекорневой гигрофит). Все эти виды входят в асс. *Caricetum ursinae* [Королева, 2016], где два вида осок (*Carex ursina* и *Carex subspathacea*) являются доминантами, встречаются с небольшим обилием *Dupontia fisheri*, *Puccinellia phryganodes*, *Stellaria humifusa*. Содержание пигментов у всех видов изменяется по трансекте от линии уреза малой воды в отлив к коренному берегу. Так, для *Carex subspathacea* суммарное содержание хлорофиллов увеличивается от 1.02 до 2.12 мг/г сыр. массы, каротиноидов — от 0.23 до 0.55 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a/b — от 1.7 до 3.5, размер ССК снижается от 80 до 50%. Аналогичные изменения отмечаются у *Carex ursina*: содержание хлорофиллов изменяется от 1.16 до 1.72, каротиноидов — от 0.34 до 0.48 мг/г сыр. массы, увеличивается значение соотношения Хл a/b от 2.2 до 4.2, размер ССК — от 68 до 43%. Подобные изменения состояния пигментного аппарата отмечены и у *Dupontia psilosantha*: увеличение содержания хлорофиллов от 0.95 до 1.58, каротиноидов — от 0.21 до 0.43, соотношения Хл a/b — от 1.5 до 4.4, уменьшение размера ССК — от 88 до 41%.

Эти данные подтверждают тезис о высоком уровне гетерогенности условий на приливно-отливной зоне, что оказывает влияние и на синтез пигментов пластид. Для обеих осок (*Carex subspathacea* и *Carex ursina*) характерны высокие средние значения суммы хлорофиллов, высокое содержание каротиноидов и низкие показатели ССК. Сходные пигментные характеристики имеет и *Dupontia psilosantha* (длиннокорневищный гигрофит). Однако осоки различаются по содержанию флавоноидов: у *Carex subspathacea* — высокое (6.5%), а у *Carex ursina* — в 2 раза ниже (2.9%). Вид *Carex subspathacea*, являясь облигатным галофитом [Поспелова, 1994; Сергиенко, 2008], в большинстве приморских экотопов имеет широкую экологическую амплитуду, проявляя максимальную активность в наиболее часто заливаемой и более засоленной зоне сублиторали, что, возможно, требует дополнительной защиты ФСА на этой территории. С этим может быть связано и высокое содержание флавоноидов. На литорали серо-коричневые куртины *Stellaria humifusa* с отмершими листьями предыдущего периода вегетации, под которыми находятся яркие зеленые побеги текущего периода вегетации, приобретают особую форму, стебель растений у самой почвы многократно ветвится, при этом в разные стороны отходят многочисленные побеги. Они неоднократно разветвляются, образуя рыхлую подушку, внутри которой создается свой микроклимат. Анализ поверхностного слоя такой подушки с большим участием прошлогодних листьев показал, что суммарное содержание в них хлорофиллов — 0.16, каротиноидов — 0.07, а в зеленых листьях содержание хлорофиллов — 0.79, каротиноидов — 0.16 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a/b — 2.7 и ССК — 59%, что может свидетельствовать о его активной ассимиляционной деятельности. Покрытие в виде отмерших органов защищает растение от избытка солнечной энергии и обеспечивает активную работу ассимиляционного аппарата.

На гальке и крупном песке узкой полосы приморского пляжа встречается асс. *Mertensietum maritimae*. Этот экотоп находится вне действия прилива и отлива. Эта ассоциация характерна для более южных морских побережий — субарктического и умеренного поясов. Это несомкнутые растительные группировки, которые включают ограниченный набор видов *Mertensia maritima*, *Cochlearia groenlandica*, *Bistorta vivipara*, *Draba ssp.* [Королева, 2016]. У *Mertensia maritima* (арктобореальный вид, стержнекорневой мезофит, рис. 73) содержание суммы хлорофиллов — 1.04, каротиноидов — 0.23 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a/b — 2.7 и ССК — 59%. У этого вида отмечается максимальное содержание флавоноидов (9.7%). Восковой налет и лиловатая окраска являются дополнительными механизмами защиты ФСА.



Рис. 73. *Mertensia maritima*

На супралиторали, вне зоны заливания, произрастают виды, которые входят в асс. *Deschampsia alpinae* — *Eriophoretum scheuchzeri*, в которой доминируют и постоянно встречаются: *Cerastium arcticum* (арктический вид, стержнекорневой мезофит) (содержание хлорофиллов — 0.71, каротиноидов — 0.18 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — 3.8, ССК — 46 %); *Deschampsia alpina* (почти арктический, плотнодерновинный мезофит), (содержание хлорофиллов — 1.44, каротиноидов — 0.38 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — 3.4, ССК — 50 %); *Poa alpigena* (арктоальпийский вид, длиннокорневищный мезофит) (содержание хлорофиллов — 1.46, каротиноидов — 0.43 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — 3.2, ССК — 53 %); в небольших понижениях и рядом с водотоками — *Eriophorum scheuchzeri* (арктоальпийский вид, длиннокорневищный гигрофит) (содержание хлорофиллов — 1.12, каротиноидов — 0.33 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — 3.2, ССК 53 %). Для этой группы видов характерно среднее содержание хлорофиллов, но относительно высокое содержание каротиноидов. Пигментные характеристики *Deschampsia alpina* и *Poa alpigena* сходны, но виды различаются по экологии. Если *D. alpina* предпочитает гидроморфные и полугидроморфные типы местообитаний на галечных, песчаных и глинистых наносах, то *P. alpigena* — умеренно сухие тундры и нарушенные местообитания [Королева, 2016]. Виды этой ассоциации преобладают на супралиторали вдоль берега моря около Пирамиды.

Сопоставление полученных данных, связанных с разным положением на приливно-отливной зоне, о содержании пигментов у исследуемых видов растений показало: по трансекте на литорали отмечаются однонаправленные изменения различных параметров пигментного аппарата, что зависит от направленности изменений градиентов условий. Ближе к урезу воды, где почвенные условия более бедные и биота подвергается разным гидрологическим и климатическим градиентным воздействиям, растения имеют меньше пигментов и больше ССК, но при продвижении к коренному берегу содержание пигментов увеличивается и значительно снижается количество пигментов в ССК, что свидетельствует об улучшении условий освещенности. На супралиторали, куда можно отнести две асс. *Deschampsio alpinae* — *Eriophoretum scheuchzeri* и *Mertensia maritima*, произрастает достаточно гетерогенная группа видов, которые различаются по типам ареалов и экологическим характеристикам, а значит, и по содержанию пигментов. Однако в целом для растений приливно-отливной зоны характерно среднее или высокое содержание пигментов и низкие значения ССК.

Полученные данные показали, что в условиях естественного градиента различных факторов среды все исследуемые виды разделились. Здесь отчетливо проявляются различные стратегии адаптации. Так, под птичьим базаром большое число видов растений и лишайников произрастают в локальных экотопах и по-разному реагируют на добавку органического вещества, изменяя содержание азота, биомассу вегетативных и/или репродуктивных органов. В прибрежных экотопах (марши) условия настолько специфичные, что вдоль имеющегося градиента может произрастать только узко специализированный набор видов, которые способны к адаптации. В экотопе (галечный берег) условия его узкой прибрежной полосы способствуют произрастанию индикаторных стенобионтных видов, но уже по ее окраинам появляется множество широко распространенных и адаптированных видов арктических растений.

Суровый климат в сочетании с градиентными биотическими и абиотическими условиями по трансекте исследуемых экотопов свидетельствуют о том, что растения чутко реагируют на условия, и эта реакция включает в том числе и закономерные изменения в содержании пигментов. В наиболее суровых условиях растения снижают содержание хлорофиллов, что можно рассматривать как адаптивную реакцию, связанную с защитой активности ФСА (меньше хлорофиллов — легче защищать ФСА от избытка световой энергии).



Глава 7. Эколого-физиологические особенности растений разных жизненных форм на Западном Шпицбергене

7.1. Содержание пигментов и пути адаптаций фотосинтетического аппарата однолетников флоры Шпицбергена

В высокоширотных районах Арктики однолетние растения не являются характерными элементами флоры, пути их появления в Арктике и особенности жизнедеятельности обсуждаются в литературе [Gusarova et al., 2012]. Во флоре Шпицбергена известно два однолетних вида: *Koenigia islandica* и *Euphrasia wettsteinis (frigida)* [Rønning, 1996].

***Euphrasia wettsteinis*.** Виды рода *Euphrasia* на территории Арктики и Голарктики представлены однолетними растениями, населяющими преимущественно открытые местообитания, встречающимися от горных областей Арктики до зоны субтропиков и пустынь [Арктическая флора, 1980]. Для видов рода *Euphrasia* в настоящий момент характерен интенсивный процесс видообразования, а полиморфизм и экологическая пластичность приводят к тому, что в систематике рода *Euphrasia* до сих пор остается немало нерешенных вопросов, и это связано в первую очередь с различной трактовкой разными исследователями критических видов в этом роде. Большинство авторов [Alsos et al., 2007; Gusarova et al., 2012 и др.] в настоящее время принимают для территории Шпицбергена вид *Euphrasia wettsteinis* G. L. Gusarova. В нашей работе мы принимаем вид *Euphrasia wettsteinis* G. L. Gusarova без деления на подвидовые таксоны.

Euphrasia wettsteinis [Gusarova et al., 2012] — очанка холодная (рис. 74), сем. *Scrophulariaceae* (Норичниковые). *Euphrasia wettsteinis* в Арктике — мелкий (2–5 см) прямостоящий однолетник, стебли неветвистые или редко ветвистые, корневым полупаразит. Листья пушистые,

тупоконечные с мелкими зубчиками. Стебель плотно опушенный, с короткими волосками, венчик двугубый. Произрастает в слабо увлажненных местах на задернованных участках растительности [Rónning, 1996]. Нами *E. wettsteinis* обнаружена в 2011 г. в бухте Колсбей (78°7'4.21'' N, 15°1'26.15'' E, Западный Шпицберген) в виде популяции в ивково-разнотравно-моховом сообществе. Это новое ее местонахождение на Шпицбергене [Markovskaya et al., 2013].



Рис. 74. *Euphrasia wettsteinis*

Растения *E. wettsteinis* были встречены на склоне западной экспозиции с уклоном в 30°, в куртине рядом с заброшенными домами в русском поселении около бухты Колсбей. Вид произрастал в разнотравно-моховом сообществе, представленном видами: *Salix polaris*, *Carex* sp., *Luzula confusa*, *Alopecurus borealis*, *Poa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium alpinum*, *Equisetum arvense*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga oppositifolia*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum piliferum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Peltigera* ssp. Куртинки *E. wettsteinis* разбросаны на расстоянии 1–1.5 м друг от друга на площади около 40 м². В пределах 5 куртин зафиксировано 420 особей [Markovskaya et al., 2013]. Биометрические измерения показали, что особи *E. wettsteinis* мелкие, в среднем около 2 см высотой, цветки 5 мм длиной и 3.5 мм шириной, главный корень — около

1.5 см; масса одного растения варьировала от 5 до 10 мг. Большинство растений в ценопопуляции цвели. Сравнение биометрических показателей особей этого вида из разных местообитаний (Западный Шпицберген и юго-запад Норвегии) выявило, что арктические экзemplары характеризуются минимизацией всех биометрических параметров (табл. 28).

Таблица 28. Биометрические показатели *Euphrasia wettsteinis* и *Koegenia islandica* в разных местообитаниях

Районы (авторы)	Высота растения, мм	Количество листьев/растение	Масса одного растения, мг
<i>E. wettsteinis</i> юго-запад Норвегии, 60°37' N [Nylehn, Totland, 1999]	15.1 ± 0.6	8.6 ± 0.4	61.2 ± 7.6
<i>E. wettsteinis</i> Западный Шпицберген, 78°7' N (собственные)	2.0 ± 0.5	4.0 ± 0.5	7.0 ± 0.8
<i>K. islandica</i> Западный Шпицберген 78°03'N (собственные)	4.0 ± 1.0	6.0 ± 0.5	28.0 ± 1.4

Суммарное содержание хлорофиллов у *E. wettsteinis* составило (0.39 ± 0.03) мг/г сыр. массы; содержание каротиноидов — (0.18 ± 0.03) мг/г сыр. массы; соотношение Хл *a/b* — 2,0; соотношение Хл/Кар — 2.2.

E. wettsteinis — корневой факультативный полупаразит, который часть метаболитов получает от растений-хозяев [Seel, Press, 1993]. Растениями-хозяевами для этого вида в условиях Норвегии могут быть: *Salix herbaceae*, *Ranunculus acris*, *Carex bigelowii*, *Thalictrum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Poa alpina*, *Veronica alpina*, *Bartsia alpina*, *Silene acaulis*, *Saussurea alpina*, *Antennaria alpina* [Nylehn, Totland, 1999]. Большинство видов широко распространены, что является условием распространения и успешного произрастания корневого полупаразита *E. wettsteinis*. В растительном сообществе на Западном Шпицбергене, где мы обнаружили популяцию очанки, два вида (*Poa alpina*, *Bistorta vivipara*) можно рассматривать в качестве растений-хозяев, что обеспечивает ее успешное произрастание. Можно предположить и наличие симбиотических связей у *E. wettsteinis* через эктомикоризные грибы, которые играют важную роль симбионтов у высших растений в условиях Арктики [Gardes, Dahlberg, 1996]. Если согласиться с этим предположением, то можно считать растения *E. wettsteinis* одним из компонентов сложных ассоциаций на уровне корневых систем в растительных сообществах Арктики. Требования к условиям произрастания могут

быть одной из причин спорадического появления *E. wettsteinis* на территории Шпицбергена. Наличие большого числа растений-хозяев этого вида свидетельствует о возможности его произрастания в разных типах растительных сообществ и использовании, по-видимому, типичных метаболитов первичного обмена у растений. Для *E. wettsteinis* характерна низкая скорость абортирования семян, что обеспечивает ее успешное размножение на фоне слабо развитой вегетативной сферы [Molau, 1993] и достаточно специфический принцип распределения ассимилятов. При корневом контакте *E. wettsteinis* с растением-хозяином до 44 % метаболитов составляют ассимиляты растения-хозяина, которые направляются в основном на формирование репродуктивных структур, что составляет основную стратегию ее жизни [Seel, Press, 1993], обеспечивает гарантированное семенное размножение вида в широком спектре варьирования климатических условий и особенно важно для очанки как термофильного вида. В исследуемой популяции в условиях высокой Арктики все растения имели хорошо развитую репродуктивную сферу и сильно редуцированные листья. Это подтверждает гипотезу о преимущественном распределении ассимилятов у растений Севера в репродуктивные органы [Potvin, 1986]. В связи с современным изменением температурного режима в Арктике позднецветущие виды (в том числе и *E. wettsteinis*) могут повысить свою продуктивность за счет увеличения периода вегетации [Molau, 1993] и количества метаболитов от растений-хозяев.

E. wettsteinis в современных условиях приполярных широт может осваивать определенные места произрастания, связанные с криогенным движением почвы и/или поврежденные мелкими животными (леммингами), т. е. местообитания со специфическим нарушением [Silvertown, Lovett Doust, 1993]. В условиях модельного эксперимента показано, что очанка устойчива и адаптирована к условиям пастбищных лугов, где растения подвергаются повреждениям апикальной меристемы, и в ответ на это усиливается латеральное ветвление, что может обеспечивать длительную вегетацию *E. wettsteinis* при увеличении вегетационного периода [Hellström et al., 2004].

***Koenigia islandica*.** Род *Koenigia* в условиях Арктики включает 3 вида, в том числе и наиболее известный циркумполярный арктоальпийский однолетний вид — *Koenigia islandica* (кенигия исландская), сем. *Polygonaceae* (Гречиховые). Это характерный для Шпицбергена однолетник, низкорослый и малозаметный, цветет во второй половине лета. Высота растений этого вида на Шпицбергене не более 2–3 см, листья округлые, бордово-бурой окраски, небольшие желто-зеленые цветы, плоды очень мелкие. У южных окраин Арктики *Koenigia islandica* встречается несколько реже, чем в северных частях тундровой зоны,

что обусловлено отчасти ограниченностью подходящих для вида местообитаний и чрезмерно высокими для него летними температурами [Rónning, 1996]. Этот вид был встречен в долине Грёндален на восточном побережье залива Грён-фьорд ($78^{\circ}03' \text{ N}$, $14^{\circ}24' \text{ E}$), в окрестностях поселка Баренцбург. Единичные растения обнаружены на плакорной территории, в типичном увлажненном местообитании, среди разреженного растительного сообщества с участием мхов.

Биометрические исследования показали, что средняя сухая масса одного растения составляет около (28 ± 2) мг/растение (табл. 28). Суммарное содержание хлорофиллов — (0.83 ± 0.09) мг/г сыр. массы, каротиноидов — (0.29 ± 0.02) мг/г сыр. массы; соотношение Хл a/b — 2.2, а соотношение Хл/Кар — 2.9. Содержание хлорофиллов и соотношение пигментов у этого вида близки к средним значениям, полученным для большинства многолетних растений флоры Западного Шпицбергена [Шмакова, Марковская, 2010], что говорит о достаточно высокой фотосинтетической активности вида в естественных условиях местообитания. Однако низкая биомасса и очень мелкие размеры свидетельствуют об энергетических ограничениях этого вида в высокой Арктике, что подтверждают экспериментальные данные, полученные в условиях фитотрона [Heide, Gauslaa, 1999]. Так, масса растений, выращенных в искусственных условиях при температурном оптимуме (12°C) и круглосуточном освещении, составила 110 мг/растение, а при фотопериоде 8 часов — около 80 мг/растение, но при высоких температурах, независимо от фотопериода, масса резко снижалась до 35–40 мг/растение. Буроокрашенные листья свидетельствуют о синтезе флавоноидов как защитных пигментов, содержание которых почти у всех растений Арктики высокое [Марковская, Шмакова, 2012]. Флавоноиды входят в группу метаболитов, которые используются растениями как антиоксиданты в условиях круглосуточного освещения [Nybakken, 2003]. У северной границы ареала распространение вида ограничивается нестабильностью вызревания семян из-за чрезмерной краткости вегетационного сезона [Rónning, 1996]. По данным литературы [Löve, Sarkar, 1957], онтогенетическое развитие *K. islandica* от семени до созревших плодов длится 4 месяца, что и обеспечивает возможность его продвижения в высокие широты. Репродуктивная аллокация в растениях обычно постоянна внутри популяции вида [Hickman, 1975], но в исследуемых популяциях *K. islandica* в условиях эксперимента [Wagner, Simons, 2009a] это свойство оказалось пластичным, в частности, популяция со Шпицбергена могла снижать отток ассимилятов в репродуктивные органы, что может иметь адаптивное значение. Растет *K. islandica* на незадернованных местах — у тундровых ручейков, по галечникам у берегов рек, у берега моря. Неспособность произрастать на задернованных участках

задерживает распространение этого вида в тундрах [Арктическая флора, 1966], что, возможно, связано и с местообитаниями в местах его происхождения. На тибетском плато *K. islandica* является одним из пастбищных видов растений, может произрастать в разреженных сообществах, подверженных постоянной трансформации животными, которые также участвуют в его распространении [Long et al., 2014].

Сравнение двух однолетников во флоре Шпицбергена (*Koenigia islandica* и *Euphrasia wettsteinis*) выявило некоторые особенности как в биометрических показателях, так и в содержании пигментов пластид. Прежде всего, оба вида имеют минимальные биометрические размеры, что свойственно арктическим растениям, однако различаются по некоторым эколого-биологическим функциональным особенностям. *Koenigia islandica* имеет небольшую биомассу, но среднее содержание пигментов. У растений *E. wettsteinis* отмечена значительная деградация надземных органов, в том числе листового аппарата, минимальное содержание пигментов, наличие корневых паразитических связей с растениями других видов, что свидетельствует о значительном ингибировании ее собственной биологической продуктивности. Как известно, уменьшение размеров и микрофиллия в арктических широтах сопровождаются сокращением числа листьев и метамеров, уменьшением длины междоузлий и площади листьев; сокращением клеточных делений и растяжения клеток [Борисовская, Хитун, 1986]. У *K. islandica*, по сравнению с *E. wettsteinis*, почти в 4 раза больше биомасса, более сформированные листья, в 2 раза больше содержание хлорофиллов, в 1.5 раза — каротиноидов и типичное для других видов соотношение этих двух групп пигментов. Особого внимания заслуживает минимальное содержание суммы хлорофиллов у *E. wettsteinis*, которое соответствует абсолютному минимуму содержания хлорофиллов (0.40 мг/г сыр. массы) у видов флоры Западного Шпицбергена [Шмакова, Марковская, 2010]. По-видимому, это тот минимум, который может обеспечить целостную структуру ФСА сосудистого растения, нормальную работу световой фазы фотосинтеза в естественных условиях современного климата в пределах Арктического региона и который у данного вида существенно корректируется метаболическим паразитизмом. Модельные эксперименты с повышением температуры и добавлением в почву азота показали, что *E. wettsteinis* реагирует на добавление азота усилением жизнедеятельности [Klanderud, 2008].

Все это свидетельствует о более высокой функциональной активности *K. islandica* и, как следствие, адаптированности организма в целом, по сравнению с *E. wettsteinis*, к условиям высокой Арктики. Однако *E. wettsteinis* в контексте адаптации нужно рассматривать как симбиотический организм, жизнедеятельность которого

зависит от присутствия растения-хозяина [Nylehn, Totland, 1999]. Если *K. islandica* является стабильно присутствующим в определенных экотопах представителем однолетников во флоре Шпицбергена, то *E. wettsteinis* спорадически появляется в разных точках архипелага. Эти данные поддерживают представления о высоком уровне полиморфизма *E. wettsteinis* (морфология, плоидность и др.), одним из вариантов которого является способность к минимизации вегетативного развития [Gusarova et al., 2012]. Полученные данные свидетельствуют о разных путях адаптаций однолетников в условиях высокоширотной Арктики. Если исследованные эколого-физиологические особенности *K. islandica* свидетельствуют об ограничении продвижения этого холодоустойчивого вида климатическими условиями (продолжительность вегетационного периода), то для более термофильной *E. wettsteinis*, по-видимому, основным фактором являются биотические (паразитические) связи, роль которых для данного вида является компенсаторной в случае неблагоприятных условий. Эта особенность может играть и ведущую роль в ее спорадическом распространении.

Однолетние растения в Арктике подвергаются отбору при действии экстремальных абиотических факторов среды [Billings, 1974], что приводит к уменьшению линейных размеров и в целом к их миниатюризации. Считается, что редукция ростовой функции приводит к повышению устойчивости растений в условиях Арктики [Матвеева, 1998]. Короткий вегетационный период определяет пластичность видов, которая проявляется в виде экологических рас, адаптированных к локальным условиям местообитаний [Wagner, Simons, 2009].

Для видов рода *Koenigia* исходным центром происхождения являются Гималаи [Long et al., 2014]. Миграции *K. islandica* происходили неоднократно: растения двигались с Тибетского плато в западный Китай, затем вдоль Гималаев, через Алтайские горы к Центральному Сибирскому плато и далее в направлении Арктики, формируя циркумполярный географический ареал. Таким путем *K. islandica* попала и на Шпицберген. *K. islandica* — широко распространенный вид как в северном, так и в южном полушарии. Его способность произрастать в широком спектре климатических условий, где доминируют многолетние виды, делает этот однолетник уникальным примером эврибионтной адаптации вида в разном климате. Растения *K. islandica*, произрастающие в Арктике, оказались нейтрально-дневными [Heide, Gauslaa, 1999], что связывают с эволюционными миграциями данного вида по горным вершинам от Гималаев до арктических высокогорий и способностью произрастать в северном и южном полушариях. Однако по морфологии, жизненному циклу и фенологии это типичное арктическое растение, а его популяционная дифференциация свидетельствует о чувствительности к изменению

климата [Wagner, Simons, 2009a]. Восприимчивость вида к более высоким температурам позволяет рассматривать *K. islandica* в качестве индикатора «потепления» [Sietersdal, Birks, 1997]. Показано, что прорастание семян *K. islandica* является светочувствительным процессом, что в случае их глубокого погружения в почву осенью способствует формированию почвенного банка семян, а это также является существенной адаптивной реакцией однолетника в условиях Арктики [Wagner, Simons, 2009].

Современные генетические исследования видов р. *Euphrasia* показали [Gusarova et al., 2012], что род включает полупаразитирующие растения с дизъюнктивным биполярным ареалом, который соединяется транстропической связью через высокие горы Океании [Gusarova et al., 2012]. Филогенетические данные предполагают, что Евразия является областью происхождения этого таксона, который включает как современные виды, экологически модифицированные в позднем плейстоцене и плейстоцене, так и древние — эндемичные и реликтовые виды раннего происхождения [Gusarova et al., 2012]. Ранее считали, что *Euphrasia wettsteinis* не заходит в пределы высокой Арктики [Арктическая флора, 1980], но в 1976 году этот вид был обнаружен на Шпицбергене. Использование молекулярно-генетического метода показало, что все популяции на Шпицбергене отличались друг от друга по месту происхождения: так, популяция из Бок-фьорда (*Bockfjorde*) ближе к северной Норвегии, а популяция из Колесдалена (*Colesdalen*) — к северной России [Gusarova et al., 2012].

Шпицберген — высокоарктический архипелаг, отделенный от материка на 600—1100 км. Последнее оледенение 20 000 лет назад покрыло всю территорию архипелага [Landvik et al., 1998], а первые растения появились 10 000 лет назад (9500—4000), когда температура была на 1—2 °С выше. Этот теплый период, по-видимому, и ускорил колонизацию Шпицбергена термофильными видами, в том числе однолетними [Alsos et al., 2007].

Глобальные климатические изменения привели к повышению средней годовой температуры поверхностного слоя атмосферы Земли и Мирового океана. В настоящее время в Арктике средняя годовая температура увеличивается в 2 раза быстрее, чем на других континентах. Если на многолетние виды текущее потепление оказывает слабое воздействие, хотя оно и отмечается, то однолетние виды, имеющие короткий цикл развития, должны реагировать быстрее [Gusarova et al., 2012]. Проведенное исследование показало, что для *K. islandica* этот эффект не однозначный. Для холодоустойчивого (холодолюбивого) вида потепление может ограничивать распространение, но может и способствовать более успешному завершению онтогенеза и семеношению.

Для термофильного *E. wettsteinis* повышение температуры может привести к росту собственной продуктивности и большему вкладу в баланс метаболитов растений-хозяев, что может обеспечить увеличение его биомассы. Таким образом, потепление, по-видимому, будет оказывать положительное влияние на жизнедеятельность обоих видов и способствовать их распространению в Арктике.

7.2. Содержание пигментов и пути адаптаций разных жизненных форм видов рода *Saxifraga* в арктических сообществах Западного Шпицбергена

В последние годы все больший интерес вызывают закономерности и механизмы адаптаций организмов к высокоширотным условиям. Ряд таксонов родового ранга показывают широкий диапазон адаптаций к климату высоких широт [Чернов, 2008]. Особый интерес вызывают таксоны, которые характеризуются значительным разнообразием жизненных форм. К таковым относится род *Saxifraga* — самый крупный в семействе таксон флоры Арктики и высокогорий Северного полушария, насчитывающий около 450 видов [Жмылев, 2000]. Во флоре архипелага Шпицберген встречается 14 видов этого рода [Rønning, 1996].

О древности рода *Saxifraga* говорят характер географического распространения видов, систематическая обособленность рода и глубокая дифференциация на секции, родственные связи между которыми не всегда четко просматриваются [Скиткина, 1978]. Этот род представлен разными жизненными формами, эволюция которых шла от примитивных ползуче-подушечных до эволюционно продвинутых — настоящих розеточных форм растений. Наряду с семенным, виды рода *Saxifraga* имеют различные формы вегетативного размножения (вивипария, выводковые почки, укореняющиеся усы-столоны), что обеспечивает размножение в экстремальном климате высокой Арктики [Арктическая флора, 1984]. Встает вопрос о связи функционального состояния организма с путями структурной адаптации, представленной различными жизненными формами в условиях Арктики.

Нами проведены исследования пигментного комплекса листьев видов рода *Saxifraga* разных жизненных форм в сообществах Западного Шпицбергена. Определение суммарного содержания хлорофиллов у растений рода *Saxifraga* показало, что оно изменяется в диапазоне от 0.39 до 1.08 мг/г сыр. массы, каротиноидов — от 0.09 до 0.27 мг/г сыр. массы, соотношение Хл *a* / *b* варьирует от 2.1 до 3.3, соотношение Хл / Кар — от 2.7 до 5.1, объем ССК — от 51 до 72 % (табл. 29).

Таблица 29. Содержание фотосинтетических пигментов, общего азота и флавоноидов у видов рода *Saxifraga*

Виды	Сод. сухой массы, %	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы	Хл a / b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл/Кар	ССК, %	Общий азот, % а. с. в.	Флавоноиды, % а. с. в.
Розеточные формы								
<i>Saxifraga foliolosa</i>	24	0.59 ± 0.07	2.7	0.19 ± 0.01	3.1	60	2.88	0.85
<i>S. nivalis</i>	23	0.98 ± 0.04	3.2	0.24 ± 0.02	4.1	52	2.48	5.90
<i>S. tenuis</i>	24	1.02 ± 0.11	3.3	0.26 ± 0.02	3.9	51	Н. д.	Н. д.
<i>S. hieracifolia</i>	23	1.02 ± 0.06	2.5	0.23 ± 0.02	4.4	63	2.17	6.47
Полурозеточные формы								
<i>S. platysepala</i>	21	0.48 ± 0.01	2.8	0.18 ± 0.01	2.7	60	Н. д.	Н. д.
<i>S. cernua</i>	14	0.51 ± 0.03	2.9	0.15 ± 0.01	3.4	55	1.73	5.54
<i>S. rivularis</i>	14	0.76 ± 0.09	3.2	0.21 ± 0.02	3.6	52	2.40	4.69
<i>S. svalbardensis</i>	17	0.83 ± 0.07	2.1	0.23 ± 0.02	3.7	72	Н. д.	Н. д.
<i>S. hirculus</i>	19	0.88 ± 0.11	3.1	0.27 ± 0.02	3.3	53	2.61	9.05
<i>S. hyperborea</i>	17	1.08 ± 0.09	2.7	0.21 ± 0.01	5.1	60	Н. д.	Н. д.
Подушковидные формы								
<i>S. cespitosa</i>	16	0.39 ± 0.01	2.5	0.09 ± 0.01	4.3	62	1.46	5.67
<i>S. aizoides</i>	21	0.65 ± 0.04	2.6	0.18 ± 0.01	3.6	61	1.91	6.63
<i>S. oppositifolia</i>	26	0.65 ± 0.04	2.7	0.19 ± 0.01	3.5	60	1.50	6.26

Для сравнения: содержание пигментов пластид у всех исследованных нами видов сосудистых растений Западного Шпицбергена находится в диапазоне: хлорофиллов — 0.39–2.57 мг/г сыр. массы, каротиноидов — 0.10–0.86 мг/г сыр. массы. Это сопоставление показало, что диапазон содержания пигментов у видов рода *Saxifraga* резко сдвинут в сторону минимального.

Розеточные формы. Четыре вида камнеломок на Западном Шпицбергене имеют розеточную форму. Виды этой группы относятся к одному подроду и секции *Micranthes* [Жмылев, 1997а, б; 2000]. Циркумполярные, арктоальпийские, короткокорневищные, летне-зимне-зеленые виды [Секретарева, 2004]. Содержание зеленых пигментов в этой группе растений варьирует в диапазоне от 0.59 до 1.02 мг/г сыр. массы, количество каротиноидов — от 0.19 до 0.26 мг/г сыр. массы, соотношение Хл a / b — от 2.7 до 3.3, соотношение Хл / Кар — от 3.1 до 4.4, объем ССК — от 51 до 63 %.

S. hieracifolia (камнеломка ястребинколистная, рис. 75) — полиплоидный вид, отличается значительной вариабельностью ряда признаков (размеры, опушение, форма листа, окраска цветков), но в то же время устойчивостью основных морфологических характеристик и рассматривается как единый агрегатный вид [Скиткина, 1978]. Это наиболее крупный по размерам представитель рода в арктических тундрах, на Шпицбергене растет в ограниченных местообитаниях, предпочитая увлажненные места и плотные подушки мхов [Арктическая флора, 1984].



Рис. 75. *S. hieracifolia*

Исследования показали, что *S. hieracifolia* имеет высокое содержание зеленых пигментов среди исследованных видов камнеломок на Западном Шпицбергене. Низкая величина соотношения хлорофиллов связана с относительно большим объемом ССК, в состав которого входят в основном молекулы Хл *b*, что может свидетельствовать о более широком спектре поглощения световой энергии и/или теневыносливости ФСА. Высокое значение соотношения Хл/Кар говорит об относительно небольшой защитной роли каротиноидов по сравнению с флавоноидами, содержание которых у этого вида также сравнительно высокое. Исследование интенсивности фотосинтеза

показало, что *S. hieracifolia* имеет наибольшую интенсивность фотосинтеза по сравнению с другими видами растений Шпицбергена [Li et al., 2013].

S. foliolosa (камнеломка листочковая, рис. 76) — полиплоидный вид, представлен большим числом экотипов, различающихся по размерам растений, степени разветвленности соцветия, количеству и расположению цветков [Скиткина, 1978].

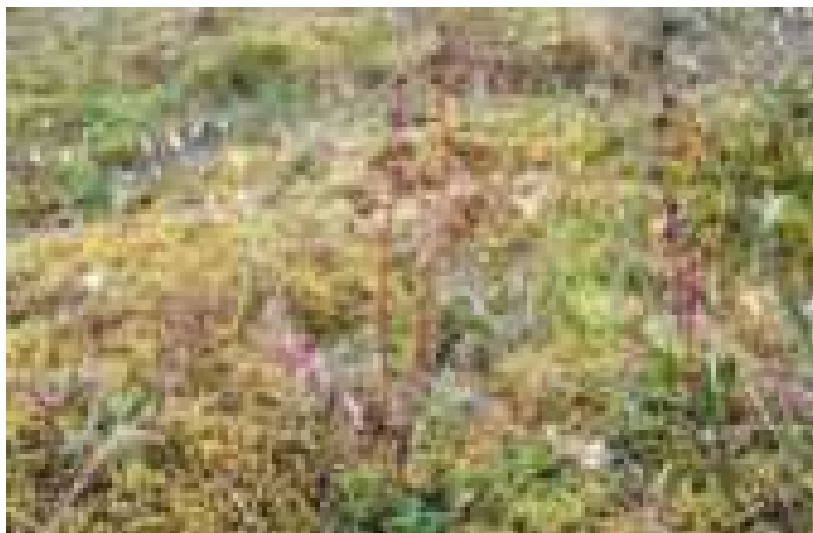


Рис. 76. *S. foliolosa* (фото О.А. Белкиной)

Это растение также характерно для сырых местообитаний, осоковых и пушицевых болот, встречается вдоль ручьев. У *S. foliolosa* почти не отмечено семенное размножение, а вегетативное представлено вивипарией как дополнительным приспособлением к условиям существования [Скиткина, 1978]. На Западном Шпицбергене этот вид представлен экотипом мелких растений с малолистной розеткой и одиночным стеблем, иногда с выводковыми почками вместо цветка. В ходе исследований нами установлено, что *S. foliolosa* имеет низкое суммарное содержание хлорофиллов (табл. 29). Величины расчетных характеристик пигментного комплекса свидетельствуют о высоком содержании Хл *b*. Этот вид имеет низкие значения светового насыщения ETR, что свидетельствует о его теневыносливости. Максимальное значение содержания общего азота среди всех изученных нами камнеломок может быть связано с его функциональной активностью, но не с накоплением биомассы. Растение относительно мелкое. Растения *S. foliolosa* имеют минимальное содержание флавоноидов, что не характерно в целом для растений Шпицбергена

[Марковская, Шмакова, 2012] и свидетельствует о незначительном участии этой группы вторичных метаболитов в защите ФСА вида.

S. nivalis (камнеломка снежная, рис. 77) и *S. tenuis* (камнеломка тонкая) — близкородственные виды влажных местообитаний, сходные по продолжительности фенофаз [Скиткина, 1978].

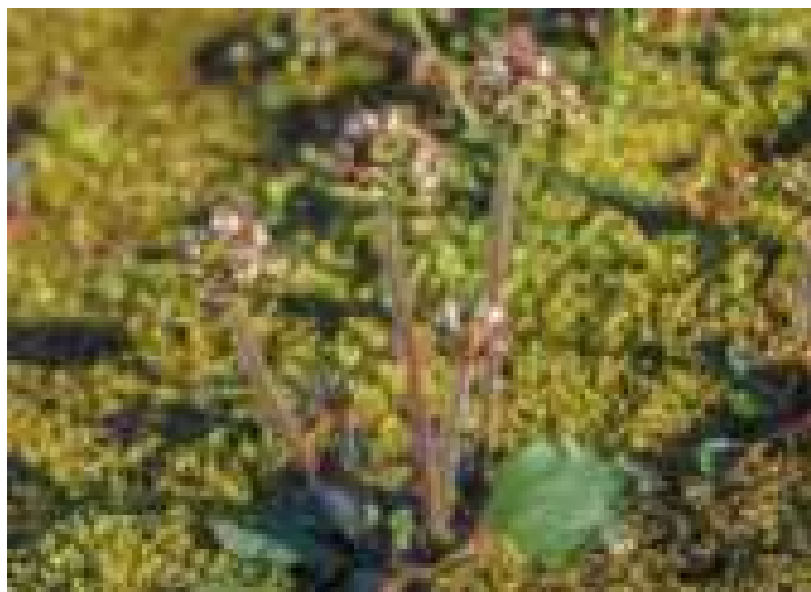


Рис. 77. *S. nivalis*

S. nivalis — полиморфный, крупный, сильно варьирующий вид (по высоте, форме соцветия, количеству цветков, опушению и форме листьев), предпочитает гравийный субстрат как в сухих, так и во влажных местообитаниях [Арктическая флора, 1984]. Все габитуальные различия связаны с экотопом. *S. tenuis* — камнеломка меньших размеров, характерна для горных вариантов хионофитных группировок снежников, происхождение связывают с высокогорными массивами неогеновой Арктики в местах залеживания снега [Скиткина, 1978]. Исследования на Западном Шпицбергене показали, что оба вида имеют близкие параметры пигментного комплекса с чертами светолюбивых растений (табл. 29). У обоих видов отмечены сравнительно высокие значения NPQ. У *S. nivalis* высокое содержание общего азота и флавоноидов. То есть в защите ФСА этого вида принимают участие процессы нефотохимического тушения, а в антиоксидантной защите — каротиноиды и флавоноиды [Марковская, Шмакова, 2012].

Таким образом, для розеточных растений, как более совершенной жизненной формы, характерно среднее суммарное содержание хлорофиллов.

Полурозеточные формы. Виды этой группы относятся к двум под родам (*Saxifraga*, *Hirculus*) и трем секциям (*Saxifraga*, *Ciliatae*, *Flagellares*) [Жмылев, 1997а, б; 2000]. На Западном Шпицбергене нами найдено 6 видов камнеломок, имеющих полурозеточную жизненную форму (табл. 29).

Суммарное содержание хлорофиллов в этой группе изменяется в широком диапазоне — 0.48–1.08 мг/г сыр. массы, содержание каротиноидов составляет 0.15–0.27 мг/г сыр. массы, соотношение Хл *a/b* — 2.7–3.2, соотношение Хл/Кар — 2.7–5.1 и ССК — 52–72%.

S. rivularis и *S. cernua* относятся к одному подроду *Saxifraga* и секции *Saxifraga*.

S. rivularis (камнеломка ручейная, рис. 78) — амфиатлантический метаарктический гемихионофильный вид, растет только во влажных местообитаниях: у сырых подножий, в тенистых раселинах скал, у горных ручьев [Скиткина, 1978].

S. hyperborea (камнеломка гиперборейская, рис. 79) — циркумполярный арктоальпийский вид, короткокорневищный мезогигрофит. Суммарное содержание хлорофиллов в листьях *S. hyperborea* — самое высокое среди других видов рода (табл. 29). Этот вид отличает относительно большой вклад Хл *b* и небольшой — каротиноидов, что свидетельствует о его теневыносливости и высокой устойчивости ФСА, в защите которого участие каротиноидов менее значимо.



Рис. 78. *S. rivularis*



Рис. 79. *S. hyperborea* (фото О.А. Белкиной)

На Шпицбергене представлен двумя формами [Rønning, 1996], различающимися по окраске и размерам; имеет как семенное, так и вегетативное размножение в виде подземных столонов. У *S. rivularis* в условиях Западного Шпицбергена среднее содержание пигментов пластид и флавоноидов (табл. 29), но относительно высокое среди исследованных видов содержание азота, что может свидетельствовать

об активных метаболических процессах. По соотношению Хл a / b вид можно считать светолюбивым, в защите ФСА участвуют как каротиноиды, так и флавоноиды.

S. cernua (камнеломка поникающая, рис. 80) — циркумполярный арктоальпийский полиморфный вид с большим числом форм, широким спектром местообитаний, распространен по всей Арктике [Секретарева, 2004]. Об одной из форм на Шпицбергене — *S. svalbardensis* — говорится как о самостоятельном виде [Rónning, 1996]. *S. cernua* адаптирована к крайним условиям существования за счет вегетативного размножения с помощью выводковых почек (вивипария), вклад которого при продвижении на Север увеличивается [Скиткина, 1978].



Рис. 80. *S. cernua*

По всем показателям пигментного комплекса *S. cernua* несколько отличается от предыдущего вида: отмечен больший вклад Хл b , содержание общего азота ниже, а содержание флавоноидов — выше (табл. 29). Для *S. cernua* выявлены более низкие значения светового насыщения ETR и нефотохимического тушения; это свидетельствует о более низкой функциональной активности и большей уязвимости ФСА, с чем может быть связано частое вегетативное размножение.

S. svalbardensis считается растением гибридного происхождения (*S. rivularis* и *S. cernua*) [Rónning, 1996]. На Шпицбергене является обычным видом, встречающимся во влажных экотопах — на покрытых мхом болотах и торфяниках, чем отличается от *S. cernua*.

Циркумполярный арктоальпийский вид, характеризуется также наличием вегетативного размножения с помощью луковичек. По содержанию хлорофиллов и каротиноидов близок к *S. rivularis*. У *S. svalbardensis* отмечается относительно высокое содержание Хл *b*, как у *S. cernua*.

S. hirculus (камнеломка болотная, рис. 81) — циркумполярный, арктобореальный (единственный из исследованных нами видов камнеломок) полиморфный вид, который произрастает по сырым участкам во всех типах тундр и приурочен к местам только с глубоким снеговым покровом [Арктическая флора, 1984]. Широкий диапазон его распространения, включающий различные климатические зоны (от западносибирской лесостепи до высокоарктических тундр), привел к значительному разнообразию экобиоморф. Особенностью его происхождения является отсутствие связи с горными экотопами [Там же].



Рис. 81. *S. hirculus* (фото Н. А. Константиновой)

Основным способом размножения в условиях Арктики является вегетативный (столонами или частями корневища). *S. hirculus* имеет максимальное содержание хлорофиллов в группе полурозеточных форм (табл. 29). По расчетным характеристикам пигментного аппарата у *S. hirculus* в условиях Западного Шпицбергена среднее соотношение пигментов (3.1–3.3), что позволяет считать вид хорошо адаптированным к спектру условий произрастания. *S. hirculus* имеет высокое содержание общего азота как одного из основных субстратов важных метаболических процессов, а максимальное содержание флавоноидов как защитных пигментов, по-видимому, связано с его

частично бореальным происхождением. Вид входит в группу с высокими значениями потенциального фотосинтеза по сравнению с растениями Западного Таймыра [Герасименко, Швецова, 1989].

S. platysepala (камнеломка плоскочашечная, рис. 82) — циркумполярный, арктический вид, входит в узкую группу полиплоидных цветковых растений, достигающих полярных пределов суши [Секретарева, 2004]. Существование в экстремальных по лимитированности летнего тепла условиях связано с биологической особенностью вида — образованием на концах длинных столонов вегетативных почек-розеток, легко укореняющихся и развивающих генеративные побеги [Скиткина, 1978]. Суммарное содержание хлорофиллов в листьях *S. platysepala* низкое по сравнению с другими видами рода (табл. 29).



Рис. 82. *S. platysepala*

Расчетные показатели пигментного комплекса свидетельствуют о высоком содержании Хл *b* и высокой функциональной значимости каротиноидов. По нашим данным, суммарное содержание хлорофиллов в столонах, как видоизмененных побегах, на 10 %, а в молодых розетках — на 30 % ниже, чем в листьях взрослых растений. В этих органах отмечено низкое соотношение Хл *a* / *b*, что свидетельствует об увеличении у всего растения вклада в пигментный аппарат Хл *b*, пигмента-светосборщика. Близкие значения содержания хлорофиллов были получены у *S. platysepala* (0.5 мг/г сыр. массы) на острове Врангеля [Герасименко и др., 1989]. Перераспределение ассимилятов в вегетативные органы дает этому виду большое функциональное преимущество и обеспечивает продвижение на Север [Kume et al., 1999].

Таким образом, полурозеточные формы камнеломок оказались гетерогенными как по морфологическим параметрам, так и по физиологическим показателям. Содержание пигментов в среднем несколько ниже, чем у розеточных форм. Видна относительно одинаковая роль каротиноидов и Хл *b* как защитных компонентов ФСА.

Подушковидные формы. Виды этой группы — *S. aizoides* и *S. oppositifolia* — принадлежат к одному подроду, но разным секциям, а *S. cespitosa* выделен в отдельный подрод и секцию [Жмылев, 1997а, б; 2000]. Эта группа подушковидных форм, куда входят 3 вида, характеризуется самым узким диапазоном варьирования содержания зеленых пигментов (0.39–0.65 мг/г сыр. массы), практически стабильным соотношением Хл *a* / *b* (2.5–2.7) и ССК 60–62 %. Соотношение Хл / Кар изменяется от 3.5 до 4.3.

S. cespitosa (камнеломка дернистая, рис. 83) (настоящая подушка) — циркумполярный арктоальпийский вид, компонент высокоарктических тундр, образует крупные подушковидные дерновинки с очень короткими цветоносами со стержневой или придаточно-стержневой корневой системой [Скиткина, 1978; Секретарева, 2004].

S. cespitosa — это сложный полиморфный комплекс, образует многочисленные формы, различающиеся размерами цветков и длиной соцветий. Распространен во всех подзонах (от тенистых скал на севере таежной зоны до полярных пустынь) и в разных спектрах экотопов [Арктическая флора, 1984]. Для вида характерны самое низкое содержание хлорофиллов и каротиноидов среди всех исследуемых видов камнеломок на Западном Шпицбергене (табл. 29). Расчетные показатели пигментного комплекса выявили несколько большую долю Хл *b*, что свидетельствует об адаптации к более широкому спектральному диапазону и условиям недостатка света, а относительно низкое содержание желтых пигментов — о невысоком вкладе, в отличие от флавоноидов, в защиту ФСА. Низкое содержание общего азота связано, по-видимому, с самой низкой удельной функциональной активностью ФСА среди камнеломок, что может быть связано с жизненной формой. Однако большие размеры подушек, которые формирует вид, и его длительная активность в течение вегетационного сезона обеспечивают накопление большой массы органического вещества и энергетическое обеспечение процесса образования и созревания семян.

S. aizoides (камнеломка жестколистная, рис. 84) — восточно-американо-европейский (амфиатлантический) арктоальпийский (рыхло-подушечный) вид, который относится к облигатным кальцефилам, приурочен к сухим и слабоувлажненным экотопам, часто встречается на каменистых почвах [Арктическая флора, 1984; Скиткина, 1978].

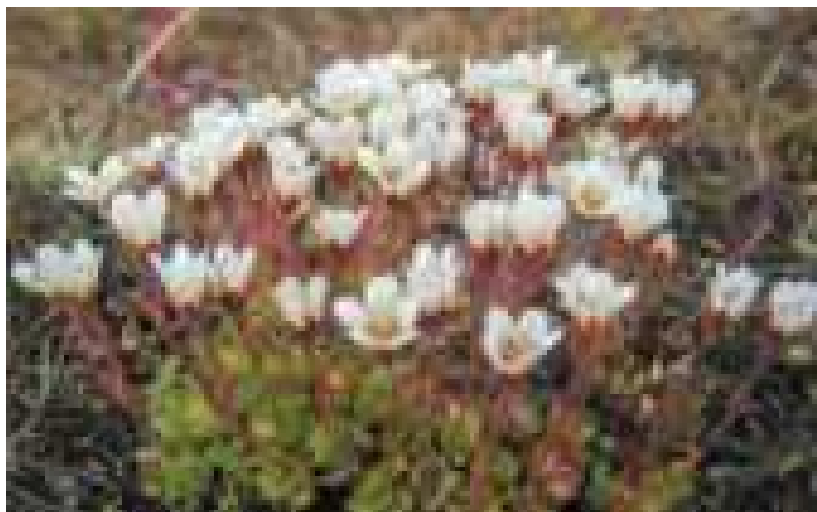


Рис. 83. *S. cespitosa*



Рис. 84. *S. aizoides* (фото О. А. Белкиной)

S. aizoides имеет низкое содержание суммы хлорофиллов, относительно высокое содержание Хл *b*, что связано с увеличением объема ССК (табл. 29). Для этого вида характерна относительно низкая функциональная активность (по содержанию общего азота) и сравнительно высокое среди видов рода *Saxifraga* содержание флавоноидов, что свидетельствует об уязвимости и необходимости специальной защиты ассимиляционной системы.

S. oppositifolia (камнеломка супротивнолистная, рис. 85) — циркумполярный арктоальпийский (ползучеподушечный) вид, широко распространен в поясе гор Европы, Азии, Северной Америки, в Арктике достигает крайних пределов суши [Арктическая флора, 1984; Скиткина, 1978].

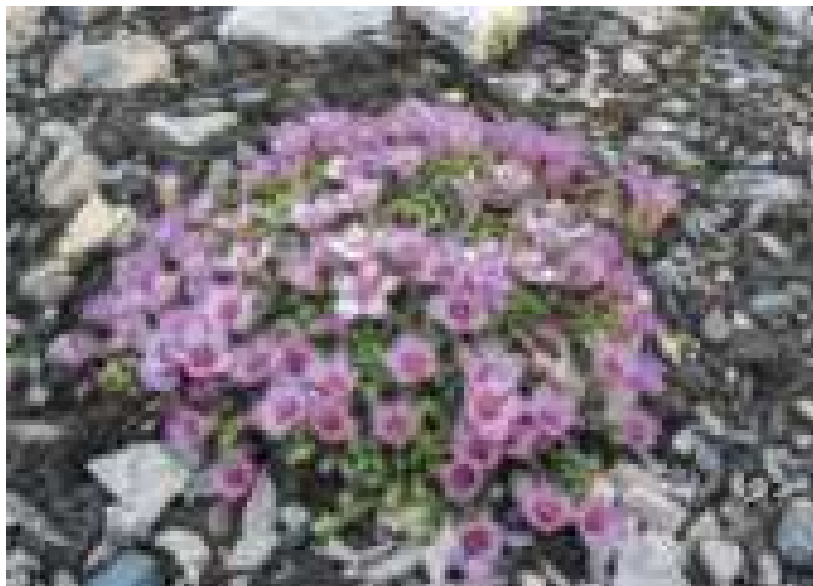


Рис. 85. *S. oppositifolia*

Этот вид рассматривается как агрегатный комплекс, проявляющий значительную изменчивость с высоким уровнем пластичности в пределах Арктики [Скиткина, 1978]. Интерес к этому виду связан с его широким распространением и наличием разных ростовых форм, которые образуются вдоль экологического градиента условий и имеют разные экологические свойства.

В работе [Kume et al., 1999] выделены три формы: две подушковидные и одна простратная. Различия между формами связаны с морфологическими показателями, местами обитания, продолжительностью вегетационного периода, количеством репродуктивных органов, соотношением вегетативного и репродуктивного размножения, способностью к ризообразованию, конкуренцией, скоростью экспансии свободного пространства, уровнем пластичности [Kume et al., 1999]. Известно, что флора сосудистых растений высоких широт богата полиплоидами, особенно в околоснежных местообитаниях. В работе [Lettner et al., 2012] у *S. oppositifolia* выделены три жизненные формы, различающиеся по плоидности. Анализ 193 особей показал, что у растений жизненной формы «подушка» 97% диплоидов и 3% тетраплоида, у растений простратной формы роста — только

22% диплоидов, 6% триплоидов и 72% тетраплоидов, у промежуточной формы оказалось 77% диплоидов, 8% триплоидов и 15% тетраплоидов. Полученные результаты позволили авторам сделать интересные выводы, что диплоиды в основном формируют подушки, но могут иметь и другие формы роста. Тетраплоиды почти не имеют жизненной формы «подушка». Высказана гипотеза, что ростовая форма детерминируется генетически [Lettner et al., 2012]. Отмечается, что полиплоиды обладают более широкой экологической амплитудой, что предопределяет их более широкую представленность в Арктике. По нашим данным, суммарное содержание хлорофиллов (табл. 29) составило 0.63 мг/г сыр. массы для подушковидной формы и 0.70 мг/г — для простратной, содержание каротиноидов соответственно 0.17 и 0.20 мг/г сыр. массы. Расчетные характеристики пигментов пластид у этих форм не отличаются (Хл a/b — 2.6–2.7; Хл/Кар — 3.5–3.7). Отклонения в содержании пигментов не превышают 15%, а по данным Kume et al. [1999], побеги вида *S. oppositifolia* разных форм роста (подушковидная и простратная) имели практически одинаковую скорость интенсивности фотосинтеза. Сравнительно низкое содержание общего азота (по нашим данным — 1.5% а. с. в.) свидетельствует о невысокой скорости фотосинтеза *S. oppositifolia*, что было отмечено у растений в Nu-Alesund с аналогичным содержанием азота (1.8%) [Maquoka et al., 2008].

Таким образом, подушковидные формы камнеломок имеют самый узкий диапазон содержания зеленых пигментов, по соотношению хлорофиллов можно сказать об их теневыносливости; характеризуются низким содержанием общего азота и относительно высоким содержанием флавоноидов.

Для оценки широты экологической амплитуды вида в сообществе можно использовать понятие активности. По оценке Н. Е. Королевой [2008], в группу наиболее активных видов арктических тундр и полярных пустынь можно отнести следующие из исследованных видов камнеломок: подушковидные — *S. cespitosa*, полурозеточные — *S. rivularis*, *S. cernua*, розеточные — *S. foliolosa*. Эти виды имеют низкое или среднее содержание хлорофиллов, что подтверждает ранее установленную закономерность относительно более активного участия в формировании горно-тундровых сообществ видов с низким и средним содержанием пигментов [Шмакова и др., 2008а].

Проведенный анализ показал, что имеется определенная связь между жизненной формой и показателями пигментного аппарата видов рода *Saxifraga*. Выявлена общая тенденция: среднее содержание пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) увеличивается от подушковидных форм растений к полурозеточным и розеточным. У эволюционно морфологически более продвинутых видов растений более высокое суммарное содержание фотосинтезирующих пигментов. Растения, имеющие

подушковидную форму роста, как наиболее примитивную, имеют и более низкое содержание пигментов. Аналогичная зависимость отмечена в отношении содержания общего азота. Это дает основание предполагать, что и интенсивность фотосинтеза будет иметь у разных жизненных форм рода *Saxifraga* такую же закономерность. Соотношения Хл/Кар, Хл a/b и, соответственно, объем ССК определяются экологией вида и зависят от условий местообитания и степени светолюбия или теневыносливости, хотя для открытых пространств Арктики теневыносливость — понятие относительное. Теневыносливость и/или адаптация к поглощению более широкого спектра световой энергии имеет место у подушковидных форм растений, их сходная структура организма определяет одинаковое значение ССК — около 60%. Наши данные о двух контрастных формах роста у *S. oppositifolia* показывают, что содержание хлорофиллов — видовая характеристика, которая сохраняется у вида в экстремальных условиях и на уровне экобиоморф.

Виды рода *Saxifraga*, произрастающие на Западном Шпицбергене, представлены широким спектром жизненных форм, что позволяет этому роду входить в состав ведущих семейств в арктических тундрах и занимать широкий спектр экотопов. Почти для всех исследуемых видов в разной степени свойственно активное формообразование, которое не связано с модификационной изменчивостью ФСА (на примере *S. oppositifolia*). Основное направление адаптации ФСА растений связано со снижением содержания хлорофиллов на уровне вида, что обеспечивает растению высокую функциональную активность при снижении затрат на ее поддержание при участии антиоксидантных систем [Huner et al., 1998]. Генетическое и экологическое внутривидовое разнообразие является общим для многих арктических растений феноменом [Lettner et al., 2012]. Наличие такого варьирования на уровне морфологической изменчивости и пластичности значимо в широком контексте организации охраны видов в Арктике и дает важную информацию в связи с потенциальной реакцией растений на глобальное потепление в Арктике.

7.3. Содержание пигментов и пути адаптаций подушковидных жизненных форм растений в арктических сообществах Западного Шпицбергена

Подушковидные растения — успешная форма роста растений в высоких широтах и различных ландшафтах Арктики [Кёпфер, 2003]. Эта форма роста улучшает физические условия произрастания видов. Отмерший органический материал накапливается внутри подушки и имеет запас азота в форме, способствующей разложению органического вещества

[Halloy, 1983; Svoboda, 1977], а также может способствовать росту в малопродуктивных экосистемах Арктики [Кӧгнер, 2003]. Нами проведены исследования содержания пигментов у разных видов растений с подушковидной жизненной формой на Западном Шпицбергене (табл. 30). Анализ содержания пигментов у разных видов подушковидных растений показал, что все они имеют содержание суммы хлорофиллов ниже 1 мг/г сыр. массы и даже в своих семействах входят в группу растений с низким содержанием хлорофиллов. Наиболее низкие значения содержания хлорофиллов получены у *Silene acaulis* и *Saxifraga cespitosa*. Большая часть видов этой группы имеет соотношение Хл a/b выше 3, что свидетельствует о светолюбии. Только у видов сем. *Saxifragaceae* этот показатель ниже 3. Соотношение Хл / Кар варьирует незначительно.

Таблица 30. Содержание пигментов пластид у подушковидных растений на Западном Шпицбергене

Виды	Содержание сухого вещества, %	Хл ($a + b$), мг/г сыр. массы	Хл a/b	Кар, мг/г сыр. массы	Хл / Кар	ССК, %
<i>Caryophyllaceae</i>						
<i>Sagina nivalis</i>	27	0.89	4.0	0.28	3.2	44
<i>S. cespitosa</i>	24	0.81	3.4	0.22	3.6	49
<i>Minuartia rubella</i>	32	0.83	3.5	0.23	3.6	49
<i>M. biflora</i>	25	0.78	3.1	0.22	3.5	53
<i>Arenaria pseudofrigida</i>	22	0.74	3.6	0.21	3.5	47
<i>Silene acaulis</i>	17	0.44	3.5	0.11	4.0	50
<i>Saxifragaceae</i>						
<i>Saxifraga aizoides</i>	21	0.65	2.6	0.18	3.6	61
<i>S. oppositifolia</i>	26	0.65	2.7	0.19	3.5	60
<i>S. cespitosa</i>	16	0.39	2.5	0.09	4.3	62

Однако для вида *Silene acaulis* (рис. 86) получены высокие значения содержания флавоноидов (до 8 % а. с. в.), которые являются вторичными метаболитами и включены в защитные реакции ФСА, что позволяет *Silene acaulis* сохранять высокую функциональную активность.



Рис. 86. Silene acaulis

Низкое содержание пигментов компенсируется у этой жизненной формы способностью к увеличению ассимиляционного аппарата за счет роста побеговой системы растения (табл. 30). При расчете на всю ассимилирующую поверхность фотосинтетическая продуктивность этой группы растений становится достаточно высокой. Подушковидные растения отличаются наиболее мелкими и толстыми листьями, крупными клетками и максимальным количеством хлоропластов в единице площади объема листа, имеют наиболее высокие индексы мембранных структур в клетке (мембран клеток и хлоропластов), что свидетельствует о высокой функциональной активности [Волков, 2006].



Рис. 87. Arenaria pseudofrigida

На юго-западном склоне горы Улаф проведено исследование размеров подушек *Silene acaulis* у 50 особей, произрастающих на участке (1000 м²), расположенном на полого-выпуклой террасе высотой около 100 м. Поверхность покрыта рыхлыми современными аллювиально-делювиальными отложениями: суглинками, супесями, щебнем. На исследуемой территории произрастали группировки с несомкнутым растительным покровом, преобладающие на обнаженном субстрате на горных склонах (камни, щебень, мелкозем).



Рис. 88. Подушки *Silene acaulis* разного размера

Подушки *Silene acaulis* были разных размеров, от 0.27 до 110 дм³ (рис. 88). Большая часть подушек (58 %) имеют поверхностный объем до 5 дм³; 17 % — до 10 дм³; 15 % — до 20 дм³; 6 % — до 30 дм³; 4 % — до 110 дм³. Крупные экземпляры произрастали у подножья склона, что связано с особенностями обитания этой жизненной формы. Склон как подвижная структура не обеспечивает условий для длительного произрастания подушковидных форм роста. На склонах пространственное распространение растений и продолжительность жизни определяются почвенной нестабильностью. По частоте колонизации подушки на относительно открытых пространствах можно оценивать активность процесса солюфикации этого склона.

Корреляционный анализ соотношения между поверхностным объемом подушек и их периметром показал высокий уровень связи ($r = 0.8$), что дает основание проводить сравнение подушек на основании более простого показателя — периметра. Средний объем подушки *Silene acaulis* на исследуемом склоне оказался (9.8 ± 2.5) дм³, средний периметр подушки *Silene acaulis* — (121.9 ± 6.6) см.

Подушковидная жизненная форма имеет различные функциональные особенности, которые способствуют повышению эффективности фотосинтеза.

Терморегуляция. Для подушковидной формы характерен специфический механизм терморегуляции. Условия Арктики, в которых произрастают эти растения, характеризуются высоким уровнем нестабильности суточного температурного режима. Подушковидные формы имеют специфический механизм терморегуляции, связанный с процессом поглощения световой энергии подушкой как линзой, дыхательным газообменом в системе как надземных, так и подземных органов в связи с локальным разложением органического вещества [Волков, 2006]. Измерения температуры проводились нами непосредственно над поверхностью подушки, на поверхности подушки и в толще подушки на разной глубине. Исследования выполнены на двух крупных экземплярах подушки *S. acaulis*.

Подушка *Silene acaulis* № 1 (координаты — 78°01'41.0" N, 14°20'07.7" E): высота 12 см, периметр 210 см. Растение в фазе цветения, в сообществе подушки представлены следующие виды: *Bistorta vivipara*, *Salix polaris*, *Equisetum arvense*, *Cerastium alpinum*, *Dryas octopetala*, *Trisetum spicatum*. Температура воздуха на высоте 2 м от поверхности подушки составляет +6.5 °C; на поверхности подушки — +10.2 °C; на глубине подушки 5 см — +8.9 °C; 10 см — +8.4 °C; 15 см — +8.6 °C и на 40 см (уровень почвы) — +7.7 °C.

Подушка *Silene acaulis* № 2 (координаты — 78°01'43.1" N, 14°19'45.2" E): высота 25 см, периметр 257 см. Растение в фазе цветения, в сообществе подушки представлены следующие виды: *Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Salix polaris*, *Trisetum spicatum*, *Poa alpigena*. Температура воздуха на высоте 2 м от поверхности подушки составляет +6.9 °C, на поверхности подушки — +12.4 °C, на глубине подушки 5 см — +10.9 °C, 10 см — +9.8 °C, 15 см — +9.9 °C, 20 см — +10.2 °C, 25 см (уровень почвы) — +10.6 °C.

Видно, что температура на поверхности обеих подушек была на 3–5 °C выше температуры окружающего воздуха. Внутри подушки на глубине температура варьировала в пределах 1.1–1.2 °C, но оставалась выше температуры окружающего воздуха. Эти результаты согласуются с данными других авторов о температурных показателях подушковидных растений в горах Юго-Восточного Алтая [Волков, Ревушкин, 2000]. Внутри подушковидных растений создается довольно стабильный температурный режим, способствующий нивелированию резких кратковременных колебаний температуры и играющий роль в быстром восстановлении физиологической активности генеративных и вегетативных органов после заморозков и холодных ночей. Это может иметь решающее значение в активности растений в условиях перепада суточных

температур. Одним из источников теплоемкости является процесс разложения органики внутри крупных плотных подушковидных форм, что и приводит к повышению средней температуры внутри этих растений [Волков, 2006]. Разложение можно рассматривать как процесс локального почвообразования, когда отмершие части перегнивают, опадают, и содержание гумуса увеличивается от верхних слоев подушки к ее основанию, где находится наиболее старый, в большей степени перегнивший опад. В подушках процесс разложения наиболее активно идет на глубине 20–25 см, где отмечается некоторое повышение температуры. В условиях Арктики поверхностный фотосинтезирующий слой может подвергаться воздействию как высоких, так и очень низких температур в течение активной вегетации, что приводит к широкому диапазону устойчивости листьев [Кёпег, 1999]. Организация ассимиляционного аппарата в подушке, как в линзе, позволяет рассматривать подушковидные растения как эффективные тепловые ловушки. Стабильный температурный режим — результат высокой теплоемкости растений во время процесса гниения, внутреннее тепло сглаживает перепады температуры на поверхности подушки и позволяет восстанавливать после заморозков функционирование поверхностного коркового слоя подушки. Особенности терморегуляции на уровне корневой системы и накопление питательных веществ в сфере жизнедеятельности позволяют говорить о высокой степени автономности подушковидных растений в экстремальных условиях среды [Волков, Ревушкин, 2000].

Возраст подушки. Подушки относятся к долго живущим растениям. Подушки *S. acaulis* могут жить до 350 лет и достигать в диаметре до 180 см [Волков, 2006]. Долголетие прежде всего связано с особенностями произрастания: подушковидная форма — локальная экосистема, где идут тесно связанные процессы синтеза и редукции органического вещества, в которых участвуют множественные компоненты. Так, наблюдается своеобразное почвообразование, которое включает переработку отмирающих частей растения подушки, а также тех видов, которые произрастают в этой подушке [Волков, 2006]. Эта опадающая органика является запасом органического вещества, которое участвует в формировании более богатого субстрата по сравнению с незаселенными территориями. На их месте формируются почвы, обогащенные органическим веществом, где продолжают расти *S. acaulis* и другие виды растений. Такие растительные комплексы оказываются устойчивее и могут функционировать более длительное время. Работы по определению возраста подушек в условиях Шпицбергена нам не известны.

С использованием радиоактивного метода был проанализирован возраст исследованной крупной подушки № 1 (табл. 31). Возраст растения в самой нижней его части оказался около 200 лет. Полученные нами

результаты согласуются с данными других исследователей о подушко-видной форме *S. acaulis*, полученными в более южных широтах: ее возраст оказался также около 200 лет [Волков, 2006]. С возрастом связан и процесс запасаания углерода в почве. Его содержание выше в верхних слоях почвы, где располагается активно дышащая корневая система и где находится еще не разложившаяся органика. Однако высокие значения нижнего горизонта свидетельствуют о запасаании углерода на глубине под растением в условиях локального почвообразования.

Таблица 31. Возраст подушки *Silena acaulis* (радиоуглеродный метод)

Глубина отбора образцов, см	Радиоуглеродный возраст, лет назад	Кг, г/кг С в год	С орг., %
40–35	200 ± 30	1,66	3,35
12–7	130 ± 60	2,01	4,27

Эффект «няньки». В экстремальных условиях среды межвидовая конкуренция снижается, что хорошо демонстрирует факт совместного произрастания разных видов внутри растения-подушки. Это может свидетельствовать о том, что как растение-«хозяин», так и «поселенцы» заинтересованы в таком взаимодействии, и растения внутри подушки находят более благоприятные условия, чем на открытом пространстве. Нами проведено исследование подобного явления на той же модельной площади в нижней части юго-западного склона горы Улаф.



Рис. 89. *S. acaulis*

Делали замеры подушек, описывали виды их сообщества. Рядом закладывалась экспериментальная площадка аналогичной площади без растения-подушки. Расстояние между ними не превышало 50 см.



Рис. 90. Подушка *S. acaulis* в роли «няньки»

Проведенное исследование показало, что в разных подушках *S. acaulis* (45 подушек) встречается до 16 сопутствующих видов: *Oxyria digyna*, *Salix polaris*, *Poa alpigena*, *Poa arctica*, *Poa pratensis*, *Bistorta vivipara*, *Equisetum arvense*, *Draba alpina*, *Cerastium alpinum*, *Luzula confusa*, *Minuartia biflora*, *Ranunculus pygmaeus*, *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii*, *Saxifraga cespitosa*, *Trisetum spicatum*. Из них наиболее часто встречалась *Bistorta vivipara*, *Salix polaris*, *Oxyria digyna*, *Dryas octopetala*, *Trisetum spicatum*, *Carex bigelowii*, *Poa pratensis*; остальные виды — единично. Виды растений, колонизирующих подушки, всегда отмечаются и на открытом пространстве, т. е. подушки не влияют на видовое богатство крупных территорий, но могут увеличивать локальное биоразнообразие сообщества. В условиях Шпицбергена нами обнаружено, что в одной подушке *S. acaulis* может обитать до 5 видов растений. Крупные подушки могут быть «фитоценозами», состоящими из 12 видов.

Исследование содержания пигментов пластид у часто встречающихся в подушке видов (*Bistorta vivipara*, *Salix polaris*) показало некоторое

увеличение содержания хлорофиллов (на 5–6 %) у растений в подушках. Рост растений внутри подушки связан с более высокими и стабильными температурами и меньшей вариабельностью влажности [Cavieres et al., 2002]. Внутри подушек возможны возобновление и произрастание не только других растений, но и жизнедеятельность грибов и животных [Станюкович, 1973]. В центральном Тянь-Шане большинство сопутствующих подушковидному растению (76 % всех особей цветковых растений и мхов) произрастает в его подушках [Волков, 2006]. В подушках обнаружена лучшая обеспеченность влагой и питательными веществами, а также защита от повышенных температур [Griggs, 1956; Pysek, Lyska, 1991; Cavieres et al., 1998, 2002; Nunez et al., 1999]. Положительный эффект подушки увеличивается в экстремальных условиях [Arroyo et al., 2003; Cavieres et al., 2002].

Подушковидные жизненные формы — это медленно и долго растущие растения [Kögnér, 2003], поэтому одна подушка может служить субстратом нескольким поколениям колонизирующих растений. В экстремальных условиях высокогорий взаимовлияние растений (конкуренция) минимальны. Конкурентные взаимоотношения между популяциями разных видов снимаются положительным эффектом совместного произрастания растений разных видов [Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984]. Подушковидные растения задерживают семена растений, которые здесь же и прорастают.



Рис. 91. Подушковидная форма мхов

Механические свойства подушки, такие как компактность, способствуют заселению другими организмами [Alliede, Hoffman, 1985] и могут объяснить различия в частоте колонизации разных подушковидных растений. Защищенные подушками растения могут не только иметь более высокую температуру для роста (на 1–2 °С), что важно для видов, существующих на нижней границе температурного оптимума [Körner, Larcher, 1988], но и избегать стрессов, связанных с резким изменением температуры. Эффект «няньки», который свойственен подушковидным растениям, был отмечен в разных высокогорных районах мира [Alliede, Hoffman, 1985].

Проведенные исследования показали, что низкое содержание пигментов в единице массы подушковидных растений компенсируется большим объемом надземной фотосинтезирующей биомассы, что обеспечивает этой форме роста успешное существование в экстремальных условиях и создание оптимальных локальных климатических условий для произрастания.



Глава 8. Продуктивность сообществ арктических тундр

В условиях автономного ландшафта в приморской тундре были определены запасы надземной фитомассы в ряде наиболее характерных сообществ арктических тундр в окрестностях пос. Баренцбург. Различия в структуре и запасах фитомассы тундровых сообществ определяются мощностью снегового покрова и степенью увлажнения почвы в вегетационный сезон. Выбранные сообщества представляют ряд от наиболее увлажненных сообществ до сухих.

Запасы и структура надземной фитомассы приведены в табл. 32–34. Запасы подземных органов не устанавливали. Из-за сложности определения годичного прироста мхов, которые доминируют в изученных сообществах, годичный прирост сообществ также не выделяли.

В наиболее увлажненном местообитании были изучены запасы фитомассы в трех сообществах: ивково-птилидиево-саниониевом, злаково-моховом, ивково-разнотравно-моховом. Для этих сообществ характерен сомкнутый растительный покров (проективное покрытие 100%).

Видовое разнообразие растительного покрова в ивково-птилидиево-саниониевом сообществе представлено 2 видами сосудистых растений и 7 видами мохообразных. Запас надземной фитомассы составляет 827 г/м². Из всех видов растительного покрова доминирующую роль играют только 3 вида — листопадный кустарничек *Salix polaris* и мохообразные *Sanionia uncinata* и *Ptilidium ciliare*. Установлено, что 73% надземной фитомассы приходится на мохообразные, 27% — на сосудистые растения. В надземной фитомассе преобладают ассимилирующие органы — 81%, фракция стеблей представлена только у ивы полярной — всего 19% (табл. 32).

Запас надземной фитомассы в ивково-разнотравно-моховом сообществе (664 г/м²) состоит на 90% из мохообразных, 9% — из сосудистых растений, единичны лишайники (1%). Структура надземной фитомассы однообразная (рис. 92). Мохообразные представлены 2 видами мхов (*Sanionia uncinata* (55%), *Dicranum spadiceum* (10%)) и одним видом печеночников (*Ptilidium ciliare* (10%)). Разнообразие сосудистых

растений составляют 7 видов из разных семейств, но основную роль играют самые распространенные доминанты арктических тундр *Salix polaris* (60%), *Luzula confusa* (12%) и *Equisetum arvense* (13%). Поскольку только ива полярная имеет многолетние одревесневшие органы, то в надземной фитомассе доминируют ассимилирующие органы (табл. 33).



Рис. 92. Ивово-разнотравно-моховое сообщество

Таблица 32. Запасы и структура надземной фитомассы (г/м² в год)
ивово-птилидиево-саниониевого сообщества

Виды	Всего	Листья	Стебли
Сосудистые	223.44	63.83	159.61
<i>Salix polaris</i>	205.21	45.6	159.61
<i>Luzula confusa</i>	18.23	18.23	–
Мохообразные	603.09	603.09	–
<i>Sanionia uncinata</i>	450.53	450.53	–
<i>Ptilidium ciliare</i>	87.30	87.30	–
<i>Dicranum acutifolium</i>	26.70	26.70	–
<i>D. flexicaule</i>	19.73	19.73	–
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	14.10	14.10	–
<i>Aulacomnium turgidum</i>	3.23	3.23	–
<i>Hylocomium splendens</i>	1.50	1.50	–
Всего	826.53	666.92	159.61

Таблица 33. Запасы и структура надземной фитомассы (г/м² в год)
ивково-разнотравно-мохового сообщества
(проективное покрытие 100 %)

Виды	Всего	Листья	Стебли
Сосудистые	57.50	31.10	26.4
<i>Salix polaris</i>	36.96	10.56	26.4
<i>Equisetum arvense</i>	7.28	7.28	
<i>Lusula confusa</i>	6.86	6.86	–
<i>Silene acaulis</i>	5.42	5.42	
<i>Draba alpina</i>	0.44	0.44	–
<i>Bistorta vivipara</i>	0.35	0.35	–
<i>Cardamine bellidifolia</i>	0.19	0.19	
Мохообразные	603.28	603.28	
<i>Sanionia uncinata</i>	333.60	333.60	
<i>Dicranum spadicеum</i>	64.24	64.24	
<i>Ptilidium ciliare</i>	59.36	59.36	
<i>Aulacomnium turgidum</i>	0.88	0.88	
Смесь мхов	145.20	145.20	
Лишайники	2.88	2.88	
<i>Cetraria ericetorum</i>	2.64	2.64	
<i>Cetrariella delisei</i>	0.24	0.24	
Всего	663.66	637.26	26.40

Таблица 34. Запасы и структура надземной фитомассы (г/м² в год)
злаково-мохового сообщества

Виды	Всего	Листья	Стебли
Сосудистые	271	11	260
<i>Poa arctica</i>	271	11	260
Мохообразные	258	258	–
<i>Calliergon sarmentosum</i>	258	258	–
Всего	529	269	260

У подножия горы Улаф оценена продуктивность злаково-мохового сообщества во влажном местообитании (приручьевого болотце). Проективное покрытие составляет 100 %. Видовое богатство минимальное — один вид сосудистых и один вид мхов (табл. 34). Запас надземной фитомассы составляет около 530 г/м², 51 % ее формирует *Poa arctica*. Структура надземной фитомассы представлена поровну ассимилирующими органами и стеблями. Это обусловлено, с одной стороны, большой долей мохообразных, а с другой — большим количеством надземных многолетних органов мятлика арктического, находящихся в подстилке.

Промежуточное по увлажнению положение занимает мохово-ивковое сообщество (рис. 93) с проективным покрытием 80 %. Запас надземной фитомассы составляет 195 г/м², из которого 55 % — ассимилирующие органы, остальная часть — стебли (табл. 35). Структура надземной массы представлена на 60 % сосудистыми растениями, на 27 % — мохообразными и на 13 % — лишайниками. В группе сосудистых доминирует *Salix polaris* (90 %), *Luzula confusa* (9 %), включения других видов незначительны. Среди мохообразных основную массу составляют *Dicranum spadiceum* (40 %) и *Ptilidium ciliare* (30 %), остальные виды участвуют в сложении фитомассы в незначительной доле. Лишайники представлены 4 видами, среди них доминирует *Cetrariella delisei*.



Рис. 93. Мохово-ивковое сообщество

Таблица 35. Запасы и структура надземной фитомассы (г/м² в год)
мохово-ивкового сообщества
(проективное покрытие 80 %)

Виды	Всего	Листья	Стебли
Сосудистые	116.01	28.68	87.33
<i>Salix polaris</i>	103.48	17.88	85.60
<i>Luzula confusa</i>	10.17	8.84	1.33
<i>Bistorta vivipara</i>	1.24	0.84	0.40
<i>Pedicularis hirsuta</i>	1.12	1.12	–
Мохообразные	53.36	53.36	
<i>Dicranum spadiceum</i>	22.08	22.08	–
<i>Ptilidium ciliare</i>	14.76	14.76	
<i>Sanionia uncinata</i>	7.13	7.13	–
<i>Polytrichum</i> ssp.	3.96	3.96	
<i>Polytrichum piliferum</i>	2.88	2.88	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	1.68	1.68	
<i>Aulacomnium turgidum</i>	0.87	0.87	–
Лишайники	25.24	25.24	
<i>Cetrariella delisei</i>	15.95	15.95	–
<i>Stereocaulon</i> ssp.	5.51	5.51	–
<i>Cetraria ericetorum</i>	2.43	2.43	–
<i>Cladonia ectocyna</i>	1.35	1.35	–
Всего	194.61	107.28	87.33

Лишайниково-ракомитриевое сообщество расположено в наиболее сухом местообитании, с проективным покрытием 50 % и большим процентом пустоши (рис. 94). Запас надземной фитомассы, полностью состоящий из ассимилирующих органов, составил всего 56 г/м² (табл. 36). На долю мохообразных, где доминируют *Racomitrium lanuginosum* и *Andreaea rupestris*, приходится 89 %. Вклад лишайников в надземную фитомассу составил 8 %, сосудистых — не более 3 %. Сосудистые растения — это *Salix polaris* и *Luzula confusa*. Доминирующим видом лишайников является *Cetrariella delisei*.

Таблица 36. Запасы и структура надземной фитомассы (г/м² в год) лишайниково-мохового сообщества с пустошью (проективное покрытие 50 %)

Виды	Всего	Листья	Стебли
Сосудистые	1.45	0.50	0.95
<i>Salix polaris</i>	1.25	0.30	0.95
<i>Lusula confusa</i>	0.20	0.20	–
Мохообразные	49.96	49.96	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	44.26	44.26	–
<i>Andreaea rupestris</i>	2.60	2.60	–
<i>Sanionia uncinata</i>	1.40	1.40	–
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0.70	0.70	–
<i>Aulacomnium turgidum</i>	0.40	0.40	–
Смесь мхов	0.60	0.60	–
Лишайники	4.70	4.70	
<i>Cetrariella delisei</i>	2.10	2.10	–
<i>Stereocaulon</i> ssp.	1.10	1.10	–
Смесь лишайников	1.50	1.50	–
Всего	56.11	55.16	0.95



Рис. 94. Лишайниково-моховое сообщество

Интенсивность ассимиляции углекислоты растительным покровом зависит как от интенсивности процесса и его продолжительности, так и от суммарной величины листовой поверхности в сообществе и количества фотосинтетических пигментов в ней. Более точное представление о мощности развития ФСА можно получить с помощью данных о содержании хлорофиллов во всех органах растений на единице площади, покрытой растительностью. Этот показатель — хлорофилльный индекс (ХИ) — может служить параметром для сравнения растительных компонентов различной морфологии и систематического положения. Для большинства наземных сообществ ХИ находится в диапазоне 0,02–3,5 грамма хлорофиллов на квадратный метр поверхности почвы ($\text{г}/\text{м}^2$). Используя полученные величины содержания хлорофиллов в листьях и данные о фитомассе ассимилирующих органов сообщества, произвели расчет ХИ. ХИ сообщества определяется удельным содержанием хлорофиллов и запасом ассимилирующих органов доминирующих видов.

Величина ХИ изученных сообществ составляет 0.02–0.7 $\text{г}/\text{м}^2$ (табл. 37). В среднем ХИ тундровых кустарничковых сообществ Хибин не более 0.5–0.6 $\text{г}/\text{м}^2$ [Шмакова и др., 2008а]. В арктических тундровых сообществах северной Аляски (осоковые, влажные пушицевые) ХИ находится в пределах 0.33–0.77 $\text{г}/\text{м}^2$ [Tieszen, Johnson, 1968]. Причина таких значительных различий состоит в разном вкладе отдельных жизненных форм в структуру надземной фитомассы. В горно-тундровых сообществах Хибин, в отличие от Шпицбергена, мохообразные не играют значительной роли в структуре растительного покрова, а следовательно, и не влияют так на продуктивность сообщества в целом. Сток углерода определяется способностью фитоценозов поглощать CO_2 в процессе фотосинтеза, и значит, зависит от содержания хлорофиллов в растениях. Для разных ботанико-географических зон России показана высокая корреляция ХИ с первичной продукцией фотосинтеза [Цельникер, Малкина, 1994]. Пропорциональность ХИ фотосинтетическому стоку углерода за период вегетации характерна и для тундровых сообществ Хибин [Шмакова и др., 1996]. Мохообразные являются основными компонентами растительных сообществ Шпицбергена, поэтому определение для них ХИ позволит более просто и точно оценить их роль в продуктивности сообществ.

Таким образом, сообщества арктических тундр Западного Шпицбергена, исследованные по градиенту увлажнения, обладают простой горизонтальной структурой. Растительный покров сложен в большинстве 1–2 доминирующими видами сосудистых растений (*Salix polaris*, *Luzula confusa*), остальные виды сосудистых растений не играют большой роли. Основная степень участия в формировании запаса

Таблица 37. Запасы надземной фитомассы и хлорофилльный индекс сообществ арктических тундр Западного Шпицбергена

Сообщества	Надземная фитомасса, г/м ²		ХИ, г/м ²
	Ассимилирующие органы	Стебли	
Ивково-птилидиево-моховое	667	160	0.70
Ивково-разнотравно-моховое	637	27	0.52
Злаково-моховое	270	260	0.23
Мохово-ивковое	108	87	0.19
Лишайнико-моховое	55	1	0.02

надземной фитомассы принадлежит мохообразным, среди которых выделяются несколько видов (*Sanionia uncinata*, *Dicranum spadicum*, *Ptilidium ciliare*). Максимальные запасы фитомассы (827–664 г/м²) выявлены в относительно однородных по видовому составу ивково-птилидиево-саниониевом и ивково-разнотравно-моховом сообществах, где благоприятны условия увлажнения. Минимальный запас (56 г/м²) отмечен в мохово-лишайниковом сообществе с разреженным растительным покровом и пространственной неоднородностью. В структуре надземной фитомассы преобладают ассимилирующие органы, запасы которых определяют величину ХИ.



Заключение

Настоящая работа посвящена изучению пигментного комплекса растений и лишайников в экстремальных условиях, где можно оценить изменчивость этого показателя и выяснить его значение в адаптации разных видов. На Западном Шпицбергене, крупнейшем острове архипелага, мы исследовали около 60% известных видов сосудистых растений естественной флоры Шпицбергена, что позволяет считать этот анализ репрезентативным и дающим представление об одной из важных характеристик ассимиляционной деятельности растений естественных экосистем. Суммарное содержание хлорофиллов, по мнению В. Н. Любименко [1916], является генетической характеристикой, и степень его варьирования дает представление о пластичности вида. При продвижении в высокие широты содержание хлорофиллов уменьшается, а диапазон смещается в сторону более низких концентраций. В разных климатических поясах от Арктики до экватора доминируют виды со средним содержанием пигментов, в районах севернее Полярного круга большинство растений содержит хлорофиллов 1.1–2.0 мг/г сыр. массы, а в южных зонах — 2.1–3.0 мг/г сыр. массы. В среднем содержание хлорофиллов (для 623 растений от экватора до Петрограда) равно 2.52 мг/г сыр. массы [Любименко, 1916]. Содержание фотосинтетических пигментов во всех исследованных таксономических группах Западного Шпицбергена значительно варьирует. С повышением уровня организации от лишайников до сосудистых растений содержание пигментов увеличивается, соотношение хлорофиллов и значение ССК варьируют независимо от таксономической принадлежности. Низкое содержание хлорофиллов характерно для лишайников (0.19 мг/г сыр. массы), в два раза выше его содержание у мхов и почти в 6 раз выше — у сосудистых растений. У сосудистых растений Западного Шпицбергена диапазон содержания хлорофиллов равен 0.4–2.6 мг/г сырой массы, что в среднем составляет (1.10 ± 0.04) мг/г сыр. массы (или 4.56 мг/г сух. массы).

Географический анализ изученных видов показал, что преобладают виды арктической фракции (85%) и с циркумполярным типом распространения (70%). Выявлено, что большинство видов арктической, гипоарктической и арктобореальной фракций содержат среднее количество хлорофиллов (0.7–1.3 мг/г сыр. массы). Виды с низким содержанием

хлорофиллов не отмечены среди метаарктических и арктобореальных. В группе арктоальпийских видов, наоборот, количество видов с низким уровнем зеленых пигментов может составлять до 22 %.

Сравнение данных о содержании хлорофиллов у сосудистых растений разных ботанико-географических зон выявило, что его диапазон в регионах Крайнего Севера (остров Западный Шпицберген, остров Врангеля, полуостров Таймыр, Хибины) невелик и составляет 0.3–2.9 мг/г сыр. массы; по содержанию каротиноидов картина более однообразная. Удивительно близки границы диапазонов содержания зеленых и желтых пигментов у растений этих экстремальных районов. Минимальное количество хлорофиллов, необходимое для успешного роста растений, приблизительно одинаково во всех широтах (0.4 мг/г сыр. массы). При продвижении в высокие широты у большинства одноименных видов отмечено достоверное снижение содержания хлорофиллов (20–40 %). Максимальное уменьшение количества зеленых пигментов отмечено у следующих видов: *Empetrum hermaphroditum*, *Saxifraga hirculus*, *Dryas octopetala*, *Polemonium boreale*, *Bistorta vivipara*. Для ряда видов (*Salix reticulata*, *Betula nana*, *Carex bigelowii*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. platysepala*), — установлены поразительно близкие величины содержания хлорофиллов в сравниваемых районах. Соотношение Хл/Кар у большинства видов на Шпицбергене составляет 3–4, на острове Врангеля — 4–5. Более низкие величины соотношения свидетельствуют о значении каротиноидов в защите ФСА. Каротиноиды могут эффективно тушить возбужденные состояния хлорофиллов и АФК, участвовать в механизме фотозащиты, связанной с экранированием ФСА от избыточного излучения [Соловченко, Мерзляк, 2008; Радюкина, 2015].

Низкое содержание хлорофиллов у растений Арктики не имеет однозначного объяснения. Считается, что это один из путей адаптации ФСА растений к экстремальным местообитаниям [Герасименко, Швецова, 1989]. У растений высоких широт высока функциональная активность ФСА [Герасименко и др., 1989] на фоне низкого содержания хлорофиллов (от 0.4 мг/г сыр. массы) и малых размеров ССК (около 40–50 %) [Шмакова, Марковская, 2010]. Одним из способов оценки организации хлорофиллов является определение размера фотосинтетической единицы [Попова и др., 1989]. У большинства растений острова Врангеля фотосинтетические единицы содержат не более 200 молекул хлорофиллов [Герасименко, Швецова, 1989]. Около 70 % видов сосудистых растений Западного Шпицбергена имели низкое содержание хлорофиллов (до 1.0 мг/г сыр. массы), а максимальные значения (выше 2.0 мг/г сыр. массы) составляли около 5 %. Это означает, что и у большинства растений Шпицбергена количество хлорофиллов в фотосинтетической

единице составляет до 200 молекул, что обеспечивает высокий уровень фотосинтетической активности. Рассчитаны оптимальные размеры ФСА растительной клетки *Chlamidomonas* в условиях высокой освещенности [Melis, 2009]. Расчеты показали, что в биомассу включается только 8–10 % поглощенной световой энергии. Исследователи столкнулись с проблемой низкого усвоения приходящей радиации (менее 20 %) в фотохимических реакциях, несмотря на высокую освещенность и концентрацию культуры фотосинтезирующих клеток *Chlamidomonas*. В результате расчетов разработчики пришли к выводу, что для успешной работы ФСА в условиях культуры ткани минимальный состав пигментов должен включать 37 молекул Хл в ФС II и 95 молекул Хл в ФС I [Melis, 2009]. Для максимальной эффективности работы ФСА в культуре клеток при интенсивном освещении должны работать 132 молекулы хлорофилла на две фотосистемы. Этот «минимум хлорофилла» обеспечивает эффективную фотохимическую работу хлоропласта. Известно, что принцип организации фотосистем сходен у различных фотосинтезирующих организмов, и полученные данные сопоставимы. Это означает, что растения Арктики содержат то минимальное количество хлорофиллов, которое обеспечивает наибольшую эффективность фотосинтеза в условиях высокой освещенности.

Низкая температура в сочетании с невысокой освещенностью являются экстремальными условиями для фотосинтеза растений в высоких широтах, что может приводить к энергетическому дисбалансу между фотохимией, транспортом электронов и метаболизмом и, как следствие, к перевосстановленности компонентов электронно-транспортной цепи хлоропластов, что вызывает окислительный стресс у растений [Huner et al., 1998]. Это приводит к дополнительной активизации систем антиоксидантной защиты, которая кодируется и регулируется геномом. Коррекция этого состояния производится за счет диссипации избыточной энергии, что обеспечивает восстановление окислительно-восстановительного статуса организма, соответствующего нормальному метаболизму, и является основным условием выживания растений в Арктике [Lange et al., 1999].

Уменьшение количества хлорофиллов привело к существенным изменениям и оптимизации на всех уровнях развития структуры листа [Мирославов и др., 1990, 1998]. Прежде всего, это уменьшение листовой пластинки и увеличение числа листьев, что привело к увеличению ассимилирующей поверхности. На уровне структуры клетки — доминирование гомогенного типа мезофилла, что обеспечило более равномерное распределение хлоропластов. Появление крупноклеточности на фоне слабой вакуолизации позволило иметь высокую насыщенность клетки цитоплазмой и органеллами, в том числе эндоплазматическим



На Западном Шпицбергене — хранилище Судного дня

На Шпицбергене в поселке Лонгйир под эгидой ООН создан всемирный банк — хранилище посадочного материала всех сельскохозяйственных растений, существующих в мире. Шпицберген был выбран для этой миссии из-за вечной мерзлоты и низкой тектонической активности в районе архипелага. Хранилище, в котором каждая страна имеет свой отсек, находится на глубине 120 метров в толще горы из песчаника, на высоте 130 метров над уровнем моря, в условиях низкой влажности и стабильной температуры (-18°C). Это позволит сохранить семена в сухости, даже если растают ледяные шапки. Холодильное оборудование способно работать не только на электричестве, но и на угле, добываемом в шахтах на острове. Комплекс постоянно заперт, и открывают его 3–4 раза в год, чтобы добавить новые образцы семян. В 2008 году в семеновохранилище было уже около 860000 образцов, каждый из 500 семян. Всего там может храниться 4,5 млн образцов (2 миллиарда семян)! Задача — не допустить уничтожения семян в результате возможных глобальных катастроф, таких как падение астероида, ядерная война или глобальное потепление.



ретикулумом, хлоропластами и митохондриями. Это привело к тому, что у арктических растений число хлоропластов на единицу клетки больше, чем в более южных широтах. На фоне снижения содержания хлорофиллов перестроилась и структура хлоропласта: небольшое число тилакоидов, мелкие граны, уменьшение тилакоидов в единичной гране, появление протрузий в наружной мембране хлоропласта. Подобные анатомические особенности арктических растений связывают с эффектом недоразвития структур [Гамалей, 2004], но это можно интерпретировать и как результат адаптации, который обеспечил оптимизацию пространства на уровне листа, клетки и хлоропласта с целью повышения эффективности поглощения и использования световой энергии.

Растения в Арктике подвергаются значительным перепадам свето-температурных условий в суточном цикле в период активной вегетации. Температуры могут варьировать в широком диапазоне: быть кратковременно как отрицательными, так и высокими положительными. Температура листа отличается от температуры воздуха, поэтому перепад может быть более существенным. У растений в ответ на кратковременные или длительные перепады температуры могут быть использованы разные механизмы [Guy, 1990; Thomashow, 1999]. Кратковременные воздействия низкой положительной температуры могут приводить к повышению устойчивости и активизации жизнедеятельности, а длительные — к замедлению процессов роста и развития [Марковская и др., 2013]. Вероятно, в условиях нестабильного суточного режима метеофакторов в период активной вегетации в Арктике включается механизм реакции на градиентные условия, позволяющий растению находиться в физиологически активном состоянии в течение суток. В поддержку этой гипотезы получены данные о стабильности в течение суток интегрального показателя функциональной активности световой фазы фотосинтеза растений F_v/F_m (величина квантового выхода ФС II) у большинства арктических растений. Наличие механизма, поддерживающего высокий уровень функциональной активности у арктических растений, подтвердили и данные о липидном обмене растения *Stellaria humifusa*. Выявлена высокая степень ненасыщенности жирных кислот структуры хлоропластов в период активной вегетации. Для поддержания активности мембран хлоропластов в суточном цикле в условиях градиентных температурных режимов в растении работает механизм структурной трансформации молекул жирных кислот [Zheng et al., 2011]. В систему адаптационных изменений входит диапазон оптимума по ассимиляционной деятельности ФСА, который сдвинут в сторону низких положительных температур и включает почти весь диапазон в период вегетации, да еще с «запасом» за счет сдвига точки световой компенсации и светового насыщения интенсивности фотосинтеза в сторону более

низких значений [Герасименко, Швецова, 1989], комплекса различных ферментативных реакций, активно работающих в области низких температур, а также реакций дыхательного метаболизма [Семихатова и др., 2010]. Все это обеспечивает систему поддержания функциональной активности растений Арктики в период вегетации на фоне нестабильности метеоусловий.

Поддержание ФСА в состоянии функциональной активности в суточной динамике является достаточно сложным, поскольку растение подвержено различным климатическим воздействиям, которые могут вызывать у растений на уровне ФСА окислительный стресс, ликвидация которого возможна только с участием системы антиоксидантной защиты [Кузнецов, 1999]. Эта система включает присутствие и активную работу группы антиоксидантов, куда входят ферменты (каталаза, пероксидаза и др.) и низкомолекулярные вещества. Вторая группа метаболитов является частью общей антиоксидантной системы арктических растений и включает флавоноиды, аскорбиновую кислоту, глутатион, β -каротин и токоферолы [Wildi, Lutz, 1996]. Для примера работы этих систем можно привести два вида высших сосудистых растений из Антарктиды (*Colobanthus quitensis*, сем. *Caryophyllaceae* и *Deschampsia antarctica*, сем. *Poaceae*). Если у *Colobanthus quitensis* доминируют процессы диссипации энергии, то *Deschampsia antarctica* имеет защиту в виде диссипации энергии и активно работающих антиоксидантных систем, связанных с удалением АФК (участие ферментов супероксиддисмутазы, аскорбатспецифической пероксидазы, дегидроаскорбатредуктазы, глутатионредуктазы). Показано, что в условиях низких температур процесс выживания в большей степени зависит от механизма диссипации, чем от систем антиоксидантной защиты [Perez-Torgres et al., 2004]. Мы предполагаем, что больший вклад механизма диссипации у *Colobanthus quitensis* связан с его семейством, которое относится к более древней архаичной группе семейств. Феномен диссипации энергии у всех фотосинтезирующих органов растений Арктики (листья, побеги, зеленые репродуктивные органы, столоны) важен, поскольку это один из путей повышения температуры органов в этих экстремальных условиях жизни, в отличие от растений более южных широт. Можно предполагать, что растение «заинтересовано» в поглощении значительно большего количества квантов света, чем оно может использовать в системе фотохимических реакций. Этот процесс имеет физиологическое значение для жизнедеятельности растений Арктики. А поскольку в Арктике доминируют виды семейств *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Salicaceae* — примитивных или умеренно продвинутых таксонов, которые занимают широкий спектр экотопов, то этот надежный источник тепла может способствовать

их жизнедеятельности, интенсивному формообразованию и широкому спектру адаптаций.

Фотозащитные соединения, в том числе и флавоноиды, обладают высокой фотостабильностью и могут накапливаться как в эпидермальном слое, так и в мезофилле [Соловченко, Мерзляк, 2008]. Формирование «фотозащитного экрана» в эпидермисе у некоторых видов достаточно для защиты внутренних тканей от действия УФ-излучения и избытка световой энергии, что может снижать подверженность организма окислительному стрессу. Первоначальное накопление фотозащитных соединений требует существенных затрат энергетических ресурсов. Индукция синтеза и накопления пигментов в количестве, достаточном для выполнения фотозащитной функции, занимает сравнительно продолжительное время. Подобные механизмы более существенны при защите от постоянных длительных воздействий стрессоров и играют важную роль в долговременной адаптации [Соловченко, Мерзляк, 2008; Радюкина, 2015], что актуально для растений и лишайников Арктики, у которых синтез этих соединений должен быть конститутивным [Nubakken et al, 2003]. Особенно актуальны быстрые системы экспресс-защиты для тех растений Арктики, которые имеют сравнительно высокое содержание пигментов и занимают ограниченный спектр экотопов (*Betula nana*). Высокое содержание хлорофиллов приводит к необходимости поглощения значительно большего количества квантов световой энергии, что ведет к усложнению систем защиты ФСА. Избирательность в функционировании компонентов антиоксидантной системы связана с конститутивными особенностями вида растения и природой действующего стрессора [Радюкина, 2015]. Эффективность работы ферментов-антиоксидантов не всегда достаточна для детоксикации большого количества АФК при развитии окислительного стресса [Там же]. Кроме того, в условиях окислительного стресса ферменты могут быстро инактивироваться активными радикалами, а индукция транскрипции их генов требует определенного времени. Возможно, присутствующие в клетке низкомолекулярные антиоксиданты в ряде случаев оказываются более эффективными, чем ферментативные системы защиты [Blokhipa et al., 2003]. Эта гипотеза согласуется с нашими предположениями об особой роли низкомолекулярных антиоксидантов (флавоноидов) в защите растений Арктики. На данном этапе выявить какие-либо закономерности участия разных групп антиоксидантов в защите ФСА растений разных семейств или родов, видов разного географического происхождения не удалось. Хотя некоторые факты могут свидетельствовать об успешности этого направления исследований. Так, например, по нашим и литературным данным роль флавоноидов выше у листопадных кустарников и кустарничков, по сравнению с вечнозелеными, у которых

выше активность антиоксидантных систем и разных групп метаболитов [Радюкина, 2015].

В работе Н. В. Матвеевой [1998] выявлены закономерные изменения вида на градиенте условий при продвижении в высокие широты: уменьшение его обилия, смена биотопа, а затем полное исчезновение из флоры. На широтном градиенте Таймыра выделены две группы видов с разным поведением: если у одних видов повышение суровости климата приводит к избеганию этих условий за счет выбора более благоприятных экотопов, то другие, активно адаптируясь к широкому спектру условий, становятся доминантами и широко распространенными.

Виды, которые выбрали стратегию «избегания» при ухудшении условий «уходят» из зональных в интразональные биотопы. Предполагается, что при смене биотопа происходит не изменение места произрастания, а попытка сохранения условий, соответствующих требованиям вида, что согласуется с правилом зональной смены стадий и законом выравнивания среды [Чернов, 1975].

В районе пос. Колсбей нами встречен уникальный экотоп, где одновременно произрастали редкие для Западного Шпицбергена виды. Например, *Betula nana* — арктобореальный вид, произрастающий в этом местообитании, — стелющийся, с достаточно крупными лежащими на земле искривленными стволиками (около 2 см в диаметре), без репродуктивных органов. Содержание пигментов в листьях такое же, как и в условиях зональных тундровых сообществ Кольской Субарктики. *Vaccinium gaultherioides* (гипоарктомонтанный) имеет хорошо развитую вегетативную систему, произрастает в различных локальных западинах этой территории, с интенсивной зеленой окраской листьев, без генеративных органов. Содержание хлорофиллов у него оказалось аналогичным, а каротиноидов — выше, чем в листьях сходного вида *V. uliginosum* в Субарктике. *Salix reticulata* (арктоальпийский) занимает ограниченный круг экотопов в условиях Шпицбергена, но содержание пигментов сходно с полученным для вида из Хибин. Продвижение в Арктику связано с выбором наиболее благоприятного экотопа, условия в котором обеспечивают только вегетативное развитие, т. е. произрастание уже энергетически ограничено. Ценопопуляция *Rubus chamaemorus* (арктобореальный вид), обнаруженная в нетипичных для нее условиях, имела небольшое число коротких побегов с листьями, даже зачатки репродуктивных побегов отсутствовали. Содержание хлорофиллов было низким, о чем свидетельствовали бледные листья. Данные о флуоресценции хлорофилла листьев *R. chamaemorus* показали, что растение имеет очень низкие значения квантового выхода F_v/F_m (0.5–0.6) и ETR, высокий уровень нефотохимического тушения, что свидетельствует о низкой фотосинтетической активности

и нарушениях на уровне световой фазы фотосинтеза. Весь энергетический потенциал уходит на минимальную защиту ФСА от избытка света на фоне круглосуточного освещения и поддержания вегетативного развития, что и обеспечивает присутствие *R. chamaemorus* во флоре на этой территории. Этот вид также входит в группу, которая не способна к активной адаптации, а выживает за счет «избегания» и расходования исходного адаптационного потенциала.

Вторая группа при продвижении на север достигает оптимума биологического и фитоценотического развития, имея адаптивные изменения (форма роста, увеличение числа генеративных побегов). В эту группу входят виды с низким содержанием хлорофиллов, например, из сем. *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Salicaceae*. Этот тип адаптации у растений Арктики связан с улучшением жизнеспособности, повышением генеративности и расширением экологической амплитуды [Матвеева, 1998]. В качестве примера рассматривается вид *Salix polaris*, который в южных тундрах обитает на снежниках, в типичных (зональных) экотопах — в небольшом количестве, а в арктических тундрах становится широко распространенным и обильным. Содержание хлорофиллов у этого вида на Шпицбергене по сравнению с Хибинами незначительно меньше (до 10%).

Исследования флуоресцентных параметров ФСА таких видов, как *Ranunculus sulphureus*, *Dryas octopetala*, *Saxifraga cernua* показали, что в условиях высокой освещенности ФСА недостаточно защищен и может подвергаться фотоповреждению. Об этом говорят величины соотношения F_v/F_m как показателя стресса. Так, среди *Dryas octopetala* и *Saxifraga cernua* в природных условиях до 40% растений в состоянии стресса. ФСА других исследованных видов (*S. hieracifolia*, *S. foliolosa*, *S. nivalis*, *Potentilla hyperbatica*, *Cerastium alpinum*) оказался более устойчив к избытку освещенности.

Одной из форм адаптации является образование плотных подушек, что характерно для таких видов, как *Saxifraga aizoides*, *S. cespitosa*, *S. oppositifolia*, *Cerastium regelii*, *Minuartia rubella*, *Arenaria pseudofrigida*, *Silene acaulis*, *Draba alpina*. Для этих видов характерны низкие значения содержания хлорофиллов (менее 1 мг/г сырой массы). Подушковидная форма увеличивает размеры ассимиляционного аппарата, который выполняет не только роль линзы, обеспечивающей концентрацию световой энергии, но и системы, осуществляющей поддержание температурного режима и обеспечивающей процесс локального почвообразования, что способствует улучшению минерального питания и концентрации в области корневой системы микробиоты. Эта форма обеспечивает увеличение биомассы и повышает репродуктивную способность.



Правила проживания на Шпицбергене



- На улицу нельзя выходить без ружья
- Нельзя гоняться за животными на снегоходах
- Все уважают прогноз погоды
- Нельзя беспокоить диких зверей в их естественной среде обитания, особенно медведей

Эти правила помогают жить людям на Шпицбергене уже несколько веков. Устав соблюдается аборигенами со священным фанатизмом. Так удастся сохранить дикую природу.

(<http://www.globustur.spb.ru>)



Таким образом, на Шпицбергене возможны две классические стратегии адаптации. Одна связана с «избеганием» и «поиском» в новых климатических условиях тех локальных местообитаний, которые могут соответствовать потребностям вида. Динамика его ответных реакций связана на первых этапах с сохранением содержания пигментов и функциональной активности, а при выходе за пределы этих изолированных экотопов отмечается постепенная деградация процессов роста и развития, что приводит к гибели растения.

Второй путь связан с «адаптацией» — активным процессом, который включает спектр разнообразных приспособлений как на уровне структуры, так и функции. Это может включать объединение отдельных растений в маты, что обеспечивает локальное повышение температуры и более полное поглощение световой энергии; увеличение размеров ассимиляционного аппарата за счет формирования такой жизненной формы, как «подушка»; снижение содержания хлорофиллов, что обеспечивает уменьшение энергетических расходов на его защиту и поддержание в условиях круглосуточного освещения и низкой температуры. У этих видов за счет выбора широкого спектра экотопов основная часть энергетических процессов тратится на поддержание системы вегетативных и репродуктивных органов даже за счет снижения их продуктивности. Эти две стратегии нельзя рассматривать отдельно, поскольку имеются сходные частные общие реакции, характерные для обеих групп видов. По содержанию пигментов и биологическим особенностям вида можно оценить уровень его функциональной активности в период вегетации и степень адаптированности к условиям Арктического региона.

Библиографические ссылки

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.
- Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной фитомассы растительности в арктической тундре // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 12. С. 1748–1761.
- Аринишкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.
- Арктическая флора СССР. Вып. 5. Семейства *Salicaceae* — *Portulacaceae* / [под ред. А. И. Толмачева]. Л.: Наука, 1966. С. 42–52, 122–124.
- Арктическая флора СССР. Вып. 8. Семейства *Geraniaceae* — *Scrophulariaceae* / [под ред. А. И. Толмачева и Б. А. Юрцева]. Л.: Наука, 1980. С. 289–291.
- Арктическая флора СССР. Вып. 9, ч. 1. Семейства *Droseraceae* — *Rosaceae* / [под ред. Б. А. Юрцева]. Л.: Наука, 1984. С. 33–87, 122–124, 265–266.
- Батыгина Т. Б. Генетическая гетерогенность семян // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 438–453.
- Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Размножение растений. СПб., 2002. 230 с.
- Белкина О. А., Константинова Н. А., Королева Н. Е., Конорева Л. А., Давыдов Д. А., Савченко А. Н., Лихачев А. Ю. Мохообразные, лишайники и цианопрокариоты окрестностей Пирамиды (Шпицберген): краткий путеводитель. СПб., 2015. 222 с.
- Большаков В. Н. «Зеленая горка» на Полярном круге // Наука в России. 2004. № 5. С. 90–103.
- Борисовская Г. М., Хитун О. В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестник ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1986. Вып. 1. С. 15–22.

- Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 182 с.
- Василевская Н. В.* Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2007. 231 с.
- Василевская Н. В.* Экология растений Арктики: учеб. пособие. Мурманск: МГПУ, 2010. 184 с.
- Ветчинникова Л. В.* Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.
- Волков И. В.* Введение в экологию высокогорных растений. Томск, 2006. 417 с.
- Волков И. В., Ревушкин А. С.* К изучению температурного режима подушковидных растений Юго-Восточного Алтая // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 3. С. 105–108.
- Галибина Н. А., Мошкина Е. В., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Знаменский С. Р.* Активность пероксидазы как индикатор степени узорчатости древесины карельской березы // Лесоведение. 2016. № 4. С. 294–304.
- Галибина Н. А., Терехова Е. Н.* Характеристика свойств клеточных стенок хвои сосны разного жизненного состояния // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 419–425.
- Гамалей Ю. В.* Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. 2009. Т. 51, № 5. С. 375–387.
- Гамалей Ю. В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.
- Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М.* К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 5. С. 669–679.
- Герасименко Т. В., Швецова В. М.* Основные итоги эколого-физиологических исследований в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 65–114.
- Герман А. Г.* «Вымерший климат» Арктики // Наука в России. 2009. № 1. С. 36–44.
- Герман А. Г.* Палеоботаника и древний климат Земли: воспоминания о будущем // Наука в России. 2006. № 1. С. 37–43.
- Головко Т. К., Далькэ И. В., Табаленкова Г. Н., Гармаш Е. В.* Дыхание растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1216–1226.
- Головко Т. К., Далькэ И. В., Дымова О. В., Захожий И. Г., Табаленкова Г. Н.* Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.
- Гольцев В. Н., Кузманова М. А., Каладжи Х. М., Аллахвердиев С. И.* Переменная и замедленная флуоресценция Хл *a* — теоретические основы

- и практическое приложение в исследовании растений. Ижевск; М.: Ин-т компьютерных исслед., 2014. 220 с.
- Горшкова Т. А. Растительная клеточная стенка как динамическая система. М., 2007. 429 с.
- Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 367 с.
- Жибоедов П. М., Костюк В. И., Кашулин П. А. Динамика синтеза флавоноидных соединений в зависимости от гидротермических условий // Проблемы адаптации растений в Субарктике. Апатиты, 1997. С. 7–18.
- Жиров В. К., Мерзляк М. Н. Воздействие низких температур на изменение степени повреждения мембран и интенсивность пероксидации липидов у гороха, подвергавшегося ходовому воздействию // Биол. науки. 1983. № 2. С. 77–82.
- Жмылев П. Ю. Жизненные формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 6. С. 32–37.
- Жмылев П. Ю. Систематический обзор камнеломок (*Saxifraga* L.) России и сопредельных территорий: подроды *Micranthes*, *Diptera*, *Hirculus* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997а. Т. 102, вып. 3. С. 46–51.
- Жмылев П. Ю. Систематический обзор камнеломок (*Saxifraga* L.) России и сопредельных территорий: подроды *Porphyrion* и *Saxifraga* // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1997б. Т. 102, вып. 6. С. 42–48.
- Зайчикова С. Г., Кривуш Б. А., Барабанов Е. А. Спектрометрический метод количественного определения суммы флавоноидов в траве зверобоя шероховатого // Современные методы исследований лекарственных растений. М., 1983. С. 103–109.
- Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кеннер К. Ботаника. Т. 3. Эволюция и систематика. М.: Академия, 2007. 575 с.
- Ионенко И. Ф., Анисимов А. В. Различие чувствительности диффузионного транспорта воды в коре и стели корней кукурузы к действию блокатора аквапоринов HgCl₂ // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 362–367.
- Карелин Д. В., Иващенко А. И., Замолодчиков Д. Г. Геоинформационный подход в изучении сезонной динамики надземной фитомассы арктических экосистем: мода или необходимость? // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57, № 5. С. 608–627.
- Кашулин П. А., Калачева Н. В., Жиров В. К. Растительные фенолы, флавоноиды и окружающая среда. Апатиты, 2005. 140 с.
- Константинова Н. А., Савченко А. Н. Печеночники // Флора и растительность побережья залива Грён-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты, 2008. С. 54–80.

- Королева Н. Е. Основные типы растительных сообществ «русского Шпицбергена» // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 7. С. 3–23.
- Королева Н. Е. Растительность // Флора и растительность побережья залива Грён-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты, 2008. С. 11–39.
- Королева Н. Е. Состав орнитогенной растительности на южном побережье залива Белльсунн (Западный Шпицберген) // Комплексные исследования природы Шпицбергена. Вып. 4. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 255–263.
- Королева Т. М., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Широтная географическая структура локальных флор Азиатской Арктики: анализ распространения групп и фракций // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 9. С. 1205–1225.
- Королева Н. Е., Константинова Н. А., Белкина О. А., Давыдов Д. А., Лихачев А. Ю., Савченко А. Н., Урбанавичене И. Н. Флора и растительность побережья залива Грён-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты, 2008. 132 с.
- Кузнецов Вл. В. Физиологические механизмы адаптации и создание стресс-толерантных растений // Проблемы экспериментальной биологии/под ред. Н. А. Ламана. Минск: Тэхналогія, 2009. С. 116–126.
- Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321–336.
- Ладыгин В. Г. Пути биосинтеза, локализация, метаболизм и функции каротиноидов в хлоропластах различных видов водорослей [Электронный ресурс] // Вопросы современной альгологии. 2014. № 2 (6). 87 с. URL: www.algology.ru/529 (30.03.2017).
- Ладыгин В. Г., Ширикова П. Д. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67, № 3. С. 163–189.
- Ледниковое Эльдorado. Шпицберген. М.: Пента, 2001. 240 с.
- Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.
- Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.
- Лукьянова Л. М., Шамова Н. Ю., Ермолаева О. В. Эколого-физиологические исследования растений Хибин. Saarbrücken: LAP Lambert, 2011. 121 с.
- Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Имп. АН. Петроград, 1916. Т. 33, № 12. С. 1–274.
- Маслов А. И., Павлова Е. А. Простой метод фракционирования таллома лишайника *Parmelia sulcata* Taylor // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 306–310.

- Матвеева Н. В. Видовое разнообразие растительных сообществ в Арктике // Виды и сообщества в экстремальных условиях: юбилейный сб., посвящ. 75-летию акад. Ю. И. Чернова. М., 2009. С. 190–208.
- Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 218 с.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск, 2013. 194 с.
- Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю. Содержание флавоноидов в листьях сосудистых растений Западного Шпицбергена // Растительные ресурсы. 2012. Вып. 4. С. 547–554.
- Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю. Эколого-физиологическое исследование редкого вида *Rubus chamaemorus* L. флоры Западного Шпицбергена [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 5. URL: <http://www.science-education.ru/128-21795>.
- Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю., Теребова Е. Н. Содержание общего азота и особенности клеточной стенки некоторых видов флоры Западного Шпицбергена // Фундаментальные исследования. 2014. № 12. С. 124–130.
- Мейчик Н. Р. Ионный обмен и диффузия в клеточных стенках растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.
- Мейчик Н. Р., Ермаков И. П. Набухание клеточной стенки корня как отражение ее функциональных особенностей // Биохимия. 2001. Т. 66, вып. 2. С. 223–233.
- Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зон // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 3. С. 21–27.
- Мирославов Е. А., Кравкина И. М., Буболо Л. С. Структурная адаптация пластидома и хондриома к условиям высокогорий и Крайнего Севера // Экология. 1990. № 4. С. 36–42.
- Мирошниченко О. С. Биогенез, физиологическая роль и свойства каталазы // Biopolymers and Cell. 1992. Т. 8, № 6. С. 3–25. doi: 10.7124/bc.00033C.
- Мокроносов А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. 31 с.
- Мокроносов А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М., 1983. 64 с. (42-е Тимирязевские чтения).
- Нахуцишвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л., 1984. 124 с.
- Никерова К. М., Галибина Н. А. Влияние нитратного азота на пероксидазную активность в тканях *Betula pendula* Roth var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1 [в печати].

- Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л., Подгорная М. Н., Софронова И. Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460.
- Павлова В. А., Нефедьева Е. Э., Лысак В. И., Шайхиев И. Г. Влияние импульсного давления на некоторые биохимические процессы семян гречихи при прорастании // Вестник Казанского технологического университета. 2014. Т. 17, № 21. С. 199–203.
- Переверзев В. Н. Почвы побережий фьордов острова Западный Шпицберген. Апатиты, 2012. 121 с.
- Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: КДУ, 2007. 140 с.
- Попова И. А. О пигментах листьев памирских растений // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 11. С. 1550–1561.
- Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115–139.
- Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна р. Логата (центральный Таймыр) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 1. С. 14–24.
- Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей корнеплодов столовой свеклы // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 40–48.
- Радюкина Н. Л. Функционирование компонентов антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: автореф. ... д-ра биол. наук. М., 2015. 48 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.
- Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
- Родионов В. С. Влияние низких температур на липидный обмен и фазовые переходы в мембранах // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978. С. 37–57.
- Савченко А. Н. Природные условия // Флора и растительность побережья залива Грён-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты, 2008. С. 9–10.
- Саляев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969. 206 с.
- Саляев Р. К., Швецова И. В. Адсорбционные свойства изолированных стенок растительной клетки // Физиология растений. 1969. № 16. С. 447–451.
- Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф., Попова И. А., Королева О. Я. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения

- пигментов пластид // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 11. С. 1586–1592.
- Секретарева Н. А.* О терминологии географических широтных элементов в Арктике // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 4. С. 448–463.
- Секретарева Н. А.* Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
- Семенов А. В., Анциферова А. Р., Давыдов А. А.* Климат Баренцбурга. Изменения основных характеристик за последние 40 лет (по данным наблюдений зональной гидрометеобсерватории «Баренцбург») // Материалы II Международной конференции «Комплексные исследования природы Шпицбергена». 2002. Вып. 2. С. 139–145.
- Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В.* Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений острова Врангеля // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 803–808.
- Сергиенко Л. А.* Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
- Синькевич М. С., Дерябин А. Н., Трунова Т. И.* Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 161–162.
- Скиткина А. А.* Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л., 1978. 120 с.
- Славинская Г. В., Хохлов В. Ю.* Потенциометрическое титрование. Воронеж, 2004. 35 с.
- Слемнев Н. Н., Шереметьев С. Н., Маслова Т. Г., Цоож Ш., Алтанцоож А.* Разнообразии фотосинтетического аппарата растений Монголии: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 11. С. 1377–1396.
- Соловченко А. Е., Мерзляк М. Н.* Экранирование видимого и УФ-излучения как механизм фотозащиты у растений // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 6. С. 803–822.
- Сорохтин О. Г.* Что же нам грозит: глобальное потепление или глобальное похолодание климата // Вестник Российской академии естественных наук. 2010. № 4. С. 23–32.
- Станюкович К. В.* Растительность высокогорий СССР. Душанбе, 1973. 309 с.
- Тарасова В. Н., Андросова В. И., Сонина А. В.* Лишайники: учеб. пособие. В 2 ч. Ч. 2. Физиология, экология, лишайниковидикация. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 268 с.
- Теребова Е. Н., Галибина Н. А.* Структурно-функциональное состояние хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях загрязнения диоксидом серы и тяжёлыми металлами // Растительные ресурсы. 2010. Вып. 2. С. 61–73.

- Теребова Е. Н., Галибина Н. А.* Физико-химические свойства клеточных стенок тканей стволов деревьев *Betula pubescens* Poth. // Ученые записки Петрозаводского университета. 2014. № 4. С. 19–24.
- Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963. 130 с.
- Тишков А. А.* «Арктический вектор» в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2 (6). С. 28–43.
- Тишков А. А.* Экологическая реставрация нарушенных экосистем Севера. М.: РОУ РАО, 1996. 115 с.
- Толмачёв А. И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Толмачёв А. И.* Об условиях существования третичных флор Арктики // Ботанический журнал. 1944. Т. 29, № 1. С. 3–17.
- Толмачёв А. И.* Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 5. С. 18–31.
- Толмачёв А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1 // Труды Полярной комиссии АН СССР. 1932. Вып. 8. С. 1–126.
- Толмачёв А. И., Юрцев Б. А.* История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережья в кайнозой. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 87–100.
- Тюкавкина Н. А., Зурабян С. Э., Белобородов В. Л., Лузин А. П. и др.* Органическая химия: специальный курс. М.: Дрофа, 2008. Кн. 2. 592 с.
- Усманов И. Ю., Баширова Р. М., Янтурин С. И.* Новые лекарственные вещества растительного происхождения: биология и перспектива поиска на Южном Урале // Вестник АН РБ. 2000. Т. 5, № 4. С. 33–39.
- Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 215 с.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С.* Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 2. С. 325–330.
- Чернобровкина Н. П.* Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
- Чернобровкина Н. П., Дорофеева О. С., Ильинова М. К., Робонен Е. В., Верещагин А. Г.* Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 404–411.
- Чернов Ю. И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И.* Экология и биогеография. М., 2008. 580 с.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Таксономический состав арктической флоры и пути освоения цветковыми растениями среды тундровой зоны // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44. С. 187–201.

- Чичагова О. А. Радиоуглеродное датирование гумуса почв. М.: Наука, 1985. 158 с.
- Чичагова О. А., Хохлова О. С., Зазовская Э. П., Горячкин С. В. Радиоуглеродный анализ и проблемы памяти почв // Память почв. Почва как память биосферно-геосферно-атмосферных взаимодействий. М., 2008. С. 182–203.
- Шарова Е. И. Клеточная стенка растений. СПб., 2004. 156 с.
- Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 1–7.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Эколого-физиологическая характеристика растительных сообществ под птичьим базаром на Западном Шпицбергене // Арктика и Север. 2016. № 22. С. 150–159.
- Шмакова Н. Ю., Ушакова Г. И., Костюк В. И. Горно-тундровые сообщества Кольской Субарктики (эколого-физиологический аспект). Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2008а. 167 с.
- Шмакова Н. Ю., Шпак О. В., Лукьянова Л. М. Содержание пигментов некоторых видов мхов в Хибинах // Ботанический журнал. 2008б. Т. 93, № 10. С. 1578–1586.
- Шуляковская Т. А., Ильинова М. К., Карелина Т. В. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, № 1. С. 94–104.
- Щербаков А. В., Чистякова М. В., Рахманкулова З. Ф., Усманов И. Ю. Физиологические аспекты регуляции пластичности накопления флавоноидов на Южном Урале // Вестник Башкирского университета. 2012. Т. 17, № 2. С. 931–942.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М.; Л., 1966. Вып. 19. 94 с.
- Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125–138.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: проблема истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.
- Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. Сообщ. 1. С. 111–122.
- Alliende M., Hoffmann A. Plants intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a high Andean cushion plant // Vegetatio. 1985. Vol. 60. P. 151–156.

- Alsos I. G., Eidesen P. B., Ehrich D., Skrede I., Westergaard K., Jacobsen G. H., Landoik J. Y., Taberlet P., Brochmann C.* Frequent longdistance plant colonization in the changing Arctic // *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1606–1609.
- Anderson J. M.* Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1986. Vol. 37. P. 93–137.
- Angelini G., Ragni P., Esposito D., Giardi P., Pompili M. L., Moscardelli R., Giardi M. T.* A device to study the effect of space radiation on photosynthetic organisms // *Phys. Med.* 2001. Vol. 17. P. 267–268.
- Arroyo M. T. K., Cavieres L. A., Peñaloza A., Arroyo-Kalin M. A.* Positive interactions between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes // *Plant Ecology*. 2003. Vol. 169. P. 121–129.
- Asada K.* Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant Physiol.* 2006. Vol. 141. P. 391–396.
- Barták M., Váczí P., Hájek J.* Photosynthetic activity in three vascular species of Spitsbergen vegetation during summer season in response to microclimate // *Polish Polar Research*. 2012. Vol. 33 (4). P. 443–462.
- Bascuñán-Godoy L., García-Plazaola J. I., Bravo L. A., Corcuera L. J.* Leaf functional and micro-morphological photoprotective attributes in two ecotypes of *Colobanthus quitensis* from the Andes and Maritime Antarctic // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. P. 885–896.
- Bauert M. R.* Genetic diversity and ecotypes differentiation in arctic and alpine populations of *Polygonum viviparum* // *Arctic and Alpine Res.* 1996. Vol. 28 (2). P. 190–195.
- Bauert M. R.* Vivipary in *Polygonum viviparum*: an adaptation to cold climate? // *Nord. J. Bot.* 1993. Vol. 13. P. 473–480.
- Billings W. D.* Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates // *Arctic and alpine environments*. London: Methuen, 1974. P. 371–402.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V.* Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Ann. Bot. Lond.* 2003. Vol. 91. P. 179–194.
- Briggs C. E., Robertson R. W.* Apparent free space // *A. Rev. Pl. Physiol.* 1957. Vol. 8. P. 11–30.
- Björkman O., Demming B.* Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins // *Planta*. 1987. Vol. 170 (4). P. 489–504.
- Blankenship R. E.* *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*. [S. l.]: Blackwell Science, 2002. 321 p.

- Bravo L. A., Saavedra-Mella F. A., Vera F., Guerra A., Cavieres L. A., Ivanov A. G., Huner N. P. A., Corcuera L. J. Effect of cold acclimation on the photosynthetic performance of two ecotypes of *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. // J. Exp. Bot. 2007. Vol. 58 (13). P. 3581–3590.
- Buer C. S. et al. Flavonoids are differentially taken up and transported long distances in *Arabidopsis* // Plant Physiology. 2007. Vol. 145. P. 478–490.
- Callaghan T. V., Carlsson B. A. Impacts of climate change on demographic processes and population dynamics in Arctic plants // Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems/eds. W. C. Oechel, T. V. Callaghan, T. Gilmanov et al. New York: Springer Verlag, 1997. P. 129–152.
- Casanova-Katny M. A., Zúñiga G. E., Corcuera L. J., Bravo L., Alberdi M. *Deschampsia antarctica* Desv. primary photochemistry performs differently in plants grown in the field and laboratory // Polar Biology. 2010. Vol. 33. P. 477–483.
- Cavieres L. A. et al. Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central // Rev. Chil. Hist. Nat. 1998. Vol. 71. P. 337–347.
- Cavieres L. A. et al. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes // Vegetation science. 2002. Vol. 13 (4). P. 547–554.
- Chapin F. S. III. Direct and indirect effects of temperature on Arctic plants // Polar Biology. 1983. Vol. 2. P. 47–52.
- Chapin F. S. III, Bloom A. J. Phosphate absorption: adaptation of tundra graminoids to a low-temperature, low-phosphorus environment // Oikos. 1976. Vol. 26. P. 111–121.
- Chapin F. S. III, Tryon P. R. Phosphate absorption and root respiration of different plant growth forms from northern Alaska // Holarct. Ecol. 1982. Vol. 5. P. 164–178.
- Crowdy S. N., Tanton T. W. Water pathways in higher plants // J. Exper. Bot. 1970. N 21. P. 102–111.
- Czeczuga B., Richardson D. H. Carotenoids in some lichens species from Ireland // Lichenologist. 1989. Vol. 21, N 3. P. 363–367.
- Czeczuga B., Krukowska K. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesing pigments in five lichen species // J. Hattori Bot. Lab. 2001. N 90. P. 293–305.
- Czeczuga B., Skult H. Carotenoids in lichens of Southern Finland // An. Bot. Fennici. 1988. N 25. P. 229–232.
- Diggle P. K., Lower S., Ranker T. A. Clonal diversity in alpine populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) // Int. J. Pl. Sci. 1998. Vol. 159 (4). P. 606–615.
- Diggle P. K., Meixner M. A., Carroll A. B., Aschwanden C. F. Barriers to sexual reproduction in *Polygonum viviparum*: a comparative developmental

- analysis of *P. viviparum* and *P. bistortoides* // Ann. Bot. 2002. Vol. 89. P. 145–156.
- Dixon R. A., Palva N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 1085–1097.
- Dixon R. A., Pasinetti G. M. Flavonoids and isoflavonoids: from plant biology to agriculture and neuroscience // Plant Physiology. 2010. Vol. 154. P. 453–457.
- Deora G. S., Chaudhary B. L. Chlorophyll content in some bryophytes // Indian Bot. Contract. 1991. Vol. 8. P. 95–97.
- Dormann C. F., Woodin S. J. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a metaanalysis of field experiments // Funct. Ecol. 2002. Vol. 16. P. 4–17.
- Dymova O., Dalke I., Golovko T. Pigment characteristics of the plants of northern ecosystems and their correlation with photosynthetic activity // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology/ed. Golovko T. K. et al. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the UB of the RAS, 2014. P. 221–237.
- Easterling D. R., Evans J. L., Groisman P. Y., Karl T. R., Kunkel K. E., Ambenje K. E. Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review // Bulletin of the American Meteorological Society. 2000a. Vol. 81. P. 417–425.
- Easterling D. R., Meehl G. A., Parmesan C., Changon S. A., Karl T. R., Mearns L. O. Climate extremes: observations, modelling, and impacts // Science. 2000b. Vol. 289. P. 2068–2074.
- El-Beltagi H. S., Mohamed A. A., Mekki B. B. Differences in some constituents, enzymes activity and electrophoretic characterization of different rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars // Ann Univ Oradea — Fascicle Biol Tom. 2011. Vol. 18, N 1. P. 39–46.
- Elvebakk A., Prestrund P. (eds.) A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Oslo: Norsk PolarInstitut Skifter, 1996. Vol. 198. P. 1–135.
- Ensminger I., Busch F., Huner N. P. A. Photostasis and cold acclimation sensing low temperature through photosynthesis // Physiol. Plant. 2006. Vol. 126. P. 28–44.
- Eurola S., Hakala A. V. K. The bird cliff vegetation of Svalbard // Aquilo, ser. Bot. 1977. Vol. 15. P. 1–18.
- Es-Safi N. E., Ghidouche S., Ducrot P. H. Flavonoids: hemisynthesis, reactivity, characterization and free radical scavenging activity // Molecules. 2007. Vol. 12. P. 2228–2258.
- Fahselt D. et al. Detectio of pigments in specimens of recent and sub fossil *Umbilicaria* from North Greenland // The Bryologist. 2001. Vol. 104, N 4. P. 593–599.

- Foyer C. H., Noctor G. Defining robust redox signalling within the context of the plant cell // *Plant, Cell and Environment*. 2015. Vol. 38. P. 239–239.
- Gardes M., Dahlberg A. Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question // *New Phytologist*. 1996. Vol. 133. P. 147–157.
- Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress // *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160, N 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753.
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. and Biochem.* 2010. Vol. 48. P. 909–930.
- Gould S. J. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 2002. 1464 p.
- Grawford R. M. M. Long-term plant survival at high latitudes // *Botanical Journal of Scotland*. 2005. Vol. 56. P. 1–23.
- Crawford R. M. M. *Plants at the margin. Ecological limits and climate change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 494 p.
- Griggs R. E. Competition and succession on a Rocky Mountain boulderfield // *Ecology*. 1956. N 37. P. 8–20.
- Gusarova G., Alsos I. G., Brochmann C. Annual plants colonizing the Arctic? Phylogeography and genetic variation in the *Euphrasia minima* complex (Orobanchaceae) // *Taxon*. 2012. Vol. 61. P. 146–160.
- Guy C. L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1990. Vol. 41. P. 187–223.
- Hakulinen J., Julkunen-Tiitto R., Tahvanainen J. Does nitrogen fertilization have an impact on the trade-off between willow growth and secondary metabolism? // *Trees*. 1995. Vol. 9. P. 235–240.
- Halloy S. The use of convergence and divergence in the interpretation of adaptation in high mountain biota. *Evolutionary Theory*. 1983. P. 232–255.
- Havaux M., Bonfils J. P., Lutz C., Niyogi K. K. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 *Arabidopsis* mutant deficient in xanthophylls cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 273–284.
- Havaux M., Erne M., Lannoy R. Correlation between heat tolerance and drought tolerance in cereals demonstrated by rapid chlorophyll fluorescence tests // *J. Plant Physiol.* 1988. Vol. 133. P. 555–560.
- Havaux M., Niyogi K. K. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1999. Vol. 96. P. 8762–8767.
- Heide O. M., Gauslaa Y. Developmental strategies of *Koenigia islandica*, a high-arctic annual plant // *Ecography*. 1999. Vol. 22. P. 637–642.

- Hellström K., Rautio P., Huhta A., Tuomi J.* Tolerance of an annual hemiparasite, *Euphrasia stricta* agg., to simulated grazing in relation to the host environment // *Flora*. 2004. Vol. 199 (3). P. 247–255.
- Hernandez J., Rubio M., Olmos E., Ros-Barcelo A., Martinez-Gomez P.* Oxidative stress induced by long-term plum pox virus infection in peach (*Prunus persica*) // *Physiol. Plant*. 2004. Vol. 122. P. 486–495.
- Hickman J. C.* Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in annual *Polygonum cascadenae* (Polygonaceae) // *J. Ecol.* 1975. Vol. 63. P. 689–701.
- Hill D. J., Woolhouse H. W.* Aspects of the Autecology of *Xanthoria parietina* Agg // *Lichenologist*. 1996. Vol. 3. P. 207–214.
- Hollister R. D., Webber P. J., Bay C.* Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change // *Ecology*. 2005. Vol. 86. P. 1562–1570.
- Holzinger A., Wasteneys G., Lütz C.* Investigating cytoskeletal function in chloroplast protrusion formation in the Arctic-alpine plant *Oxyria digyna* // *Plant Biol*. 2007. Vol. 9. P. 400–410.
- Hong S.-Y., Roze L. V., Linz J. E.* Oxidative stress-related transcription factors in the regulation of secondary metabolism // *Toxins*. 2013. Vol. 5. P. 683–702.
- Houghton J. T., Ding Y., Griggs D. J., Noguer M., Van der Linden, Xiaosu D.* Climate change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 881 p.
- Hugly S., Somerville C. R.* A role of membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature // *Plant Physiol*. 1992. Vol. 99. P. 197–202.
- Huner P. A., Oquist G., Hurry V. M., Krol M., Flak S., Griffith M.* Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants // *Photosynth. Res*. 1993. Vol. 37. P. 19–37.
- Huner P. A., Oquist G., Sarhan F.* Energy Balance and Acclimation to Light and Cold // *Trends Plant Sci*. 1998. Vol. 3. P. 224–230.
- Hunt J. E., McNeil D. L.* Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber // *Aust. J. Plant Physiol*. 1998. Vol. 25. P. 79–86.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A.* Check-List of Mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.
- Jiao Y. X., Zhao Q., Wang X. Y., Xia L., Sun D. L.* The Influence of Environmental Factors on Chloroplast Ultrastructure // *Biotechnology Bulletin*. 2008. Vol. 2. P. 5–10.
- Jones G., Demmers-Derks H. W. M.* Photoinhibition as a factor in altitudinal or latitudinal limits of species // *Phyton, Annales Rei Botanicae*, Horn. 1999. Vol. 39. Special Issue: Eurosilva. P. 91–97.

- Jordan B. R.* The effect of ultraviolet-B radiation on plants: a molecular perspective // *Advances in botanical research/ Callow J. A. (ed.)*. London, 1996. Vol. 22. P. 97–162.
- Klanderud K.* Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change // *Journal of Vegetation Science*. 2008. Vol. 19. P. 363–372.
- Klanderud K., Birks H. J.* Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants // *Holocene*. 2003. Vol. 13. P. 1–6.
- Korkina L. G., Afanas'ev I. B.* Antioxidant and chelating properties of flavonoids // *Adv. Pharmacol.* 1997. Vol. 38. P. 151–163.
- Körner Ch.* *Alpine Plant Life*. Berlin, 1999. 338 p.
- Körner Ch.* *Alpine Plant Life // Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2003. Vol. 11. P. 218–244.
- Körner Ch., Larcher W.* Plant life in cold climates // *Plants and Temperature. Symposium of the Society for Experimental Biology/ Long S. F., Woodward F. I. (eds)*. Cambridge: the Company of Biologists Ltd, 1988. Vol. 42. P. 25–57.
- Krzyszowska M.* The cell wall in plant cell response to trace metals: polysaccharide remodeling and its role in defense strategy // *Acta Physiol. Plant.* 2011. Vol. 33. P. 35–51.
- Kumar S., Pandey A. K.* Chemistry and biological activities of flavonoids: an overview [Электронный ресурс] // *The Scientific World Journal*. 2013. Vol. 2013. URL: <https://www.hindawi.com/journals/tswj/2013/162750/>. doi: 10.1155/2013/162750.
- Kume A., Nakatsubo T., Bekku Y., Masuzawa T.* Ecological significance of different growth forms of purple Saxifrage, *Saxifraga oppositifolia* L., in the High Arctic, Ny-Alesund, Svalbard // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1999. Vol. 31 (1). P. 27–33.
- Larkum A. W. D., Orth R. J., Duarte C. M.* *Seagrasses: Biology, Ecology, and Conservation*. Kluwer Academic Pub. 2006. XVI, 691 p.
- Lampert D. T. A.* Cell wall metabolism // *Plant Physiol.* 1970. Vol. 21. P. 235–270.
- Landvik J. Y., Bondevik S., Elverhøi A., Fjeldskaar W., Mangerud J., Salvigsen O., Siegert M. J., Svendsen J. I., Vorren I.* The last glacial maximum of Svalbard and the Barents Sea area: Ice sheet extent and configuration // *Quatern. Sci. Rev.* 1998. Vol. 17. P. 43–75.
- Lange O. L., Leisner J. M. R., Bilger W.* Chlorophyll Fluorescence Characteristics of the Cyanobacterial Lichen *Peltigera rufescens* under Field Conditions. II. Diel and Annual Distribution of Metabolic Activity and Possible Mechanisms to Avoid Photoinhibition // *Flora*. 1999. Vol. 194. P. 413–430.

- Larcher W. *Physiological Plant Ecology*, corrected printing of the second printing. New York: Springer-Verlag. 1983. 303 p.
- Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. New York: Springer, 1995. 506 p.
- Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // *Biochim. Diophys. Acta*. 1986. Vol. 849. P. 77–84.
- Laurila T., Soegaard H., Lloyd C. R., Aurela M., Tuovinen J.-P., Nordstroem C. Seasonal variations of net CO₂ exchange in European Arctic ecosystems // *Theor. Appl. Climatol*. 2001. Vol. 70. P. 183–201.
- Lavola A., Julkunen-Tiitto R. The effect of elevated CO₂ and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* // *Oecologia*. 1994. Vol. 99. P. 315–321.
- Law R., Cook R. E. D., Manlove R. J. The ecology of flower and bulbil production in *Polygonum viviparum* // *Nord. J. Bot.* 1983. Vol. 3 (5). P. 559–566.
- Lettner Ch., Muller E., Postma F., Verweij K. F., Peeters B., Kristiansen M., Bender M., Alsos I. G., Eidesen P. B. CSI: Svalbard — exploring relations between ploidy, growth form and habitat in *Saxifraga oppositifolia* (current *Saxifraga* investigations in high-arctic Svalbard) // *Polar ecology conference*. 2012. Abstracts. Česce Budějovice, 2012. P. 68–70.
- Levitt J. Responses of plant to environmental stresses: Vol. 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York, 1980. 497 p.
- Li Y., Jiao Y., Zhao Q. Photosynthetic Characteristics of Arctic Plants // *Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future*, 15th International Conference on Photosynthesis, Symposium 17, 2013/T. Kuang, C. Lu, L. Zhang (eds.). Hangzhou; New York; Dordrecht; London: Zhejiang University Press: Springer: Heidelberg, 2013. P. 633–637.
- Liaaen-Jensen S. Algal carotenoids and chemosystematics // *Marine Natural Products Chemistry*. 1977. N 1. P. 239–259.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. Vol. 11, N 5. P. 591–592.
- Liu X.-Y., Li B., Yang J.-H. et al. Over expression of tomato chloroplast omega-3 fatty acid desaturase gene alleviates the photoinhibition of photosystems 2 and 1 under chilling stress // *Photosynthetica*. 2008. Vol. 46. P. 185–192.
- Lloyd C. R. On the physical controls of the carbon dioxide balance at a high Arctic site in Svalbard // *Theor. Appl. Climatol*. 2001. Vol. 70. P. 167–182.
- Long C., Min Y., Zhao X., Yany Ch., Sun H., Lu H. Y., Tang L. Y., Shou Zh. Origin area and migration route: chloroplast DNA diversity in the arcticpine plant *Koenigia islandica* // *Science China: Earth Sciences*. 2014. Vol. 57. P. 1760–1770.

- Löve A., Sarkar P. Heat tolerances of *Koenigia islandica* // Bot. Not. 1957. Vol. 110. P. 478–481.
- Lütz C. Avoidance of photoinhibition and examples of photodestruction in high alpine *Eriophorum* // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 148. P. 120–128.
- Lütz C. Cell physiology of plants growing in cold environments // Protoplasma. 2010. Vol. 244. P. 53–73.
- Lütz C., Engel L. Changes in chloroplast ultrastructure in some high alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate? // Protoplasma. 2007. Vol. 231. P. 183–192.
- Lütz C., Holzinger A. A. Comparative Analysis of Photosynthetic Pigments and Tocopherol of Some Arctic-Alpine Plants from the Kongsfjorden Area, Spitsbergen, Norway // Ber. Polar Meeresfjordenforsch. 2004. Vol. 492. P. 114–122.
- Lütz C., Bergweiler P., Di Piazza L., Holzinger A. Cell organelle structure and function in alpine and polar plants are influenced by growth conditions and climate // Plants in alpine regions: cell physiology of adaption and survival strategies/Lütz C. (eds.). Wien: Springer, 2012. P. 43–60.
- Marchand F. L., Mertens S., Kockelbergh F., Beyens L., Nijs I. Performance of high Arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event // Global Change Biology. 2005. Vol. 11. P. 2078–2089.
- Marchand F. L., Verlinden M., Kockelbergh F., Graae B., Beyens L., Nijs I. Disentangling effects of an experimentally imposed extreme temperature event and naturally associated desiccation on Arctic tundra // Functional Ecology. 2006. Vol. 20. P. 917–928.
- Markovskaya E. F., Shmakova N. Ju., Kostina V. A. New record of *Euphrasia frigida* Pugsl. In Colesdalen, Svalbard // Czech Polar Reports. 2013. Vol. 3, N 2. P. 87–92.
- Markovskaya E., Schmakova N., Sergienko L. Ecophysiological characteristics of the coastal plants in the conditions of the tidal zone on the coasts of Svalbard // Czech Polar Reports. 2012. Vol. 2, N 2. P. 103–108.
- Markovskaya E. F., Shmakova N. Yu., Novichonok E. V. Biometrical parameters, pigment content and functional characteristics of photosynthetic apparatus of *Bistorta vivipara* within the territory of West Spitsbergen // Czech Polar Reports. 2016. Vol. 6, N 1. P. 1–12.
- Marschall M., Proctor M. C. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids // Ann. Bot. 2004. Vol. 94. P. 593–603.
- Martin C. E. Chlorophyll *a/b* ratios of eleven North Carolina mosses // Bryologist. 1980. Vol. 83. P. 84–87.

- Martin C. E., Churchill S. P.* Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas // *J. Bryol.* 1982. Vol. 12. P. 297–304.
- Martinez Abaigar J., Nunez Olivera E.* Ecophysiology of photosynthetic pigments in aquatic bryophytes // *Bryology for the Twenty-first Century*/J. W. Bates, N. W. Ashton, J. G. Duckett (eds.). Leeds: Maney Publishing and the British Bryological Society, 1998. P. 277–292.
- Masarovičova E., Elias P.* Some ecophysiological features in woodland mosses in SW Slovakia 2. Chlorophyll content and photosynthesis // *Symp. Biol. Hung.* 1987. Vol. 35. P. 113–123.
- Maslova T. G., Popova I. A.* Adaptive properties of the plant pigment systems // *Photosynthetica.* 1993. Vol. 29, N 2. P. 195–203.
- Matsuda O., Iba K.* Trienoic fatty acid and stress responses in higher plants // *Plant Biotechnology.* 2005. Vol. 22. P. 423–430.
- McClure J. W.* Physiology of flavanoids in plant // *Plant Flavanoids in Biology and Medicine: Biochemical Pharmacological and Structure activity Relationship*/eds. Cody V., Middleton E., Harborne J. B., Alan R. Liss. New York, 1986. P. 77–85.
- McCown B. H.* The interactions of organic nutrients, soil nitrogen, and plant growth and survival in the arctic environment // *Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra*/eds. L. L. Tieszen. New York: Springer-Verlag, 1978. P. 435–456.
- Melis A.* Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency // *Plant Sci.* 2009. Vol. 177. P. 272–280.
- Mishler B. D., Oliver M. J.* Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss, in the Organ Mountains of southern New Mexico // *Bryologist.* 1991. Vol. 94. P. 143–153.
- Mittler R.* Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Sci.* 2000. Vol. 7. P. 405–410.
- Miura K., Tada Ya.* Regulation of water, salinity and cold stress responses by salicylic acid // *Frontiers in plant science.* 2014. Vol. 5. P. 1–12.
- Molau U.* Phenology and reproductive ecology in six subalpine species of Rhinanthoideae (Shrophulariaceae) // *Opera Botanica.* 1993. Vol. 121. P. 7–17.
- Muraoka H., Noda H., Uchida M., Ohtsuka T., Koizumi H., Nakatsubo T.* Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in a high Arctic tundra ecosystem, Ny-Alesund, Svalbard: implications for their role in ecosystem carbon gain // *J. Plant Res.* 2008. Vol. 121. P. 137–145.
- Murphy D. J.* *Plant lipids: Biology, utilisation, and manipulation.* Boca Raton, FL: CRC Press, 2005. P. 131–141.

- Nakabayashi R., Yonekura-Sakakibara K., Urano K., Suzuki M., Yamada Y., Nishizawa T., Matsuda F., Kojima M., Sakakibara H., Shinozaki K., Michael A. J., Tohge T., Yamazaki M., Saito K.* Enhancement of oxidative and drought tolerance in *Arabidopsis* by over accumulation of antioxidant flavonoids // *The Plant Journal*. 2014. Vol. 77. P. 367–379.
- Namdjoyana S. H., Khavari-Nejad R. A., Bernard F., Nejadstari T., Shaker H.* Antioxidant Defense Mechanisms in Response to Cadmium Treatments in Two Safflower Cultivars // *Russ. J. Plant Physiol.* 2011. Vol. 58, N 3. P. 467–477. doi: 10.1134/S1021443711030149.
- Nash III T. H.* Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. P. 1–8, 88–135.
- Nazari M. R., Habibpour Mehraban F., Maali Amiri R., Zeinali Khaneghah H.* Change in antioxidant responses against oxidative damage in black chickpea following cold acclimation // *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 59, № 2. P. 183–189. doi: 10.1134/S102144371201013X.
- Nimaeva O. D., Pradedova, E. V., Salyaev, R. K.* Activity and isoenzyme composition of vacuolar peroxidase in the roots of red beet at different stages of development and upon changes in storage conditions // *Russ. J. Plant Physiol.* 2014. Vol. 61, N 3. P. 324–331. doi: 10.1134/S1021443714030108.
- Niyogi K., Grossman A., Bjorkman O.* How plants protect themselves from damage by excessive sunlight Year Book, 95. [S. l.]: Cagnegie Institution, 1995. P. 99–105.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S.* Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous fungi [Электронный ресурс]. Version 29 April 2011. Uppsala, 2011. URL: http://130.238.83.220/santesson/Santesson_manual.pdf.
- Nordstroem C., Soegaard H., Christensen T. R. et al.* Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen ecosystem in NE-Greenland // *Theor. Appl. Climatol.* 2001. Vol. 70. P. 149–166.
- Nunez C., Aizen M., Ezcurra C.* Species associations and nurse effects in patches of high-Andean vegetation // *J. Veg. Sci.* 1999. N 10. P. 357–364.
- Nybakken L.* UV-screening in Arctic and alpine vascular plants and lichens. Doctor scientiarum theses. Ås: Agricultural University of Norway, 2003. 28 p.
- Nyléhn J., Totland O.* Effects of temperature and natural disturbance on growth, reproduction and population density in the alpine annual hemiparasite *Euphrasia frigida* // *Arctic, Antarctic and Alpine Research.* 1999. Vol. 31. P. 259–263.
- Oberbauer S. F., Oechel W. C.* Maximum CO₂-assimilation rates of vascular plants on an Alaskan arctic tundra slope // *Holarctic Ecology.* 1989. Vol. 12. P. 312–316.

- Odasz A. M.* Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway // *Journal of Vegetation Science*. 1994. Vol. 5. P. 913–920.
- Olave-Concha N., Bravo L. A., Ruiz-Lara S., Corcuera L. J.* Differential accumulation of dehydrin-like proteins by abiotic stresses in *Deschampsia antarctica* Desv. // *Polar Biol*. 2005. Vol. 28. P. 506–513.
- Oppeneiger C.* Einfluss von klimatischen Faktoren auf den Primär- und Sekundärstoffwechsel von *Dryas octopetala* L.: Ph. D. thesis. Innsbruck: University of Innsbruck, 2008.
- Palozza P., Krinsky N. I.* β -carotene and α -tocopherol are synergistic antioxidants // *Arch. Biochem. Biophys*. 1992. Vol. 297. P. 184–187.
- Pawłowski B.* Flora Tatr (Flora of the Tartas). Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1956. Vol. 1. 672 p.
- Pearson R. G., Dawson T. P.* Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? // *Global Ecology and Biogeography*. 2003. Vol. 12. P. 361–371.
- Penfield S.* Temperature perception and signal transduction in plant // *New Phytologist*. 2008. Vol. 179. P. 615–628.
- Perez-Torres E., Bravo L. A., Corcuera L. J., Johson G. N.* Is electron transport to oxygen an important mechanism in photoprotection? Contrasting responses from Antarctic vascular plants // *Physiol. Plant*. 2007. Vol. 130. P. 185–194.
- Perez-Torres E., Dinamarca J., Bravo L., Corcuera L.* Responses of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. to High Light and Low Temperature // *Polar Biol*. 2004. Vol. 27. P. 183–189.
- Poljsak B., Milisav I.* The Neglected Significance of “Antioxidative Stress” // *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*. 2012. [12] p. doi:10.1155/2012/480895.
- Potvin C.* Biomass allocation and phenological differences among southern and northern populations of the C₄ grass *Echinochloa crus-galli* // *J. Ecol*. 1986. Vol. 74. P. 915–923.
- Proctor M. C. F.* *Physiological Ecology* // *The biology of bryophytes*. 2002. P. 225–247.
- Pysek P., Lyska J.* Colonization of *Sibbaldia tetrandra* cushions on alpine scree in the Pamiro-Alai mountains, Central Asia // *Arc. Alp. Res*. 1991. N 23. P. 263–272.
- Rai A. N.* Nitrogen metabolism // *Handbook of Lichenology*/ed. Galun. Boca Raton: CRS Press, 1988. P. 201–237.
- Rivero R. M., Ruiz J. M., Garcia P. C., López-Lefebvre L. R., Sánchez E., Romero L.* Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants // *Plant Sci*. 2001. Vol. 160, N 2. P. 315–321. doi: 10.1016/S0168–9452 (00) 00395–2.

- Routaboul J.-M., Fischer S. F., Browse J.* Trienoic fatty acid are required to maintain chloroplast function at low temperatures // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1697–1705.
- Rønning O. I.* The Flora of Svalbard. Oslo: Norsk Polarinstitut, 1996. 184 p.
- Sakai A., Larcher W.* Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress, *Ecological studies*. Vol. 62. New York: Springer Verlag, 1987. P. 124–131.
- Schmid K. M., Ohlrogge J. B.* Lipid metabolism in plants // *Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes*/eds. J. E. Vance, Dennis Vance. Amsterdam: Elsevier. 2002. P. 93–126.
- Schofield W. B.* Physiology; Ecology // *Introduction to bryology*. Department of Botany. Vancouver: University of British Columbia, 1985. P. 290–329.
- Seddon S., Cheshire A. C.* Photosynthetic response of *Amphibolis antarctica* and *Posidonia australis* to temperature and desiccation using chlorophyll fluorescence // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. Vol. 220. P. 119–130.
- Seel W. E., Press M. C.* Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites I. Growth, mineral accumulation and above-ground dry-matter partitioning // *New Phytologist*. 1993. Vol. 125. P. 131–138.
- Semichatova O. A., Gerasimenko T. V., Ivanova T. I.* Photosynthesis, respiration, and growth in the Soviet Arctic // *Arctic Ecosystems in Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. London: Academic Press, 1992. P. 169–192.
- Shen F. Y., Liu W. J., Gao R. G., Zhang W. G., Zhao Q.* Thermodynamic Analysis on Mechanism of Deep Supercooling of Tissue Water in Winter-Hardy Plants // *Cryoletters*. 2002. Vol. 23 (3). P. 141–150.
- Sietersdal M., Birks H. J. B.* A comparative ecological study of Norwegian mountain plants in relation to possible future climatic change // *J. Biogeogr.* 1997. Vol. 24. P. 127–152.
- Silvertown J. W., Lovett Doust J.* *Introduction to plant Population Biology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1993. 210 p.
- Singh S. M., Singh P.* Chemical constituents and antioxidant potential of Arctic vascular plants, lichens and a mushroom from Svalbard // *Polar Ecology Conference: Abstracts*. Ceske Budejovice, 2012. P. 116–117.
- Skrede I., Bronken E. P., Pineiro P. R., Brochman Ch.* Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.) // *Molecular Ecology*. 2006. Vol. 15 (7). P. 1827–1840.
- Solghau K. A., Gauslaa Y., Nybakken L., Bilger W.* UV-induction of sun-screening pigments in lichens // *New Phytologist*. 2003. Vol. 158. P. 91–100.
- Spribile T., Tuovinen V., Resl P.* Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens // *Science*. 2016. Vol. 353. P. 488–92.

- Stapleton A. E., Valbot V.* Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultraviolet-radiation damage // *Plant Physiol.* 1994. Vol. 105. P. 881–889.
- Starr G., Oberbauer S. F., Ahlquist L. E.* The photosynthetic response of Alaskan tundra plants to increased season length and soil warming // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 2008. Vol. 40. P. 181–191.
- Steudle E., Peterson C. A.* How Does Water Get through Roots? // *J. Exp. Bot.* 1998. Vol. 49. P. 775–788.
- Streb P., Josse E.-M., Gallouët E., Baptist F., Kuntz M., Cornic G.* Evidence for alternative electron sinks to photosynthetic carbon assimilation in the high mountain species *Ranunculus glacialis* // *Plant Cell Environ.* 2005. Vol. 28. P. 1123–1135.
- Svoboda J.* Ecology and primary production of raised beach communities, Truelove, Lowland // *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a High Arctic Ecosystem*/ed. L. C. Bliss. Edmonton: Univ. of Alberta Press, 1977. P. 185–216.
- Svoboda J.* Evolution of Plant Cold Hardiness and its Manifestation along the Latitudinal Gradient in the Canadian Arctic // *Plant Cold Hardiness: from the Laboratory to the Field*/L. V. Gusta, M. Wisniewski, K. K. Tanino (eds.). Saskatoon, 2009. P. 140–162.
- Svoboda J.* Plants of the High arctic: how do they manage? // *Living Explorers of the Canadian Arctic*/ed. Milligan S., Kupsh W. O. Outcrop. Yellowknife: The Northern Publishers, 1978. P. 194–225.
- Svoboda J., Henry H. G. R.* Succession in marginal arctic environments // *Arctic and Alpine Research.* 1987. Vol. 19. P. 373–384.
- The Geological History of Svalbard. Evolution of an arctic archipelago*/ed. O. J. Aga. Stavanger, 1986. 121 p.
- Tertitski G. M., Bakken V., Gavriilo M. V., Krasnov J. V., Nikolaeva N. G., Pokrovskaya I. V.* The Barents Sea // *Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara sea.* Tromso, 2000. P. 11–34.
- Thomashow M. F.* Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanism // *Ann. Rev. Plant Physiology. Mol. Biol.* 1999. Vol. 50. P. 571–599.
- Tieszen L. L., Johnson P. L.* Pigment structure of some arctic tundra communities // *Ecology.* 1968. Vol. 49, N. 2. P. 370–373.
- Tosserams M., Smet J., Magendans E., Rozema J.* Nutrient availability influences UV-B sensitivity of *Plantago lanceolata* // *Plant ecol.* 2001. Vol. 154. P. 157–168.
- Tretiach M., Carpanelli A.* Chlorophyll content and morphology as factors influencing the photosynthetic rate of *Parmelia caperata* // *The Lichenologist.* 1992. Vol. 24, N. 1. P. 81–90.

- Uchida M., Kishimoto A., Muraoka H., Nakatsubo T., Kanda H., Koizumi H.* Seasonal shift in factors controlling net ecosystem production in a high Arctic terrestrial ecosystem // *Journal of Plant Research*. 2010. Vol. 123. P. 79–85.
- Upchurch R. G.* Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plant to stress // *Biotechnology Letters*. 2008. Vol. 30. P. 967–977.
- Valadon L. R. G.* Carotenoids as additional taxonomic characters in fungi a review // *Transactions of the British Mycological Society*. 1976. N 67. P. 1–15.
- Villar L.* Polygonum // *Flora Iberica/S. Castroviejo, M. Lainz, G. L. González, P. Montserrat, F. Muñoz Garmendia, J. Paiva & L. Villar (eds.); Real Jardín Botánico*. Madrid, 1990. Vol. 2. P. 571–586.
- Wagner I., Simons A. M.* Divergence among arctic and alpine populations of the annual, *Koenigia islandica*: morphology, life-history, and phenology // *Ecography*. 2009a. Vol. 32. P. 114–122.
- Wagner I., Simons A. M.* Divergence in germination traits among arctic and alpine populations of *Koenigia islandica*: light requirements // *Plant Ecol*. 2009. Vol. 204. P. 145–153.
- Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D.* Plant community responses to experimental warming across the tundra biome // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. Vol. 103. P. 1342–1346.
- Wallis J. G., Browse J.* Mutants of Arabidopsis reveal many roles for membrane lipids // *Progress in Lipid research*. 2002. Vol. 41. P. 54–278.
- Wang X. Y., Zhao Q., Jiao Y. X.* Microstructure and Ultrastructure of four Arctic Angiosperm plant leaves // *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*. 2008. Vol. 28 (10). P. 1989–1996.
- Webb D. A., Chater A. O.* Polygonum // *Flora Europaea/T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burge, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb (eds.)*. Cambridge: Cambridge University Press, 1964. Vol. 1. P. 76–80.
- Weisheimer A., Palmer T. N.* Changing frequency of occurrence of extreme seasonal temperatures under global warming // *Geophys. Res. Lett*. 2005. Vol. 32. P. 1–5. doi: 10.1029/2005GL023365.
- Welker J. M., Fahnestock J. T., Henry G. H. R., Odeh K. W., Chimner R. A.* CO₂-exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming // *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10. P. 1981–1995.
- Wigley T. M. L.* Impact of extreme events // *Nature*. 1985. Vol. 316. P. 106–107.
- Wildi B., Lütz C.* Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes // *Plant Cell Environ*. 1996. Vol. 19. P. 138–146.
- Wilhelmsen J. B.* Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia*, *Xanthoria* // *Bot. Trids*. 1959. N. 55. P. 20–36.

- Williams C. A., Grayer R. J. Anthocyanins and other flavonoids // Nat. Prod. Rep. 2004. Vol. 21. P. 539–573.
- Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress // Curr. Opin. Plant Biol. 2001. P. 218–223.
- Wookey P. A., Welker J. M., Parsons A. N., Press M. C., Callaghan T. V., Lee J. A. Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated environmental change at a high arctic polar semi-desert // Oikos. 1994. Vol. 70. P. 131–139.
- Wright I. J., Reich P. B., Atkin O. K., Lisk Ch. H., Tjoelker M. G., Wistobi M. Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites // New Phytol. 2006. Vol. 169. P. 309–319.
- Xiong F. S., Ruhland C. T., Day T. A. Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* // Physiol Plant. 1999. Vol. 106. P. 276–286.
- Yeloff D., Blokker P., Boelen P., Rozema J. Is Pollen Morphology of *Salix polaris* Affected by Enhanced UV-B Irradiation? Results from a Field Experiment in High Arctic Tundra // Arctic Antarctic and Alpine Research. 2008. Vol. 40 (4). P. 770–774.
- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. Plant responses to drought and stress tolerance // Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Special Issue. P. 187–206.
- Zajac M., Zajac A. The geographical elements of native flora of Poland/ed. by Laboratory of Computer Chorology, Institute of Botany, Jagiellonian University. Kraków, 2009. 94 p.
- Zheng G., Tian B., Zhang F. et al. Plant adaptation to frequent alternations between high and low temperatures: remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels // Plant Cell Env. 2011. Vol. 34. P. 1431–1442.
- Zhu Y., Siegwolf R. T. W., Durka W., Körner C. Phylogenetically balanced evidence for structural and carbon isotope responses in plants along elevation gradients // Oecologia. 2010. Vol. 162. P. 853–863.
- Zuñiga-Feest A., Ort D. R., Gutierrez A., Gidekel M., Bravo L. A., Corcuera L. J. Light regulation of sucrose-phosphate synthase activity in the freezing-tolerant grass *Deschampsia antarctica* // Photosynth Res. 2005. Vol. 83. P. 75–86.

Научное издание

Марковская Евгения Федоровна
Шмакова Наталья Юрьевна

РАСТЕНИЯ И ЛИШАЙНИКИ ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА

Экология, физиология

Редактор *Т. В. Климюк*

Художественный редактор *Н. Н. Осипов*

Подписано в печать 17.10.2017. Формат 70 × 100 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 20. Тираж 500 экз.
Изд. № 187

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ
им. Н. А. АВРОРИНА

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ISBN: 978-5-8021-3200-5



9 785802 132005

