

СООБЩЕНИЯ

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ
RUBUS CHAMAEMORUS (ROSACEAE) НА ЗАПАДНОМ ШПИЦБЕРГЕНЕ

© 2019 г. Е. Ф. Марковская^{1,*}, Н. Ю. Шмакова^{2,**},
К. В. Морозова^{1,***}, О. В. Ермолаева²

¹ Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, г. Петрозаводск, 185910, Россия

² Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина
Кольского научного центра РАН
г. Кировск, Мурманской обл., 184250, Россия

*e-mail: volev10@mail.ru

**e-mail: shmanatalya@yandex.ru

***e-mail: mkv25@bk.ru

Поступила в редакцию 08.02.2019 г.

После доработки 10.11.2019 г.

Принята к публикации 12.11.2019 г.

В статье представлены результаты исследования микропопуляции редкого во флоре Западного Шпицбергена вида *Rubus chamaemorus* L. (Rosaceae). Самоподдержание микропопуляции морошки приземистой происходит за счет вегетативного размножения. Листья имеют дорзовентральный тип строения мезофилла и большое количество устьиц на обеих сторонах листа. Содержание пигментов в листьях морошки изменяется незначительно в разные годы наблюдений. Количество хлорофиллов в среднем составило 3.28 мг/г сухой массы, каротиноидов – 0.95 мг/г сухой массы, доля хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) – 52%. По количеству зеленых пигментов морошка относится к группе видов, которые не являются доминантами в арктических тундровых сообществах Западного Шпицбергена, а тяготеют к специфическим экотопам. Фотосинтетический аппарат *Rubus chamaemorus* не адаптирован к высокоэффективной работе в условиях Арктики, о чем свидетельствуют низкие значения реального квантового выхода (YII) и высокие значения нефотохимического тушения (NPQ).

Ключевые слова: *Rubus chamaemorus*, Rosaceae, микропопуляция, редкий вид, анатомия листа, биометрия, параметры флуоресценции, содержание пигментов, о. Западный Шпицберген

DOI: 10.1134/S0006813619110115

Морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.) является гипоарктическим видом, имеющим циркумбореальное распространение (Kositsin, 2001). Северной границей ареала этого вида в России является архипелаг Северная Земля, в Европе – Гренландия и Шпицберген, где известны единичные местонахождения. В широтном протяжении вид встречается на всей территории России – от Мурманской и Калининградской областей до берегов Тихого океана. В Северной Америке ареал морошки приземистой охватывает Аляску и Канаду.

Данный вид обладает широкой фитоценотической амплитудой и произрастает в разных местообитаниях, которые приурочены в основном к разным типам болот.

В частности, на верховых болотах *R. chamaemorus* произрастает в кустарничково-сфагновых сообществах (Lohi, 1974; Kositsin, 2001). В Арктике морошка обычна в полосе гипоарктических тундр; в полосе арктических тундр встречается спорадически, в полярных пустынях отсутствует. Плодоносит морошка в тундре не каждый год. Она хорошо переносит близость вечной мерзлоты, так как ее придаточные корни достигают поздно оттаивающие почвенные слои. Ценопопуляции морошки занимают площадь на болотах в таежной зоне около 80–100 га и более 500 га в тундре. На болотах средней и северной тайги плотность размещения побегов варьирует от 65 до 120 шт./м², в тундре этот показатель выше – до 140–179 шт./м² (Valuiskikh, Teteryuk, 2010).

На архипелаге Шпицберген род *Rubus* представлен одним видом *R. chamaemorus*. Встречается только несколько местообитаний этого растения в районе самого крупного залива Ис-фьорд (Rønning, 1996). Цель работы – анатомо-морфологическое и экофизиологическое изучение редкого вида *Rubus chamaemorus* в микропопуляции на о. Западный Шпицберген.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район и место исследования. Работа выполнена на микропопуляции *Rubus chamaemorus*, которая была обнаружена в 2015 г. в окрестностях п. Баренцбург на территории о. Западный Шпицберген. Растения произрастали на антропогенно трансформированном незаболоченном склоне западной экспозиции рядом с теплотрассой вблизи дороги (N 78003.365, E 014013.142) (Markovskaya, Shmakova, 2015). Микропопуляция морошки в травяно-кустарничковом сообществе представлена 35 побегами на площади 80 × 50 см. По данным метеорологической обсерватории п. Баренцбург среднегодовое значение суммарной солнечной радиации составляет 2214 МДж/м², средняя продолжительность солнечного сияния составляет 886 часов. На широте Баренцбурга с 19 апреля по 24 августа полярный день, с 28 октября до 15 февраля полярная ночь. Наиболее холодный месяц февраль с температурой –18°C. В среднем в год выпадает 563 мм осадков, которые в основном приходятся на январь-февраль. Территория находится в зоне вечной мерзлоты, глубина летнего оттаивания 98–190 см в зависимости от характера растительного покрова (Osokin, Sosnovskiy, 2008). Климатические особенности обуславливают короткий вегетационный период (40–70 дней), продолжительность которого определяется временем схода снега в локальных местообитаниях. Среднегодовая температура самого теплого месяца июля (период исследования) +8°C. Летом часты туманы и осадки в виде мороси.

Объект исследования. *Rubus chamaemorus* – поликарпическое, длиннокорневищное, травянистое, двудомное растение с однолетними надземными безрозеточными побегами (Kositsin, 2001). Взрослая особь морошки представляет собой сложную побеговую систему, состоящую из травянистых однолетних побегов, отходящих от симподиально ветвящегося корневища с придаточными корнями в узлах. Во флоре Шпицбергена *R. chamaemorus* является редким видом, побеги которого в сезонном развитии не вступают в фазу цветения. Самоподдержание микропопуляции морошки в районе исследования происходит в основном за счет медленно разрастающегося корневища.

Методы исследования. *Rubus chamaemorus* – редкий вид, что ограничивает изъятие исходного растительного материала из природной популяции. Все возможные биометрические измерения (длина и ширина листьев) были проведены в поле на интактных растениях.

Анатомо-морфологические методы. Для проведения анатомического исследования отбирали хорошо развитые листья и фиксировали в 70% спирте. Анатомическую структуру листьев изучали на временных препаратах, делая поперечные срезы и анализируя их при помощи световых микроскопов МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) и Score A1 (ZEISS, Германия) с увеличением окуляра 4х, 10х, 40х. Измерения показателей

(толщина листьев, размеры устьиц, размеры клеток тканей) проводили с помощью окуляр-микрометра WF10X/22 мм в 50–90-кратной повторности.

Изучение морфометрических параметров мезоструктуры листа проводили по методике А.Т. Мокроносова и Р.А. Борзенковой (Mokronosov, Borzenkova, 1978). Определение типа устьичного аппарата, подсчет устьиц и измерение их размеров проводили на продольных парадермальных срезах (Sautkina, Poliksenova, 2011). Площадь устьиц рассчитывали по форме площади сферы ($S_{ус} = \pi \times D \times L/4$, где D – длина устьица, L – ширина, $\pi = 3.14$). Подсчет числа устьиц проводили не менее чем в 10 полях зрения для каждого листа на обеих сторонах. Измерение устьичной щели не проводили (закрыта). Подсчет количества клеток, хлоропластов и объема клетки, соответствующей одному хлоропласту, проводили отдельно в клетках губчатого и палисадного мезофилла. Повторности вычисления составляли от 40 до 170.

Площадь листьев (3-й сформированный лист, повторность 6-кратная) определяли гравиметрическим методом после получения отпечатков на миллиметровой бумаге. Далее рассчитывали показатели листовой поверхности – УПП (удельная поверхностная плотность листа, г сух. дм⁻²).

Физиологические методы. Содержание фотосинтетических пигментов определяли в спиртовых вытяжках (96%) по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов a и b , каротиноидов с помощью спектрофотометра UV–1800 (Shimadzu, Япония) (Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Maslova, Popova, 1993). Отбор материала проводили в течение 2 лет в одни и те же сроки в четырехкратной биологической повторности. Содержание сухого вещества определяли высушиванием при температуре 105°C до абсолютно сухого веса.

Параметры интенсивности флуоресценции хлорофилла a (ИФХ) регистрировали с помощью флуориметра JUNIOR-PAM с импульсно-модулированным освещением (Heinz, Walz, Германия) после 30-минутной темновой адаптации. После темновой адаптации определяли начальную (F_0) и максимальную (F_m) флуоресценцию (PPFD насыщающего импульса составила 10000 мкмоль м⁻² с⁻¹), рассчитывали максимальный фотохимический квантовый выход ФС II (F_v/F_m); эффективный квантовый выход ФС II ($Y(II)$), скорость фотосинтетического транспорта электронов (ETR) и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла a (NPQ). Параметры флуоресценции измеряли при интенсивности действующего света 820 мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹ в 3-кратной повторности.

Статистическая обработка данных проведена с использованием стандартных пакетов программ Microsoft Excel 7 и Statgraphics for Windows. Для оценки достоверности различий использовали t -критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Обработка результатов флуориметра осуществлена с помощью программного обеспечения WinControl.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительное сообщество в течение нескольких лет наблюдений сохранялось разреженным, видовой состав остался неизменным: *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Salix polaris* Wahlenb., *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt, *Poa arctica* R. Br., несколько видов мхов и лишайников (виды нарушенных экотопов). В исследуемой микрогруппировке растения представлены только вегетативными побегами, которые отходят от корневища, лежащего в основном на поверхности (толщина около 1 см). На момент исследования (вторая декада июля) побеги имели по 2–3 хорошо развитых ли-



Рис. 1. Микропопуляция *Rubus chamaemorus* на Западном Шпицбергене (фото Н.Ю. Шмаковой, Е.Ф. Марковской),

Fig. 1. Micropopulation of *Rubus chamaemorus* in West Svalbard (photo by N.Yu. Shmakova and E.F. Markovskaya).

ста, а 4 и 5-й листья еще формировались. Растения визуально не имели зачатков репродуктивных органов (рис. 1 фото микропопуляции).

По имеющимся данным в других регионах Севера морфометрические показатели листьев морозники очень близки, несмотря на различия условий обитания (табл. 1).

Анатомия листа. Листья морозники приземистой имеют дорзовентральный тип строения мезофилла. Палисадный мезофилл расположен на адаксиальной стороне листа, губчатый мезофилл – на абаксиальной стороне.

Толщина листовой пластинки 161.89 ± 2.06 мкм (табл. 3) с низким коэффициентом вариации – 9.7%. Нижняя сторона листовой пластинки опушена длинными простыми и головчатыми волосками (состоят из двухклеточной ножки и одноклеточной головки). На верхней стороне листа отмечены более редкие простые волоски, в основном вдоль жилок. Это согласуется с данными об опушенности листа морозники приземистой, произрастающей в Ямало-Ненецком регионе (Egorova, Vandyshev, 2009). Как отмечает Н.В. Василевская (Vasilevskaya, 2014), дорзовентральный тип строения мезофилла у арктических видов слабо выражен и встречается реже, чем гомогенный тип. По мнению Ю.В. Гамалея (Gamaley, 2004) гомогенная структура характерна для листьев, не прошедших полностью дифференцировку и не закончивших растяжение. Заторможенный рост клеток связан с подавлением оттока ассимилятов низкими температурами, поскольку плазмодесмы и флоэма постоянно находятся в состоянии функциональной депрессии. Ряд исследователей (Antipov, 1974; Goryshina, 1989; Ryankov, 1993) считают, что растения с дорзовентральным строением мезофилла листа обладают значительной экологической пластичностью, что позволяет им произрастать в широком диапазоне условий обитания.

Покровная ткань на поперечном срезе представлена однослойной верхней и нижней эпидермой с овальными или прямоугольными клетками. Клетки верхней эпидермы (табл. 2) несколько крупнее и более вытянуты, чем клетки нижней эпидермы (значение показателя длина/ширина у клеток верхней эпидермы составляет 1.9, у клеток нижней эпидермы – 1.6). На обеих сторонах эпидермы видны многочисленные, мелкие, овальные, не погруженные, хаотично расположенные устьица. Устьица окружены

Таблица 1. Морфометрические показатели листьев *Rubus chamaemorus* в разных регионах
Table 1. Leaf morphometrics of *Rubus chamaemorus* from different regions

Регион, авторы Regions, authors	Длина листа, см Leaf length, cm	Ширина листа, см Leaf width, cm	Площадь листа, см ² Leaf area, cm ²
Баренцбург (Западный Шпицберген) Barentsburg (West Svalbard)	3.7 ± 0.2	5.2 ± 0.4	24.8 ± 2.3
Республика Карелия (Водлозерский р-н) Republic of Karelia (Vodlozersky District) (Morozova, Shevchenko, 2017)	—	—	14.4 ± 2.6
Республика Коми/Komi Republic (Valuyskikh, Teteryuk, 2010; Shelyakin et al., 2016*)	3.72 ± 0.49	5.21 ± 0.43	26.0*
Республика Саха (Якутия, (Нижнеколымский р-н)/Republic of Sakha (Yakutia, Nizhnekolymskiy District) (Spiridonova, 2015)	3.55 ± 0.26	5.09 ± 0.27	—
Большеземельская тундра (р. Море-Ю); о. Вайгач/Bolshezemelskaya tundra (More-Yu River), Vaygach Island (Nazarov, 1978**)	—	—	14.2 ± 2.0/5.1 ± 0.6**

Примечание. Данные, отмеченные * и **, взяты из статей, отмеченных * и ** соответственно.
 Note. The data marked by * and ** are taken from the articles marked by * and ** respectively.

Таблица 2. Анатомические показатели листа *Rubus chamaemorus* в разных регионах
Table 2. Anatomical parameters of *Rubus chamaemorus* leaves from different regions

Регион Region	Эпидерма Epidermis						Палисадный мезофилл Palisade mesophyll		
	Верхняя (адаксиальная) Upper (adaxial)			Нижняя (абаксиальная) Lower (abaxial)					
	Д	Ш	Д/Ш	Д	Ш	Д/Ш	Д	Ш	Д/Ш
Западный Шпицберген (West Svalbard)	29.0 ± 1.0	15.3 ± 0.6	1.9	26.7 ± 0.9	16.9 ± 0.5	1.6	32.3 ± 0.6	14.5 ± 0.4	2.2
Республика Карелия* (Republic of Karelia)*	52.9 ± 3.9	36.2 ± 2.2	1.5	43.9 ± 2.4	28.7 ± 1.7	1.5	62.6 ± 3.7	29.6 ± 1.7	2.1

Примечание. Д – длина и Ш – ширина клеток, мкм (поперечный срез). * – данные (Morozova, Shevchenko, 2017).

Note. Д – cell length, Ш – cell width, μm (leaf cross-section). * – data from Morozova, Shevchenko (2017).

неопределенным числом клеток, которые не отличаются по форме и размерам от основных клеток покровной ткани (аномоцитный тип устьичного аппарата). Количество устьиц на адаксиальной и абаксиальной сторонах достоверно не отличается и составляет 174.18 ± 7.86 и 191.75 ± 11.62 шт. мм⁻², соответственно. Однако, устьица на абаксиальной стороне имеют площадь в 1.3 раза больше, чем устьица на адаксиальной стороне (366.22 ± 10.74 и 289.44 ± 6.56 мкм²). Столбчатый мезофилл состоит из 1 ряда плотно расположенных прямоугольных клеток. Длина клеток в 2.2 раза больше ширины (32.2 ± 0.6 и 14.5 ± 0.36 мкм). Губчатая паренхима образована клетками, длина которых (22.6 ± 0.41 мкм) больше ширины (14.66 ± 0.39 мкм) в 1.5 раза. Клетки губчатого мезофилла расположены рыхло и формируются межклетники. Отмечено, что ширина

Таблица 3. Показатели мезоструктуры листа *Rubus chamaemorus* в разных регионах
Table 3. Indices of leaf mesostructure of *Rubus chamaemorus* in different regions

Показатели Indices	о. Западный Шпиц- берген, 78° с. ш. West Svalbard, N 78°	о. Вайгач*, 70° с. ш. Vaigach Isl., N 70°	Большеземельская тундра*, 68° с. ш. Bolshezemelskaya tundra, N 68°	Средний Урал*, 56° с. ш. Middle Urals, N 56°
Площадь листа, см ² Leaf area, cm ²	24.8 ± 2.3	5.1 ± 0.6	14.2 ± 2.0	86.0 ± 6.0
Толщина листа, мкм Leaf thickness, μm	162 ± 12	290 ± 15	210 ± 8	177 ± 12
УПП (сухой вес/площадь, мг дм ⁻²) Dry weight/area, mg dm ⁻²	540	630	650	390
Число клеток, тыс. см ⁻² , П/Г Cell number, thousand cm ⁻² , P/S	124 ± 7/184 ± 13	319 ± 10/310 ± 10	306 ± 10/207 ± 7	420 ± 13/162 ± 8
Число клеток на лист, млн Cell number per leaf, million	6.7 ± 0.6	3.2 ± 0.4	7.3 ± 1.0	50.0 ± 3.7
Объем клетки, тыс. мкм ³ , П/Г Cell volume, thousand μm ³ , P/S	3.7 ± 0.2/2.6 ± 0.1	6.1 ± 0.3/—	4.6 ± 0.3 —	3.9 ± 0.2/—
Число хлоропластов на клетку, шт., П/Г Chloroplast number per cell, pieces, P/S	18 ± 1/17 ± 1	12 ± 1/10 ± 1	17 ± 2/16 ± 2	17 ± 2/19 ± 2
Число хлоропластов, млн см ⁻² , П/Г Chloroplast number, million cm ⁻² , P/S	2.2 ± 0.2/3.1 ± 0.2	3.8 ± 0.3/3.1 ± 0.3	5.2 ± 0.6/3.3 ± 0.2	7.1 ± 0.9/3.1 ± 0.4
Объем клетки, соответствующий 1 хлоропласту, мкм ³ , П/Г Cell volume corresponding to 1 chloroplast, μm ³ , P/S	206 ± 18/153 ± 11	508 ± 49/—	270 ± 13/—	229 ± 29/—
Хлорофилл (a + b), мг дм ⁻² Chlorophylls (a + b), mg dm ⁻²	1.9	3.9	—	2.2
Хлорофилл (a + b), мг г ⁻¹ сухой массы Chlorophylls (a + b), mg g ⁻¹ of dry weight	3.3	6.2	—	7.4

Примечание. * — данные С.К. Назарова (Nazarov, 1978); мезофилл: П — палисадный, Г — губчатый.
 Note. * — data of S.K. Nazarov (1978); P — palisade mesophyll, S — spongy mesophyll.

клеток столбчатого и губчатого мезофилла одинакова, а длина достоверно различается ($p < 0.001$). Число клеток губчатого мезофилла в 1.5 раза больше, чем столбчатых (183.78 ± 12.88 тыс. см⁻² и 123.56 ± 7.36 тыс. см⁻², соответственно, табл. 3). Коэффициент палисадности (отношение толщины палисадной к толщине губчатой ткани на поперечном срезе листа) у исследованной популяции низкий и равен 0.33. Отмечено, что при продвижении на север этот показатель уменьшается (Nazarov, 1978). Для морошки сфагновых болот в районе Прибайкалья (Vuipova, 1988) коэффициент палисадности составил 0.6. Кудрявцева О.В. с соавторами (Kudryavtseva et al., 2001) указывают, что снижение коэффициента палисадности связано с изменением в небольших пределах длины клеток столбчатой паренхимы.

Сравнение размеров клеток покровной ткани и мезофилла листьев морошки приземистой (табл. 2), произрастающей в условиях Арктики и таежной зоны Карелии (сообщества болот), показало снижение размеров на северной границе распространения (верхней и нижней эпидермы на 50–40%, соответственно; палисадного мезофилла на 50%). В растительных сообществах Карелии клетки губчатой паренхимы округлой формы, диаметр составляет от 38.7 ± 3.6 до 45.6 ± 2.7 мкм (Morozova, Shevchenko, 2017). Необходимо отметить, что клетки верхней и нижней эпидермы листа морошки в Карелии, несмотря на некоторые различия в размерах, имеют округлую форму (Д/Ш – 1.5). У арктической популяции такую же форму наблюдали у клеток нижней эпидермы (Д/Ш – 1.6), а у клеток верхней – более вытянутую (Д/Ш – 1.9). Возможно, это связано с изменением светового режима в условиях Арктики, где морошка произрастает при круглосуточном освещении на открытом местообитании в отличие от условий на затененных экотопах в болотных экосистемах Карелии.

Исследование содержания хлоропластов в клетках столбчатой и губчатой хлоренхимы показало, что их число достоверно не различается в разных типах мезофилла: 18.11 ± 0.54 шт. и 16.93 ± 0.69 шт., соответственно. Однако объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, в палисадном мезофилле в 1.3 раза больше, чем в губчатом, что связано с большим объемом клеток палисадного мезофилла (табл. 3). Сходное количество хлоропластов свидетельствует о существенном вкладе в общую продуктивность фотосинтеза как палисадной, так и губчатой хлоренхимы. Аналогичные данные для этого вида (16–17 хлоропластов на клетку) получены в Большеземельской тундре (Nazarov, 1978). Количество хлоропластов на единицу площади листа к северу уменьшается, что обусловлено снижением их числа в основном в палисадном мезофилле, тогда как количество хлоропластов в губчатой ткани почти не изменяется (табл. 3).

Наиболее вариабельными показателями анатомической структуры листьев (поперечный срез) являются длина и ширина клеток эпидермы на абаксиальной стороне листьев (CV 32.3–37.8%), количество клеток мезофилла (CV 25.2–29.7%) и их объем (CV 35.9–43.3%), площадь устьиц (CV 26.9–30%); количество хлоропластов в губчатом мезофилле (CV 25.8%), клеточный объем хлоропластов (CV 21.1–23.3%). К менее изменчивым показателям относятся длина (13.1%) и ширина (17.4–19%) клеток палисадного и губчатого мезофилла, размеры клеток эпидермы на абаксиальной стороне листьев (CV 10.1–21.6%). Несмотря на то, что количество устьиц достоверно не различается на нижней и верхней стороне листа, на верхней стороне листа этот показатель менее изменчив, чем на нижней стороне (CV 15 и 24.2%, соответственно).

Сравнение анатомо-морфологических данных листа морошки по широтному градиенту в работе С.К. Назарова (Nazarov, 1978) показало, что указанные закономерности более четко прослеживаются от 56° с.ш. до 70° с.ш. Однако, по нашим данным, полученным в более высоких широтах (78° с.ш.), по толщине и площади листа такой строгой закономерности не отмечено. Это несоответствие может быть связано с тем, что климатические условия местообитания этого вида в районе Ис-фьорда на Шпицбергене оказались менее суровыми за счет влияния теплых вод Гольфстрима (средняя

температура июля в районе Баренцбурга +8°C), наличия фьордов и защищенного от ветров склона западной экспозиции. Климатические условия мыса Болванский Нос, самой северной точки острова Вайгач (56° с.ш.) считаются наиболее суровыми на материковой Арктике: средняя температура вегетационного периода +3.5°C, частые холодные ветры. И хотя по данным С.К. Назарова (Nazarov, 1978) морошка может там цвести, семена не вызревают даже в самые благоприятные годы. В условиях Шпицбергена, независимо от климатических условий года, растения исследуемой микропопуляции не образуют генеративных органов. Морошка, как олиготрофный вид, обычно приурочена к торфянисто-глеевым тундровым и торфяно-глеевым болотным почвам, на умеренно обогащенных кальцием рыхлых горных породах встречается только на участках с застойным увлажнением и хорошо развитым торфянистым горизонтом. Для местообитания исследуемой популяции морошки на Западном Шпицбергене характерны аркто-тундровые дерновые почвы, не содержащие торфянистый горизонт (Litvinova, Kashulina, 2015), что делает условия ее существования нехарактерными для биологии этого вида и, соответственно, вносит дисбаланс в тенденцию изменения морфолого-анатомических показателей при продвижении в высокие широты и способности к генеративному возобновлению.

Содержание пигментов пластид у *Rubus chamaemorus* на протяжении нескольких лет наблюдений изменялось незначительно. Содержание хлорофиллов в среднем составило 3.28 мг/г сухой массы (табл. 3), каротиноидов – 0.95 мг/г сухой массы, доля хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) – 52%. По количеству зеленых пигментов морошка относится к группе видов, которые не являются доминантами в арктических тундровых сообществах Западного Шпицбергена, а тяготеют к специфическим экотопам. Полученные данные характеризуют морошку как вид светолюбивого типа, не испытывающий потребности в защите ассимиляционного аппарата от избытка солнечного света.

По сравнению с другими видами сем. *Rosaceae*, изученными нами на Шпицбергене, морошка как арктобореальный вид, существующий здесь на границе своего ареала, имеет самые низкие значения содержания пигментов. По-видимому, это связано с ингибированием синтеза фотосинтетических пигментов при низких температурах, круглосуточном освещении и коротком вегетационном периоде в условиях Арктики (Markovskaya, Shmakova, 2017).

Поскольку для поглощения солнечной радиации важна не столько листовая масса, сколько образуемая поверхность, существенной характеристикой фотосинтетического аппарата служат показатели, отражающие соотношение массы и площади листа. Удельная поверхностная площадь листа (УПП) составила – 0.54 г сухой массы/дм². С возрастанием УПП увеличивается поверхность мезофилла и уменьшается сопротивление диффузии углекислоты.

Морошка – объект с широким ареалом распространения, поэтому интересно сравнение имеющихся данных по содержанию фотосинтетических пигментов в листьях по широтному градиенту, которое подтвердило ранее установленную зависимость – снижение их содержания с продвижением в высокие широты (Lyubimenko, 1916). Наибольшие величины содержания хлорофиллов отмечены в листьях морошки в Ленинградской области (10 мг/г сухой массы – Porova et al., 1989) и окрестностях Свердловска (7.4 мг/г сухой массы – Nazarov, 1978). В центральной части ареала (Республика Коми) содержание зеленых пигментов в фазе плодоношения составило 4.1 мг/г сухой массы (Lashmanova, Kuzivanova, 2011). При продвижении к северным границам ареала особо выделяется местообитание о. Вайгач, где содержание хлорофиллов достаточно высокое и составляет 6.2 мг/г сухой массы (Nazarov, 1978). В более высоких широтах содержание зеленых пигментов в 3 раза ниже, чем в благоприятных условиях умеренных широт: на п-ве Таймыр 2.9 мг/г сухой массы (Porova et al., 1989), а на границе ареала (Западный Шпицберген) – 3.3 мг/г сухой массы. Несмотря на значительный диа-

пазон содержания хлорофиллов у морошки, соотношения компонентов пигментного комплекса при этом почти не меняются, что говорит о функциональной активности фотосинтетического аппарата морошки. Для оценки этого параметра были исследованы реакции флуоресценции хлорофилла.

Исследование фотохимической активности фотосинтетического аппарата листьев морошки в течение двух лет показало, что величина максимального квантового выхода, который оценивается по показателю Fv/Fm , оказалась низкой. В 2015 году в среднем $Fv/Fm = 0.61 \pm 0.05$, в 2018 г. 0.55 ± 0.05 отн. ед., что свидетельствует о снижении потенциальной фотосинтетической активности фотохимических реакций. Реальный квантовый выход $Y(II)$ был низким и мало изменчивым по годам наблюдений. При низких значениях освещенности его величина 0.3, что составило около 50% от максимума (Fv/Fm). При увеличении освещенности до $600 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ отметили снижение до 0.15, а при освещенности $1150 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ фотохимические реакции ингибированы. Величина ЭТР (скорость транспорта электронов) в 2015 году была низкой $37.2 \pm 6.5 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (по быстрой световой кривой флуоресценции), а по данным 2018 г. она составила $65.6 \pm 3.3 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (по индукционным световым кривым флуоресценции). Однако, оба значения для растений Арктики очень низкие (Markovskaya, Shmakova, 2017). Эффективность нефотохимического тушения (NPQ) показывает ту часть энергии, которая растением не используется в фотосинтезе. В изученной микропопуляции морошки в 2015 г. эта величина достигла 2.7 отн.ед., в 2018 г. 2.2 отн.ед. Полученные значения свидетельствуют о неспособности растений использовать приходящую энергию. Необходимо отметить, что высокие значения этого показателя отмечались и при низких значениях освещенности. При 200 мкмоль NPQ было выше 1.0 отн.ед., а в некоторых опытах и при более низких значениях освещенности его значения были около 1.5 отн.ед. Полученные результаты показали, что фотосинтетический аппарат *R. chamaemorus* в условиях произрастания на территории Западного Шпицбергена функционально ингибирован. Это касается фотохимического этапа фотосинтеза – солнечная энергия поглощается, но не уходит в энергию химических связей, поэтому даже при низких освещенностях происходит подключение систем ее диссипации в виде тепла, что актуально для вида.

В работе Т.В. Герасименко и В.М. Швецово (Gerasimenko, Shvetsova, 1989) для *R. chamaemorus* (о. Врангеля) определены условия реализации максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза: освещенность 68 клк, температура 23°C , но даже в этом случае значение потенциальной интенсивности фотосинтеза достигает 35 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы в час. Это соответствует почти самым низким значениям по сравнению с другими исследованными видами на острове Врангеля, и *R. chamaemorus* входит в группу низкоассимилирующих видов. На Полярном Урале (Gerasimenko et al., 1996) интенсивность наблюдаемого фотосинтеза морошки при разных условиях температуры и освещенности варьирует в диапазоне 5.2–12.5 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы в час; максимальные значения в суточной динамике отмечены уже при 10–15 клк и $16\text{--}19^\circ\text{C}$ (последующий дневной рост температуры и освещенности вызывал снижение интенсивности фотосинтеза). Вид имеет низкое световое насыщение.

Таким образом, *Rubus chamaemorus* на границе своего северного ареала (Западный Шпицберген) имеет дорзовентральный тип строения мезофилла, менее характерный для арктических видов растений, чем гомогенный. Поддержание выявленной микропопуляции *R. chamaemorus* происходит за счет ежегодного разрастания корневища. Морошка на Западном Шпицбергене относится к группе видов со средним содержанием хлорофиллов. При значительном диапазоне содержания хлорофиллов по широтному градиенту ареала распространения вида, соотношения компонентов пигментного комплекса при этом мало изменчивы. Показано, что фотосинтетический аппарат *R. chamaemorus* не адаптирован к высокоэффективной работе в условиях Арк-

тики, а ингибирование ряда структурно-функциональных параметров жизнедеятельности *R. chamaemorus* в этих условиях привело его к положению редкого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antipov] Антипов Н.Н. 1974. О возникновении и развитии экологических групп растений в процессе эволюции. — В кн.: Проблемы эволюционной физиологии растений. Л. С. 119–122.
- [Buinova] Буинова М.Г. 1988. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. Новосибирск. 96 с.
- [Gamaley] Гамалей Ю.В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб. 424 с.
- [Gerasimenko, Shvetsova] Герасименко Т.В., Швецова В.М. 1989. Основные итоги эколого-физиологических исследований в Арктике. — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л. С. 65–114.
- [Gerasimenko et al.] Герасименко Т.В., Кайбейнен Э.Л., Филатова Н.И., Чупахина Н.И. 1996. CO₂-газообмен некоторых сосудистых растений Полярного Урала (экологический аспект). — Физиология растений. 43 (3): 380–390.
- [Goryshina] Горышина Т.К. 1989. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л. 204 с.
- [Egorova, Vandyshev] Егорова А.С., Вандышев В.В. 2009. Изучение морфолого-анатомических особенностей морозики приземистой (*Rubus chamaemorus*), произрастающей в Ямало-немецком регионе. — В сб.: Труды “Здоровье и образование в XXI веке”. 11: 388–389.
- [Kositsin] Косицин В.Н. 2001. Морозика: биология, ресурсный потенциал, введение в культуру. М. 140 с.
- [Kudryavtseva et al.] Кудрявцева О.В., Шмакова Н.Ю., Кузьмин А.В. 2001. Количественно-анатомическая и продуктивная характеристики ассимилирующих органов растений-доминантов горных тундр Хибин. — Бот. журн. 86 (9): 108–115.
- [Lashmanova, Kuzivanova] Лашманова Е.А., Кузиванова О.А. 2011. Содержание и состав пигментов в вегетативных и репродуктивных органах *Rubus chamaemorus* (Rosaceae). — В сб.: Тр. Всерос. молод. науч. конф. “Актуальные проблемы биологии и экологии”. Сыктывкар. С. 254–255.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. — Biochem. Soc. Trans. 11 (5): 591–592.
- [Litvinova, Kashulina] Литвинова Т.И., Кашулина Г.М. 2015. Органическое вещество почв побережий фьордов острова Западный Шпицберген. Апатиты. 122 с.
- Lohi K. 1974. Variation between cloudberries (*Rubus chamaemorus* L.) in different habitats. — Aquilo. Ser. Botanica. 13: 1–9.
- [Lyubimenco] Любименко В.Н. 1916. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. — В кн.: Зап. Имп. АН. Петроград. 33 (12): 1–274.
- [Markovskaya, Shmakova] Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. 2015. Эколого-физиологическое исследование редкого вида *Rubus chamaemorus* L. флоры Западного Шпицбергена. — Современные проблемы науки и образования. № 5. <http://www.science-education.ru/128-21795> (дата обращения: 10.01.2019).
- [Markovskaya, Shmakova] Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. 2017. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск. 270 с.
- Maslova T.G., Popova I.A. 1993. Adaptive properties of the plant pigment systems. — Photosynthetica. 29 (2): 195–203.
- [Mokronosov, Borzenkova] Мокроносков А.Т., Борзенкова Р.А. 1978. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтетических тканей и органов. — В кн.: Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 61 (3): 119–133.
- [Morozova, Shevchenko] Морозова К.В., Шевченко Д.В. 2017. Морозика приземистая (*Rubus chamaemorus* L.) как перспективный вид для введения в научную медицину. — В сб.: Труды науч.-метод. конф. “III Гаммермановские чтения”. СПб. С. 91–93.
- [Nazarov] Назаров С.К. 1978. Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск. С. 108–110.

[Osokin, Sosnovskii] Осокин Н.И., Сосновский А.В. 2008. Влияние климатических изменений на термический режим многолетнемерзлых пород на архипелаге Шпицберген. — В сб.: Материалы Межд. науч. конф. “Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики”. М. С. 280–284.

[Pороva et al.] Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. 1989. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л. С. 115–139.

[P’yankov] Пьянков В.И. 1993. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 103 с.

Rønning O.I. 1996. The flora of Svalbard. Oslo. 184 p.

[Sautkina, Poliksenova] Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. 2011. Морфология растений. Минск. 24 с.

[Spiridonova] Спиридонова С.М. 2015. Ценопопуляции *Rubus chamaemorus* в южной гипоарктической тундре долины реки Колыма. — В сб.: Межд. студенческий научный вестник. 2–3. <http://eduherald.ru/ru/article/view?id=12294> (дата обращения: 15.01.2019).

[Shelyakin et al.] Шелякин М.А., Захожий И.Г., Головкин Т.К. 2016. Онтогенетические аспекты дыхания растений (на примере *Rubus chamaemorus* L.). — Физиология растений. 63 (1): 98–107.

[Valuyskikh, Teteryuk] Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. 2010. Особенности структуры ценопопуляций *Rubus chamaemorus* L. в зонах тайги и тундры Европейского северо-востока России. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 12 (3): 652–656.

[Vasilevskaya] Василевская Н.В. 2014. Экология растений Арктики. Мурманск. 183 с.

MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES OF ASSIMILATION APPARATUS OF *RUBUS CHAMAEMORUS* (ROSACEAE) LEAVES IN WEST SVALBARD

E. F. Markovskaya^{a,#}, N. Yu. Schmakova^{b,##}, K. V. Morozova^{a,###}, and O. V. Ermolaeva^b

^a *Petrozavodsk State University
Lenina Ave., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia*

^b *Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center RAS
Kirovsk, Murmansk Region, 184250, Russia*

[#] *e-mail: volev10@mail.ru*

^{##} *e-mail: shmanatalya@yandex.ru*

^{###} *e-mail: mkv25@bk.ru*

The article presents the results of a study of micropopulation of *Rubus chamaemorus* L. (Rosaceae), a rare species in the West Svalbard flora. Self-maintenance of the cloudberry micropopulation occurs mainly due to vegetative reproduction. The leaves have a dorsoventral type of the mesophyll structure, and a large number of stomata on both leaf sides. The quantitative indices of the pigment complex were not very variable in different years of observations. The average chlorophyll content was 3.28 mg/g dry mass, carotenoids content — 0.95 mg/g dry mass, the share of chlorophyll in light-harvesting complex was 52%. By the amount of green pigments, cloudberry belongs to the group of species which are not dominants in the arctic tundra communities of West Svalbard, but tend to specific ecotopes. It is shown that the photosynthetic apparatus of *R. chamaemorus* is not adapted to highly effective work in the Arctic. The low values of the real quantum yield (YII) and the high values of non-photochemical quenching (NPQ) are obtained.

Keywords: *Rubus chamaemorus*, Rosaceae, micropopulation, rare species, leaf anatomy, biometry, fluorescence parameters, pigment content, West Svalbard

REFERENCES

- Antipov N.N. 1974. O vznikenoveni i razvitii ekologicheskikh grupp rastenii v processe evolyutsii [About origin and development of ecological groups of plants in the course of evolution]. – In: Problemy evolyutsionnoy fiziologii rastenii. Leningrad. P. 119–122 (In Russ.).
- Buinova M.G. 1988. Anatomiya i pigmenty lista rastenii Zabaykal'ya [Anatomy and plant leaf pigments Zabaykalya]. Novosibirsk. 96 p. (In Russ.).
- Gamaley Ju.V. 2004. Transportnaya sistema sosudistyykh rasteniy [Transport system of vascular plants]. St. Petersburg. 424 p. (In Russ.).
- Gerasimenko T.V., Shvetsova V.M. 1989. Osnovnye itogi ekologo-fiziologicheskikh issledovaniy v Arktike [The main results of ecological and physiological research in the Arctic]. – In: Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rastenii. Leningrad. P. 65–114 (In Russ.).
- Gerasimenko T.V., Kaibeyainen E.L., Filatova N.I., Chupakhina N.I. 1996. CO₂-gazoobmen nekotorykh sosudistyykh rastenii Polyarnogo Urala (ekologicheskii aspekt) [CO₂-exchange some vascular plants of the polar Urals (environmental aspect)]. – Fiziologiya rastenii. 43 (3): 380–390 (In Russ.).
- Goryshina T.K. 1989. Fotosinteticheskii apparat rastenii i usloviya sredy [Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions]. Leningrad. 204 p. (In Russ.).
- Egorova A.S., Vandyshev V.V. 2009. Izuchenie morfologo-anatomicheskikh osobennostey moroshki prizemistoi (*Rubus chamaemorus*), proizrastayushey v Yamalo-nenetskom regione [Study of the morphological and anatomical features of cloudberry (*Rubus chamaemorus*) growing in Yamalo-Nenets region.]. – In: Trudy “Zdorovye i obrazovanie v XXI veke”. 11: 388–390 (In Russ.).
- Kositsin V.N. 2001. Moroshka: biologiya, resursnyi potentsial, vvedenie v kulturu [Cloudberry: biology, resource potential, introduction to culture]. Moscow. 140 p. (In Russ.).
- Kudryavtseva O.V., Shmakova N.Ju., Kuzmin A.V. 2011. Kolichestvenno-anatomicheskaya i produktivnaya kharakteristiki assimiliruyushchikh organov rasteniy-dominantov gornyykh tundr Khibin [Quantitative-anatomical and productive characteristics of assimilating organs of plants-dominants of mountain tundra Khibiny]. – Botanicheskii zhurnal. 86 (9): 108–115 (In Russ.).
- Lashmanova E.A., Kuzivanova O.A. 2011. Soderzhaniye i sostav pigmentov v vegetativnykh i reproduktivnykh organakh *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) [Content and composition of pigments in vegetative and reproductive organs *Rubus chamaemorus* (Rosaceae)]. – In: Aktualnye problemy biologii i ekologii. Trudy Vserossiyskoi molodezhnoi nauchnoi konferentsii. Syktyvkar. P. 254–255 (In Russ.).
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. – Biochem. Soc. Trans. 11 (5): 591–592.
- Litvinova T.I., Kashulina G.M. 2015. Organicheskoe veshchestvo pochv poberezhii fordov ostrova Zapadniy Shpitsbergen [Organic matter of the soils of the island Western Spitsbergens fjord coasts]. Apatity. 122 p. (In Russ.).
- Lohi K. 1974. Variation between cloudberries (*Rubus chamaemorus* L.) in different habitats. – Aquilo. Ser. Botanica. 13: 1–9.
- Lyubimenko V.N. 1916. O prevrashcheniyakh pigmentov plastid v zhivoi tkani rasteniya [On the transformations of the pigments plastids of living tissue plants]. – In: Zap. Imp. AN. Petrograd. 33 (12): 1–274 (In Russ.).
- Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. 2015. Ekologo-fiziologicheskoye issledovaniye redkogo vida *Rubus chamaemorus* L. flory Zapadnogo Shpitsbergena [Ecological and physiological study of rare species *Rubus chamaemorus* L. in flora of West Svalbard]. – Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. N. 5. <http://www.science-education.ru/128-21795> (Accessed: 10.01.2019) (In Russ.).
- Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. 2017. Rasteniya i lishayniki Zapadnogo Shpitsbergena: ekologiya, fiziologiya [Plants and lichens of West Spitsbergen: ecology, physiology]. Petrozavodsk. 270 p. (In Russ.).
- Maslova T.G., Popova I.A. 1993. Adaptive properties of the plant pigment systems. – Photosynthetica. 29 (2): 195–203.
- Mokronosov A.T., Borzenkova R.A. 1978. Metodika kolichestvennoi otsenki struktury i funktsionalnoi aktivnosti fotosinteticheskikh tkanei i organov [Method of quantitative estimate of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs]. – In: Tr. po prikladnoy botanike, genetike i selektsii. 61 (3): 119–133 (In Russ.).

Morozova K.V., Shevchenko D.V. 2017. Moroshka prizemistaya (*Rubus chamaemorus* L.) kak perspektivnyi vid dlya vvedeniya v nauchnyuyu meditsinu [Cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) as a perspective species for introduction to scientific medicine]. – In: Trudy nauchno-metodicheskoi konferentsii “III Gammermanovskiye chteniya”. St. Petersburg. P. 91–93 (In Russ.).

Nazarov S.K. 1978. Strukturno-funktsionalnye osobennosti lista u trekh ekotipov *Rubus chamaemorus* L. [Structural and functional leaf peculiarities of three ecotypes *Rubus chamaemorus* L.]. – In: Mezostruktura i funktsionalnaya aktivnost' fotosinteticheskogo apparata. Sverdlovsk. P. 108–110 (In Russ.).

Osokin N.I., Sosnovskii A.V. 2008. Vliyaniye klimaticheskikh izmenenii na termicheskii rezhim mnogoletnemerzlykh porod na arhipelage Shpitsbergen [The influence of climate change on the thermal regime of permafrost breeds on Svalbard]. – In: Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii “Priroda shelfa i arhipelagov evropeyskoi Arktiki”. Moscow. P. 280–284 (In Russ.).

Popova I.A., Maslova T.G., Popova O.F. 1989. Osobennosti pigmentnogo apparata rastenii razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon [Feature of the pigment apparatus plants of different botanico-geographical zones]. – In: Ekologo-fiziologicheskiye issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rastenii. Leningrad. P. 115–139 (In Russ.).

P'yankov V.I. 1993. Rol' fotosinteticheskoi funktsii v adaptatsii rastenii k usloviyam sredy: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [The role of photosynthetic function in plants adaptation to environmental conditions]. Moscow. 103 p. (In Russ.).

Rønning O.I. 1996. The flora of Svalbard. Oslo. 184 p.

Sautkina T.A., Poliksenova V.D. 2011. Morfologiya rastenii [Plant morphology]. Minsk. 24 p. (In Russ.).

Spiridonova C.M. 2015. Tsenopopulyatsii *Rubus chamaemorus* v yuzhnoi gipoarkticheskoi tundre doliny reki Kolyma [Coenopopulation of *Rubus chamaemorus* in South hypoarctic tundra of the river valley of Kolyma]. – In: Mezhdunarodnyi studencheskii nauchnyi vestnik. 2–3: <http://eduherald.ru/ru/article/view?id=12294> (Accessed: 15.01.2019) (In Russ.).

Shelyakin M.A., Zakhozhii I.G., Golovko T.K. 2016. Ontogeneticheskie aspekty dykhaniya rastenii (na primere *Rubus chamaemorus* L.) [Ontogenetic aspects of plants respiration (for example *Rubus chamaemorus* L.)]. – Fiziologiya rastenii. 63 (1): 98–107 (In Russ.).

Valuiskikh O.E., Teteryuk L.V. 2010. Osobennosti struktury tsenopopulyatsii *Rubus chamaemorus* L. v zonakh taygi i tundry yevropeiskogo severo-vostoka Rossii [Features of the structure of coenopopulation *Rubus chamaemorus* L. in the taiga and tundra zones of the European North-East Russia]. – Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. 12 (3): 652–656 (In Russ.).

Vasilevskaya N.V. 2014. Ekologiya rastenii arktiki [Ecology of Arctic plants]. Murmansk. 183 p. (In Russ.).