

Адаптация кустарничков к условиям арктических тундр Западного Шпицбергена

Н. Ю. Шмакова^{✉,1}, Е. Ф. Марковская², К. В. Морозова², О. В. Ермолаева¹

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
Кольского научного центра РАН, г. Кировск, Российская Федерация,

²Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Российская Федерация

✉shmanatalya@yandex.ru

Аннотация

Устойчивость биоты арктических территорий в условиях изменения климата и увеличения антропогенной нагрузки определяется адаптивным потенциалом отдельных видов. Цель работы – оценка адаптивного потенциала кустарничков (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix polaris*) флоры Западного Шпицбергена на основании морфолого-анатомического исследования и анализа жирных кислот (ЖК) суммарных липидов листьев. Показано, что все исследованные виды имеют сходные характеристики анатомии листа: мелколистность, дорсовентральное строение с четкой дифференцировкой на палисадный и губчатый мезофилл, что обеспечивает их существование в Арктике. Для *S. polaris* характерны высокие значения объема устьичного аппарата, амфистоматичный тип листа, высокий коэффициент палисадности, большой объем механической ткани листа и высокое содержание ненасыщенных жирных кислот (ННЖК). Эти особенности в условиях Западного Шпицбергена обеспечивают высокую функциональную активность, прохождение всех этапов онтогенеза и широкое распространение вида. В отличие от *S. polaris*, для *B. nana* и *V. uliginosum* характерны уменьшение площади листа, снижение коэффициента палисадности, гипостоматический тип листа, что в сочетании с увеличением разнообразия «второстепенных» ННЖК, а также отсутствием генеративного развития может свидетельствовать о более высоком для них уровне экстремальности условий. Эти особенности могут быть причиной их ограниченной представленности в экотопах Западного Шпицбергена. Показано, что более высокий адаптивный потенциал *S. polaris* способен обеспечить большую его устойчивость в условиях изменения среды обитания в отличие от *B. nana* и *V. uliginosum*. Все исследованные виды могут быть использованы как маркерные для мониторинга состояния среды в условиях высокой Арктики.

Ключевые слова: *Salix polaris*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, анатомия, жирнокислотный состав листьев, адаптации, Западный Шпицберген

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ПАБСИ КНЦ РАН «Растительно-почвенные ресурсы, совершенствование методов управления охраняемыми природными территориями в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия и оптимизации среды обитания человека на архипелаге Шпицберген» (№ 0189-2019-0025; № гос. регистрации 1021032422551-2-1.6.11).

Для цитирования: Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф., Морозова К.В., Ермолаева О.В. Адаптация кустарничков к условиям арктических тундр Западного Шпицбергена. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(1):108–120. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-1-108-120>

Original article

Adaptation of dwarf shrubs to Arctic tundra conditions in West Svalbard

Natalia Yu. Shmakova^{✉,1}, Evgenia F. Markovskaya², Kira V. Morozova², Olga V. Ermolaeva¹

¹Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Centre Kirovsk, Russian Federation,

²Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

✉shmanatalya@yandex.ru

Abstract

The stability of the biota in the Arctic regions under climate change and increasing anthropogenic burdens is influenced by the adaptive potential of its representatives. This study aimed to assess the adaptive potential of dwarf shrubs

(*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, and *Salix polaris*) in the flora of West Svalbard on the basis of their morphological and anatomical features and total leaf lipid fatty acid content. All species have similar leaf anatomy characteristics: small leaves, dorsoventral structure with clear differentiation into palisade and spongy mesophyll, which ensures their growth in the Arctic. However, *S. polaris* is characterized by high volumes of the stomatal apparatus, an amphistomatic type of leaf, a high palisade coefficient, a large volume of mechanical leaf tissue, and a high content of unsaturated fatty acids (UFA). These features provide high functional activity, passage through all stages of ontogenesis, and a wide distribution of the species in West Svalbard. In contrast to *S. polaris*, *B. nana* and *V. uliginosum* are characterized by a decrease in leaf area, a decrease in the palisade coefficient, and a hypostomatic leaf type, which, combined with an increase in the diversity of “secondary” UFA, as well as the lack of generative development, may indicate a higher level pressure of extreme conditions for the species. Thus, these features may explain their limited representation in the ecotopes of West Svalbard. In contrast to *B. nana* and *V. uliginosum*, the higher adaptive potential of *S. polaris* ensures its greater stability in conditions of changing habitat. All studied dwarf shrub species can be used as markers for monitoring the environment in the high Arctic.

Keywords: *Salix polaris*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, leaf anatomy, fatty acids, adaptation, West Svalbard Island

Funding. This study was conducted within the framework of the state assignment for the Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences “Plant and soil resources, improvement of methods of management of protected natural territories under conditions of climatic changes and anthropogenic impact and optimization of human habitat in the Svalbard archipelago” (No. 0189-2019-0025; Registration No. 1021032422551-2-1.6.11).

For citation: Shmakova N.Yu., Markovskaya E.F., Morozova K.V., Ermolaeva O.V. Adaptation of dwarf shrubs to Arctic tundra conditions in West Svalbard. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(1):108–120. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-1-108-120>

Введение

Современное отношение к Арктике определяется интересом не только к ее ресурсному богатству, но и адаптивному потенциалу представителей флоры и фауны в связи с прогнозируемыми изменениями климата, увеличением техногенной нагрузки [1, 2].

Климатические особенности этого региона включают экстремально низкие температуры, короткий вегетационный период с круглосуточным полярным днем, продолжительный зимний период с полярной ночью, нестабильный уровень освещенности в сочетании с измененным спектральным составом света и обилием рассеянной радиации, ветры, шторма, разные виды осадков и самые неожиданные сочетания этих факторов [3]. У растений в экстремальных условиях произрастания основная задача – это выживание. Некоторые виды, мигрирующие в высокие широты, приспособились к этим условиям, а для других они стали преградой. Первая группа видов включает дополнительные множественные механизмы приспособления и занимает широкий спектр экотопов. Вторая существует по пути избегания, в нее входит большинство кустарничков, которые занимают наиболее благоприятные локальные экотопы в арктических тундрах [1, 4–7]. Система выживания тесно связана с состоянием мембранной системы растительного организма, которая должна не только поддерживать его целостность,

но и обеспечивать активное функциональное состояние и успешное произрастание видов в условиях жизнедеятельности организма [8]. Физические свойства биологических мембран, в частности их «текучесть» или подвижность, зависят от состава липидов и степени десатурации жирных кислот (ЖК) в растениях [9]. Растения, произрастающие в условиях нестабильного суточного климата, имеют специальный механизм, обеспечивающий поддержание ненасыщенности мембран на постоянном уровне при резких суточных изменениях температуры [10]. Наличие «суточного климата» и является особенностью Арктики в период вегетации в условиях круглосуточного дня. Липиды как структурно-функциональные компоненты мембран и других органоидов клетки, как сигнальные молекулы и как форма накопленного углерода и энергии являются важными участниками адаптационного процесса. Липиды выполняют защитную функцию за счет воскового слоя, создавая мощный кутикулярный барьер, предотвращая высыхание и проникновение инфекции [11]. Устойчивость растений, прежде всего к холоду, коррелирует с наличием в клеточных мембранах полиненасыщенных жирных кислот. В оптимизации уровня текучести мембран с участием ЖК ключевую роль играют жирнокислотные десатуразы, регулирующие изменение количества двойных связей в цепях ЖК мембранных липидов. ЖК с ненасыщенными ацильными це-

пиями образуют жидкие мембраны и неупорядоченные липидные фазы. Напротив, ЖК с очень длинными насыщенными цепями преобладают в жестких и упорядоченных липидных фазах [12, 13]. Но у аборигенных растений Якутии большое участие в поддержании активности мембранных систем ФСА принимают как насыщенные, так и ненасыщенные ЖК [8]. Их соотношение зависит от вида растений и температурных условий в период вегетации. Важная роль насыщенных ЖК в поддержании активности мембранных систем отмечена в работах и других авторов [14].

Знание взаимосвязей физиолого-биохимических механизмов, способствующих продвижению разных групп растений в районы высокой Арктики, с особенностями их морфолого-анатомических параметров может дать понимание механизмов адаптации и обоснование их широкого или локального распространения. В этом направлении для флоры Арктики интересны кустарнички высоких широт, представительность которых ограничена несколькими видами [3].

Цель работы – оценка адаптивного потенциала трех видов кустарничков флоры Западного Шпицбергена (*Betula nana* L., *Salix polaris* Wahlenb., *Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum* Lange) на основании морфолого-анатомического исследования и анализа жирных кислот суммарных липидов листьев.

Материал и методы

Район исследования. Работа выполнена в окрестностях п. Баренцбург (78°03'38.2" N, 14°12'59.6" E) и бухты Колсбей (78°08'41.4" N, 15°01'27.3" E) на территории о. Западный Шпицберген. Климат острова связан с теплым течением Гольфстрим вдоль западного берега архипелага, что отличает его от других мест на этих широтах Арктики [15]. Климат характеризуется умеренными температурами летом и зимой, среднегодовая температура воздуха составляет +5,8 °C, средняя температура самого теплого месяца (июль) +8,0 °C, а наиболее холодного (февраль) –18 °C. За год в среднем выпадает 563 мм осадков, с преобладанием снега, в течение всего года наблюдается высокая относительная влажность воздуха около 78 %. Продолжительность полярного дня составляет 127 дней, а полярной ночи – 120 дней [16]. Вечная мерзлота распространена на глубину до 300 см, оттаивает слой от 30 до 150 см. Снежный покров может достигать высоты более 1 м, и его высота регулируется ветрами. Продолжительность

вегетационного периода на острове составляет 40–70 дней. Все эти факторы определяют особенности растительного покрова, вариативность растительных сообществ и механизмы адаптации растений на архипелаге Шпицберген.

Объекты. Работа выполнена на трех видах листопадных кустарничков, встречающихся в сообществах арктических тундр острова Западный Шпицберген.

Salix polaris Wahlenb. (ива полярная). Хионофильный арктический вид с евразийско-западно-американским ареалом [17]. Простратный кустарничек, гигромезофит, единственный среди всех видов кустарничков постоянный компонент высокоарктических флор Евразии. Одно из наиболее широко распространенных среди всех растений Шпицбергена, присутствует на всех крупных и многих небольших островах [3, 18]. *Salix polaris* входит в группу коллективных доминантов, отмечена почти во всех типах местообитаний [16].

Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange (голубика мелколистная). Гипоаркто-монтанный циркумполярный вид. Прямостоячий кустарничек, мезофит [17]. В полосе гипоарктических тундр характеризуется очень широкой экологической амплитудой; в подзону арктических тундр заходит лишь спорадически и редко. На Шпицбергене представлена мелколистная простратная форма, особенно типична на щебнистых сухих открытых участках в широких горных долинах [3]. Голубика – теплолюбивый вид, обитающий в наиболее благоприятных местах, обращенных к югу и юго-западу, с высокой степенью инсоляции. Нами была обнаружена на склонах южной экспозиции, вблизи поселка Колсбей. На Шпицбергене вид находится под угрозой исчезновения [18].

Betula nana L. A. Löve & D. Löve (береза карликовая). Циркумполярный, арктобореальный, эвритопный вид с европейским ареалом. На Шпицбергене – низкий кустарничек до 10–20 см высотой, распростертый с укореняющимися ветвями, образующими большие коврики (клоны). На Западном Шпицбергене находится северная граница распространения этого вида, нами обнаружен в единственном местообитании вблизи поселка Колсбей, где при определенных микроусловиях (склон южной экспозиции, в понижении) формирует стелющиеся по земле березовые заросли. Поскольку растение неспособно (или почти неспособно) размножаться в нынешних климатических условиях на Шпицбергене, в настоящее время оно ограничено местами со стабиль-

ной растительностью и почвенными условиями. Теплолюбивый вид. На Шпицбергене вид находится под угрозой исчезновения [18].

Пробы растительного материала изучаемых видов (хорошо развитые листья без признаков повреждения) отбирали в растительных сообществах арктических тундр в июле в окрестностях поселка Баренцбург (*S. polaris*) и бухты Колсбей (*B. nana*, *V. uliginosum* L. ssp. *microphyllum*). У доминантного вида *S. polaris* отбирали листья с 10–20 особей (10–20 г), у редких видов – с 3–5 особей (до 5–10 г).

Определение липидов. Для исследования фракционного и жирнокислотного состава липидов свежий растительный материал фиксировали методом лиофильной сушки в химико-аналитической лаборатории Российской научной арктической экспедиции на архипелаге Шпицберген. Исследование фракционного и жирнокислотного состава липидов выполнено на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (лаборатория аналитическая ИЛ КарНЦ РАН).

Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 и фракционировали методом колоночной хроматографии. Определение жирнокислотного состава (ЖК) липидных фракций проводили хроматографическим методом на газожидкостном хроматографе «Хроматэк-Кристалл-5000.1» (Россия) при следующих условиях: капиллярная колонка HP INNOWAX (30 м, 0,32 мм); температура колонки, испарителя, пламенно-ионизационного детектора – 205, 240 и 260 °С соответственно; газ-носитель – азот; скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха – 50, 40, 400 мл/мин соответственно. Идентификацию ЖК проводили по временам удерживания стандартных образцов (Supelko, 37 компонентов, США).

Определение количественного содержания ЖК проводили методом внутреннего стандарта (в качестве стандарта – маргариновая кислота) [19]. Расчет делали в мг на г сухой массы и далее рассчитывали в весовых % от суммы.

Коэффициент ненасыщенности жирных кислот (К) рассчитывали по формуле: $K = \sum \text{ненасыщенных (НН) ЖК} / \sum \text{насыщенных (Н) ЖК}$.

Активность ацил-липидных $\Delta 9$, $\Delta 12$ и $\omega 3$ десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеродные цепи олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кис-

лот, определялась как стероил- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитанные на основании содержания компонентов [20].

Морфолого-анатомический анализ. Площадь листьев определяли методом компьютерного сканирования в программе ImageJ. Параметры мезоструктуры листа определяли по методике А.Т. Мокроносова и Р.А. Борзенковой [21] при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) с использованием окуляр-микрометра WF10X/22 мм при увеличении $4\times$, $10\times$, $40\times$ в 30–120-кратной повторности. Площадь устьица (S_{yc}) вычисляли по формуле $S_{yc} = \pi DL/4$, где D – длина, L – ширина устьица. Объем клеток (V) палисадного мезофилла рассчитывали по формуле [22] $V = (1/4\pi)D^2Lk$, где L – длина, D – ширина клетки, k (поправочный коэффициент) = $0,38 + 0,117(L/D)$. Объем клеток тканей губчатого мезофилла и склеренхимы рассчитывали по формуле $V = (4/3\pi)(L/2)(D/2)^2$, так как отношение длины к ширине клеток было менее 2,5. Подсчет числа хлоропластов проводили в 30–72-кратной повторности отдельно в клетках палисадной и губчатой паренхимы, измерения числа клеток выполняли в 100 больших квадратах камеры Горяева в 20 повторностях.

Статистический анализ. Статистическая обработка данных проведена с использованием стандартных пакетов программ Microsoft Excel 2010. В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Для оценки достоверности различий использовали t-критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Морфолого-анатомические исследования. Листья *Salix polaris*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* в условиях арктических тундр имеют довольно мелкие размеры. Наибольшая площадь листовой пластинки отмечена у широко распространенного среди исследуемых видов *S. polaris*. У *V. uliginosum* и *B. nana* площадь в 3,7 и 2 раза меньше, чем у ивы (табл. 1). По толщине листа различия между видами менее выражены (190–230 мкм). Согласно данным [23], толщина листа в 200–250 мкм характерна для ксеромезо- и мезоксерофитов, что позволяет отнести все виды к мезофитам.

Листья исследуемых кустарничков имеют типично дорсовентральное строение, ассимиляционная ткань листовой пластинки имеет четко

Таблица 1

**Параметры анатомической структуры листьев кустарничков арктических тундр
на Западном Шпицбергене**

Table 1

Anatomical indices of dwarf shrub leaves of arctic tundra in West Svalbard

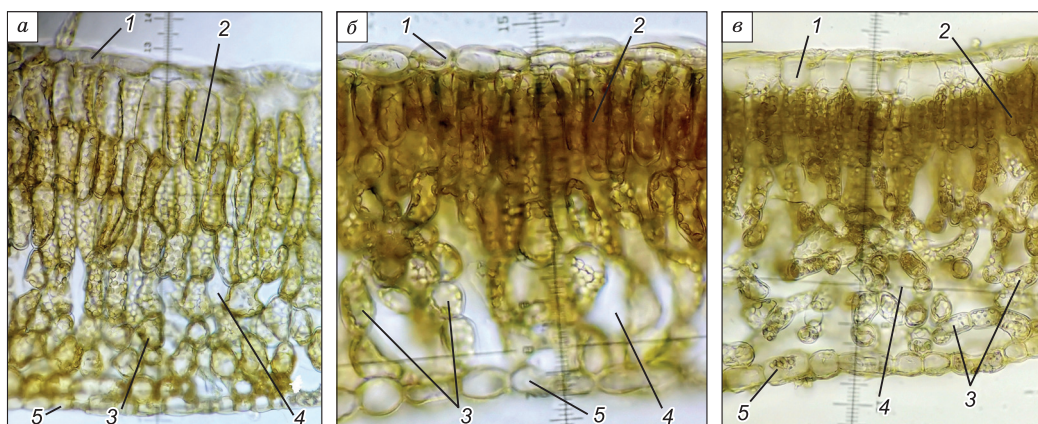
Показатели Indices	<i>Salix polaris</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Betula nana</i>
Площадь, см ² / Area, cm ²	1,1±0,05	0,3±0,01	0,5±0,01
Толщина, мкм / Thickness, μm:			
листа / leaf	202,7±3,2	191,0±3,3	230,7±3,6
кутикула / cuticle	3,5±0,2	3,8±0,2	3,3±0,2
эпидерма, В/Н /epidermis, U/L	15,0±0,3/12,6±0,2	17,1±0,3/16,8±0,4	24,1±1,0/15,1±0,4
ПМ (N слоев) / PM (N layers)	97,0±2,2 (2–3)	62,0±1,5 (2)	63,7±1,3 (2)
ГМ (N слоев) / SM (N layers)	84,7±4,1 (3–4)	91,0±1,9 (2–4)	113,0±2,2 (5–6)
Клетки ПМ / PM cells:			
L, мкм / Length, μm	41,6±0,9	41,1±1,2	31,1±1,0
D, мкм / Width, μm	13,0±0,3	13,5±0,3	11,0±0,2
V, тыс. мкм ³ / Volume, thousand μm ³	4,1±0,1	4,4±0,2	2,2±0,1
N, тыс.шт./см ² / Number, thousand pieces/cm ²	176±4	191±7	166±6
Клетки ГМ / SM cells:			
L, мкм / Length, μm	23,6±0,6	23,6±0,7	22,0±0,5
D, мкм / Width, μm	16,1±0,4	17,0±0,4	14,7±0,3
V, тыс. мкм ³ / Volume, thousand μm ³	3,4±0,2	3,6±0,2	2,6±0,1
N, тыс.шт./см ² / Number, thousand pieces/cm ²	145±5	148±6	150±4
Клетки склеренхимы / Sclerenchyma cells:			
L, мкм / Length, μm	17,5±0,6	14,3±0,4	12,7±0,4
D, мкм / Width, μm	11,3±0,5	10,6±0,5	9,6±0,4
V, тыс. мкм ³ / Volume thousand, μm ³	1,3±0,1	0,8±0,1	0,7±0,1
Устьица, В/Н / Stomata, U/L			
L, мкм / Length, μm	32,4±0,3 / 31,0±0,4	– / 28,0±0,6	– / 37,3±0,7
D, мкм / Width, μm	25,6±0,2 / 22,6±0,3	– / 19,1±0,4	– / 29,1±0,5
Сус, мкм ² / Stomata area, μm ²	654,1±12,0/554,3±15,5	– / 423,0±17,0	– / 874,0±25,1
N, шт./мм ² / Number, pieces/mm ²	98±2 / 146±8	– / 203±4	– / 182±4
Число хлоропластов на клетку, шт., ПМ/ГМ / Chloroplast number per cell, pieces, PM/SM	23±0,4/ 19±0,4	24±0,5/ 17±0,4	21±0,4/ 16±0,3

Примечание. Эпидерма: В – верхняя, Н – нижняя; Мезофилл (М): П – палисадный, Г – губчатый.

Note. Epidermis: U – upper, L – lower; Mesophyll (M): P – palisade, S – spongy.

выраженную дифференциацию на палисадный и губчатый мезофилл (см. рисунок). Палисадный мезофилл расположен на адаксиальной стороне листа и состоит из 2–3 слоев плотно расположенных вытянутых клеток (индекс формы L/D у *S. polaris* – 3,2, *V. uliginosum* – 3,0, у *B. nana* составляет 2,8). Можно отметить, что только у *S. polaris* встречались листья с тремя слоями палисадных клеток. Губчатый мезофилл – на абаксиальной стороне и представлен неправильными овальными и округлыми клетками (индекс формы у всех трех видов – в среднем – 1,5). У *S. polaris* губчатый мезофилл представлен

3–4 слоями плотно упакованных клеток с небольшими межклетниками. Губчатая паренхима у *B. nana* представлена 5–6 слоями клеток, объем которых в 1,2 раза больше клеток палисадного мезофилла. Для *V. uliginosum* выделяются 2–4 слоя рыхло расположенных клеток в губчатом мезофилле, объем и количество которых в 1,2 раза меньше, по сравнению с клетками палисадного слоя. Оба эти вида в губчатом слое имеют крупные межклетники. Коэффициент палисадности (отношение толщины палисадной к толщине губчатой ткани) составил: у *S. polaris* – 1,1, *V. uliginosum* – 0,68, *B. nana* – 0,56.



Фрагменты поперечного среза листьев: а – *Salix polaris*, б – *Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum*, в – *Betula nana*. 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – межклетник, 5 – нижняя эпидерма (увеличение 40^х, фото Ермолаевой О.В.)

Fragments of a cross-section of leaves: а – *Salix polaris*, б – *Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum*, в – *Betula nana*. 1 – upper epidermis, 2 – palisade mesophyll, 3 – spongy mesophyll, 4 – intercellular, 5 – lower epidermis (magnification 40^x, photo by Ermolaeva O.V.)

Покровная ткань у листьев изучаемых видов на поперечном срезе представлена однослойной верхней и нижней эпидермой, поверхность которой покрыта кутикулой толщиной около 3–4 мкм. Показано, что у *S. polaris* верхняя эпидерма также толще нижней в 1,2 раза, у *B. nana* верхняя эпидерма в 1,6 раза толще нижней эпидермы, клетки имеют кругло-квадратичную или прямоугольную форму и вытянуты вдоль листа (индекс формы – 0,8). Клетки нижней эпидермы имеют извилистые стенки, мельче, в основном кругло-квадратичные (индекс формы – 1,1). У *V. uliginosum* толщина верхней и нижней эпидермы достоверно не различалась.

У *S. polaris* – амфистоматический тип листовой пластинки (устьица располагаются на обеих сторонах листа). Причем устьица на верхней эпидерме имеют большие размеры и площадь по сравнению с таковыми на нижней эпидерме. При этом количество их в 1,5 раза меньше, чем на нижней эпидерме. У *V. uliginosum* и *B. nana* – гипостоматический (устьица хаотично расположены на нижней стороне листа). У всех видов устьица расположены в одной плоскости с эпидермой. Замыкающие клетки устьиц окружены околоустьичными клетками, которые по форме не отличаются от клеток эпидермы (аномоцитный тип устьичного аппарата). Для *V. uliginosum* и *B. nana* характерно увеличение количества устьиц (180–203 шт./мм²) по сравнению с *S. polaris*, но площадь их у березы в 2 раза больше, чем у голубики. Устьица у *V. uliginosum* имеют

более вытянутую форму, чем у *B. nana* (индекс формы – 1,5 и 1,3 соответственно). Отметим, что у широко распространенного в арктической тундре *S. polaris* количество устьиц на нижней эпидерме в среднем в 1,3 раза меньше, чем у *V. uliginosum* и *B. nana*.

В жилках листовой пластинки формируется механическая ткань склеренхима. У *S. polaris* под нижней эпидермой в центральной жилке листа формируются два слоя механической ткани колленхимы, а один–два слоя склеренхимы с объемом клеток 1,3±0,1 тыс. мкм³ образуются во всех жилках со стороны ксилемы и флоэмы коллатерального проводящего пучка. У *B. nana* клетки склеренхимы объемом 0,7±0,1 тыс. мкм³ расположены в два–три слоя со стороны ксилемы, в один–два слоя со стороны флоэмы коллатерального проводящего пучка. На обеих сторонах листа расположены пельтатные (эфирномасличные) железки, диаметр которых на Западном Шпицбергене достигает 112,0±2,0 мкм, и формируются клетки со слизью. У *V. uliginosum* склеренхима состоит из клеток объемом 0,8±0,1 тыс. мкм³ и расположена в два–три слоя со стороны ксилемы, в три–пять слоев со стороны флоэмы коллатерального проводящего пучка.

Изученные виды в условиях арктических тундр содержат 16–24 хлоропластов в клетке мезофилла. При этом в палисадном слое их количество в 1,2–1,4 раза больше, чем в губчатом.

Физиолого-биохимические исследования. Содержание суммарных липидов (СЛ). Наибо-

Содержание суммарных липидов и жирных кислот
в листьях кустарничков Западного Шпицбергена

Table 2

The content of total lipids and fatty acids in the dwarf shrubs leaves in West Svalbard

Вид Species	Суммарные липиды, мг/г а.с.в. Total lipids, mg/g dry weight	Общая сумма ЖК, мг/г а.с.в. НЖК / ННЖК Total fatty acids, mg/g dry weight, SFA/ UFA
<i>Salix polaris</i>	125,37	68,31 / 193,33
<i>Betula nana</i>	108,57	75,61 / 105,08
<i>Vaccinium uliginosum</i>	86,48	79,07 / 95,86

Примечание. НЖК – насыщенные жирные кислоты. ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты, а.с.в. – абсолютно сухой вес.

Note. SFA – saturated fatty acids, UFA – unsaturated fatty acids.

лее высокие значения СЛ отмечены у *S. polaris* – широко распространенного доминантного вида сообществ арктической тундры Западного Шпицбергена. У редких видов *B. nana* и *V. uliginosum* содержание СЛ меньше на 13–31 %. Общая сумма жирных кислот в группе насыщенных ЖК (НЖК) варьирует незначительно – 68–79 мг/г а.с.в., тогда как среди ненасыщенных жирных кислот (ННЖК) различия между видами составляют до двух раз (табл. 2).

Жирные кислоты суммарных липидов. В составе СЛ ассимилирующих органов исследованных кустарничков идентифицировано 15 типов индивидуальных ЖК, различающихся по длине углеводных цепей и числу двойных связей. Длина углеводной цепи варьировала от 16 до 22 атомов (табл. 3), и у *S. polaris* идентифицировано 12 доминантных ЖК, у *V. uliginosum* и *B. nana* – по 14 ЖК. Основными ЖК у всех видов, на которые приходится 72–93 % от суммы ЖК, были С16:0 (пальмитиновая), С18:2 (n-6, линолевая) и С18:3 (n-3, α-линоленовая).

Содержание насыщенных жирных кислот (НЖК) в составе СЛ варьирует от 25 до 45 % от суммы ЖК (см. табл. 3). У широко распространенного вида высокоарктических флор Европы *S. polaris* содержание НЖК в 1,8 раза меньше, чем у *B. nana* и *V. uliginosum*. Основной вклад в состав НЖК вносит ЖК С16:0, и ее значение составляет 23–35 %.

Наиболее высокий уровень содержания ненасыщенных жирных кислот (ННЖК) среди изучаемых видов отмечен у *S. polaris* (75 %). Содержание моноеновых ЖК у *B. nana*, *V. uliginosum* составило 11–13 %, а у *S. polaris* – 5 % (см. табл. 3). Основной вклад в состав моноеновых

ЖК у *B. nana*, *V. uliginosum* вносит кислота С18:1(n-9), присутствует гондоиновая кислота С20:1(n-9), а у голубики мелколистной она занимает второе место после С18:1(n-9). Количество диеновых ЖК у *S. polaris* и *B. nana* более высокое (в 2–2,5 раза), чем моноеновых, а у *V. uliginosum*, наоборот, их количество ниже в 1,2 раза (см. табл. 3). Диеновые кислоты представлены кислотами двух семейств: с двойными связями в положении (n-6) и (n-9). Главной из них является линолевая – С18:2(n-6), содержание которой составляет около 90 % среди диеновых ЖК у всех видов.

Содержание триеновых кислот у всех трех видов увеличивается по сравнению с диеновыми кислотами. И наиболее высокие значения отмечены для *S. polaris*. Главной триеновой ЖК является С18:3(n-3), ее содержание достигает наибольших значений у *S. polaris* 57 %, а двух других видов – около 28 %. Кроме того, в минорных количествах идентифицированы кислоты других биосинтетических семейств, например, 16:3(n-6), 18:3(n-4), 18:3(n-6). Содержание длинноцепочечных ЖК (С20–22) у *S. polaris* составило 1,6 %, у теплолюбивых редких видов *V. uliginosum* и *B. nana* – 12,9 и 6,6 % соответственно (табл. 3).

Оценка ненасыщенности и активности десатураз ЖК. Количество ННЖК существенно влияет на проницаемость мембран и активность многих мембраносвязанных ферментов [24]. При оценке ненасыщенности ЖК у исследованных видов используют разные показатели: коэффициент ненасыщенности ЖК (К), индекс двойной связи (ИДС). Так, у исследованных видов кустарничков Западного Шпицбергена значение К

Таблица 3

Групповой состав жирных кислот суммарных липидов (% от суммы)
кустарничков Западного Шпицбергена

Table 3

Group composition of fatty acids of total lipids (% of the total) of dwarf shrubs of West Svalbard			
ЖК Fatty acids (FA)	<i>Salix polaris</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Betula nana</i>
Насыщенные Saturated FA	25,12	45,41	42,16
16:0	22,64±1,98	32,0±2,96	34,81±3,83
18:0	1,51±0,06	5,05±0,45	3,11±0,12
20:0	0,54±0,03	6,90±0,41	2,07±0,13
22:0	0,43±0,01	1,46±0,04	2,17±0,15
Ненасыщенные Unsaturated FA	74,86	54,6	57,78
моноеновые monoenoic UFA	4,82	13,37	10,66
16:1 (n-5)	2,48±0,14	2,37±0,08	2,69±0,18
16:1 (n-7)	0,38±0,01	0,97±0,06	0,98±0,05
18:1 (n-9)	1,96±0,85	5,88±0,25	6,42±0,35
20:1 (n-9)	—	4,15±0,34	0,57±0,03
диеновые dienoic UFA	12,17	10,96	17,61
16:2 (n-9)	—	—	2,63±0,11
18:2 (n-6)	11,56±0,98	10,61±0,87	13,26±0,87
20:2 (n-6)	0,61±0,04	0,35±0,01	1,78±0,17
триеновые trienoic UFA	57,87	30,27	29,51
16:3 (n-6)	0,48±0,02	0,73±0,03	1,64±0,12
18:3 (n-3)	57,12±3,53	28,83±1,43	27,27±1,85
18:3 (n-4)	—	0,27±0,01	0,60±0,01
18:3 (n-6)	0,27±0,01	0,44±0,02	—

Примечание. Прочерк – ЖК не обнаружены или содержание менее 0,1 %.
Note. Dash, not found in composition or their content is less than 0.1 %.

изменяется от максимального значения – 2,98 у *S. polaris* до 1,37 у *B. nana* и 1,20 у *V. uliginosum* соответственно (табл. 4). Чем выше значение К, тем больше содержание ненасыщенных жирных кислот и выше степень приспособления к условиям обитания. Распределение видов по величине ИДС, где учитывается не только соотношение ЖК, но и наличие в них двойных связей, показало сходную закономерность с максимальными значениями у *S. polaris*.
Расчет активности ферментного комплекса десатураз ЖК в СЛ у древесных растений показы-

вает, что десатуразы, ответственные за образование диеновых ЖК, более активны по сравнению с активностью десатураз, обеспечивающих синтез моно- и триеновых ЖК у всех видов исследованных растений Западного Шпицбергена. Наиболее высокие значения активности для SDR (ω9-десатураза) получены для *B. nana*, а для ODR (ω3-десатураза) и LDR (ω12-десатураза) для *S. polaris*.
Показателем липидного обмена, по которому можно судить о более благоприятных условиях для развития растений, является величина соот-

Активность ацил-липидных $\Delta 9$, $\Delta 12$ и $\omega 3$ десатураз
листьев кустарничков Западного Шпицбергена

Table 4

Activity of acyl-lipid $\Delta 9$, $\Delta 12$ and $\omega 3$ desaturases
of dwarf shrub leaves of West Svalbard

Активность десатураз Desaturase activity	<i>Salix polaris</i>	<i>Betula nana</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
К	2,98	1,37	1,20
ИДС	2,03	1,35	1,26
ODR	0,97	0,86	0,87
LDR	0,83	0,67	0,73
SDR	0,56	0,67	0,54
18:3 (n-3)/18:2 (n-6)	4,94	2,06	2,72

Примечание. К – коэффициент ненасыщенности жирных кислот, ИДС – индекс двойной связи, стероил- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения.

Note. K is the unsaturation coefficient of fatty acids, IDS is the double bond index, steroyl- (SDR), oleyl- (ODR) and linoleyl- (LDR) desaturate ratios.

ношения ЖК C18:3/C18:2, которыми богаты растения. В этом случае его величина, как предполагают авторы, не должна быть менее 2 [25]. Для всех исследованных видов этот показатель оказался выше: для *S. polaris* – 4,9, для *B. nana* – 2,1, *V. uliginosum* – 2,7 (см. табл. 4).

Полученные данные показали, что исследованные виды по параметрам анатомической структуры листьев имеют сходное строение основных показателей мезоструктуры листа: мелколиственность, дорсовентральное строение листа с четкой дифференцировкой на палисадный и губчатый мезофилл. Однако имеются и различия между видами, которые затрагивают некоторые особенности структуры и процессов жизнедеятельности. Так, площадь листа *S. polaris* в 2–4 раза больше, увеличивается число слоев палисадной паренхимы, что обеспечивает более высокий коэффициент палисадности, чем у *B. nana* и *V. uliginosum*. Основной особенностью структуры листа *S. polaris* является амфистоматический тип листовой пластинки, когда устьица расположены как на верхней, так и на нижней стороне листа, в отличие от *B. nana* и *V. uliginosum*. Известно, что растения с амфистоматическими листьями обладают повышенной эффективностью фотосинтеза [26]. Для исследованных кустарничков характерно формирование механической ткани (склеренхимы) в структурах листа, а для *S. polaris* отмечено появление в жилках листа

еще и колленхимы. Эти ткани выполняют опорную функцию, что необходимо для устойчивости растений в условиях сильных ветров. Анатомические параметры видов хорошо согласуются с установленными в работе особенностями липидного метаболизма: высоким содержанием ННЖК, значением коэффициента ненасыщенности (К), значительно более высоким коэффициентом благоприятности условий по показателям соотношения линолевой и линоленовой ЖК. Эти показатели свидетельствуют о более высокой функциональной активности ивы полярной по сравнению с другими кустарничками.

Одним из условий продвижения растений в условия Арктики является поддержание гомеостаза организма в экстремальных условиях среды, что предполагает развитие покровных тканей и защитных структур, охраняющих организм от негативного воздействия факторов. В этот процесс вовлечена и клеточная стенка, которая помимо защитной функции включена и в метаболические процессы, активно участвуя в поддержании апопластического потока [27]. Именно для ивы полярной отмечается более высокая активность работы апопластной системы, что наряду с другими особенностями обеспечивает ее феномен эврибионтности на территории Западного Шпицбергена. Возможности успешного произрастания *B. nana* и *V. uliginosum* обеспечиваются другими механизмами их организации и адаптации. Так,

для структуры листа *B. nana* характерны более высокие значения толщины слоя кутикулы, но уменьшение объема склеренхимы и наличие эфирномасличных железок и клеток со слизью. Высокое содержание суммарных флавоноидов в листьях березы карликовой и группы соединений фенольной структуры в клеточной стенке этого вида подтвердило, что флавоноиды являются основными защитными соединениями у *B. nana* [6]. Известно, что клеточная стенка *B. nana* имеет высокую ионообменную способность по сравнению с *S. polaris*, что обеспечивает усиление ее прочности и жесткости [28]. Это путь большей изоляции от неблагоприятных условий и способ автономной активизации метаболических систем апопласта у *B. nana*. Особенностью *B. nana* и *V. uliginosum* является большее разнообразие ННЖК, значительное увеличение содержания длинноцепочечных жирных кислот, что может быть связано с экстремальностью условий для этих видов [14]. Так, у *B. nana* синтезируются дополнительно ЖК – C20:1(n-9), 16:2(n-9), 18:3(n-6), а у *V. uliginosum* – C16:2(n-9) и C20:1(n-9). Их присутствие в условиях своеобразного климата Западного Шпицбергена свидетельствует о более активном участии ферментативных комплексов десатураз разных биосинтетических семейств в синтезе и регуляции ЖК и поддержании текучести мембранных систем этих видов [29].

Для растений высоких широт отмечается активизация водного потока по системе апопласта и метаболических процессов в клеточной стенке [27]. У кустарничков (*S. polaris*, *B. nana*) отмечена более высокая функциональная активность по сравнению с растениями южных широт [28], что подтверждается их высокой фотосинтетической и дыхательной активностью. Мы предполагаем, что увеличение механических структур, большие объемы устьичного аппарата за счет его расположения на обеих сторонах листа *S. polaris* также включены в стимуляцию водного режима. У этого вида, как и у других представителей рода *Salicaceae*, отмечена высокая доля ионных групп пектиновой природы в клеточной стенке, что также способствует активизации водного обмена [28]. С активизацией водного обмена тесно связано минеральное питание растений. Ранее было показано, что *S. polaris* и *B. nana* входят в группу видов растений с высоким содержанием общего азота и его содержание составило 2,6 % а.с.в. и 2,9 % соответственно [6].

Заключение

Показано, что исследованные виды кустарничков адаптированы к экстремальным условиям Западного Шпицбергена, но имеют разные стратегии. Для *S. polaris* характерны высокие значения объема устьичного аппарата, амфистоматичный тип листа, высокий коэффициент палисадности, большой объем механической ткани листа и высокое содержание ненасыщенных жирных кислот (ННЖК). Вид активно взаимодействует с факторами среды за счет стандартных структурно-функциональных изменений, в том числе и поддержания текучести мембранных систем. Эти особенности в условиях Западного Шпицбергена обеспечивают высокую функциональную активность, прохождение всех этапов онтогенеза и широкое распространение вида.

В отличие от *S. polaris* для *B. nana* и *V. uliginosum* характерны уменьшение площади листа, снижение коэффициента палисадности, гипостоматический тип листа, увеличение разнообразия «второстепенных» ННЖК, отсутствие генеративного развития, что свидетельствует о более высоком для них уровне экстремальности условий. Эти особенности могут быть причиной их ограниченной представленности в экотопах Западного Шпицбергена. Поддержание жизнедеятельности *B. nana* и *V. uliginosum*, оказавшихся на краю ареала распространения, происходит только за счет вегетативного размножения в условиях локальных экотопов.

Гетерогенность территории Западного Шпицбергена обеспечивается за счет перемежающихся горных массивов и равнинных долин, а также выходов термальных вод [30]. Эти особенности территории арктических высокогорий и пути формирования флоры Арктики обеспечили ее разнообразие путем аккумуляирования различных по генезису и биологическим особенностям видов высоких широт в современную эпоху. Б.А. Тихомиров [4] считает, что «не может быть единого типа арктических растений», поскольку в гетерогенной полярной среде встречаются виды, часть из которых успешно адаптировалась, а другие не смогли освоить широкий диапазон условий, но остаются в составе флоры Арктики. Их местообитания ограничены локальными экотопами, специфические условия которых позволяют поддерживать функциональную активность только в процессе вегетативного развития. Таким образом, выявлены две группы

кустарничков с разными адаптационными возможностями, которые формировались в процессе их адаптации к условиям Шпицбергена. Это дает основание для включения этих видов как маркерных для мониторинга состояния среды в гетерогенных условиях высокой Арктики.

Список литературы / References

1. Чернов Ю.И. *Экология и биогеография*. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2008. 580 с.
Chernov Yu.I. *Ecology and biogeography*. Moscow: KMK; 2008. 580 p. (In Russ.)
2. Крутиков А.В., Смирнова О.О., Бочарова Л.К. Стратегия развития российской Арктики. Итоги и перспективы. *Арктика и Север*. 2020;(40):254–269. <https://doi.org/10.37482/issn2221-2698.2020.40.254>.
3. Krutikov A.V., Smirnova O.O., Bocharova L.K. Strategy for the development of the Russian Arctic. Results and prospects. *Arktika i Sever* [Arctic and North]. 2020;(40):254–269. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/issn2221-2698.2020.40.254>.
4. Rønning O.I. *The Flora of Svalbard*. Oslo: Norsk Polarinstitutt; 1996. 184 p.
5. Тихомиров Б.А. *Очерки по биологии растений Арктики*. М.; Л.: Изд-во АН СССР; 1963. 153 с.
Tikhomirov B.A. *Essays on the Arctic plant biology*. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences Publishing House; 1963. 153 p. (In Russ.)
6. Матвеева Н.В. *Зональность в растительном покрове Арктики*. СПб.: Изд-во Ботанического института им. В. Л. Комарова; 1998. 218 с.
Matveeva N.V. *Zoning in the vegetation cover of the Arctic*. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute Publishing House; 1998. 218 p. (In Russ.)
7. Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. *Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология*. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ; 2017. 270 с.
Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. *Plants and lichens of Western Spitsbergen: ecology, physiology*. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publishing House; 2017. 270 p. (In Russ.)
8. Марковская Е.Ф., Розенцвиг О.А., Шмакова Н.Ю. и др. Участие липидов в адаптации высших сосудистых растений к условиям Западного Шпицбергена. *Журнал общей биологии*. 2021;82(6):419–430. <https://doi.org/10.31857/S0044459621060063>
9. Markovskaya E.F., Rozentzvet O.A., Shmakova N.Yu., et al. Involvement of lipids into adaptations of higher vascular plants to the conditions of West Spitsbergen. *Zhurnal Obshchei biologii*. 2021;82(6):419–430. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0044459621060063>.
10. Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Петров К.А. Состав и содержание липидов и их жирных кислот в хвое *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* Ledeb. при их закаливании к низкой температуре в условиях криолитозоны Якутии. *Физиология растений*. 2019;66(4):286–294. <https://doi.org/10.1134/S0015330319040109>.
11. Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Petrov K.A. Composition and content of lipids and their fatty acids in the needles of *Pinus sylvestris* and *Picea obovata* Ledeb. during their quenching to low temperature in the cryolithoon of Yakutia. *Plant Physiology*. 2019;66(4):286–294. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0015330319040109>.
12. Zhang M., Barg R., Yin M., et al. Modulated fatty acid desaturation via overexpression of two distinct x-3 desaturases differentially alters tolerance to various abiotic stresses in transgenic tobacco cells and plants. *The Plant Journal*. 2005;44(3):361–371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2005.02536.x>
13. Zheng G., Tian B., Zhang F., et al. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels. *Plant Cell Environ*. 2011;34(9):1431–1442. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02341.x>
14. Schmid K.M., Ohlrogge J.B. Lipid metabolism in plants. In: Vance D.E., Vance J.E. (eds.) *Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes*. Amsterdam: Elsevier; 2002:93–126. [http://dx.doi.org/10.1016/S0167-7306\(02\)36006-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0167-7306(02)36006-X)
15. Niemela P.S., Hyvonen M.T., Vattulainen I. Atom-scale molecular interactions in lipid raft mixtures. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2009;1788(1):122–135. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2008.08.018>
16. Quinn P.J., Wolf C. The liquid-ordered phase in membranes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2009;1788(1):33–46. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2008.08.005>
17. Жуков А.В. Жирные кислоты с очень длинной цепью в составе мембранных липидов растений. *Физиология растений*. 2018;65(6):418–437. <https://doi.org/10.1134/S0015330318050184>
18. Zhukov A.V. Fatty acids with a very long chain in the composition of plant membrane lipids. *Plant Physiology*. 2018;65(6):418–437. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0015330318050184>.
19. Тисленко Д.И., Иванов Б.В. Долгопериодная изменчивость температуры атлантических вод во фьордах острова Западный Шпицберген в период первого (1920–1940 гг.) и современного потепления в Арктике. *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2015; 104(2):93–101.
20. Tislenko D.I., Ivanov B.V. Long-term variability of Atlantic waters temperature in the Fjords of Spitsbergen conditions of modern warming. *Problemy Arktiki i Subarkтики*. 2015;104(2):93–101. (In Russ.)
21. Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А. и др. *Флора и растительность побережья залива Гренфьорд (архипелаг Шпицберген)*. Апатиты: Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина; 2008. 111 с.

- Koroleva N.E., Konstantinova N.A., Belkina O.A., et al. *Flora and vegetation of Grønfford area (Spitsbergen archipelago)*. Apatity: Polar-Alpine Botanical Garden-Institute Publishing House; 2008. 111 p. (In Russ.)
17. Секретарева Н.А. *Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий*. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2004. 129 с.
- Sekretareva N.A. *Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories*. Moscow: KMK; 2004. 129 p. (In Russ.)
18. Vascular plants in Svalbard. The flora of Svalbard; 2020 [This page was last edited on 14 July 2023]. Доступно: <https://www.svalbardflora.no/oldsite/> Second edition.
19. Шуляковская Т.А., Ильинова М.К., Карелина Т.В. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae). *Растительные ресурсы*. 2014;50(1):94–104.
- Shulyakovskaya T.A., Il'ina M.K., Karelina T.V. The lipid composition of the trunk tissues of *Betula pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae). *Rastitelnye resursy*. 2014;50(1):94–104. (In Russ.)
20. 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):71–76.
- Alaudinova E.V., Mironov P.V. Lipids of meristems of forest-forming conifers of Central Siberia in conditions of low-temperature adaptation. 2. Features of metabolism of fatty acids of phospholipids of meristems *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2009;(2):71–76. (In Russ.)
21. Мокронос А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1978;61(3):119–133.
- Mokronosov A.T., Borzenkova R.A. Method of quantitative estimate of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1978;61(3):119–133. (In Russ.)
22. Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В. *Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений*. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та; 2006. 14 с.
- Borzenkova R.A., Hramtsova E.V. *Determination of mesostructural characteristics of the photosynthetic apparatus of plants*. Ekaterinburg: Ural University Publishing House; 2006. 14 p. (In Russ.)
23. Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп. *Экология*. 2014;(2):109–118. <https://doi.org/10.7868/S0367059714020024>
- Ivanova L.A. Adaptive signs of leaf structure of plants of different ecological groups. *Russian Journal of Ecology*. 2014;(2):109–118. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0367059714020024>
24. Loll B., Kern J., Saenger W., et al. Lipids in photosystem II: Interactions with protein and cofactors. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*. 2007;(1767):509–519. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.12.009>
25. Laskay G., Lehocski E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*. 1986;849(1):77–84. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(86\)90098-8](https://doi.org/10.1016/0005-2728(86)90098-8)
26. Rotondi A., Rossi F., Asunis C., Cesaraccio C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology*. 2003;3(4):25–35.
27. Гамалей Ю.В. *Транспортная система сосудистых растений*. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та; 2004. 421 с.
- Gamaley Ju.V. *Transport system of vascular plants*. St. Petersburg: St. Petersburg University Publishing House; 2004. 421 p. (In Russ.)
28. 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):124–130.
- Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu., Terebova E.N. The content of total nitrogen and the features of the cell wall of some species of flora of Western Svalbard. *Fundamental research*. 2014;(12):124–130. (In Russ.)
29. Лось Д.А. *Десатуразы жирных кислот*. М.: Научный мир; 2014. 370 с.
- Los' D.A. *Fatty acid desaturases*. Moscow: Scientific world; 2014. 370 p. (In Russ.)
30. Alsos I.G., Eidesen P.B., Ehrich D., et al. Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science*. 2007;316(5831):1606–1609. <https://doi.org/10.1126/science.1139178>

Об авторах

ШМАКОВА Наталья Юрьевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-8342-1764>, ResearcherID: 97378, Scopus Author ID: 57191981695, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

МАРКОВСКАЯ Евгения Федоровна, доктор биологических наук, профессор, <https://orcid.org/0000-0002-0658-6845>, Scopus Author ID: 6603350545, SPIN: 9314-1071:121063, e-mail: volev10@mail.ru

Н. Ю. Шмакова и др. ♦ Адаптация кустарничков к условиям арктических тундр Западного Шпицбергена

МОРОЗОВА Кира Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, <https://orcid.org/0000-0001-6655-5197>, Scopus Author ID: 56906831100, e-mail: mkv25@bk.ru

ЕРМОЛАЕВА Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-6310-3846>, ResearcherID: 1016999, e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

About the authors

SHMAKOVA, Natalia Yurjevna, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-7718-7681>, ResearcherID: 97378, Scopus Author ID: 57191981695, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

MARKOVSKAYA, Evgenia Fedorovna, Dr. Sci. (Biol.), Professor, <https://orcid.org/0000-0002-0658-6845>, Scopus Author ID: 6603350545, SPIN: 9314-1071:121063, e-mail: volev10@mail.ru

MOROZOVA, Kira Vladimirovna, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, <https://orcid.org/0000-0001-6655-5197>, Scopus Author ID: 56906831100, e-mail: mkv25@bk.ru

ERMOLAEVA, Olga Vladimirovna, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-6310-3846>, ResearcherID: 1016999, e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

Поступила в редакцию / Submitted 26.04.2023

Поступила после рецензирования / Revised 15.01.2024

Принята к публикации / Accepted 19.02.2024