УДК 577+581.17

СОДЕРЖАНИЕ ОБЩЕГО АЗОТА И ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА

¹Марковская Е.Ф., ²Шмакова Н.Ю., ¹Теребова Е.Н.

¹ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ)»,
Петрозаводск, e-mail: volev10@mail.ru;

²Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина,
Кольского научного центра РАН, Апатиты, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

Содержание общего азота у 62 видов высших сосудистых и высших споровых растений на Западном Шпицбергене варьируется в диапазоне 1,0–4,7% абс. сух. веса или 10–47 мг/г, среднее содержание общего азота у видов сосудистых растений Западного Шпицбергена составляет 2,4% абс. сух. в., что либо сходно, либо превышает содержание азота в растительных сообществах более низких широт. Показано наличие связи видов с разным содержанием азота с определенными семействами, жизненной формой и географическим ареалом. Исследование клеточной стенки листа у 4 видов растений (*Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*) показало, что число ионообменных групп в структуре клеточной стенки увеличивается в 3 раза по сравнению с растениями более низких широт. Это свидетельствует о ее высокой функциональной активности у растений Арктики и ведущей роли апопластического транспортного пути в жизнедеятельности растений высоких широт.

Ключевые слова: арктические растения, содержание азота, клеточная стенка, ионообменная способность

TOTAL NITROGEN CONTENT AND CELL WALL'S FEATURES OF SOME SPECIES OF WESTERN SPITSBERGEN

¹Markovskaya E.F., ²Shmakova N.Y., ¹Terebova E.N.

¹FBSEI «Petrozavodsk State University (PetrSU)», Petrozavodsk, e-mail: volev10@mail.ru;

²Polar Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Science Center, Apatity, e-mail: shmanatalya@yandex.ru

The total nitrogen content was measured in 62 plants species of Western Spitsbergen. The values of total nitrogen content varied from 1,0 to 4,7% of dry weight (10–47 mg / g). The average content of total nitrogen of the species of vascular plants from Western Spitsbergen was 2,4% of dry weight that either similar or higher than the nitrogen content in the plant communities of the lower latitudes. Correlations of different content of nitrogen with certain families, life forms and geographical areas were obtained. The study of the cell wall of the leaves of 4 species (*Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*) revealed that the number of ion-exchange groups was higher in 3 times compared with plants of lower latitudes. It was suggested the higher functional activity of Arctic plants and the leading role of apoplastic transport in plants of high latitudes.

Keywords: arctic plants, nitrogen content, plant cell wall, ion exchange capacity

Исследование эколого-физиологических особенностей большого числа видов флоры Арктики дает возможность рассмотреть структурно-функциональное разнообразие и оценить спектр возможных путей адаптации растений к экстремальным условиям среды. Небольшие размеры локальной флоры Западного Шпицбергена (около 120 видов), составляющих около 70% флоры высших растений всего Свабарда, создают уникальные условия для этого направления исследования. Азотный обмен привлекает внимание исследователей, как ведущий в процессах развития, роста и адаптации растений Арктики, отличающихся высоким содержанием азота. Это показано О.А. Семихатовой [15] на 22 видах из 14 семейств растений о-ва Врангеля и рядом других исследователей на единичных видах из разных районов Севера [5; 17; 21]. Эта тема становится все более актуальной в связи с потеплением климата [19; 20], которое может активизировать азотный обмен и соответственно повлиять на состояние

растительных сообществ. Однако многие составляющие азотного обмена остаются слабо изученными, причем в качестве объектов исследования используется ограниченное число видов, что не позволяет делать более общих заключений.

Цель исследования – определение содержания общего азота у высших споровых и сосудистых растений видов флоры Западного Шпицбергена и выяснение роли ионообменных групп клеточной стенки листа в жизнедеятельности арктических видов.

Материалы и методы исследования

Работа выполнена в зоне арктических тундр на Западном Шпицбергене в 2010–2013 гг. По данным метеорологической обсерватории 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. Среднегодовая температура самого теплого месяца июля – 8°C. 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 [8].

Климатические особенности обуславливают короткий вегетационный период (40–70 дней), продолжительность которого определяется временем схода снега в локальных местообитаниях. В естественной флоре архипелага Шпицберген 164 вида сосудистых растений, более 75% из них встречено в сообществах зоны внутренних фьордов [31]. Выбор объектов исследования определялся их находкой в различных растительных сообществах в плакорной части территории. Географический анализ исследуемых видов проведен по [13]. Содержание общего азота было определено у 62 видов высших сосудистых растений, что составляет около 40% видов флоры Шпицбергена.

Пробы для анализа отбирали в самый теплый период вегетации (10–25 июля), когда наблюдается цветение большинства видов. Хорошо развитые листья без признаков повреждения отбирали с 5–10 растений в 3–4 кратной биологической повторности. Содержание общего азота определяли по методу Кьельдаля [1], рассчитывали в % абсолютно сухого вещества. Латинские названия сосудистых растений приведены по [30]. Определения видов высших сосудистых растений проведены сотрудником ПАБСИ В.А. Костиной.

Для определения состава и количества ионообменных групп в клеточных стенках листа использовали метод потенциометрического титрования [3], количество групп оценивали по значению сорбционной емкости (S, мкмоль/г сух. массы клет. ст.) [11; 16].

Результаты исследования и их обсуждение

Содержание общего азота у 62 видов высших сосудистых и высших споровых растений на Западном Шпицбергене варьируется в диапазоне 1,0–4,7% абс. сух. в. или 10–47 мг/г, среднее содержание общего азота у видов сосудистых растений Западного Шпицбергена составляет 2,4% абс. сух. в., что сходно со злаковыми сообществами умеренной зоны, но ниже полевых культур и хлебных злаков (табл. 1) и хорошо согласуется с данными, полученными на растениях о. Врангель (Арктика) [15].

Подобное соотношение свидетельствует о том, что содержание азота при продви-

жении в высокие широты в естественных растительных сообществах увеличивается [32]. Среди исследованных нами видов около 27% (17 видов) имеют высокое содержание азота (больше 3% абс. сух. веса), около 43% (27 видов) имеют средние значения – от 2 до 2,9% абс. сух. в. и 30% (18 видов) имеют низкие значения – от 1 до 2% абс. сух. в. В каждой группе видов были проанализированы географические элементы флоры (табл. 2). Этот анализ показал (табл. 2), что в группе с высоким содержанием азота оказался наибольший процент арктических и арктоальпийских видов. В группе со средним содержанием азота наибольшее число видов арктоальпийских и несколько ниже почти арктических и среди растений с низким содержанием азота более высокий процент почти арктических и несколько ниже арктоальпийских видов. Следует отметить один феномен, заключающийся в том, что процент арктоальпийских видов одинаков во всех группах с разным содержанием азота. В целом оказалось, что именно арктические виды (арктические, почти арктические и арктоальпийские) составляют группы видов с высоким и средним содержанием азота.

Таблица 1

Содержание азота в различных типах растительности биомов Земли (по Schulze et al., 2000)

Растения, тип растительности	Содержание азота, %
Травянистые растения	
Двудольные полевые культуры	3,8
Хлебные злаки	3,4
Умеренные злаковые сообщества	2,6
Тропические злаковые сообщества	1,1
Древесные растения	
Лиственный лес умеренной зоны	2,0
Вечнозеленый лес умеренной зоны	1,3

Таблица 2

Число географических элементов флоры (в %) в группах видов с разным содержанием азота

Содержание азота	Географический элемент							Количество видов
	А	ПА	АА	АБ	ГАМ	МА	ГА	
Высокое	36	10	36	10	5	0	0	17
Среднее	15	22	33	7	0	15	7	27
Низкое	5	44	35	0	5	5	5	18

Примечание. А – арктический; ПА – почти арктический, АА – арктоальпийский; АБ – арктобореальный, ГАМ – гипоарктомонтанный; МА – метаарктический; ГА – гипоарктический элемент флоры.

Связи между величинами содержания общего азота и приуроченностью к определенному семейству или географическому элементу показали, что в двух семействах *Caryophyllaceae* и *Poaceae* исследованные виды имеют наиболее широкие диапазоны содержания общего азота (1,1–3,4%) и (1,7–3,3%) соответственно. В семействе *Lycopodiaceae* (высшие споровые растения), а также у высших сосудистых в семействах *Ericaceae*, *Empetraceae*, *Juncaceae* отмечены виды только с низкими значениями содержания азота; в семействах *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Polemoniaceae* отмечены виды только со средними значениями содержания азота и в семействах *Papaveraceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, где представительность составляет по одному виду – с высоким содержанием азота. Это показало определенную связь содержания азота и семейственную принадлежность вида: в более древних семействах преобладают виды с низкими и средними значениями, а в более продвинутых – с более высоким содержанием азота. В группу видов с **максимальными значениями содержания азота** вошли арктический вид *Pedicularis dasyantha* (4,6%) (сем. *Scrofulaceae*) и арктоальпийский вид *Oxyria digyna* (4,7%) (сем. *Polygonaceae*), и более близкие к ним по содержанию азота оказались арктобореальный вид *Mertensia maritima* (3,9%) (сем. *Boraginaceae*) и два арктических вида *Ranunculus sulfureus* (3,7%) (сем. *Ranunculaceae*) и *Cochlearia groenlandica* (3,7%) (сем. *Brassicaceae*). Кроме того, в этой группе оказались виды из разных семейств и характеризующиеся разным широтным и долготным распространением: *Equisetum arvense*, *Salix reticulata*, *Bistorta vivipara*, *Honckenya peploides*, *Papaver dahlianum*, *Braya purpurescens*, *Arnica angustifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex subspataceae*, *C.lachenalii*, *Puccinellia capillaris*. В группу **со средним содержанием азота** (2–2,9%) вошли кустарнички и травянистые многолетники из разных семейств, и также виды, имеющие разные долготные и широтные ареалы (*Salix polaris*, *Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Potentilla hyparctica*, *Polemonium boreale*, *Cerastium arcticum*, *C.alpinum*, *C.regelii*, *Ranunculus pigmaeae*, *Cardamine nymani*, *Draba alpine*, *Saxifraga rivularis*, *S.hirculus*, *S.nivalis*, *S.foliolosa*, *S.hieracifolia*, *Taraxacum arcticum*, *Erigeron humilis*, *Petasites frigidus*, *Carex ursina*, *C.glareosa*, *Poa arctica*, *Palpina*, *Puccinellia phryganodes*, *Deschampsia alpina*, *Alopecurus borealis*). В группу видов с **самыми низкими значениями содержания азота** вошли: вечнозеленое растение из группы почти арктических видов – *Hypersia arctica*

(1%) (сем. *Lycopodiaceae*); три вида исследованных кустарничков – почти арктический вид *Harrimanella hypnoides* (1,2%), мегаарктический вид *Cassiope tetragona* (1,2%) (сем. *Ericaceae*) и гипоарктический вид *Empetrum hermaphroditum* (1,1%) (сем. *Empetraceae*); два подушковидных растения – арктоальпийский вид *Silena acaulis* (1,2%) и почти арктический вид *Arenaria pseudogrigida* (1,1%) (сем. *Caryophyllaceae*). Все эти виды из примитивных менее продвинутых семейств. Благодаря большому числу исследованных видов флоры Западного Шпицбергена удалось выявить некоторые связи между видами с разным содержанием азота и их приуроченностью к определенному семейству, жизненной форме, географическому элементу, что ранее не было показано на исследованных видах о. Врангель [15]. Отмечена тенденция, что большинство видов из примитивных древних семейств, которые занимают ведущее положение в арктических сообществах и характеризуются активным морфогенезом, более высокой пластичностью и широким спектром адаптаций, имеют низкое или среднее значение содержания азота.

Из литературы известно, что имеется связь содержания азота и интенсивностью дыхания, причем она сильнее выражена у арктоальпийских растений, чем у бореальных [24;33;14]. Эту связь можно рассматривать для такого показателя как содержание азота в качестве функциональной характеристики. Анализ отдельных органов у травянистых растений показал, что у *Oxyria digyna* содержание азота в листьях составило 47% абс. сух. в., соцветия – 31% абс. сух. в., а семян – 26% абс. сух. в.; у *Cochlearia groenlandica* в листьях – 37% абс. сух. в., в побегах – 24% абс. сух. в., соцветия с зелеными семенами – 29% абс. сух. в. Содержание азота во всех органах оказалось очень высоким. Исследование у кустарничков показало, что в растениях *Betula nana* содержание азота в листьях – 30% абс. сух. в., а в стеблях – 11% абс. сух. в.; у *Salix polaris* содержание азота в листьях – 26% абс. сух. в., в побегах – 26% абс. сух. в., корнях – 11% абс. сух. в. Таким образом, наибольшее содержание азота отмечается в листовом аппарате растений, что может свидетельствовать об активном транспорте поглощенного азота в наземные органы и листа как основной метаболической системы азотного обмена у арктического растения. В качестве основной транспортной системы может рассматриваться только система апопласта, активность которой, по-видимому, не зависит от величины температуры в более широком, по сравнению симпластическим пу-

тем, диапазоне температур [4]. Этот анализ показал, что содержание азота зависит от органа растения, от его состояния и более высокие значения содержания азота были получены в ассимилирующих наземных органах и в более функционально активных – зеленых листьях. В целом, снижение содержания общего азота в побегах и корнях может достигать по сравнению с листьями до 30–60%, причем сильнее это выражено в кустарничках, чем в травянистых многолетниках.

Часть растений Шпицбергена в разные периоды вегетации могут изменять зеленую окраску на красную, что часто связано с резким понижением суточных температур и приводит к снижению содержания хлорофиллов [23] и общего азота. Так у *Saxifraga cespitosa* в зеленых листьях содержание общего азота выше (1,6% абс. сух. в.), чем в красных (1,1% абс. сух. в.); а у *S. oppositifolia* зеленые и красные листья содержат почти одинаковое количество азота, соответственно: 1,6% абс. сух. в., и 1,5% абс. сух. в. азота; у *Oxyria digyna* содержание азота в зеленых листьях – 4,7% абс. сух. в. а в красных оно снижается до 2,7% абс. сух. в. Изменение окраски листьев в условиях Арктики связывают с синтезом защитных веществ, среди которых ведущая роль отводится флавоноидам, которые и выявляются в условиях стресса [34]. В литературе есть предположение, что синтез этих веществ у растений Арктики конститутивный [30], но при снижении содержания зеленых пигментов они становятся видны визуально. Снижение содержания хлорофиллов и азота, увеличение содержания группы фенольных соединений может свидетельствовать об их функциональных связях в функции защиты, что требует самостоятельного исследования.

Сравнение общих исследованных видов Западного Шпицбергена и Кольского полуострова (Дальние Зеленцы) показали либо сходное (*Puccinellia capillaris*, *P. phryganodes*), либо более высокое значение содержания общего азота у растений Шпицбергена (*Equisetum arvense*, *Stellaria humifusa*, *Honkenya peplodes*, *Cochlearia groenlandica*, *Mertensia maritima*, *Carex subspathacea*) [22]. Сопоставление общих видов (*Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Polemonium boreale*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga hirculus*) для Западного Шпицбергена и о. Врангеля [15] показало, что у более северных растений (Шпицберген) содержание азота выше.

Высокое содержание азота и небольшая биомасса северных растений; отсутствие связи между содержанием азота (белка)

и интенсивностью дыхания [15; 25; 29] ставит вопрос о путях поступления азота в организм и его участия в жизни растений в условиях Арктики. Большая часть наших исследований проведена на растениях, произрастающих в пределах плакорной части долины, почвы которой сформировались на суглинистых породах с богатым минералогическим и химическим составом [12]. По данным почвенного анализа оказалось, что содержание гумуса в дерновом горизонте достигает 3–11%, с глубиной уменьшается, но в самом нижнем слое, в почвообразующей породе (на глубине 30–40 см), за счет стока, содержится 3–3,7% гумуса [12]. Полученные результаты показали, что все растения Западного Шпицбергена имеют высокие значения содержания общего азота, что связано, прежде всего, с произрастанием этих видов в основном в пределах дернового горизонта. В работе Семихатовой О.А. с соавторами [15] на растениях о. Врангель было показано, что растения Севера имеют высокие скорости поглощения азота в условиях Арктики. Этот же феномен подтверждает и Ingestad T., который считает, что только в природе биологическое производство азота посредством деятельности микроорганизмов более значимо согласовано с потребностями растений, что и позволяет растениям накапливать азот даже на бедных этим элементом почвах [7]. Растения в Арктике поглощают азот в разных формах: в виде аммиачного и нитратного ионов, а также и органический азот, поступающий в результате рециклизации, что связано с процессом локального почвообразования [2]. Интенсивность этого процесса в длительной годичной динамике в большей степени определяется отмершей, но медленно разлагающейся массой растительного организма, количество которой по нашим данным (*Saxifraga cespitosa*, *Bistorta vivipara*, *Minuartia biflora* и др.) в каждый последующий период вегетации увеличивается и к весне может составлять от 50% до 70% живой массы организма. Этот пул органического азота и может быть существенным источником азота для роста и развития растительного организма. Высокое содержание азота в растениях Арктики свидетельствует о том, что в природе поступление и усвоение питательных веществ тесно сопряжены. В работе Семихатовой О.А., выполненной на растениях о. Врангель, был сделан вывод, что повышенное содержание белка в листьях растений Севера не является фактором, определяющим интенсивность дыхания отдельных видов. Однако повышение интенсивности дыхания и содержание азота в клетках имеют общую причину –

необходимость увеличения энергетических затрат на поддержание структуры и метаболизма в условиях холода [15]. Полученные нами данные также поддерживают высказанную этими авторами гипотезу. Увеличение содержания азота обеспечивает как конститутивные, так и индуцибельные составляющие процесса адаптации [9], к суровым условиям Арктики, которые включают синтез специфических белков, синтез гетерогенных нуклеотидов, полиаминов и другие синтетические реакции, в которых принимают большое участие азотные соединения, ферментативные и белковые перестройки [27; 26]. Часть этих синтезов связана со структурными перестройками, а часть

с метаболическими составляющими, которые позволяют функционально подстраивать растение к постоянно изменяющимся климатическим условиям в условиях высоких широт. Кроме того, в листьях арктических растений концентрация митохондрий в клетках выше, чем у тех же видов или близких видов из умеренных или тропических широт [28]. Однако, как показали наши исследования, высокое содержание азота у 70% изученных видов и высокая интенсивность дыхания, которые отмечаются в литературе [15] не дают преимуществ этим видам в накоплении биомассы, что связано с другими более важными энергетическими и метаболическими затратами.

Таблица 3

Содержание ионообменных групп в клеточной стенке листа растений Арктики

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

Примечания. *карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты;
**карбоксильные группы гидроксикоричных кислот.

Так, северные растения имеют в качестве основной транспортной системы апопласт – систему клеточных стенок [4]. Проведенные нами исследования состава и количества ионогенных групп в клеточных стенках листьев на 4 арктических видах (*Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*) [18] показало, что эти виды имеют сходные типы ионообменных групп (аминогруппы, карбоксильные и фенольные ОН-группы) с растениями тундровой зоны, но их особенностью является увеличение в 2–3 раза количества ионообменных групп каждого типа. Что касается белковой составляющей, то она в клеточной стенке представлена аминокислотами. Сравнение видов показало, что наибольшее количество аминокислот (до 1200 мкмоль на г сух. массы клет. ст.) отмечено у *Betula nana* – спорадически встречающегося вида Западного Шпицбергена, для остальных видов этот показатель значительно ниже и для *Cassiope tetragona* – широко распространенного вида на кальцеиносных почвах, он составляет 400 мкмоль на г сух. массы клет. ст. Эти данные хорошо

согласуются и с результатами определения общего азота (с высоким содержанием у *Betula nana* (2,9% абс. сух. в.) и минимальным (1,2% абс. сух. в.) у *Cassiope tetragona*). Ионообменные аминокислоты входят в состав структурных белков и ферментов клеточной стенки, содержание которых может достигать 15% от массы клеток [6], а в случае с арктическими растениями может иметь и больший процент. Анализ соотношений всех типов групп в клеточной стенке листа показал, что у всех видов наибольший процент приходится на карбоксильные группы гидроксикоричных кислот (от 28% у *Cassiope tetragona* до 54% у *Salix polaris*) и фенольные ОН – группы (от 18% у *Salix polaris* до 35% у *Dryas octopetala*), которые в основном входят в состав соединений фенольной природы. Эта группа вторичных метаболитов, содержание которых так же выше в 5–7 раз у растений Шпицбергена [10], по сравнению с растениями более низких широт, выполняют защитную и метаболическую функции. Полученные в настоящей работе данные, а также данные литературы свидетельствуют о том, что

растения Арктики имеют высокую физиологическую активность, которая поддерживается специальной защитной системой не только внутри клеток, но и в межклеточном пространстве – апопласте, обеспечивая активное функционирование основных метаболических и энергетических систем растительной клетки. Таким образом, высокий уровень азотных и фенольных соединений, на поглощение и синтез которых тратится основная часть энергии, образующейся в результате дыхания, поддерживает структурную и метаболическую составляющие жизнедеятельности арктических растений. Большое количество ионообменных групп в клеточной стенке листа арктических растений свидетельствует о высокой сорбционной емкости системы апопласта, поддержание которой также предполагает большие энергетические затраты, что связано с ее существенным вкладом в адаптацию растений к суровым условиям Арктики.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/к).

Список литературы

1. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – М.: Изд-во: МГУ, 1970. – 488 с.
2. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений / Учебн. пособие. Томск: Изд-во: ТГПУ, 2006. – 416 с.
3. Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Характеристика свойств клеточных стенок хвои сосны разного жизненного состояния // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 3. – С. 419–425.
4. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб.: Изд-во С-Петербург. ун-та, 2004. – 424 с.
5. Головкин Т.К., Далько И.В., Табаленкова Г.Н., Гармаш Е.В. Дыхание растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1216–1226.
6. Горшкова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамическая система. Москва: Изд-во: Наука, 2007. – 429 с.
7. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кеннер К. Ботаника. Эволюция и систематика. – М.: Академия, 2007. – Т. 3. – 575 с.
8. Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Лихачев А.Ю., Савченко А.Н., Урбанавичене И.Н. Флора и растительность побережья залива Гренфьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты: Изд-во: КНЦ РАН. Апатиты, 2008. – 112 с.
9. Кузнецов В.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. Полиамины и стресс: биологическая роль, метаболизм и регуляция // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 5. – С. 658–683.
10. Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. Содержание флавоноидов в листьях сосудистых растений Западного Шпицбергена // Растительные ресурсы. – 2012. – Вып. 4. – С. 547–554.
11. Мейчик Н.Р. Ионный обмен и диффузия в клеточных стенках растений: Автореф. дис. д-ра биол. наук. – М., 2007. – 48с.
12. Переверзев В.Н. Почвы побережий фьорда острова Западный Шпицберген. Апатиты: Изд-во: КНЦ РАН. Апатиты, 2012. – 122 с.
13. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. Москва: Изд-во: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 129 с.
14. Семихатова О.А., Иванова, Т.И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темного дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 5. – С. 659–665.
15. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений о-ва Врангеля // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, № 6. – С. 803–808.
16. Славинская Г.В., Хохлов В.Ю. Потенциометрическое титрование ионов / Учебное пособие. Воронеж: Изд-во: Издательско-полиграфический центр ВГУ, 2004. – 36 с.
17. Теребова Е.Н., Галибина Н.А. Структурно-функциональное состояние хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях загрязнения диоксидом серы и тяжелыми металлами // Растительные ресурсы. – 2010. – Вып. 2. – С. 61–73.
18. Теребова Е.Н., Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. Некоторые особенности транспортной функции клеточной стенки растений Арктики // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2013. – № 8. – С. 11–15.
19. Тишков А.А. Биогеографические последствия природных и антропогенных изменений климата // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131, № 4. – С. 356–366.
20. Тишков А.А. «Арктический вектор» в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия // Арктика: экология и экономика. – 2012. – № 2(6). – С. 28–43.
21. Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб. Изд-во: Наука, 2001. – 175 с.
22. Шмакова Н.Ю., Ушакова Г.И., Костюк В.И. Горно-тундровые сообщества Кольской Субарктики (эколого-физиологический аспект). Апатиты: Изд-во: КНЦ РАН. Апатиты, 2008. – 167 с.
23. Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, № 6. – С. 764–769.
24. Chapin, F.S., Jefferies R.L., Reynolds J.F. Arctic plant physiological ecology: a challenge for the future // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective. San Diego, 1992. – P. 3–8.
25. Körner Ch. Alpine Plant Life // Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2003. – Vol. XI. – P. 218–244.
26. Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I. Polyamines and stress tolerance of plants // Plant Stress. – 2007. – № 1. – P. 50–71.
27. Kuznetsov V.V. Plant under environmental stress // Acta Physiol. Plant. – 2004. – Vol. 26. – P. 5–6.
28. Miroslavov E.A., Kravkina I.M. Comparative analysis of chloroplasts and mitochondria in leaf chlorenchyma from mountain plants grown at different altitudes // Annals of Botany. – 1991. – Vol. 68, № 3. – P. 195–206.
29. Muraoca N., Noda H., Uchida M. Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in high Arctic tundra ecosystem, Ny-Alesund, Svalbard implication for their role in ecosystem carbon gain // J.Plant Res. – 2008. – Vol. 121. – P. 137–145.
30. Nybakken L. UV-Screening in Arctic and Alpine Vascular Plants and Lichens. Agriculture University of Norway, Department of Biology and Nature Conservation. – 2003. – Vol. 17. – 22 p.
31. Ronning O.I. The flora of Svalbard. Norsk Polarinst. Polarhåndbok, Oslo, 1996. – 184 p.
32. Schulze E.D. Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems // Ecol. Studies. – 2000. – Vol. 142. – P. 14–44.
33. Shaver G.R., Chapin F.S. Effect of fertilization on production and biomass of tussock tundra, Alaska, U.S.A. // Arct. Alp. Res., – 1986. – Vol. 18. – P. 261–268.

34. Solghaug K.A., Gauslaa Y., Nybakken I., Bilger W. UV-induction of sun-screening pigment in lichens // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 158. – P. 91–100.

References

- Arinushkina E.V. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [The guide to the chemical analysis of soils]. Moscow, 1970. 488 p.
- Volkov I.V. Vvedenie v ekologiyu vysokogornyykh rasteniy [The introduce of the mountainous plant's ecology]. Tomsk, 2006. 416 p.
- Galibina N.A., Terebova E.N. Characterization of cell wall properties in needles from Scotch pine trees of various vigor. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008. Vol. 55. no 3. pp. 419–425.
- Gamaley U.V. Transportnaya sistema sosudistukh rasteniy [Transport system of vascular plants]. SPb, 2004. 424 p.
- Golovko T.K., Dalke I.V., Tabalenkova G.N., Garmash E.V. The respiration of plants of the Subpolar Urals [Dykhaniye rasteniy Pripolyarnogo Urala]. *Botanical Journal. Russia*. 2009. Vol. 94. no 8. pp. 1216–1226.
- Gorshkova T.A. Rastitelnaya kletchnaya stenka kak dinamicheskaya sistema [The plant cell wall as a dynamic system]. Moscow, 2007. 429 p.
- Zitte P., Vayler E.V., Kaderayt Y.V., Brezinski A., Kenner K. *Botanika*. Vol. 3. Evolyutsiya i sistematika [Botany]. Moscow, 2007. T. 3. 575 p.
- Koroleva N.E., Konstantinova N.A., Belkina O.A., Davydov D.A., Likhachev A.U., Savchenko A.N., Urbanaviche I.N. Flora i rastitel'nost' poberezhya zaliva Gren-f'ord (arkhipelag Shpitsbergen) [Flora and vegetation of the coast of the Gren-Fiord bay (Spitsbergen)]. Apatity, 2008. 112 p.
- Kuznetsov V.I.V., Radyukina N.L., Shevyakova N.I. Polyamines and stress tolerance of plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2006. Vol. 53. no 5. pp. 658–683.
- Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. The flavonoid content in leaves of vascular plants from the West Spitsbergen [Soderzhanie flavonoidov v list'yakh sosudistukh rasteniy Zapadnogo Shpitsbergena]. *Plant recourses*, 2012. Vol. 4. pp. 547–554.
- Meychik N.R. Ionnyy obmen i difuziya v kletochnykh stenkakh rasteniy [Ion-exchange properties and diffusion in cell walls of plants]. Moscow, 2007. 48 p.
- Pereverzev B.N. Pochvy poberezhnykh forda ostrova Zapadnyy Shpitsbergen [Soils of coasts of the fjord of the island West Spitsbergen]. Apatity, 2012. 122 p.
- Sekretareva N.A. Sosudistye rasteniya Possiyskoy Arktiki i sopredelnykh territoriy [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories]. Moscow, 2004. 129 p.
- Semichatova O.A., Ivanova T.I., Kirpichnikova O.V. Comparative study of dark respiration in plants inhabiting arctic (Wrangel Island) and temperate climate zones. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2007. Vol. 54. no 5. pp. 559–665.
- Semichatova O.A., Ivanova T.I., Kirpichnikova O.V. Nitrogen content and respiration rate in leaves of the Wrangel Island plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010. Vol. 57. no 6. pp. 803–808.
- Slavinskaya G.V., Khokhlov V.U. Potentsiometricheskoe titrovaniye ionitov [Potentiometric titration of ionites]. *Voronezh*, 2004. 36 p.
- Terebova E.N., Galibina N.A. Characterization of needles from Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) trees subjected to industrial pollutions with sulfur and heavy metals [Struktural'no-funktsionalnoye sostoyaniye khvoi *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh zagryazneniya dioksidom sery i tyazholymi metallami]. *Plant recourses*, 2010. Vol. 2. pp. 61–73.
- Terebova E.N., Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. Some features of cell wall transport function in arctic plants. *Proceedings of Petrozavodsk State University*, 2013. no 8. pp. 11–15.
- Tishkov A.A. Biogeographical Consequences of Natural and Anthropogenic Climate Changes [Biogeograficheskie posledstviya prirodnykh i antropogennykh izmeneniy klimata]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2011. Vol. 131. no 4. pp. 356–366.
- Tishkov A.A. «The Arctic vector» in preservation of land ecosystems and a biodiversity [«Arkticheskiy vector» v sohraneniye nazemnykh ekosistem i bioraznoobraziya]. *Arktika: ekologiya i ekonomika*, 2012. no 2(6). pp. 28–43.
- Chernobrovkina N.P. Ecofiziolozhicheskaya kharakteristika ispolzovaniya azota sosnoy obyknovennoy [Ecophysiological characteristic of Scots pine nitrogen metabolism]. St. Petersburg, 2001. 175 p.
- Shmakova N.Yu., Ushakova G.I., Kostyuk V.I. Gornoturovyye soobshchestva Kolskoy Subarktiki (ekologo-fiziologicheskii aspekt) [Mountain-tundra populations of the Kola Subarctic region (ekologo-physiological aspect)]. Apatity, 2008. 167 p.
- Shmakova N.Y., Markovskaya E.F. Photosynthetic pigments of plants and lichens inhabiting arctic tundra of West Spitsbergen. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010. Vol. 57. no 6. pp. 764–769.
- Chapin F.S., Jefferies R.L., Reynolds J.F. Arctic plant physiological ecology: a challenge for the future. Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective. San Diego, 1992. pp. 3–8.
- Körner Ch. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2003. Vol. XI. pp. 218–244.
- Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I. Polyamines and stress tolerance of plants. *Plant Stress*. 2007. no 1. pp. 50–71.
- Kuznetsov V.V. Plant under environmental stress. *Acta Physiol. Plant.*, 2004. Vol. 26. pp. 5–6.
- Miroslavov E.A., Kravkina I.M. Comparative analysis of chloroplasts and mitochondria in leaf chlorenchyma from mountain plants grown at different altitudes. *Annals of Botany*, 1991. Vol. 68. no 3. pp. 195–206.
- Muraoca N., Noda H., Uchida M. Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in high Arctic tundra ecosystem, Ny-Alesund, Svalbard implication for their role in ecosystem carbon gain. *J. Plant Res.*, 2008. Vol. 121. pp. 137–145.
- Nybakken L. UV-Screening in Arctic and Alpine Vascular Plants and Lichens. Agriculture University of Norway, Department of Biology and Nature Conservation, 2003. Vol. 17. 22 p.
- Ronning O. I. The flora of Svalbard. *Norsk Polarinst. Polarhåndbok*, Oslo, 1996. – 184 p.
- Schulze E.D. Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. *Ecol. Studies*, 2000. Vol. 142. pp. 14–44.
- Shaver G. R., Chapin F. S. Effect of fertilization on production and biomass of tussock tundra, Alaska, U.S.A. *Arct. Alp. Res.*, 1986. Vol. 18. pp. 261–268.
- Solghaug K.A., Gauslaa Y., Nybakken I., Bilger W. UV-induction of sun-screening pigment in lichens. *New Phytologist*, 2003. Vol. 158. pp. 91–100.

Рецензенты:

Чернобровкина Н.П., д.б.н., доцент, ведущий научный сотрудник Лаборатории лесных биотехнологий Института леса КарНЦ РАН, ФГБУН «Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук», г. Петрозаводск;

Сазонова Т.А., д.б.н., доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН, ФГБУН «Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук», г. Петрозаводск.

Работа поступила в редакцию 05.12.2014.