

## Акклимация фотосинтетического аппарата листьев и репродуктивной сферы *Dryas octopetala* L. при интродукции в среднюю полосу России

Е. В. ЧЕРНЯЕВА, Н. Г. КУРАНОВА, В. П. ВИКТОРОВ

Московский педагогический государственный университет  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6  
E-mail: ev.chernyaeva@mpgu.su

Статья поступила 11.11.2022

После доработки 25.11.2022

Принята к печати 25.11.2022

### АННОТАЦИЯ

Изучали ритм развития, сезонную динамику содержания пигментов, удельную листовую поверхность (SLA), содержание воды, скорость накопления сухого вещества в листьях *Dryas octopetala* весенней и осенней генераций в условиях интродукции. Полученные результаты сравнили с аналогичными показателями в естественном ареале по литературным данным. Установлено, что перестройка на клеточно-тканевом уровне привела к увеличению удельной листовой поверхности в 3,7–4 раза. У листьев весенней генерации увеличились срок жизни, продолжительность вегетации, количество хлорофиллов и каротиноидов. В листьях осенней генерации эти показатели не изменились. В листьях весенней и осенней генераций содержалось  $7,89 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  и  $3,32\text{--}6,48 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  хлорофилла соответственно. Структурно-функциональные характеристики пигментного аппарата листьев весенней генерации соответствовали высокой интенсивности фотосинтеза, осенней – низкой интенсивности. В условиях интродукции первые проявили экологическую пластичность и высокую способность к акклимационным перестройкам, вторые – консервативную, стенобионтную стратегию адаптации. Показатели роста *D. octopetala* сохранились на характерном для вида уровне. Количество и масса диаспор на один цветок, длина цветоносов выросли в 2,2 и 2,8 раза соответственно. Всхожесть за все время наблюдения была низкой,  $2,32 \pm 0,7 \%$  за шестилетний период наблюдений.

**Ключевые слова:** *Dryas octopetala*, интродукция, акклимация, пигментный фонд, удельная площадь листа, репродукция.

### ВВЕДЕНИЕ

Сообщества с участием дриады восьмилепестной (*Dryas octopetala*) – гляциальным реликтовым кустарничком из семейства Rosaceae, широко распространены в арктических и альпийских экосистемах, наиболее чувствительных к изменениям климата [Hudson, Hengy, 2009]. В высоких горах и широтах низкая температура воздуха ограничивает интенсив-

ность фотосинтеза через контроль процессов ассимиляции, депонирования, диссимиляции углерода и является основным лимитирующим фактором накопления биомассы у древесных форм [Полозова, 1978; Лукьянова и др., 1986]. В арктической тундре *D. octopetala* образует долгоживущие (до 100 лет) стланички с геофитизированными укореняющимися побегами [Zhou et al., 2019]. Семен-

ное размножение нерегулярное, реализуется в достаточно редкие благоприятные годы [Полозова, 1978; Wookey et al., 1995]. Полевые эксперименты с искусственным потеплением при помощи камер с открытым верхом (КОВ) (“open-top chamber”), установленных на естественную растительность, показали, что *D. octopetala* использовала полученное преимущество для интенсификации фотосинтеза [Zhou et al., 2019] и увеличения биомассы [Wookey et al., 1995]. Таким образом, в экстремальных условиях *D. octopetala* реализует две стратегии приспособления: адаптацию, а именно минимизирует потребности организма, и акклимацию – сохраняет потенциальную продуктивность. Искусственное потепление вызывало краткосрочные реакции растений – они проявлялись уже в первый сезон, и долговременные, которые развивались постепенно, от 2–3 до 15 лет и более [Welker et al., 1997]. Отдельные структуры проявляли разную чувствительность к повышению температуры почвы и воздуха. Репродуктивная сфера *D. octopetala* более чувствительна к повышению температуры, чем к улучшению минерального питания, а вегетативная – наоборот [McGraw, Antonovičs, 1983; Welker et al., 1997; Stenström, 2000]. Одна из гипотез предполагает, что для видов с низкой семенной продуктивностью, как *D. octopetala*, в длительной перспективе прогнозируемого высокоширотного потепления существует угроза нарушения сложившегося баланса между вегетативным (клоновым) и семенным размножением [Stenström, 2000; Vik et al., 2010], другая допускает необязательность закрепления кратковременных изменений [de Witte, Stöcklin, 2012]. В горных тундрах уже зафиксирована экспансия кустарников [Петров и др., 2021]. Изучение потенциальной способности видов реагировать на повышение температуры экспрессией семенного размножения необходимо для прогнозирования направлений трансформации высокоширотных экосистем в условиях меняющегося климата.

Фотосинтетический аппарат листьев играет существенную роль в обеспечении устойчивости и продуктивности растений в экстремальных условиях [Лукьянова и др., 1986; Головкин и др., 2007]. Прогнозируемые реакции арктических кустарничков на потепление предполагают увеличение срока жизни и вегета-

ции, биомассы, индекса листовой поверхности и газообмена листьев [Welker et al., 1993, 1997; Schollert et al., 2017; Zhou et al., 2019]. В целом *D. octopetala* является хорошо изученным видом, однако данные о пигментном фонде вида противоречивы и разрозненны. Вероятно, это связано со спецификой листового аппарата *D. octopetala*, выделяющей его среди близких жизненных форм. В течение сезона вегетации развиваются две генерации листьев – весенняя и осенняя, живущие 1,5–2 и 10–12 месяцев соответственно [Полозова, 1978]. Вид отнесен к переходной жизненной форме, у которой листья весенней генерации аналогичны сезонным листьям трав, осенней – многолетним листьям вечнозеленых кустарничков [Гамалей и др., 2015]. Наше исследование ставило целью оценить вклад фотосинтетического аппарата листьев в реализацию акклимационного потенциала вида, возможное повышение продуктивности и репродукции у особей, интродуцированных в более южные широты. У интродуцированных растений были изучены ритм развития листового аппарата, соотношение и сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в листьях разных генераций, удельная листовая поверхность (SLA), площадь и оводненность тканей листа, удельная биомасса листьев, размер годичных приростов, репродуктивные показатели. Результаты сравнили с литературными данными.

Изучение акклимационного потенциала арктоальпийского вида *D. octopetala* способствует повышению качества прогнозов трансформации растительности в условиях меняющегося климата. Работа была выполнена в 2016–2022 гг. на кафедре ботаники МПГУ.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы *D. octopetala* (три особи клонового происхождения) были получены в 2015 г. из коллекционного фонда пензенского Ботанического сада им. И. И. Спрыгина [Ростовцева и др., 2013]. В естественном ареале *D. octopetala* произрастает на открытых дренированных суглинисто-щебнистых поверхностях [Полозова, 1978; Лукьянова и др., 1986]. Растения были высажены в 2015 г. на учебно-опытном участке кафедры ботаники Института биологии и химии МПГУ в г. Москве, на хорошо

освещенную и приподнятую, слегка наклонную гряду юго-восточной экспозиции с суглинисто-щебнистым субстратом. К 2021 г. совокупная площадь, занятая клонами, достигла 1,8 м<sup>2</sup>. За все время наблюдений растения не поливали и не вносили удобрения.

Среднегодовые значения влажности воздуха и количества осадков на экспериментальной площадке отличались от природных незначительно (табл. 1). Эксперименты с КОВ в арктической тундре моделировали искусственное потепление на 1–3 °С по средней годовой температуре воздуха. В пункте интродукции среднемноголетняя годовая температура выше, чем в некоторых регионах нативного ареала *D. octopetala* на 10–11 °С, вегетационный период продолжительнее на 35–80 дней. Сумма активных температур является основным критерием прогнозируемой смены зональных границ растительности в связи с глобальным потеплением [Румянцев и др., 2013], в пункте интродукции показатель выше в 2,2–7,5 раза. Перечисленные различия многократно превышают прогнозируемые параметры высокоширотного потепления. В нашем исследовании они позволили выявить структурные уровни акклимационных перестроек, оценить их направление, модификационную изменчивость признаков или их устойчивость.

Фенологические наблюдения проводили по общепринятой методике [Шульц, 1981]. В июле измеряли по 25 весенних приростов. С интервалом в две недели с мая по ноябрь 2019 г. и после перезимовки листьев осенней генерации в апреле и мае 2020 г. определяли спектрофотометрическим способом количество хлорофиллов и сумму каротиноидов

в листьях по [Lichtenthaler, Wellburn, 1983], оптическую плотность экстрактов измеряли на спектрофотометре SmartSpec Plus (США). Определения проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Показатель удельной площади листа SLA (“specific leaf area”) характеризует площадь листовой поверхности на заданное количество сухого вещества. В 2020 и 2021 гг. собирали рандомизированно по 25 зрелых неповрежденных листьев весенней или осенней генерации, нумеровали и взвешивали. Затем листья сканировали, площадь полученных изображений определяли в программе ImageJ (NIH). SLA для каждого листа *n* рассчитали по формуле:  $SLA_n = A_n/mn$ , где  $A_n$  – площадь листа *n*;  $mn$  – абсолютный сухой вес листа *n*, и выражали в дм<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>. Для определения удельной биомассы зеленых листьев собирали все зеленые листья с площади 10 × 10 см поверхности стланичков *D. octopetala* в трех биологических повторностях. Для определения абсолютного сухого веса и содержания воды листья помещали в термостат при 70 °С на 48 часов. Данные биомассы выражали в г·м<sup>-2</sup> площади стланичков. Скорость накопления сухого вещества листьями вычисляли как разницу между данными сухого веса на единицу площади листьев одной генерации в разные сроки и выражали в мг·дм<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>. Длину 30 цветоносов измеряли в мае, число и воздушно-сухой вес семян определяли в августе. Всхожесть семян рассчитывали в 2017–2022 гг. после 60-дневной стратификации при –10 °С или сразу после сбора в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, при комнатной температуре в темноте.

Т а б л и ц а 1  
Климатические показатели некоторых районов нативного ареала *D. octopetala* и пункта интродукции (г. Москва)\*

Показатель	Хибины 67° с. ш., 33° в. д.	Шпицберген 78°56,12' с. ш., 11°50,4' в. д.	Москва 55°81,55' с. ш., 37°64,9' в. д.
Средняя многолетняя температура воздуха, °С	–3,8	–5,2	5,8
Вегетационный период, сут	105	60	140
Сумма активных температур, °С	1100	320	2400
Осадки, мм	650	371	650
Относительная влажность воздуха, %	>70	80	76

\* Данные с информационного ресурса “Погода и климат”.

Статистическую обработку данных провели с помощью дисперсионного факторного анализа (ANOVA) с повторными измерениями и корреляционного анализа. Для проверки гипотезы о нормальности распределения данных использовали критерий Колмогорова – Смирнова. Парные сравнения выборок по одному или нескольким параметрам выполнили с помощью Тьюки-теста (Tukey HSD). Учетная единица во всех случаях – среднее значение признака  $\pm$  стандартная ошибка ( $m \pm SE$ ). Расчеты выполнены в программе STATISTICA 12 (StatSoft USA).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В условиях интродукции растения проходили полный цикл развития побегов, основные фазы *D. octopetala* передвинулись на более ранние сроки (рис. 1). В марте – апреле побеги дриады покрывали перезимовавшие листья. В отдельные годы они отмирали уже под снежным покровом от выпревания, к началу июля перезимовавшие листья полностью усыхали. Развитие листьев весенней генерации начиналось после схода снега, на 3–5 недель раньше, чем в нативном ареале [Гамалей и др., 2015]. Цветение длилось с конца второй декады мая 10–12 дней, в разных частях нативного ареала растения цветут в июне – июле [Полозова, 1978] или в июле – августе [Welker et al., 1997]. Во время цветения и формирования плодов рост побегов и развитие молодых листьев приостанавливались. Во второй декаде августа, как и в нативном ареале, начиналось развитие листьев осенней генерации. Отмирание листьев предыдущих генераций происходило в разные годы более или менее растянуто, в течение 20–30 дней. Таким образом, срок жизни листьев осенней генерации в условиях интродукции был равен 10–11 месяцам, как в естественном ареале, весенней – увеличился на 40–50 дней и в среднем составил 90–100 дней.

Средняя площадь листа интродуцентов, с учетом высокой изменчивости признака у разных экотипов [McGraw, Antonovičs, 1983] не изменилась (табл. 2). Средний годовой прирост побегов не зависел от почвенно-климатических условий различных регионов нативного ареала *D. octopetala*, продолжительности вегетации, широтности [de Witte, Stöcklin, 2012], и у опытных растений также остался типичным для вида [Elkington, 1971].

Листья весенней и осенней генераций были идентичными по морфологическим признакам, линейным размерам и площади, но отличались функционально-структурными характеристиками. У листьев осенней генерации SLA было достоверно ( $p \leq 0,001$ , Тьюки тест,  $n = 24$ ) на 15,5–16,7 % меньше, чем у весенней (см. табл. 2). Значения SLA листьев интродуцированных особей были в 3,7–4 раза выше, чем у растений в нативном ареале (см. табл. 2), без учета принадлежности листьев к той или иной генерации (в литературных данных мы не нашли таких указаний). Значения SLA по годам различались незначительно. Проведенные измерения показали постоянное достоверное небольшое повышение SLA у исследованных растений в течение сезона вегетации и небольшое снижение у перезимовавших листьев.

Листья весенней генерации с мая по август содержали воды в среднем  $3,23 \pm 0,06$  мг·мг<sup>-1</sup> сухого веса, что на 28,4 % больше, чем молодые листья осенней генерации. С августа по октябрь оводненность тканей в последних снизилась вдвое, с  $2,43 \pm 0,06$  мг·мг<sup>-1</sup> до  $1,23 \pm 0,03$  мг·мг<sup>-1</sup> соответственно.

Скорость накопления сухого вещества листьями весенней генерации была достоверно ( $p < 0,001$ ,  $n = 24$ ) в 7 раз выше, чем у осенней,  $1,06 \pm 0,06$  и  $0,15 \pm 0,01$  мг·дм<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup> соответственно.

Содержание суммы хлорофиллов в листьях весенней генерации было стабильно высоким,  $7,89 \pm 0,18$  мг·мг<sup>-1</sup> сухого веса, с небольшим

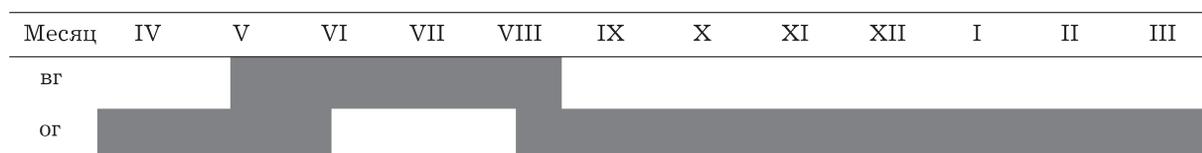


Рис. 1. Ритм развития и вегетации весенней и осенней генераций листьев *D. octopetala* в г. Москве (средние данные 2017–2021 гг). вг – весенняя генерация; ог – осенняя генерация

Биометрия и репродуктивные показатели *D. octopetala* в нативном ареале (литературные данные) и в пункте интродукции (г. Москва)

		г. Москва	В нативном ареале		Источник
Биометрия					
SLA, $\text{дм}^2 \cdot \text{г}^{-1}$	вг	Июль	$1,572 \pm 0,07^{**}$	0,384	[Wookey et al., 1995]
		Август	$1,629 \pm 0,06^{***}$		
	ог	Август	$1,409 \pm 0,05^{***}$		
		Сентябрь	$1,436 \pm 0,07^{**}$		
		Май, огп	$1,426 \pm 0,09$		
Площадь листа, $\text{см}^2$		$2,59 \pm 0,11$	0,58–2,78	[McGraw, Antonovičs, 1983; de Witte et al., 2012; Zhou et al., 2019]	
Прирост, см		$3,16 \pm 0,15$	0,55–3,9	[Elkington, 1971; de Witte, Stöcklin, 2012]	
Высота, см		$6,4 \pm 0,34$	5–20	[Elkington, 1971; Гамалей и др., 2015]	
Репродуктивные показатели					
Высота цветоноса, см		$61,9 \pm 0,79$	32,7–42,0	[Wookey et al., 1995; Welker et al., 1997]	
Количество семян в цветке, шт		$102,4 \pm 6,63$	0–47,4		
Вес семени, мкг		$200,8 \pm 3,3$	100–450	[Welker et al., 1997]	
Вес семян одного цветка, мг		$19,7 \pm 1,44$	6,98	[Wookey et al., 1995]	
Всхожесть, %		$2,3 \pm 0,7$	0–94	[Wookey et al., 1995; Welker et al., 1997; Stenström, 2000]	

П р и м е ч а н и е. вг – весенняя генерация листьев; ог – осенняя генерация листьев; огп – перезимовавшие листья осенней генерации. Значимость различий между одноименными показателями у опытных растений согласно Тьюки-тесту (HSD):  $***p \leq 0,001$ ;  $**p \leq 0,01$ .

коэффициентом вариации  $C_v$  2–5 весь период наблюдений. В листьях осенней генерации в среднем содержалось в 2 раза меньше зеленых пигментов,  $4,13 \pm 0,32 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  сухого веса. Для сравнения, в Хибинах содержание суммы хлорофиллов в листьях *D. octopetala* –  $4,7–6,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  сухого веса [Лукьянова и др., 1986], на Шпицбергене –  $3,4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  сухого веса [Шмакова, Марковская, 2008], без указания генерации листьев. Таким образом, количество зеленых пигментов у интродуцентов повысилось в листьях весенней генерации в среднем на 39,13 и 85,8 % соответственно, а в осенней осталось на прежнем уровне.

В листьях весенней генерации содержание желтых пигментов (каротиноидов) было выше на 37,8 и 58,2 %, чем на Шпицбергене и Хибинах соответственно [Шмакова, Марковская, 2008], а в осенней в среднем составило  $0,81 \pm 0,15 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  сухого веса и не отличалось от показателей в нативном ареале.

Сезонная динамика содержания пигментов различалась у листьев весенней и осен-

ней генераций (рис. 2). Содержание хлорофилла *a* в листьях весенней генерации было достаточно стабильным. Содержание каротиноидов и хлорофилла *b* в них варьировало, количество пигментов было наиболее низким в июле, вероятно, в связи с высокой летней температурой и дефицитом влаги. В листьях осенней генерации со второй декады августа до начала октября происходило плавное снижение количества хлорофилла *a* и каротиноидов до стабильного уровня, в 2,5–2,6 раза ниже исходных значений. После перезимовки количество пигментов еще немного снизилось. Количество хлорофилла *b* с августа по ноябрь незначительно варьировало, но в целом было стабильным, а после перезимовки повысилось. Статистический анализ выявил корреляцию на уровне коэффициента Спирмена  $\rho = 0,7893$ ,  $p \leq 0,05$ , динамики содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях осенней генерации (рис. 3). Величина достоверности аппроксимации построенных трендов ( $r = 0,8221$ ) свидетельствует о существо-

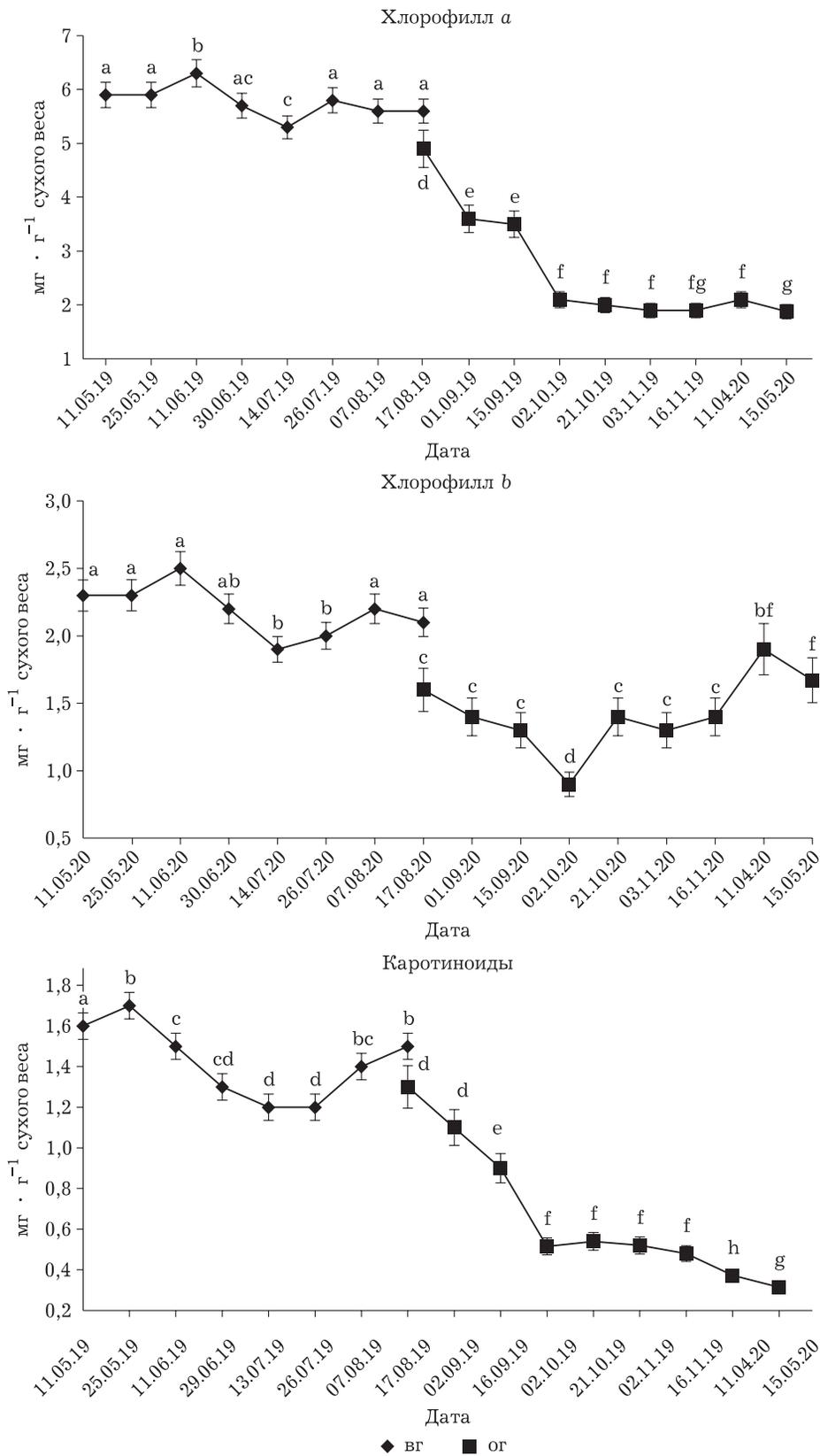


Рис. 2. Динамика содержания пигментов в листьях весенней (vg) и осенней (og) генераций *D. ostopetala*. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные литеры означают разницу между данными на уровне  $p \leq 0,05$  (Тьюки-тест HSD)

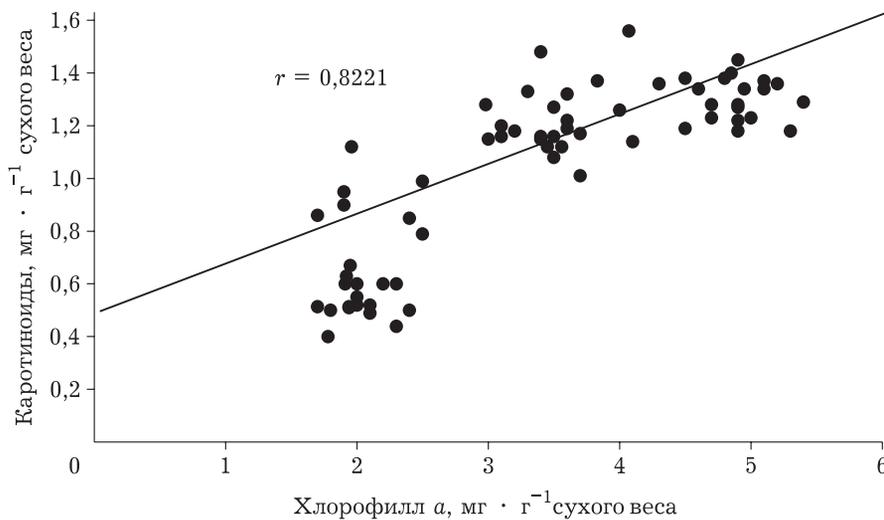


Рис. 3. График корреляционной зависимости между содержанием хлорофилла а и каротиноидов в листьях осенней генерации

вании функциональной зависимости между параметрами.

У листьев весенней генерации средняя величина отношения количества хлорофилла а к хлорофиллу b была равна  $2,76 \pm 0,05$ , осенней – снижалась с августа по октябрь с  $3,06 \pm 0,1$  до  $1,46 \pm 0,05$ . Величина отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам у листьев весенней генерации составляла  $5,72 \pm 0,18$ , у осенней повышалась с  $4,66 \pm 0,13$  в августе до  $7,19 \pm 0,2$  в октябре. У растений на Шпицбергене и в Хибинах этот показатель несколько ниже, 3,3 и 5,1 соответственно, без указания генерации листьев [Шмакова, Марковская, 2008].

Удельная биомасса зеленых листьев на единицу площади стланичков у интродуцентов была достоверно выше ( $p = 0,02034$ , Тьюки-тест) в конце августа, чем в июне,  $121,3 \pm 1,8$  и  $101,7 \pm 1,4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$  соответственно.

Длина цветоносов, количество и вес семян на один цветок у интродуцентов были выше, чем в нативном ареале, более чем в 2 раза (см. табл. 2). Самосев за все время наблюдения отсутствовал.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Мы смоделировали для опытных растений “олиготрофные” почвенные условия, наиболее близкие к естественным [Полозова, 1978; Welker et al., 1997; Hudson, Henry, 2009], однако полностью исключить фактор трофно-

сти почвы при данной постановке эксперимента не представлялось возможным. Его влияние частично нивелировалось низкой скоростью роста, закрепленной у криофильных кустарничков генотипически [McGraw, Antonovičs, 1983; Усманов и др., 2001; de Witte, Stöcklin, 2012], в связи с чем размер приростов интродуцентов, высота и общий габитус особей *D. octopetala* не изменились (см. табл. 2). Медленный рост обеспечивает баланс метаболических процессов в условиях акклимационной перестройки [Иванова и др., 2016]. Сохранился и ритм развития двух генераций листьев. В августе показатель удельной биомассы листьев у интродуцентов увеличился на  $19,3 \pm 1,6 \%$  в связи с образованием осенней генерации (см. табл. 2).

Температурный фактор прямо или опосредованно определяет большинство акклимационных перестроек [Усманов и др., 2001; Yi, Yang, 2007; Иванова и др., 2016]. В климатических экспериментах с КОВ увеличение биомассы проявлялось после долговременного воздействия, а корректировка фотосинтетического аппарата листьев на тканево-клеточном уровне, индикатором которой является изменение SLA, начиналась уже в первый вегетационный сезон [Wookey et al., 1995; Иванова и др., 2016]. Причины и механизмы изменения SLA разные [Усманов и др., 2001; Васфилов, 2011]. В экстремальных условиях под влиянием естественного отбора SLA снижается за счет развития нефотосинтезирующей

ткани – склеренхимы, утолщения кутикулы, синтеза и накопления углеводов и вторичных метаболитов. В нашем эксперименте показатель SLA листьев осенней генерации был достоверно ниже, чем у листьев весенней, в связи с развитием механических тканей, накоплением полиненасыщенных жиров, коллоидов и осмолитов для защиты живых протопластов зимующих листьев от низких температур, повреждений, обезвоживания.

При повышении температуры воздуха облегчается диффузия CO<sub>2</sub> через внутрилистовые открытые клеточные поверхности мезофилла. Перестройка фотосинтезирующей ткани происходит в направлении упрощения ее строения, к более рыхлой упаковке клеток, изменению их числа и размеров [Shollert et al., 2015, 2017; Иванова и др., 2016]. Плотность листа в этом случае снижается, что привело к росту SLA у интродуцированных особей.

Листья *D. octopetala*, таким образом, обладают широкой амплитудой значений SLA. Это важный адаптационный признак, он подтверждает благоприятный прогноз развития вида при прогнозируемом потеплении в высоких широтах [de Witte, Stöcklin, 2012; Zhou et al., 2019] и интродукции. Во время экспериментальных и природных кратковременных температурных флуктуаций корректировка клеточно-тканевой структуры листа позволяет растениям поддерживать показатели роста и продуктивности на уровне, характерном для вида. Связь значения SLA с интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью широко обсуждается, но в связи с высокой детерминированностью показателя от различных абиотических и биотических факторов, сложной динамикой в онтогенезе листа не является доказанной. Рост SLA происходит перед опадением листьев у листопадных пород в связи с оттоком ассимилятов, снижение – по мере старения листьев у вечнозеленых видов [Уткин и др., 2008].

Интересны в этой связи выводы, сделанные А. В. Гамалей с соавторами [2015] при исследовании анатомической структуры весенних и перезимовавших листьев *D. octopetala* в природном ареале. Наши данные согласуются с предположением авторов, что листья весенней генерации обладают относительно высоким уровнем фотосинтеза. Они содержали сравнительно большое количество фото-

синтетических пигментов и были достаточно оводнены. Как свидетельствуют литературные источники, величина отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* может характеризовать потенциальную фотохимическую активность, в норме этот показатель равен 2,2–3 [Головки и др., 2007]. У листьев весенней генерации он составлял  $2,76 \pm 0,05$  и указывал на высокую интенсивность фотосинтеза, накопление сухого вещества в них происходило значительно быстрее, чем в листьях осенней.

У перезимовавших листьев осенней генерации, напротив, предполагались низкая фотосинтетическая активность, затрудненный экспорт и превалирование накопления фотосинтатов в форме запасующих веществ. По нашим данным, молодые листья в середине августа содержали меньше зеленых пигментов с более высоким, чем у весенней генерации, соотношением хлорофиллов на уровне  $3,06 \pm 0,1$ , однако уже с конца месяца происходило плавное снижение обоих показателей, к октябрю до значений в 2–2,5 раза ниже первоначальных. В августе – сентябре сравнительно низкая скорость накопления сухого вещества еще не зимовавшими листьями осенней генерации, как отражение баланса синтеза и экспорта фотосинтатов, свидетельствовала в пользу столь же низкой интенсивности фотосинтеза. Оводненность тканей листьев осенней генерации за август – октябрь также снизилась в 2 раза и не изменилась после перезимовки. Более низкий SLA листьев осенней генерации, в свою очередь, предполагает меньшее количество клеточной цитоплазмы, ферментов, фотосинтетических пигментов [Уткин и др., 2008].

Таким образом, адаптация листьев осенней генерации к предстоящему снижению светового потока, длительной фотосинтетической паузе начиналась во второй половине августа с изменения фотопериода, как и в условиях криолитозоны [Сафронова и др., 2014], хотя погодно-климатические условия в пункте интродукции в этот период были еще достаточно благоприятными для фотосинтеза. Структурная реорганизация пигментного аппарата, как и у других криофильных древесных видов, сопровождалась увеличением скорости деградации и торможением новообразования хлорофилла *a* (см. рис. 2). В пигментном фонде возросла доля хлорофилла *b* как

основного функционального элемента светособирающих комплексов. Функциональные различия осенней и весенней генераций листьев *D. octopetala* определялись необходимостью повышения чувствительности к свету и более полной утилизацией его энергии для фотосинтеза в первом случае и защиты от избыточного светового потока – во втором. В целом по эколого-физиологическим характеристикам листья весенней и осенней генераций ассоциируются со световым и теневым типами соответственно, что коррелирует с условиями освещения в летний и осенне-ранневесенний периоды.

Количество желтых пигментов и отношение суммы хлорофиллов к количеству каротиноидов характеризуют устойчивость фотосинтетического аппарата к неблагоприятным факторам, а также экологическую пластичность вида. В листьях весенней генерации у интродуцентов возросло количество каротиноидов как адаптивная защитная реакция на повышение температуры, соотношение их количества с хлорофиллами было немного выше или близко к природным значениям. При структурной реорганизации пигментного аппарата листьев осенней генерации возросла величина отношения хлорофиллов к каротиноидам, что может быть объяснено более эффективным использованием молекул хлорофилла, настройкой светособирающих комплексов на использование рассеянного освещения в осенний и ранневесенний периоды. Содержание зеленых и желтых пигментов у видов холодного климата коррелирует [Головки и др., 2007] (см. рис. 3).

Могут ли описанные выше акклимационные перестройки листьев весенней генерации при интродукции в более южные регионы или при прогнозируемом длительном потеплении в высоких широтах обеспечить устойчивый прирост продуктивности и накопление биомассы? Показатели удельной биомассы листьев *D. octopetala* на площадь поверхности тундры, число листьев у рамет и их сухой вес увеличивались при искусственном потеплении [Wookey et al., 1995; Welker et al., 1997], однако разные методы измерения и расчета не позволили нам корректно сопоставить эти данные из природного ареала с нашими результатами. Накопление биомассы, как и экспрессия репродукции, возможны при замедлении смены побеговых

систем, характерной для арктических стланичков [Полозова, 1978; McGraw, Antonovičs, 1983], активизации большого числа пазушных меристем, увеличении срока жизни замещающих побегов. Плотность цветков у *D. octopetala*, например, коррелирует с числом латеральных побегов [McGraw, Antonovičs, 1983]. С другой стороны, в нашем эксперименте высокое значение SLA позволило растениям поддерживать необходимую площадь фотосинтезирующей поверхности без дополнительных затрат ассимилятов, а показатели роста остались на характерном для вида уровне. Таким образом, вопрос о накоплении биомассы в связи с предполагаемым повышением продуктивности при увеличении температурного фона остается открытым.

Содержание хлорофилла в листьях различных видов растений детерминировано генетически [Любименко, 1963]. Наше исследование показало, что специализация фотосинтетических аппаратов листьев разных генераций в целом не зависела от изменения температурного фона. Такую зависимость продемонстрировали отдельные репродуктивные показатели интродуцентов, а именно длина цветоноса, число и вес семян на цветок (см. табл. 2). Наши данные подтверждают положительную корреляцию числа семян на цветок с длиной цветоноса [Welker et al., 1997]. Информация по всхожести семян в природном ареале весьма противоречива, нередко всхожесть равна нулю [Wookey et al., 1995], чаще около 5 % [McGraw, Antonovičs, 1983; Stenström, 2000], или она зависела от массы одного орешка и при средней массе более 400 мкг в некоторых популяциях достигала 94 % [Welker et al., 1997]. При кратком воздействии искусственного потепления отмечен незначительный прирост веса орешков на 12–32 % и всхожести с 5 до 12 % [Wookey et al., 1995]. По нашим данным, средний вес одного орешка интродуцентов незначительно превышал критический вес в 150 мкг, ниже которого диаспоры *D. octopetala* бывают нежизнеспособными [Welker et al., 1997], при этом всхожесть за все время наблюдений была низкой (см. табл. 2). Вероятность деструктивных мутаций в репродуктивной сфере увеличивается при дискриминации полового размножения, отмеченного в популяциях *D. octopetala* [Müller et al., 2011; de Witte et al., 2012], что сближает

кустарничек с известными стерильными клоновыми видами [Кутлунина и др., 2008].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Акклимацию при интродукции в среднюю полосу России обеспечила высокая модификационная изменчивость клеточно-тканевой организации двух генераций листьев *D. octopetala* в сочетании с относительной устойчивостью их ритмов развития и генетически закрепленной специализацией фотосинтетических аппаратов. Различия адаптационных стратегий и акклимационных перестроек листьев весенней и осенней генераций у *D. octopetala* являются видоспецифичными. У первых значительно увеличился срок вегетации и длительность жизни за счет весенних месяцев, повысилось содержание пигментов, сохранились на прежнем уровне структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата. У вторых не произошло увеличения длительности жизни и количества пигментов, а также незначительно изменились структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата. Календарные сроки, динамика и направленность осенней реорганизации фотосинтетического аппарата у интродуцентов в целом соответствуют таковым у видов криолитозоны. Таким образом, весенняя генерация листьев обладает высокой экологической пластичностью и способностью к акклимационным перестройкам. Осенняя генерация листьев проявила консервативную, стенобионтную стратегию адаптации. Генотипически закрепленные показатели роста стланичка остались на характерном для вида уровне, вопрос вероятного повышения продуктивности при повышении температурного фона требует дальнейших исследований. Интродукция в среднюю полосу России вызвала сдвиг цветения на более ранние сроки, увеличение благоприятного периода для созревания диаспор, рост ряда репродуктивных показателей у изученных растений. Однако это не привело к экспрессии полового размножения, средний вес и, вероятно, связанная с ним всхожесть диаспор находились у нижних границ значений. Полученные данные могут пролить свет на вопрос, насколько специфичной может быть реакция арктоальпийских видов на прогнозируемое высокоширотное изменение климата.

Работа выполнена в рамках плана НИР кафедры ботаники по тематике 1.6.3.14. “Сохранение биологического разнообразия и биологических ресурсов Российской Федерации”.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Васфилов С. П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 436–454.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Разумовская А. В. Ритмы развития и структурно-функциональная специфика листьев *Dryas octopetala* (Rosaceae) // Ботан. журн. 2015. Т. 100, № 6. С. 563–568. doi: 10.1134/S0006813615060046
- Головки Т., Дымова О., Табаленкова Г. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. 2007. С. 39–46.
- Иванова Л. А., Чанчикова А. Г., Ронжина Д. А., Золотарева Н. В., Косильников В. В., Кадушников Р. М., Иванов Л. А. Акклимация листьев луговых растений разных функциональных типов к экспериментальному потеплению климата // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 860–872. doi.org/10.7868/S0015330316050067
- Кутлунина Н. А., Зимницкая С. А., Жеребцова М. И. Процессы стерилизации в популяциях вегетативно подвижных растений. Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в.: материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Ч. 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 275–277.
- Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив) / отв. ред. В. Л. Вознесенский. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1986. 128 с.
- Любименко В. Н. Избранные труды. Т. 2. Работы по фотосинтезу и пигментам растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 681 с.
- Петров И. А., Шушпанов А. С., Голуков А. С., Двинская М. А., Харук В. И. Динамика древесно-кустарниковой растительности в горной лесотундре Восточного Саяна // Экология. 2021. Т. 5, № 5. С. 372–379. doi:10.31857/S0367059721050127 [Петров И. А., Shushpanov A. S., Golyukov A. S., Dvinskaya M. A., Kheluk V. I. Dynamics of Tree and Shrub Vegetation in the Eastern Sayan Mountain Tundra // Rus. J. Ecol. 2021. Vol. 52. P. 399–405. doi.org/10.1134/S1067413621050118].
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 114–143.
- Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 115–130.
- Ростовцева М. В., Можяева Г. Ф., Рыгикова О. В., Мазей Н. Г., Васюкова В. М. Дополнения по коллекциям растений пензенского Ботанического сада им. И. И. Спрыгина // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2013. Т. VII, № 2. С. 100–110.

- Румянцев В. Ю., Малхазова С. М., Леонова Н. Б., Солдатов М. С. Прогноз возможных изменений зональных границ растительности Европейской России и Западной Сибири в связи с глобальным потеплением // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 4. С. 449–458 [Rumiantsev V. Yu., Malkhazova S. M., Leonova N. B., Soldatov M. S. Forecast of Possible Changes of Vegetation Zone Boundaries in European Russia and West Siberia in Connection with Global Warming // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 4. P. 449–458. doi: 10.1134/S1995425513040094].
- Сафронова В. Е., Чепалов В. А., Дымова О. В., Головки Т. К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарника *Empetrum monosperma* в адаптации к климату Центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 2. С. 266–274.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Некоторые особенности ассимиляционного аппарата растений и лишайников тундровых сообществ Арктики и Субарктики // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всерос. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Ч. 6. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 155–157.
- Шульц Г. Э. Общая фенология. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1981. 188 с.
- Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование / отв. ред. С. Э. Вомперский; Ин-т лесоведения РАН. М.: Наука, 2008. 292 с.
- de Witte L., Stöcklin J. Horizontal growth in arctic-alpine clonal plants is not affected by climate variability among regions // Plant Ecol. and Diversity. 2012. Vol. 4, N 4. P. 329–340. doi: 10.1080/17550874.2012.667454
- Elkington T. T. Biological flora of the British Isles: *Dryas octopetala* // J. Ecol. 1971. Vol. 59. P. 887–905.
- Hudson J. M. G., Henry G. H. R. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 // Ecology. 2009. Vol. 90, N 10. P. 2657–2663. doi: 10.1890/09-0102.1
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Transact. 1983. Vol. 11. P. 591–592.
- McGraw J. B., Antonovičs J. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. II. A demographic model of growth, branching, and fecundity // The Journal of Ecol. 1983. Vol. 71, N 3. P. 899–912.
- Müller E., Cooper E. J., Alsos I. G. Germinability of arctic plants is high in perceived optimal conditions but low in the field // Botany. 2011. Vol. 89, N 5. P. 337–348. doi: 10.1139/b11-022
- Schollert M., Kivimäenpää M., Michelsen A., Blok D., Rinnan R. Leaf anatomy, BVOC emission and CO<sub>2</sub> exchange of arctic plants following snow addition and summer warming // Annals of Botany. 2017. Vol. 119, N 3. P. 433–445. doi:10.1093/aob/mcw237
- Schollert M., Kivimäenpää M., Valolahti H. M., Rinnan R. Climate change alters leaf anatomy but has no effects on volatile emissions from arctic plants // Plant Cell Environment. 2015. Vol. 38, N 10. P. 2048–2060. doi: 10.1111/pce.12530
- Stenström A. From pollination to variation – reproduction in arctic clonal plants and the effects of simulated climate change. Ph.D. thesis, Botanical Institute, Göteborg University, Sweden, 2000. 148 p.
- Vik U., Jørgensen M. H., Kausrud H., Nordal I., Brysting A. K. Microsatellite markers show decreasing diversity but unchanged level of clonality in *Dryas octopetala* (Rosaceae) with increasing latitude // Am. J. Bot. 2010. Vol. 97, N 6. P. 988–997. doi: 10.3732/ajb.0900215
- Welker J. M., Molau U., Parsons A. N., Robinson C. H., Wookey P. A. Responses of *Dryas octopetala* to ITEX environmental manipulations: a synthesis with circum-polar comparisons // Global Change Biol. 1997. Vol. 3, S1. P. 61–73. doi: 10.1111/j.1365-2486.1997.gcb143.x
- Welker J. M., Wookey P. A., Parsons A. N., Press M. C., Callaghan T. V., Lee J. A. Leaf carbon isotope discrimination and vegetative responses of *Dryas octopetala* to temperature and water manipulations in a High Arctic polar semi-desert, Svalbard // Oecologia. 1993. Vol. 95, N 4. P. 463–469. doi: 10.1007/BF00317428
- Wookey P. A., Robinson C. H., Parsons A. N., Welker J. M., Press M. C., Callaghan T. V., Lee J. A. Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high Arctic polar semi-desert, Svalbard // Oecologia. 1995. Vol. 102, N 4. P. 478–489. doi: 10.1007/BF00341360
- Yi X. F., Yang Y. Q. Effect of imitated global warming on  $\Delta 13\text{C}$  values in seven plant species growing in Tibet alpine meadows // Rus. J. Plant Physiol. 2007. Vol. 54, N 6. P. 736–740. doi: 10.1134/S1021443707060039
- Zhou Y., Deng J., Tai Z., Jiang L., Han J., Meng G., Li M. H. Leaf anatomy, morphology and photosynthesis of three tundra shrubs after 7-year experimental warming on Changbai mountain // Plants. 2019. Vol. 8, N 8. P. 271–285. doi: 10.3390/plants8080271

# Acclimation of photosynthetic apparatus of leaves and reproductive sphere of *Dryas octopetala* L. when introduced into the middle zone of Russia

E. V. CHERNYAeva, N. G. KURANOVA, V. P. VIKTOROV

Moscow Pedagogical State University  
129331, Moscow, Kibalchicha str., 6  
E-mail: [ev.chernyaeva@mpgu.su](mailto:ev.chernyaeva@mpgu.su)

The rhythm of development, seasonal dynamics of photosynthetic pigment content, specific leaf area (SLA), water content, and the rate of accumulation of dry matter in *D. octopetala* leaves of spring and autumn generations under introduction conditions were studied. The obtained results were compared with similar indicators in the natural habitat according to the literature data. It was found that the restructuring at the cellular-tissue level led to an increase in the specific leaf area by 3.7–4 times. The leaves of the spring generation have increased the life span, the duration of vegetation, the amount of chlorophylls and carotenoids. In the leaves of the autumn generation, these indicators have not changed. The leaves of the spring and autumn generations contained  $7.89 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  and  $3.32\text{--}6.48 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  of chlorophyll, respectively. The structural and functional characteristics of the pigment apparatus of the leaves of spring generation corresponded to the high intensity of photosynthesis, the autumn – low intensity. Under the conditions of introduction, the former showed ecological plasticity and a high ability to acclimation changes, the latter – a conservative, stenobiont adaptation strategy. The growth rates of *D. octopetala* remained at the characteristic level for the species. The number and mass of diaspores per flower, the length of peduncles increased by 2.2 and 2.8 times, respectively. Germination over the entire observation period was low,  $2.32 \pm 0.7 \%$  over a six-year observation period.

**Key words:** *Dryas octopetala*, introduction, acclimation, photosynthetic pigments, specific leaf area, reproduction.