

ности произрастания древовидного можжевельника на территории Среднего Подвинья в общих чертах схожи с популяцией Поонежья, хотя и уступают последней по высоте (табл. 2).

Отметим, что освещенность также является одним из ключевых факторов формирования узорчатой древесины у карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.) Hamet-Ahti), которую можно рассматривать как биоморфу основного вида березы повислой (*Betula pendula* Roth). Однако локализация карельской березы только в пределах Фенноскандии позволяет судить о том, что механизм образования данных структурных аномалий проводящих тканей также связан с произрастанием на карликовых и маломощных подзолистых почвах, формирующихся на Балтийском щите. Очевидно, что формирование данных структурных аномалий определяет комплекс взаимосвязанных факторов, среди которых главное место занимают освещенность, маломощные почвы, особенности химического состава подстилающих горных пород, уровень и соотношение отдельных групп фитогормонов. Как и древовидная форма можжевельника, распространение карельской березы носит прерывистый характер в виде дизъюнктивных популяций или отдельных деревьев.

Исследования показали, что на условия формирования и длительного произрастания древовидной формы *Juniperus communis* L. оказывают влияние два основных фактора: освещенность и содержание элементов минерального питания в почве. Вследствие узкого экологического диапазона, биотопы, в которых встречается данная форма, представлены только хорошо освещенными участками. Таким образом, древовидную форму можжевельника можно считать строгим гелиофитом, так как под пологом она не выдерживает конкуренции, постепенно усыхает и отмирает.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барзут О.С., Сурсо М.В. Древовидный можжевельник на Европейском Севере России // Лесной журнал. 2010. № 2. С. 30–37.
2. Березина Н.А., Воронцова Е.М. Древовидные формы можжевельника (*Juniperus communis* L.) на торфяных болотах национального парка «Русский север» (Вологодская область) // Матер. междунар. симп. «Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана». Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2006. С. 42–48.
3. Бурлаков П.С., Хмара К.А., Беляев В.В. Особенности популяции пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. на северо-западной границе ареала (р. Усолка, бассейн р. Северной Двины) // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 2. С. 51–57.
4. Кашин В.И. И.А. Перфильев – исследователь северных лесов // : Матер. междунар. науч. конф. «Растительный покров Севера в условиях интенсивного природопользования». Девятые Перфильевские чтения. Архангельск, РГО РАН. 1997. С. 3–9.
5. Adams R.P., Pandey R.N. Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting // Biochemical Systematics and Ecology. 2003. Vol. 31. P. 1271–1278.
6. Beikircher B., Mayr S. The hydraulic architecture of *Juniperus communis* L. ssp. *communis*: shrubs and trees compared // Plant, Cell and Environment. 2008. Vol. 31. P. 1545–1556.
7. Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological flora of the British Isles: *Juniperus communis* L. // Journal of Ecology. 2007. Vol. 95. P. 1404–1440.
8. http://www.conifers.org/cu/Juniperus_communis.php

CONTENTS OF SOLUBLE SUGARS AND COLD RESISTANCE OF TRANSGENIC RAPESEED PLANTS WITH OF THE COLD-REGULATED OSMYB4 TRANSCRIPTION FACTOR

Burmistrova N.A.¹, Gomaa A. M.², Raldugina G.N.¹

¹ K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology Russian Academy of Sciences.
Moscow, Russia. Tel. 8499-231-83-71. E-mail na_burmistrova@ippras.ru
² Peoples Friendship University of Russia. Moscow, Russia

Abstract. We studied the dynamics accumulation soluble sugars and proline during adaptation transgenic rapeseed plants (*Brassica napus* L. variety *Westar*) with gene transcription factor protein OsMyb4 from rice and non-transgenic plants. The plants were grown in hydroponics culture. Part plants was grown for 5 days at +4°C and then returned to +24°C. The others were grown at +24°C. Before the

start of the experiment sugars and proline in transgenic and non-transgenic plants were about equal. The sugar content in transgenic plants was significantly lower than in non-transformed, but there was a lot more proline in transgenic plants. The content of sugars and proline returned to normal in all lines after 4 days of transferred plants to +24°C. According to the results of experiments suggests that the kind of protein content for expressing transgenic plants OSMYB4 inhibited expression coding sugars metabolism genes and may be intensified genes coding proline synthesis.

СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРИМЫХ САХАРОВ И ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ РАПСА СО ВСТРОЕННЫМ ГЕНОМ OSMYB4

Бурмистрова Н.А.¹, Гомаа А.², Ралдугина Г.Н.¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия. Тел. 8499-231-83-71. E-mail na_burmistrova@ippras.ru

² Российский университет дружбы народов, Москва

Введение. Холодовой стресс – один из природных стрессов, с которыми растения сталкиваются на протяжении своего существования. Известно, что часть видов растений без видимых изменений может приспособиться к пониженным температурам и при возвращении в благоприятные условия продолжает свое развитие. Другие же в аналогичных условиях прекращают свой рост и погибают. В данной работе предпринята попытка понять механизм устойчивости, для чего были использованы трансгенные растения рапса с промотором, активирующимся при понижении температуры.

Под воздействием холода в период вегетации в растениях резко тормозится интенсивность процессов роста и созревания, цветения и завязывания плодов. На клеточном уровне под действием холода в растениях происходит замедление или остановка метаболических и транспортных процессов, фотосинтеза, дыхания, транспирации, изменение вязкости цитозоля и эластичности мембран и др. Защищаясь от разрушительного действия холода, при понижении температуры в растениях происходит накопление криопротектантов. Они предотвращают нарушения метаболических процессов, структурной и функциональной целостности мембран и других клеточных структур кристаллами льда, образующегося при замерзании воды. Криопротектантами могут являться сахара (глюкоза, фруктоза, сахароза, трегалоза), аминокислоты (пролин, аланин, глицин), сахароспирты (маннит, сорбит, инозит), глицин-бетаин, глицерин, ДМСО и другие органические и неорганические соединения [9].

Холод действует на растения непосредственно, ингибируя метаболические реакции, и косвенно через индуцируемые холодом осмотический, а также окислительный и другие стрессы. Однако, если растения предварительно адаптированы под воздействием низких положительных температур, то они приобретают устойчивость к низким температурам за счёт образования соединений, которые уменьшают водный потенциал клеток, защищают ферменты от инактивации и поддерживают структурную целостность белка. Устойчивость растений к пониженным температурам может повышаться за счет перепрограммирования метаболизма и экспрессии генов, контролирующих синтез соединений, которые в высоких концентрациях не ингибируют метаболизм клетки [15, 17].

Сахара выполняют в клетке многие функции: первыми синтезируются в процессе фотосинтеза, затем транспортируются из листа в другие органы растения, превращаются в различные органические соединения или откладываются в запас. Сахара являются природными криопротекторами, накапливаясь в тканях растений особенно осенью, предохраняют клетки от возможных разрушений, в холодный период: повышают водоудерживающую способность цитоплазмы и осмотическое давление, снижая температуру замерзания цитозоля, защищают ферменты от инактивации, поддерживая структурную целостность белка, и могут быстро метаболизироваться растением при возвращении в комфортные условия роста [8, 1, 6]. Похожую роль в растениях может играть также аминокислота пролин, которая, как известно, накапливается в высших растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служит также для стабилизации мембран и белков и т. д. [8, 1, 9, 13].

Способность гена риса *OsMyb4* повышать устойчивость растений к различным абиотическим факторам в *Arabidopsis* позволила нам предположить, что встраивание этого гена и в другие виды растений, например в рапс (*Brassica napus* L.), вызовет увеличение устойчивости таких трансгенных растений к действию пониженных температур и позволит выявить экспрессию каких генов вы-

зывает трансфакторный белок *OsMyb4*. В ходе выполнения этой работы было проверено предположение, что нетрансформированные и трансгенные растения рапса, содержащие ген *OsMyb4*, стоящий под контролем *COR15* промотора, по-разному будут отвечать на действие низких положительных температур. Было изучено содержание растворимых сахаров и пролина, веществ, которые известны как осмолиты, и про которые известно, что их аккумуляция в тканях растений повышает стрессоустойчивость растений [1, 16, 18].

Методика. Объектом исследования были растения ярового рапса (*Brassica napus* L.) сорта Вестар (Westar) канадской селекции.

Получение трансгенных растений рапса. Для создания трансгенных растений использовали генетическую конструкцию – COR15Myb4 [16], полученную из Института Биологии и Сельскохозяйственной Биотехнологии (Милан, Италия). Конструкция содержала ген *OsMyb4*, выделенный из риса, а в качестве селективного гена *ntpII* устойчивости к антибиотику канамицину (Км). После определения с помощью ПЦР в растениях-регенерантах наличия целевого гена *OsMyb4* растения укореняли и высаживали в почву. Растения были фертильны и после самоопыления завязали семена. Семена одного из растений были пророщены в условиях *in vitro*. Каждый из проростков был проверен на содержание и экспрессию целевого гена *OsMyb4*.

Изучение наследования трансгенов в растениях-потомках 1 поколения. Поскольку из литературы известно, что в трансгенных растениях наследуемый ген меньше подвержен возможности «замолкания» экспрессии, то изучение изменений, происходящих в трансгенных растениях рапса во время адаптации к низким температурам, проводили на растениях-потомках, у которых была доказана экспрессия целевого гена на уровне транскриптов. В связи с тем, что целевой ген стоит под промотором, индуцируемым холодом, то перед выделением РНК все растения в условиях *in vitro* были перенесены на сутки на +4°C. Затем из листьев была выделена тотальная РНК, с которой была проведена реакция ОТ-ПЦР.

Выделение ДНК проводили по методу Fulton [7], растирая растительную ткань в жидком азоте, а затем удаляли белки с помощью фенол-хлороформной смеси. РНК удаляли, обрабатывая препарат ДНК РНКазой. Очищенную ДНК использовали для ПЦР.

ПЦР-анализ проводили в амплификаторе «Терцик» (ДНК-технология), используя для обнаружения гена *OsMyb4* в трансгенных растениях следующие праймеры: прямой 5'-CGGGAGGACGGACAACGAG-3' и обратный 5'-GGATGGCGGCGCGACGAAC-3'.

Тотальную растительную РНК выделяли тризольным методом по Pawlowski et al., модифицированного Kang J.J. [14].

Реакцию обратной транскрипции проводили, как указано в руководстве фирмы Fermentas.

Условия выращивания. Растения, выращенные *in vitro*, размножали черенкованием, укореняли и выращивали в водной культуре в среде по Хогланду при +24°C в условиях фитотрона с фотопериодом 12/12 (день/ночь). Опыты проводили на растениях, имеющих 5–6 листьев. Растения были разделены на 2 группы. Растения 1-ой группы (контроль) постоянно находились при +24°C, а другой группы (опыт) переносили в холодную камеру с постоянной температурой +4°C и тем же фотопериодом. Адаптацию растений к холоду проводили в течение 5 суток, после чего возвращали в камеру на +24°C. Опыт заканчивали, определяя сахара и пролин через 4 суток проведенных растениями в тепле.

Для изучения влияния температуры окружающей среды использовали 3 – 4 лист сверху. В опыт брали по половинке листа. Материал взвешивали и для определения сахаров фиксировали 80 % этанолом, а для определения пролина вторую половинку листа замораживали в жидком азоте и хранили в низкотемпературном шкафу при –70°C. Опыты были поставлены в двукратной повторности, использовали по 3 растения в каждом опыте.

Определение содержания сахаров. Экстракцию сахаров из растительной ткани проводили 80 % этанолом. Количественное определение фруктозы и сахарозы проводили с резорцином по Рое [2]. Интенсивность окраски полученного соединения определяли на спектрофотометре Pd-303 (Arel, Япония) при длине волны 520 нм. Глюкозу определяли глюкозооксидазным методом, используя готовый набор реактивов (Sigma, № 510, USA), по инструкции, прилагаемой к набору. Интенсивность окраски определяли при длине волны 530 нм на том же приборе. Содержание сахаров выражали в мкмоль на 1 г свежей массы.

Определение содержания свободного пролина проводили по методу Bates [3] с кислым нингидриновым реактивом. Проллин экстрагировали кипячением 200 мг тканей листа в дистиллированной воде, а затем добавляли нингидриновый реактив. Интенсивность окраски определяли на спектрофотометре «Specol-11» (Германия) (длина волны 520 нм). Содержание пролина определяли по калибровочной кривой, используя для ее построения пролин фирмы «Serva». Содержание пролина выражали в мкмоль на 1 г свежей массы.

Результаты. Известно, что в процессе адаптации к низким температурам в первую очередь в растениях происходит накопление осмолитов [15, 9].

Мы сравнили накопление растворимых сахаров и пролина при пониженной температуре у трансгенных и нетрансформированных растений. На вторые сутки экспозиции на холоде у нетрансформированных растений наблюдали увеличение содержания растворимых сахаров: количество сахарозы увеличилось в 8 раз, фруктозы в 13 раз. Больше всего возросло количество глюкозы – в 39 раз. На 5 сутки экспонирования растений на холоде количество сахарозы начинало понижаться, а содержание моносахаров продолжало возрастать: фруктозы в 37 раз, а глюкозы в 58 раз по сравнению с данными на начало опыта (табл. 1). У контрольных растений, остававшихся постоянно при +24°C (данные не приведены), содержание растворимых сахаров изменялось незначительно. При возврате растений в тепло (+24°C) содержание растворимых сахаров к 4 суткам значительно уменьшалось, возвращаясь к исходным величинам: сахарозы в 1,5 раза, фруктозы почти столько же, как и перед началом опыта. Показания по глюкозе отличались от исходных в 3 раза (её количество уменьшилось более чем в 13 раз по сравнению с 5 сутками на холоду). Количество пролина увеличивалось по сравнению с сахарами незначительно (в 2–3 раза).

Таблица 1. Содержание сахаров и пролина в нетрансформированном растении рапса при адаптации растения к холоду

Услов роста	сахароза		фруктоза		глюкоза		пролин	
	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%
1.	2,83	100	1,5	100	0,288	100	0,2664	100
2.	21,48	759	33,47	2231	11,503	3994,1	0,8428	316,4
3.	19,98	706	56,56	3777,3	16,65	5781,3	0,8382	314,6
4.	4,66	164,7	1,78	118,7	0,87	302,1	0,435	163,3

Таблица 2. Содержание сахаров и пролина в трансгенных растениях рапса со встроенным геном трансфакторного белка OsMub4 при адаптации растений к холоду.

Услов. роста	сахароза		фруктоза		глюкоза		пролин	
	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%
1	2,83	100	1,5	100	0,288	100	0,2664	100
2	3,61	127,6	1,92	128	0,633	219,8	1,9938	748,4
3	6,37	225	2,04	136	0,9	312,5	6,0324	2264,4
4	3,43	121,2	0,89	59,3	0,89	309	0,9607	360,6

Условия роста растений 1.- Контроль- +24°C; 2. – при +4°C – 2 суток; 3. – при +4°C – 5 суток; 4. – 4 суток при +24°C.

Иначе происходили эти процессы в трансгенных растениях (табл. 2). При переносе их на +4°C содержание сахаров у растений изменялось в меньшей степени. В процессе адаптации к холоду количество сахарозы не более чем в 2 раза, количество фруктозы увеличивалось не более чем в 1,5 раза, а глюкозы к 5 дню увеличилось в 3 раза и осталось на этом же уровне к моменту окончания опыта. Однако в трансгенных растениях отмечалось значительное накопление пролина, чего не наблюдали у нетрансформированных растений. На вторые сутки пребывания при +4°C содержание пролина увеличилось почти в 8 раз, превышая в 22 раза уровень пролина перед началом эксперимента. При возврате растений на +24°C через 4 дня содержание пролина уменьшилось, но все-таки превышало его количество перед пребыванием на холоду в 3 раза.

Необходимо отметить, что начальный уровень сахарозы (2–3 мкмол/г сыр. массы ткани) был примерно одинаков в нетрансформированных и трансгенных растениях, и содержание сахарозы изменялось от 2,7 до 21 мкмол/г у нетрансформированных и было порядка 5 мкмол/г у трансгенных растений рапса. Содержание моносахаров и до опыта, и во время его проведения в трансген-

ных растениях были значительно ниже. Содержание фруктозы у нетрансформированных растений изменялось от 2 до 56 мкмол/г. В трансгенных растениях ее количество было ниже и не поднималось выше 2 мкмол/г. Глюкоза в нетрансформированных растениях поднималась от 0,6 до 16 мкмол/г, а в трансгенных не превышала 1 мкмол/г в течение всего опыта.

Обсуждение. Изучение действия на растения различных стрессовых факторов, показало, что ответом на эти воздействия являются многочисленные изменения клеточного метаболизма, при этом происходит накопление различных веществ, предохраняющих растения от гибели и, в частности, накопление органических осмолитов [8, 1, 15, 9]. Одним из природных сильно действующих стрессовых факторов является действие холода. При понижении температуры в растениях повышается содержание ряда сахаров, которые выполняют в растениях не только функции запасных веществ, но одновременно являются осмотиками и криопротекторами, защищающими клетки от механического разрушения кристаллами льда, уменьшая размеры образующихся кристаллов льда. Кроме того, они снижают температуру замерзания цитозоля и защищают ферменты от инактивации, поддерживая структурную целостность белка.

Известно, что пролин также может накапливаться в растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служить для стабилизации мембран и белков и т. д. [8, 1, 11].

Рапс, подобно многим видам растений, может адаптироваться к низким положительным температурам. У этих видов имеются защитные механизмы, позволяющие пережить неблагоприятный период и перейти к нормальному развитию после возвращения в комфортные условия существования. Известно, что рапс и некоторые другие виды рода *Brassica* устойчивы к кратковременным заморозкам, т. е. у них имеются механизмы для быстрого начала процессов адаптации к понижению температуры, во время которых происходит накопление свободных сахаров и пролина. [10, 12, 13]. При проведении данных исследований мы наблюдали такое накопление растворимых сахаров в нетрансформированных растениях рапса сорта Westar при понижении температуры.

Из данных, представленных в таблице 1, видно, что при адаптации растений к низкой положительной температуре (+4°C) уже на следующие сутки начинается накопление сахарозы, фруктозы и глюкозы. Причем количество моносахаров растет большими темпами, чем сахарозы. При этом количество сахарозы на 5 сутки пребывания растений при пониженной температуре незначительно снижается, а количество моносахаров продолжает увеличиваться. Возможно, это происходит за счет инвертирования сахарозы во фруктозу и глюкозу. Этот процесс накопления свободных сахаров является хорошо документированным механизмом, посредством которого растения могут адаптироваться к различным стрессам [4, 6, 9]. Накапливаясь в тканях в условиях стресса, сахара выступают в качестве осмопротекторов, защищая внутреннюю среду растения, а при возвращении в обычные условия эти сахара могут быть быстро израсходованы. Особенно сильно в тканях растет концентрация глюкозы, что может объясняться тем, что, по предположениям Carpenter and Crowe [5], именно глюкоза, в основном, поддерживает целостность мембран и защищает белки при замораживании. В контрольных растениях, оставшихся в течение всего опыта в теплице, не наблюдалось значительных колебаний уровня сахаров (данные не представлены).

В трансформированных растениях рапса, содержащих ген *OsMyb4* под *cor* промотором, действуют иные механизмы адаптации, о чем можно судить по данным о накоплении сахаров и пролина при низких положительных температурах. При воздействии холода на эти растения содержание сахарозы в первые двое суток изменялось незначительно по сравнению с содержанием этого сахара в растениях, которые оставались в тепле (табл. 2). Двукратное повышение содержания сахарозы наблюдали только на 5 сутки. Содержание фруктозы также почти не изменялось в течение всего времени адаптации. Содержание глюкозы меньше чем в нетрансформированном растении и при действии охлаждения плавно увеличивалось к 5 дню по сравнению с растениями, оставшимися в тепле. При последующей экспозиции при +24°C её содержание остается повышенным.

Таким образом, в полученных трансгенных растениях, содержащих ген *OsMyb4* под *cor* промотором, при пониженных температурах количество растворимых сахаров незначительно отличалось от содержания сахаров в трансгенных же растениях, но не подвергавшихся обработке холодом.

Однако при охлаждении в трансгенных растениях значительно увеличивается концентрация пролина (табл. 1, 2), которого у трансгенов больше, чем в нетрансформированных растениях рапса.

При возврате растений на +24°C содержание пролина возвращалось к норме. Проллин, как известно, накапливается в высших растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служит также для стабилизации мембран и белков [8, 1, 9]. Наши результаты по накоплению пролина в трансгенных и нетрансформированных растениях во время холодной обработки соответствуют данным, описанным в литературе.

В ответных реакциях растений на воздействие стрессовых факторов изменяется экспрессия множества генов, индуцируемых во многих случаях трансфакторными белками [4, 15, 5], в частности, белками MYB семейства. Vannini et al. [9] показали, что экспрессия гена *OsMyb4*, встроенного в растения *Arabidopsis*, индуцировалась под действием холода (4°C), в свою очередь индуцируя или ингибируя экспрессию других генов. При этом, по-видимому, усиливалась экспрессия генов, вызывающих синтез сахаров и пролина, что было авторами показано при изучении накопления этих веществ при охлаждении трансгенных растений арабидопсиса и яблони [16, 11].

Проведенные опыты показали, что в трансгенных растениях рапса под воздействием холода происходит активация ряда метаболических путей, отличных от традиционных путей в нетрансформированном растении. Вероятно, гиперэкспрессия гена *OsMyb4* активизирует другие возможные метаболические пути, индуцируемые в ответ на холодовой стресс, что планируется выяснить в ходе дальнейших работ.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321–336.
2. Туркина М.В., Соколова С.В. Методы определения моносахаридов и олигосахаридов // Биохимические методы в физиологии растений. М., Наука, 1971. С. 7–34
3. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of free Proline for Water Stress Studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205–207.
4. Bray, E. A., Bailey-Serres, J., and Weretilnyk, E. Responses to abiotic Stresses // In: Biochemistry and Molecular Biology of Plants (B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R. L. Jones, eds). American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md. 2000. P. 1158–1203.
5. Carpenter JF, Crowe JH. The Mechanism of Cryoprotection of Proteins by Solutes // Cryobiology. 1988. Vol. 25. P. 244–255.
6. Dionne J., Castonguay Y., Nadeau P., Desjardins Y. Freezing tolerance and carbohydrate changes during cold acclimation of green-type annual bluegrass (*Poa annua* L.). // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 443–451.
7. Fulton T.M., Chunwongse J, and Tanksley S.D. Microprep Protocol for Extraction of DNA from Tomato and other Herbaceous Plants // Plant Molecular Biology Reporter. 1995. 13 (3): 207–209.
8. Groppa, M.D. and Benavides, M.P. Polyamines and Abiotic Stress: Recent Advances. // Amino Acids. 2008. Vol. 34. P. 35–45.
9. Hare PD, Cress WA, Van Staden J. Dissecting the roles of osmolytes accumulation during stress // Plant Cell Environ. 1998. Vol. 21. P. 535–553.
10. Hurry V. M., Strand A, Tobiaeson M., Gardestrom P., Oquist G. Cold Hardening of Spring and Winter Wheat and Rape Results in Differential Effects on Growth, Carbon Metabolism, and Carbohydrate Content // Plant Physiol. 1995. Vol. 109. P. 697–706.
11. Mattana M, Biazzi E, Consonni R, Locatelli F, Vannini C, Provera S, Coraggio I. Overexpression of *Osmyb4* enhances compatible Solute Accumulation and increases Stress Tolerance of *Arabidopsis thaliana* // Physiol. Plant. 2005. Vol. 125. P. 212–223.
12. Nam J.H., Kang W.H., Kim I.S. Effect of Cold Acclimation and Deacclimation on freezing Tolerance, total RNA and soluble sugar in Chinese Cabbage // J. Bio-Environ. Control. 2001. Vol. 10. P. 244–250.
13. Sasaki H., Ishimura K. Odo M. Changes in Sugar Content during Cold Acclimation and Deacclimation of Cabbage Seedlings // Ann.Bot. 1996. Vol. 78. P. 365–369.
14. Smirnoff N. Plant resistance to environmental stress // Curr Opin Biotechnol. 1998. Vol. 9. P. 214–219.
15. Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. // Annu Rev Plant Physiol. 1999. Vol. 50. P. 571–599.
16. Vannini C, Locatelli F, Bracale M, Magnani E, Marsoni M, Osnato M, Mattana M, Baldoni E, Coraggio I. Overexpression of the Rice *Osmyb4* Gene increases Chilling and freezing Tolerance of *Arabidopsis thaliana* Plants // Plant J. V. 2004. Vol. 37. P. 115–127.
17. Viswanathan, C., Zhu, J.K. Molecular genetic analysis of cold-regulated gene transcription. // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. 2002. Vol. 357. P. 877–886.

18. Yamada M, Morishita H, Urano K, Shiozaki N, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Yoshida Y. Effects of Free Proline Accumulation in Petunias under Drought Stress // J. Exp. Bot. 2005. Vol. 56. P. 1975–1981.

SOME FEATURES OF ADAPTATION THE SECONDARY XYLEM OF DWARF SHRUBS AND PROSTRATE DWARF SHRUBS TO ENVIRONMENT OF THE ARCTIC REGION

Chavchavadze E.S., Sizonenko O.Yu., Volkova S.B.

Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science 197376, St. Petersburg, Russia, Prof. Popova St., 2.
E-mail: echavcha@yandex.ru; peresmeshnik67@yandex.ru; vsb105@yandex.ru

Abstract. Dwarf shrubs and prostrate dwarf shrubs of the Arctic floristic region can be considered as an anomalous phenomenon, but on the other hand – as an usual biormorphs adapted to the extreme environment of high latitudes. Their formation with advancement toward the North is associated with a certain trend of morphological and microstructural changes and in particular wood which has some common features with anomalous structures: reduction the length of cambial initials, increase the volume of parenchyma (especially of radial rays), wavy growth of elements and so on. However, the secondary xylem of such dwarf shrubs has its own specific features: small cells and thin walls in all the elements, high level of their structural and functional correlation, a diversity of tracheal structures. Study of regularities of definitive xylem formation of the researched species convinces us that in the extreme environment conditions of the Arctic the abnormal growth of dwarf shrubs and prostrate dwarf shrubs becoming the norm and represent one of the ways of adaptation.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ КУСТАРНИЧКОВ И СТЛЕНИЧКОВ К УСЛОВИЯМ АРКТИКИ

Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю., Волкова С.Б.

Учреждение Российской академии наук Ботанический институт им. Вл. Комарова РАН
197376, Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, дом.2.
(812)234-06-73; (812)346-47-08;
E-mail: echavcha@yandex.ru; peresmeshnik67@yandex.ru; vsb105@yandex.ru

Арктика – холодный физико-географический пояс, природные особенности которого определяются его высокоширотным положением. Ей свойственны явления полярного дня и полярной ночи, неравномерное распределение солнечного света в течение года, дефицит тепла, широкое распространение оледенения – морского, наземного, подземного, малая абсолютная и большая относительная влажность воздуха, туманы, иней, изморози. Растительный покров отличается бедностью видового состава и безлесьем суши [1].

Арктическая флористическая область, где собран наш материал (табл. 1), понимается несколько уже, чем тундровая зона; ее образуют острова и побережье Ледовитого океана, расположенные в районах сплошной многолетней мерзлоты. Здесь отсутствуют многие роды и семейства, характерные для бореальных флор, в том числе голосеменные. Миниатюризация и нанизм сопровождаются у арктических растений высокой степенью кустистости и ветвистостью, долголетием и вегетативной подвижностью особей, что особенно ярко выражено у древесных видов [2]. Это обеспечивает им жизнеспособность и воспроизводство в условиях крайне напряженного режима света, тепла и почвенных ресурсов.

Формирование кустарничков и стленичков с продвижением на север связано с определенной направленностью не только их морфологических, но и микроструктурных изменений, в частности, водопроводящей ткани – древесины. Она имеет некоторые черты, которые можно наблюдать при образовании таких аномальных древесин, как «ведьмины метлы», капы, узорчатые текстуры. Это, прежде всего, уменьшение камбиальных инициалей, появление «ложных» (аномальных) слоев прироста, часто с неясными границами, (рис. 1.1–2) свилеватость ксилотомических элементов, увеличение доли паренхимы, в первую очередь, радиальных лучей (рис. 1.3). У многих рассмотренных нами видов лучевая паренхима занимает 25–30 % объема древесины (*Salix rotundifolia*, *Rhododendron adamsii*, *Ledum decumbens*, *Arctostaphylos erythrocarpa*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*), иногда даже свыше 35 % – *Loiseleuria procumbens* (вид, который нередко образу-