

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-

ет растения-подушки). При большой плотности и объеме радиальных лучей – гетерогенных, смешанно-гетерогенных и гомогенно-палисадных, аксиальная паренхима кустарничков и стланичков во многих случаях довольно скудная.

Таблица 1. Список исследованных видов

№ п/п	Семейство Название вида	Возраст (кол-во лет), dm образца	Место сбора
Сем. Salicaceae Mirb.			
1	<i>Salix arctica</i> Pall.	15–16 л. 4,7–5,2 мм	Зап. Таймыр, бухта Ефремов камень, край скалистого морского обрыва
2	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	18–20 л. 3–4 мм	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия, на песках в пойме р. Палваам
3	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	19–22 г. 4,5–5 мм	Зап. Чукотка, р. Пинейвим, юго-вост. склон, привершинная часть сопки
4	<i>S. nummularia</i> Anderss.	11–13 л. 2–3,5 мм	Таймыр, р. Ленивая, выход песка в пойме реки
5	<i>S. polaris</i> Wahlenb.	9–10 л. 1–2,5 мм	Чукотка, в 25 км к югу от Чукотской губы
6	<i>S. phlebophylla</i> Anderss.	10–15 л. 2,5–3 мм	Вост. Чукотка, вершина зал. Лаврентия, надпойменная терраса ручья близ его впадения в залив
7	<i>S. reticulata</i> L.	8–10 л. 3,5–4 мм	Полярный Урал
8	<i>S. rotundifolia</i> Trautv.	5–7 л. 1,5–2 мм	о. Врангеля, р. Неизвестная, кустарничково-моховая кальцефитная тундра
9	<i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts.	18–20 л. 5–5,7 мм	Вост. Чукотка, прол. Сетелина, сухая щербнистая горная тундра
10	<i>S. tschuktschorum</i> A. Skvorts.	8–10 л. 3–4,5 мм	Чукотка, р. Павлам, пологий склон северной экспозиции, под стлаником
Сем. Ericaceae Juss			
11	<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd.	15–16 л. 4–5 мм	Сев.-вост. Чукотка, п. Кюсвар
12	<i>Rh. camtschaticum</i> Pall.	7–9 л. 3–4 мм	Вост. Чукотка, прол. Сетелина, сухая щербнистая горная тундра
13	<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.	7–9 л. 2,5–3 мм	Зап. Таймыр, сфагновый бугор по краю небольшого озера на надпойменной речной террасе
14	<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab.	15–18 л. 2–3 мм	Чукотка, Северная Корякия, верховья р. Длинной, вблизи оз. Длинного
15	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	15–17 л. 3–4 мм	Камчатка, кольдера вулкана Узон, среди каменистых россыпей
16	<i>Arctostaphylos erythrocarpa</i> Small.	20–21 г. 4–5 мм	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
17	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	10–16 л. 2,5–3 мм	Ниж. часть склонов гор Бырранга
18	<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>microphyllum</i> Lange	14–16 л. 2,7–4 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай; на поднятом участке низкой речной террасы
Сем. Empetraceae S. F. Gray			
19	<i>Empetrum nigrum</i> L.	9–10 л. 2,6–3 мм	Южный Ямал, пос. Сюттяйсале
20	<i>E. subholarcticum</i> V. Vassil.	8–10 л. 2,7–3,2 мм	Булун, низовья р. Лены
Сем. Rosaceae Juss.			
21	<i>Dryas integrifolia</i> Vahl	26–30 л. 2,5–2,9 мм	о. Врангеля, верховья р. Неизвестной, кустарничковая кальцефитная тундра
22	<i>D. octopetala</i> L. subsp. <i>subincisa</i> Jurtz.	17–19 л. 2,6–3 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай, выходы щебня на пологом шлейфе гряды
23	<i>D. punctata</i> Juz.	15–17 л. 2, 6–3,5 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай, на склоне горы, 315 м над у.м.

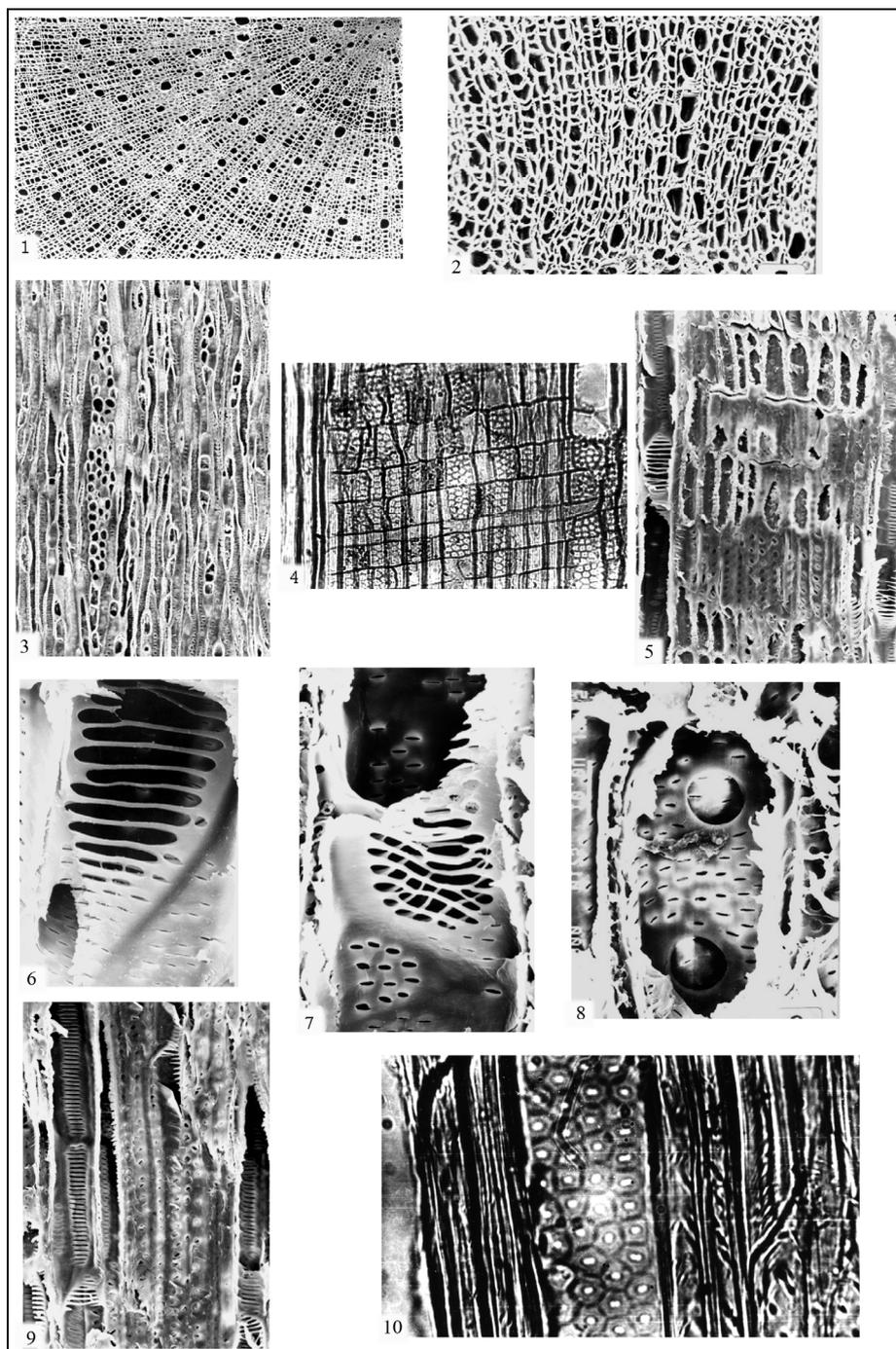


Рисунок 1.1–1.10. Некоторые структурные особенности вторичной ксилемы кустарничков и стланичков арктической флоры.

- 1.1 *Salix reticulata*. Ложный слой прироста с неясной границей, поперечный срез, ув. 200;
 1.2 *Dryas punctata*. Тонкостенность элементов слоев прироста с невыраженной поздней древесиной, поперечный срез, ув. 400;
 1.3 *Arctostaphylos erythrocarpa*. Повышенный объем древесинных лучей, тангентальный срез, ув. 250;
 1.4 *Salix fuscescens*. Фрагмент гетерогенного луча, радиальный срез, ув. 350;
 1.5 *Phyllodoce caerulea*. Фрагмент гомогенно-палисадного луча, радиальный срез, ув. 450;
 1.6 *Rhododendron camtschaticum*. Лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, ув. 2000;
 1.7 *Vaccinium uliginosum*. Сетчато-лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, увел. 1800;
 1.8 *Dryas octopetala*. Простые перфорационные пластинки, радиальный срез, ув. 1800;
 1.9 *Phyllodoce caerulea*. Лестничная межсосудистая поровость, радиальный срез, ув. 550;
 1.10 *Salix tschuktschorum*. Точечная очередная межсосудистая поровость, радиальный срез, 3000.

По справедливой оценке отечественных ученых [3], лучевые инициали и клетки лучевой паренхимы наиболее тотипотентные и наименее специализированные элементы древесины, как в структурном, так и функциональном отношении, чутко реагирующие на стрессовые ситуации. Можно предположить, что высокая представленность лучевой паренхимы во вторичной ксилеме арктических кустарничков и стланичков имеет адаптивное значение, способствуя поддержанию в организме растения метаболических процессов при нарушении нормальной жизнедеятельности растения. Клетки лучевой паренхимы обладают высокой раневой реакцией, образуя каллус, что важно при заживлении повреждений стебля. Кроме того, в широких лучах закладываются меристематические очаги, необходимые для образования придаточных органов.

Преобладание в древесине гетерогенных (рис. 1.4) и гомогенно-палисадных лучей (рис. 1.5) связано с возрастанием их запасающей функции в условиях короткого вегетационного периода и бедных азотистыми элементами почв. С быстрой мобилизацией пластических веществ сопряжена повышенная степень контактов между лучом, сосудом и неперфорированными элементами – сосулистыми и волокнистыми трахеидами.

Однако, помимо сходства с аномальными образованиями, водопроводящая ткань арктических аэроксильных и простратных кустарничков имеет свои специфические черты, приобретенные в результате адаптации растений к условиям высоких широт: мелкоклеточность и тонкостенность всех элементов, повышенный уровень их структурно-функциональной сопряженности, ослабление механической функции; значительное разнообразие трахеальных структур – члеников сосудов, трахеидоподобных сосудов, сосулистых и волокнистых трахеид, либриформа; все существующие типы перфорационных пластинок – лестничных, сетчатых, простых (рис. 1.6–8) и межсосудистой поровости – лестничной, переходной, точечной (рис. 1.9–10).

При заселении северных регионов шел отбор видов с определенным типом онтогенеза, в процессе которого рано возникали признаки и свойства, обеспечивающие им выживание при коротком (2–2,5 месяца) вегетационном периоде. Выявлено, что с продвижением на север ритмы роста и развития растений убыстряются, а в наиболее жестких условиях Арктики наблюдается даже сокращение всех фаз онтогенеза при интенсификации смен побеговых систем [2, 10]. Это объясняется высокой активностью ферментов, ускорением окислительно-восстановительных процессов дыхания, а также фотосинтеза при низких температурах [4, 6].

В анатомии древесины давно выяснено, что темпы становления вторичной ксилемы контролируются внешней средой. В условиях высокогорий и высоких широт они замедляются, в аридных местообитаниях – ускоряются [5, 8, 11]. Эти закономерности свойственны, по-видимому, всем древесным растениям. При этом отмечено, что темпы становления ксилотомических признаков не одинаковы и зависят от уровня специализации таксона, условий обитания, жизненной формы и физиологической необходимости формирования определенного набора структурных элементов древесины. У большинства рассмотренных нами кустарничков и стланичков, независимо от их систематического положения, некоторые примитивные структуры, присущие водопроводящей системе молодого растения, в зрелом возрасте не заменяются полностью более специализированными, а присутствуют одновременно с ними, только в иных количественных соотношениях. Однако наличие в древесине признаков различной степени специализации говорит скорее об их физиологической необходимости, а не об эволюционном уровне таксона, подчеркивая тем самым, что в гидросистеме растений, находящихся на грани выживания, имеются сложные структурные механизмы, направленные на стабилизацию биологических процессов [8, 9].

Проведенное нами исследование закономерностей становления дефинитивной ксилемы в процессе онтогенеза рассмотренных видов убеждает в том, что в экстремальной экологической обстановке районов Арктики аномальный рост кустарничков и стланичков становится нормой, представляя собой одно из направлений адаптации [3, 9].

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас Арктики. М.: Изд-во ГУГК, 1985. 204 с.
2. Жмылев Ю.П. Сравнение онтогенезов трех видов камнеломок с Чукотки // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, Изд-во «Дальнаука», 1983. С. 17–30.

3. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во МГУЛ, 2002. 258 с.
4. Мирославов Е.А., Буболо Л.С. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1523–1530.
5. Сашина Г.С. Явления рекапитуляции в формировании древесины ели Шренка и влияние на них экологических условий // Моск. совещ. по физиологии растений. Тез. докл. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. С. 61–64.
6. Семихатова О.А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 636–645.
7. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Изд-во «Высшая школа», 1962. 378 с.
8. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Морфологические особенности, диагностическое значение. Л.: Изд-во «Наука», 1979. 190 с.
9. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. С-Пб.: Изд-во «Росток», 2002. 272 с.
10. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Изд-во «Наука», 1988. 212 с.
11. Яценко-Хмелевский А.А. Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР. 1948. Т. 5. № 9. С. 5–155.

THE STUDY OF *COLEUS BLUMEI* VARIEGATION IN RELATION TO ONTOGENETIC DEVELOPMENT AND EPIGENETIC MEMORY IN PLANTS

Chebotareva K.E., Gamalei Yu.V.

Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popova St., 2, Sankt-Petersburg, 197376, Russia, E-mail: kseniachebotar@mail.ru

Abstract. Ultrastructure and physiological parameters of variegated leaves of *Coleus blumei* were studied to determine the nature of variegation, specific of its appearance in the ontogenesis and mechanisms of endogenous and exogenous control of development. It was shown that variegation in *Coleus blumei* is difficult to classify as an anomaly of ontogenetic development, rather it is his norm, supported stable by mechanism of epigenetic control of ontogenesis.

ПЕСТРОЛИСТНОСТЬ *COLEUS BLUMEI* BENTH. В КАЧЕСТВЕ ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЙ НОРМ РАЗВИТИЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПАМЯТИ РАСТЕНИЙ

Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В.

Ботанический институт РАН, С.-Петербург, 197376, ул.Проф.Попова, 2, E-mail: kseniachebotar@mail.ru

Явление пестролистности широко распространено в растительном мире. Оно может иметь разные причины и проявления. В представленной работе исследовались пестролистные растения *Coleus blumei* с целью выяснения природы пестролистности, специфики проявлений в онтогенезе, экзогенных и эндогенных механизмов контроля развития.

Тема представляет определенный теоретический и прикладной интерес: подобный тип пестролистности свойственен многим представителям семейства *Lamiaceae* [1]. Возможно, круг его распространения еще шире: «симпластные» двудольные, отличительной особенностью которых является транспорт и распределение фотосинтатов по симпластному пищевому тракту – непрерывному эндомембранному каналу (вакуому), берущему начало от хлоропластов мезофилла и заканчивающемуся в пластидах меристематических и запасующих тканей [1]. Донорно-акцепторные отношения и регуляция баланса пула фотосинтатов в органах, объединенных такой распределительной сетью, имеют определенную специфику, которая может быть отраженной в явлениях пестролистности, наблюдаемых у многих представителей этой группы растений.

У исследованной белопестрой формы *Coleus blumei* в зрелом листе белая зона расположена базипетально вокруг центральной жилки и окружена широкой полосой зеленой ткани.

Закончившие рост листья *Coleus* имеют листовую пластинку длиной примерно 4–5 см дорзигентального строения. Клетки мезофилла зеленой зоны листа имеют обычную для фотосинтезирующих