

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

щей паренхимы структуру. Их пластиды – типичные хлоропласты с развитой гранальной структурой и значительным запасом крахмала. Мелкие жилки *C. blumei* открытого типа: три флоэмных блока имеют спутники с плазмодесменными полями и многочисленными расширениями эндоплазматического ретикулума, что свидетельствует об активном оттоке ассимилятов из зеленой зоны листа [2]. Пластиды в них представлены лейкопластами. Клетки мезофилла белой зоны менее дифференцированы по форме, чем в зеленой зоне. Структура пластид в них существенно отличается от хлоропластов зеленой – это пластиды овальной или округлой формы, имеющие слабо развитую ламеллярную структуру без гран. Одиночные ламеллы организованы параллельно длинной оси пластиды. Крахмал в пластидах отсутствует. Как и следовало ожидать, количество хлорофилла в зеленых участках существенно выше, чем в белых: $\Sigma\text{хла}+\text{хлб} - 1,7 \text{ } \gamma/\text{мг сыр.в.}$, тогда как в белой – $0,012 \text{ } \gamma/\text{мг сыр.веса}$. Содержание углеводов в разных зонах пестрого листа вполне соответствуют наблюдаемой ультраструктуре – сумма водорастворимых сахаров, а также содержание крахмала значительно выше в зеленой зоне, чем в белой; количество моносахаров в зеленой зоне также несколько выше. Средние величины дыхательной способности (ДС) зеленой зоны листа в норме составили $160 \pm 5 \text{ мкл } \text{O}_2/\text{г сыр. м. в час.}$, тогда как величины дыхания белой зоны листа в норме были в среднем на 25 % ниже дыхания зеленой зоны и составили $114 \pm 5 \text{ мкл } \text{O}_2/\text{г сыр. м. в час}$ [3]. Это может служить косвенным подтверждением отсутствия активных транспортных процессов в белой зоне.

Наблюдения за развитием пестрого рисунка в процессе роста листа *Coleus blumei* показали, что белая зона появляется не сразу. У молодых еще не полностью развернувшихся листьев (длина листовой пластинки 3–8 мм) белая зона визуальна не выявляется. Паренхимные ткани листа плотные, все клетки содержат небольшое количество нормально развитых хлоропластов овальной формы. Хлоропласты уже имеют гранальную структуру и содержат 1–2 крахмальных зерна. Нам не удалось найти клетки, явно отличающиеся по структуре пластид и указывающие на наличие четко обозначенной альбиносной зоны в листе.

У листьев, достигших примерно половинного размера взрослого листа (длина листовой пластинки 2–2,5 см), белая зона уже довольно хорошо различима. Такие листья обычно имеют белую или желтоватую зону в базальной части и широкую зеленую кайму. Структура пластид и в белой, и в зеленой зонах аналогична наблюдаемой в соответствующих зонах зрелого листа.

Экспериментальное воздействие затемнения на пестрые листья проводилось для выяснения структурных и функциональных изменений в листе при подавлении фотосинтеза, т. е. в условиях, когда отличия зеленой и белой зон должны нивелироваться.

В эксперименте с полным 48-часовым затемнением листьев *Coleus* мы преследовали цель временно заблокировать фотосинтез в зеленой зоне и удалить возможное влияние экспортного потока ассимилятов на белую зону. Но, так как закрывалось не все растение, то ассимиляты могли поступать в зеленую зону из других частей растения и, таким образом, ее положение сравнивалось с положением, в котором находится нефотосинтезирующая часть. В результате были получены данные, что после 2-х суток темноты ультраструктура зеленой зоны приобретает черты сходные с белой. В зеленой зоне структура пластид не изменяется, но крахмал в хлоропластах полностью исчезает. Клетки-спутники становятся сильно вакуолизированными, а митохондрии деконденсированными. В белой зоне после двух суток темноты структура пластид несколько изменяется. Происходит их «разбухание» и частичное раскручивание концентрических ламелл. В результате ламеллы могут располагаться в виде полуколец, параллельно друг другу или хаотично. Ультраструктура комплексов клетка-спутник – ситовидный элемент практически не изменяется относительно нормы.

Опираясь на данные о том, что у некоторых растений, у которых разная окраска листьев в кроне формируется под влиянием светового режима, при смене освещения происходят и структурные изменения пластид, в т. ч. и формирование зрелых хлоропластов при затенении сильно освещенных листьев, мы наблюдали рост *Coleus* при разном освещении. У растений, выращиваемых в условиях притенения (под марлевым пологом), не наблюдалось сколь-либо заметных изменений. У листьев, помещенных в тень зрелыми, форма и размеры светлой зоны не изменялись. У растущих листьев также развивалась нормальная белая зона, и только в отдельных случаях мы наблюдали возникновение небольшого зеленого участка в основании листа в центре белой зоны. Растения, продолжившие свой рост после окончания эксперимента, практически ничем не отличались от контрольных.

Проведенные исследования показали, что пестролистность *Coleus blumei* трудно классифицировать как аномалию онтогенетического развития, скорее это его норма, которая устойчиво сохраняется механизмом эпигенетического контроля онтогенеза. Большинство экспериментальных попыток ликвидировать или усилить пестролистность завершались возвратом к исходной картине пестролистности. Модель пестролистности, основанная на донорно-акцепторном балансе фотосинтатов, по-видимому, может быть полезной для объяснения сдвигов, наблюдаемых в экспериментах. Восстановление исходной нормы пестролистности после снятия экспериментальных условий свидетельствует о наличии эпигенетической памяти, контролирующей донорно-акцепторный баланс фотосинтатов у растений *Coleus blumei* [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С-Пб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 2004. 424 с.
2. Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л, 1990. 144 с.
3. Чеботарева К.Е., Шерстнева О.А., Иванова Т.И., Пахомова М.В., Гамалей Ю.В. Характеристика ультраструктуры и дыхательного метаболизма белых и зеленых зон листа *Coleus blumei* в норме и в эксперименте // Труды Междун. конф. по анатомии и морфологии растений. 1997. С.211–212.
4. Rensing L., Koch M., Becker A. A comparative approach to the principal mechanisms of different memory systems // Naturwissenschaften. 2009. Vol. 96. P. 1373–1384.

L-ARGININE STORAGE IN SCOTS PINE NEEDLES UNDER THE INFLUENCE OF NITROGEN AND BORON

Chernobrovkina N.P., Robonen E.V.

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk
E-mail: chernobrovkina@krc.karelia.ru

Abstract. Content of total and protein nitrogen, and free amino acids in Scots pine needles in relation to differences in nitrogen and boron availability was studied. Boron was found to enhance L-arginine storage in needles when nitrogen nutrition was excessive. We suggest utilizing needles rich in L-arginine as feedstock in amino acid production.

НАКОПЛЕНИЕ L-АРГИНИНА В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ АЗОТА И БОРА

Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В.

Учреждение Российской академии наук Институт леса Кар.НЦ РАН, г. Петрозаводск,
ул. Пушкинская, 11, тел. (8142) 76-81-60, E-mail: chernobrovkina@krc.karelia.ru

Разбалансированность минерального питания хвойных растений приводит к изменению состава свободных аминокислот в их тканях [13–16]. При избытке азота, а также при дефиците фосфора у хвойных происходит накопление L-аргинина и других аминокислот с высоким содержанием азота. Изменения уровня L-аргинина и орнитина при дефиците серы, кальция, магния и микроэлементов не отмечено [13]. Известна полифункциональная роль бора у растений, в том числе в процессах трансформации аминокислот [5]. Представляло интерес выявить влияние бора при высоком уровне азотного питания на накопление L-аргинина в хвое сосны обыкновенной.

Исследования были проведены на территории Прионежского лесничества в южной части Карелии. Объектом исследования была сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Супесчаные почвы характеризовались оптимальной для роста хвойных растений кислотностью (рН 5,1). Содержание макро- и микроэлементов составляло (в % от веса сухой почвы): азота – 0,12, фосфора – 0,45, калия – 0,31, кальция – 0,42, бора – 0,0008, меди – 0,009, марганца – 0,027, цинка – 0,005, кобальта – 44×10^{-4} и молибдена – 4×10^{-5} % от сухой почвы.

В начале периода роста, в мае, было заложено два варианта опыта. Для каждого варианта были выбраны изолированные участки площадью 6 м² в трех повторностях. В опытных вариантах в почву в