

Существенные различия выявляются и в степени вакуолизации пыльцевых зерен. У растений, находящихся в парке, стадия вакуолизации пыльцевых зерен практически заканчивается в декабре. У особей, перенесенных в оранжерею, напротив, с декабря вакуолизация только усиливается. Происходит это следующим образом. В декабре в вегетативной клетке образуются автофаговые вакуоли. Сначала в них еще выявляются продукты лизиса цитоплазмы. Потом они исчезают. Вакуоль не имеет никаких включений и становится электронно-прозрачной. Автофаговые вакуоли образуются даже в ядре. В таких ядрах очень трудно выявить хроматин. Вместе с тем, ядро можно с полной уверенностью идентифицировать, ориентируясь как на оболочку, разделяющую генеративную и вегетативную клетки, так и по наличию липидных капель, находящихся в складках оболочки. У *S. sibirica* они плотно прилегают к оболочке, образуя сплошное кольцо. Как известно, автофаговые вакуоли содержат различные гидролитические ферменты. При определенных условиях они могут перемещаться в цитоплазму, вызывая ее разрушение (Hatsugai et al., 2004, 2006).

Происходит и деструкция пластид. Нередко выявляются картины, когда вакуоли как бы вдавливаются в амилопласт. Он теряет свою правильную форму. Число и размеры крахмальных зерен снижаются.

В январе ядро и все органеллы полностью разрушаются.

Итак, у эфемероидных растений, лишенных пониженных температур, выявляются четкие признаки апоптоза. Как известно, программируемая клеточная смерть призвана способствовать нормальному развитию биологических систем (Самуилов и др., 2000). Для *S. sibirica* нормой является прохождение определенных фаз развития в осеннее – зимнее время. Без пониженных температур этого времени *S. sibirica* не проходит полный цикл своего развития. Растение даже не зацветает. Столь сильное отклонение от обычного, скорее всего, и обуславливает программируемую клеточную смерть пыльцевых зерен.

Таким образом, впервые показано, что отсутствие холода может индуцировать апоптоз пыльцевых зерен у ранневесенних эфемероидов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ – гранты 03-04-49494 и 06-04-49028.

Литература

- Горышина Т. К. Регулирование ритма сезонного развития ранневесенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1965. Т. 12. № 3–4. С. 549–550.
- Мирославов Е. А., Наумова Л. В. Сезонные изменения ультраструктуры филлодермы *Phelodendron amurense* (Rutaceae) // Бот журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200–206.
- Самуилов В. Д., Олескин А. В., Лагунова Е. М. Программируемая клеточная смерть // Биохимия. 2000. Т. 65. № 8. С. 1029–1046.
- Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Т. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233–1245.
- Hatsugai N., Kuroyanagi M., Yamada K., Meshi T., Tsuda SH., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. A plant vacuolar protease, VPE, mediates virus-induced hypersensitive cell death // Science. 2004. Vol. 305 P. 855–858.
- Hatsugai N., Kuroyanagi M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. A cellular suicide strategy of plants: vacuole-mediated cell death. Apoptosis. 2006. Vol. 11 P. 905–911.
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and plant hypersensitive response // Nature. 2001. Vol. 411. P. 848–853.
- Niki T., Sakai A. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cell from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 171–183.
- Pomeroy M.K., Siminovich D. Seasonal cytological changes in secondaryphloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 787–795.
- Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 1657–1663.
- Yao N., Eisfelder B.J., Marvin J., Greenberg J.T. The mitochondrion – an organelle commonly involved in programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* // Plant Journ. 2004 Vol. 40 P. 596–610.
- Vianello A., Zancani M., Peresson C., Petrusa E., Casolo V., Krajňáková J., Patui S., Braidot E., Macri F. Plant mitochondrial pathway leading to programmed cell death // Physiol. plantarum. 2007. Vol. 129 P. 242–252.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

Николаевская Т. С., Лебедева О. Н.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Биологическое разнообразие северных популяций многолетних злаков естественно формируется на генетически контролируемой основе и под действием факторов внешней среды, одним из которых является свет. Один из уровней защиты фотосинтетического аппарата от поглощения избыточной световой энергии

проявляется в морфологической структуре растений (Шульгин, 1973; Smith et al., 1998). Растения имеют характерный габитус растений, который зависит от направления роста побегов и размещения их в пространстве, и определенную ориентацию листьев. Эти структуры максимально адаптированы как для абсорбции световой энергии, так и защиты от избыточного ее поглощения (Terashima, 1986; Smith et al., 1997; Muraoka et al., 1998, Valladares, Pearcy, 1998).

Естественные популяции *Festuca pratensis* Huds. характеризуются разнообразием по форме куста (Синская, 1948) и широким спектром супрессированной хлорофиллдефектности (Land et al., 1971; Титов и др., 1978). Однако, недостаточно изученными оказались особенности взаимосвязи морфотипа растений (ориентация в пространстве побегов и листьев) с другими морфо-физиологическими признаками, а также их вклад в формирование стратегии фотозащиты произрастающих в высоких широтах растений с супрессированной хлорофиллдефектностью.

В работе использованы растения карельской популяции овсяницы луговой с естественно сложившимся генетическим грузом супрессированных хлорофильных мутаций. Проростки, выращенные при постоянном освещении и температуре 35⁰С, были представлены диким типом (*w-type*) и спектром хлорофиллдефектных фенотипов – светлозеленый (*viridis*), желтый (*xantha*) и белый (*albina*). Растения-ревертанты, восстановившие зеленую окраску при температуре 25⁰С, культивировались в полевых условиях в течение ряда лет. В каждой фенотипической группе растений, с той или иной присущей им ориентацией листа генеративного побега и формой куста, изучали морфологические признаки: размеры листа вегетативного и генеративного побегов – длина, ширина (см) и площадь (см²), массы семян на побег, на растение и 1000 штук (г), высоту (см) и количество генеративных побегов. Анализировали от 20 до 100 растений, находящихся в фазе цветения. Каждый признак оценивали по отклонению (плюс или минус) его величины от среднеарифметического значения. Отклонение, не превышающее абсолютное значение ошибки среднеарифметической (s_x), считалось минимальным (\min).

Оценка габитуса растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью показала, что во всех фенотипических группах обнаружены особи с различной формой куста: компактной (побеги расположены плотно и направлены вверх), раскидистой (побеги расположены рыхло и почти лежат на поверхности почвы), и полукомпактной (промежуточный куст). В экспериментальной выборке растений доминировал полукомпактный куст. Частота его у отдельных фенотипических классов хлорофиллдефектных растений варьировала в очень узком диапазоне (0,49–0,53) и от *w-type* не отличалась. Частоты растений с компактной и раскидистой формой куста характеризовались меньшими значениями (в 2–2,5 раза) по сравнению с полукомпактным кустом. У *viridis*-ревертантов отмечено высокое значение частот растений с компактной формой куста по сравнению с *w-type* и остальными хлорофиллдефектными фенотипами (в 1,7 раза).

Отчетливо идентифицировались растения с «горизонтальной» (лист ориентирован по отношению к генеративному побегу перпендикулярно, угол между ним и побегом почти прямой), «повислой» (верхняя половина листа свисает вниз) и «вертикальной» (лист направлен вверх под острым углом к побегу) ориентацией листа генеративного побега в пространстве. Частота растений с повислым листом доминировала и возрастала в ряду фенотипов по мере усиления хлорофиллдефектности (от 0,42 у *viridis*- до 0,73 у *albina*-ревертантов). В отношении вертикального листа наблюдается обратная картина (от 0,35 у *viridis*- до 0,12 у *albina*-ревертантов). Для горизонтального листа проявлялся менее отчетливый эффект. Выяснено, что различные ориентации в пространстве генеративных побегов и их листьев образуют между собой ряд четко выраженных ассоциаций (табл. 1).

Таблица 1

Частота встречаемости растений с различными ассоциациями ориентации в пространстве побегов и листьев

Ориентация в пространстве		Фенотип растений			
побегов	листьев	<i>w-type</i>	<i>viridis</i>	<i>xantha</i>	<i>albina</i>
компактная	вертикальная	0,44	0,30	0,25	0,32
	повислая	0,35	0,51	0,61	0,59
	горизонтальная	0,21	0,19	0,14	0,09
полукомпактная	вертикальная	0,41	0,40	0,37	0,08
	повислая	0,38	0,37	0,48	0,72
	горизонтальная	0,22	0,23	0,15	0,20
раскидистая	вертикальная	0,50	0,30	0,15	0
	повислая	0,34	0,35	0,71	0,87
	горизонтальная	0,16	0,35	0,14	0,13

Так, у растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью, с одной стороны, увеличена частота растений с повислым листом при неизменном значении полукомпактной формы куста, а с

другой, снижена частоты с вертикальным листом и компактным кустом. Рассматривая эти результаты с позиции формирования хлорофиллдефектными растениями стратегии фотозащиты морфологического уровня, следует отметить, что она опирается на промежуточные значения признаков ориентации в пространстве побегов и листьев, но не на светоустойчивые, как могло ожидать. «Среднепопуляционный» фенотип (полукомпактный куст и повислый лист) обеспечивает, по нашему мнению, функциональную сбалансированность процессов поглощения фотонов и фотоустойчивости растений. Хлорофиллдефектные фенотипы оказываются к этому балансу более чувствительными, чем *w-type*. Если, у растений *w-type* все формы ориентации в пространстве побегов чаще сочетались с вертикальными листьями, то у хлорофиллдефектных просматривается отчетливый рост частот с повислыми листьями и его связь со степенью хлорофильного дефекта.

Анализ морфологических признаков генеративного побега, размеров вегетативного и генеративного листьев и репродуктивной способности (жизнеспособности) показывает, что у всех хлорофиллдефектных фенотипов уровень их экспрессии, как правило, связан с вполне определенными типами ассоциаций ориентации в пространстве побегов и листьев (табл. 2).

Среди морфологических признаков, наиболее четко отражающих различия между растениями-ревертантами и диким типом, выделяются площадь листа генеративного побега, количество генеративных побегов на растение и масса семян на растение. Эти различия связаны с морфотипами растений и четко проявляются у растений с компактной и раскидистой формами куста и при вертикальной и горизонтальной ориентациях листа. Значения размеров листа вегетативного побега, показателей семенной продуктивности (масса 1000 семян и масса семян на побег) у всех хлорофиллдефектных фенотипов близки.

Таблица 2

Характеристика морфологических признаков растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью при различной форме куста и ориентации листа

Ориентация в пространстве		Морфологические признаки				
побегов	листьев	Площадь листа		Количество генеративных побегов	Длина соцветия	Масса семян на растение
		вегетативного побега	генеративного побега			
компактная	вертикальная	12,9 ± 1,0	11,5 ± 0,15	72,2 ± 6,9	23,5 ± 1,14	8,65 ± 1,7
	повислая	10,4 ± 0,1	11,6 ± 0,05	56,4 ± 5,8	22,2 ± 1,3	6,60 ± 1,3
	горизонтальная	–	–	–	–	–
полукомпактная	вертикальная	11,8 ± 0,1	10,1 ± 0,06	55,9 ± 11,4	22,9 ± 1,1	7,05 ± 1,4
	повислая	12,1 ± 0,1	15,5 ± 0,03	68,5 ± 7,2	23,3 ± 0,9	9,27 ± 1,8
	горизонтальная	12,0 ± 0,1	11,6 ± 0,03	73,7 ± 7,8	20,7 ± 1,2	8,20 ± 1,4
раскидистая	вертикальная	12,8 ± 0,1	12,3 ± 0,03	83,7 ± 12,7	23,0 ± 0,8	10,78 ± 2,0
	повислая	12,1 ± 0,1	11,4 ± 0,02	67,4 ± 9,4	21,1 ± 1,0	11,96 ± 2,4
	горизонтальная	11,6 ± 1,4	10,8 ± 0,87	12,9 ± 17,3	20,2 ± 0,62	12,78 ± 2,5

Особый интерес в сравнительном анализе представляют характеристики контрастных значений признаков: минимальных и максимальных. Так, признаки с максимальными размерами чаще всего встречаются у растений с повислой и вертикальной ориентацией листа при полукомпактном и раскидистом кусте. У растений с компактным кустом и вертикальным листом соотношение частот признаков с максимальными и минимальными величинами составляет 1:1, с повислым листом, ассоциированным с полукомпактным кустом – 2:1, а с горизонтальным листом и раскидистым кустом – 1:3. «Минимизацию» признаков у растений со светочувствительным морфологическим типом (ассоциация горизонтального листа с раскидистым кустом) можно рассматривать как адаптивный механизм фотозащиты, базирующийся на специфических корреляциях развития отдельных органов растительного организма (Серебряков, 1959). Для отдельных фенотипических групп растений выявляется своя специфика: у *w-type* и *viridis*- и *xantha*-ревертантов при сочетании вертикального листа с той или иной формой куста наблюдались максимальные размеры морфологических признаков, а при сочетании повислого листа в основном с раскидистой формой куста – минимальные. *Albina*-ревертанты обнаруживают противоположную картину: максимальные значения присущи растениям с повислым листом и раскидистым или полукомпактным кустом, минимальные – с вертикальным листом и компактным или полукомпактным кустом.

Показано, что с ориентацией листа коррелирует большее число морфологических признаков, а с ориентацией побегов – меньшее (в 1,5–2 раза). Однако соотношение общего числа значимых коэффициентов корреляций в этих группах для всех фенотипов оказалось специфичным: *w-type* и *xantha*-ревертанты составили одну группу (1:2,3 соответственно с ориентацией побегов и листьев), *viridis*-ревертанты (1:1,4) и *albina*-ревертанты (1:1,2) – другую. У *w-type* и *xantha*-ревертантов морфологические признаки оказались скоррелированными чаще с ориентацией листа, у *viridis*- и *albina* ревертантов как с ориентацией листа, так и побегов.

Анализ данных методом главных компонент выявил, что и количество, и величина обобщенной дисперсии морфологических признаков специфичны для различных форм куста и ориентации листа.

Таким образом, проведенное исследование показало, что морфологические признаки, характеризующие ориентацию в пространстве побегов и листьев, образуют между собой различные ассоциации. Архитектоника растений в целом определяется их генотипическими особенностями, в нашем случае – супрессированной хлорофиллдефектностью.

Выявлены характерные взаимосвязи ориентации в пространстве побегов и листьев с другими морфологическими показателями растений. Специфичность их выражается в корреляциях развития отдельных органов растительного организма и «минимизации» признаков у растений со светочувствительным морфологическим типом (ассоциация горизонтального листа с раскидистым кустом). Этот факт рассматривается нами как морфологический уровень, обеспечивающий защиту от избыточного поглощения фотонов.

Морфологические признаки (ориентация в пространстве побегов и листьев) функционально связаны между собой по принципу баланса абсорбции и сброса избыточно поглощенных фотонов, обеспечивая этим высокую экологическую устойчивость (фотоустойчивость) и жизнеспособность растений в целом.

Литература

- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина / Вопросы биологии растений. М., 1959. Т. 100. С. 3–37.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.-Л., 1948. 525 с.
- Титов А. Ф., Олимпиаченко Г. С., Павлова Н. А. О возможной селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 628–632.
- Шульгин И. А. Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.
- Land J. B., Whittington W. L., Norton G. Environment dependent chlorosis in mutant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 141. P. 605–613.
- Muraoka H., Takenaka A., Tang Y., Koizumi H., Washitani I. Flexible leaf orientations of *Arisema heterophyllum* maximize light capture in a forest understorey and excess irradiance at a deforested site // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. N 43. P. 297–307.
- Smith W. K., Vogelmann T. N., Delucia E. N., Bell D. T., Shepherd K.A. Leaf form and photosynthesis // Bio Science. 1997. Vol. 47. P. 861–867.
- Smith W. K., Bell D. T., Shepherd K. A. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five Western Australian communities // Am. J. Botany. 1998. Vol. 85. N 1. P. 56–63.
- Terashima I. Dorsiventrality in photosynthetic light response curves of a leaf // J. Exp. Bot. 1986. Vol. 37. P. 399–405.
- Valladares F., Pearcy R. W. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub // Oecologia. 1998. Vol. 114. P. 1–10.

ПУТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ПОЛЫНЕЙ К УСЛОВИЯМ КАЛМЫКИИ

Очирова К. С.¹, Паутов А. А.¹, Чавчавадзе Е. С.², Сизоненко О. Ю.²

¹ Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

² Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Калмыкия является самым засушливым регионом на юго-востоке европейской части России. Годовое количество осадков колеблется от 180 до 330 мм. Относительная влажность воздуха зимой составляет 60–70%, летом – до 30–40%. Среднегодовая температура воздуха равна здесь 10⁰С, продолжительность безморозного периода 170–180 дням в году. Основной особенностью климата является его резкая континентальность: жаркое лето с частыми засухами и постоянными суховеями, сухая продолжительная осень, холодная малоснежная зима с нередкими оттепелями и короткая интенсивно протекающая весна. Каспийское море практически не смягчает климатических условий, так как территория республики находится под влиянием азиатского антициклона, что и обуславливает континентальность климата. В регионе господствуют сухие степи, полупустыни и пустыни. В целом для него характерна однородность климатических условий. Ей способствует более или менее одинаковая равнинная поверхность, свободное перемещение воздушных масс. В тоже время территория очень гетерогенна по характеру почв и микроклиматическим параметрам среды (Агроклиматический справочник РК, 1974; Ташнинова, 2000).

Во флоре Калмыкии насчитывается 910 видов из 384 родов и 84 семейств. Преобладает по числу видов (125) и родов (48) семейство *Asteraceae* (Бакташева, 1994). Наибольшее видовое разнообразие демонстрирует род *Artemisia* L. (20 видов). Ряд полыней вызывает значительный практический интерес в качестве пастбищных растений (лачко, 1983; Джапова и др., 1991). Выделяют белополынные (*Artemisia lerchiana* Web. ex Stechm.), чернополынные (*A. pauciflora* Web.) и полыньковые (*A. austriaca* Jacq.) сенокосы и пастбища, которые встречаются повсеместно (Трофимов, 1987; Джапова, 1993).