

## БОТАНИКА

УДК 581.522.5: 581.824.1

### **ПУТИ АДАПТАЦИИ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ АРКТИКИ**

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

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

Древесные растения Арктической флористической области, главным образом, можно рассматривать, с одной стороны, как аномальное явление, с другой – как обычную биоморфу, адаптированную к экстремальным условиям высоких широт. Формирование их с продвижением на север связано с определенной направленностью как морфологических, так и микроструктурных изменений, в частности, древесины, имеющей свои специфические особенности: мелкоклеточность и тонкостенность всех элементов, повышенный уровень их структурно-функциональной сопряженности, разнообразие трахеальных структур. Изучение закономерностей становления дефинитивной ксилемы рассмотренных в работе видов убеждает в том, что в экстремальной экологической обстановке районов Арктики аномальный рост кустарничков и стланичков становится нормой, представляя собой одно из направлений адаптации.

***Ключевые слова:** древесина, вторичная ксилема, трахеальные структуры, древесинные лучи, биоморфа, кустарнички и стланички, адаптация, экстремальные условия, Арктика.*

Арктика – холодный физико-географический район, 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 (таблица), 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. [7]. Небольшая высота особей (или

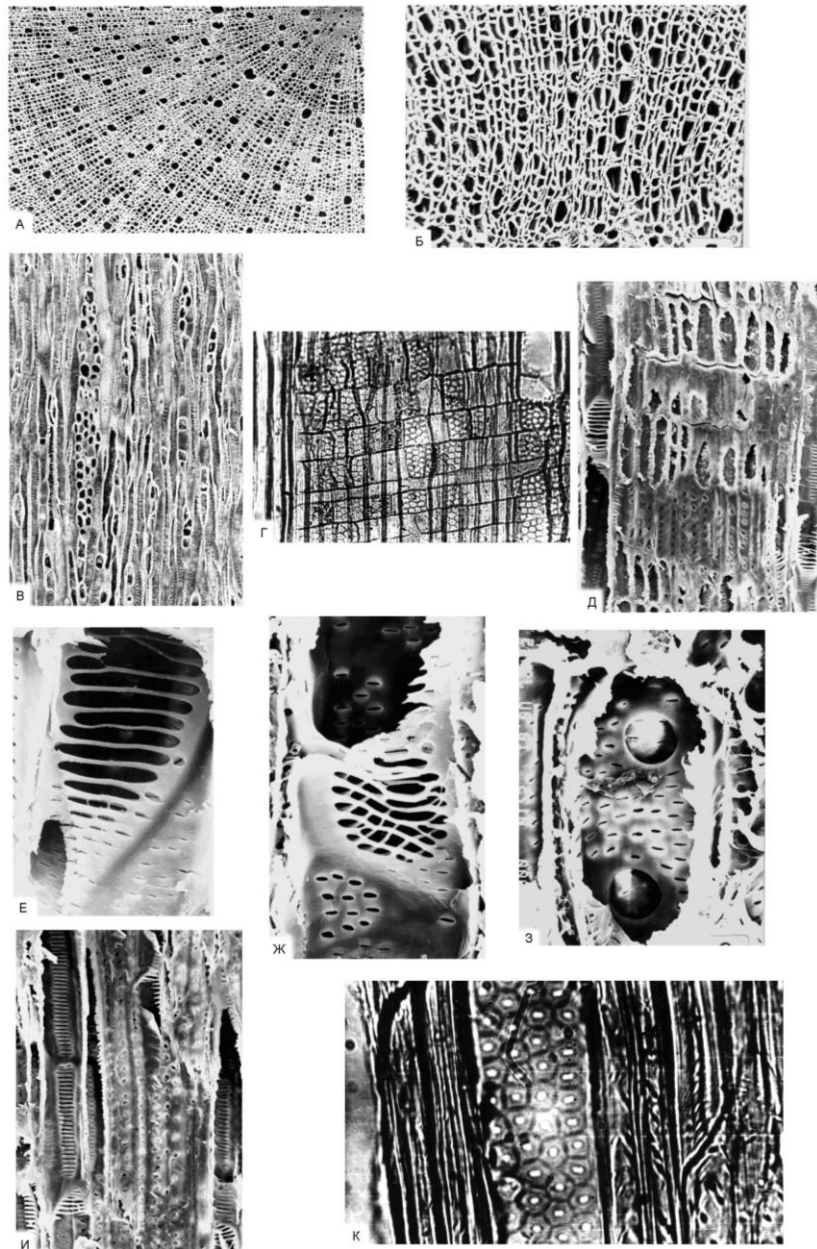
клонов) компенсируется горизонтальным простираем их от нескольких сантиметров до нескольких метров, что придает растительному покрову арктической безлесной области мозаичный характер. Стратегия повышения устойчивости за счет снижения интенсивности вертикального роста достигает здесь предельного выражения [11]. Это обеспечивает им жизнеспособность и воспроизводство в условиях крайне напряженного режима света, тепла и почвенных ресурсов.

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 [5; 6]. Что касается генеративной сферы, то адаптация к краткости вегетационного периода, напротив, отражается у растений Крайнего Севера растянутостью полного генеративного цикла на несколько (2–3) сезонов [4].

Формирование кустарничков и стланичков с продвижением на север связано с определенной направленностью не только их морфологических, но и микроструктурных изменений, в частности, водопроводящей ткани – древесины. Она проявляет 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.А–Б) свилеватость ксилотомических элементов, увеличение доли паренхимы, в первую очередь, радиальных лучей (рис. 1.В). 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 образует растения-подушки). При большой плотности и объеме радиальных лучей – обрамленно-гетерогенных, смешанно-гетерогенных, гомогенно-палисадных, аксиальная паренхима кустарничков и стланичков во многих случаях довольно скудная.

## Список исследованных видов

№	Вид	Возраст, лет	Диаметр образца, мм	Место сбора
Сем. <i>Salicaceae</i> Mirb.				
1	<i>Salix arctica</i> Pall.	15–16	4,7–5,2	Зап. Таймыр, бухта Ефремов камень
2	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	18–20	3–4	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия
3	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	19–22	4,5–5	Зап. Чукотка, р. Пинейвим
4	<i>S. nummularia</i> Anderss.	11–13	2–3,5	Таймыр, р. Ленивая
5	<i>S. polaris</i> Wahlenb.	9–10	1–2,5	Чукотка, в 25 км к югу от Чукотской губы
6	<i>S. phlebophylla</i> Anderss.	10–15	2,5–3	Вост. Чукотка, вершина зал. Лаврентия,
7	<i>S. reticulata</i> L.	8–10	3,5–4	Полярный Урал
8	<i>S. rotundifolia</i> Trautv.	5–7	1,5–2	о. Врангеля, р. Неизвестная,
9	<i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts.	18–20	5–5,7	Вост. Чукотка, прол. Сетелина
10	<i>S. tschuktschorum</i> A. Skvorts.	8–10	3–4,5	Чукотка, р. Павлам
Сем. <i>Ericaceae</i> Juss.				
11	<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd.	15–16	4–5	Сев.-вост. Чукотка, п. Кюсвар
12	<i>Rh. camtschaticum</i> Pall.	7–9	3–4	Вост. Чукотка, прол. Сетелина
13	<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.	7–9	2,5–3	Зап. Таймыр
14	<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab.	15–18	2–3	Чукотка, Северная Корьякия, верховья р. Длинной
15	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	15–17	3–4	Камчатка, кольдера вулкана Узон
16	<i>Arctostaphylos erythrocarpa</i> Small.	20–21	4–5	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
17	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	10–16	2,5–3	Ниж. часть склонов гор Бырранга
18	<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>microphyllum</i> Lange	14–16	2,7–4	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай
Сем. <i>Empetraceae</i> S. F. Gray				
19	<i>Empetrum nigrum</i> L.	9–10	2,6–3	Южный Ямал, пос. Сютяйсале
20	<i>E. subholarcticum</i> V. Vassil.	8–10	2,7–3,2	Булун, низовья р. Лены
Сем. <i>Rosaceae</i> Juss.				
21	<i>Dryas integrifolia</i> Vahl	26–30	2,5–2,9	о. Врангеля, верховья р. Неизвестной,
22	<i>D. octopetala</i> L. subsp. <i>subincisa</i> Jurtz.	17–19	2,6–3	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай
23	<i>D. punctata</i> Juz.	15–17	2, 6–3,5	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай



Р и с . 1 . Некоторые структурные особенности вторичной ксилемы кустарничков и стланичков арктической флоры:

- А – *Salix reticulata*. Ложный слой прироста с неясной границей, поперечный срез, ув. 200;  
 Б – *Dryas punctata*. Слои прироста с неясными границами и слабо выраженной поздней древесиной, поперечный срез, ув. 400; В – *Arctostaphylos erythrocarpa*. Повышенный объем древесинных лучей, тангентальный срез, ув. 250; Г – *Salix fuscescens*. Фрагмент гетерогенного луча, радиальный срез, ув. 350;  
 Д – *Phyllodoce caerulea*. Фрагмент гомогенно-палисадного луча, радиальный срез, ув. 450;.  
 Е – *Rhododendron camtschaticum*. Лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, ув. 2000;  
 Ж – *Vaccinium uliginosum*. Сетчато-лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, увел. 1800;  
 З – *Dryas octopetala*. Простые перфорационные пластинки, радиальный срез, ув. 1800;  
 И – *Phyllodoce caerulea*. Лестничная межсосудистая поровость, радиальный срез, ув. 550;  
 К – *Salix tschuktschorum*. Точечная очередная межсосудистая поровость, радиальный срез, ув. 3000.

По справедливой оценке отечественных ученых, 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 [3]. Можно предположить, что высокая представленность лучевой паренхимы во вторичной ксилеме арктических древесных растений имеет адаптивное значение, способствуя поддержанию в их организме метаболических процессов при нарушении нормальной жизнедеятельности. Клетки лучевой паренхимы обладают высокой раневой реакцией, образуя каллус, что очень важно при заживлении повреждений стебля и, кроме того, в широких лучах часто закладываются меристематические очаги, необходимые для образования придаточных органов.

Преобладание в древесине гетерогенных и гомогенно-палисадных лучей (рис. 1.Г–Д) связано с возрастанием их запасающей функции в условиях короткого вегетационного периода и бедных азотистыми элементами почв [8]. С быстрой мобилизацией пластических веществ сопряжена повышенная степень контактов между лучом, сосудом и неперфорированными элементами – сосудистыми и волокнистыми трахеидами.

Имея некоторое сходство с аномальными образованиями, водопроводящая ткань арктических аэроксильных и простратных кустарничков обладает своими специфическими чертами, приобретенными 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, сосудистых и волокнистых трахеид, либриформа. Помимо этого здесь представлены все существующие типы перфорационных пластинок – лестничных, сетчатых, простых (рис. 1.Е–З) и межсосудистой поровости – лестничной, переходной, точечной (рис. 1.И–К).

Таким образом, в экстремальных условиях Арктики древесные растения используют совокупность всех признаков и свойств, сформировавшихся в процессе их фенотипической изменчивости и закрепленных в «эпигенетической памяти». У большинства рассмотренных нами видов, не зависимо от их систематического положения и биоморфы, некоторые примитивные структуры, присущие водопроводящей системе молодых растений (например, лестничные и сетчатые перфорации, лестничная межсосудистая поровость, рассеянососудистый тип древесины и др.), в зрелом возрасте не заменяются полностью более специализированными, а присутствуют одновременно с ними, только в иных количественных соотношениях. Наличие же в древесине кустарничков и стланичков 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, протекающих в них [9].

Проведенное исследование показало, что в экстремальной экологической обстановке районов Арктики некоторые черты аномального роста древесных растений становятся нормой, представляя собой одно из направлений их адаптации. Следует не забывать, однако, что растительный покров районов Крайнего Севера чрезвычайно хрупок и требует постоянного бережного отношения. В ином случае наша природа может навсегда лишиться многих ценных для науки и практики видов растений.

### Список литературы

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: 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. Матвеева Н.В. Адаптивные особенности растений и систем сообществ Крайнего Севера // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера: тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1984. С. 101–106.
5. Мирославов Е. А., Буболо Л.С. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 11. С. 1523–1530.
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.: Высшая школа, 1962. 378 с.
8. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Адаптация водопроводящей ткани кустарников и кустарничков к условиям Крайнего Севера // Материалы IX совещ. по филогении растений. М.: МГУ, 1996. С. 154–156.
9. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб.: Росток, 2002. 272 с.
10. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с.
11. Юрцев Б.А. Некоторые вопросы изучения адаптаций растений к условиям полярной безлесной области // Адаптация организмов к

условиям Крайнего Севера: тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1984. С. 207–212.

## WAYS OF ADAPTATION THE SECONDARY XYLEM OF WOODY PLANTS TO THE EXTREME ENVIRONMENT OF THE ARCTIC REGION

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

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

Woody plants 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.

**Keywords:** wood, secondary xylem, tracheal structure, wood rays, dwarf shrubs, prostrate dwarf shrubs, biomorpha, adaptation, the extreme environment, the Arctic region.

*Об авторах:*

ЧАВЧАВАДЗЕ Евгения Савельевна – доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела Ботанический музей, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, д. 2, e-mail: echavcha@yandex.ru

СИЗОНЕНКО Ольга Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник научно-организационного отдела, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, д. 2, e-mail: binadmin@binran.ru

ВОЛКОВА Светлана Борисовна – младший научный сотрудник отдела Ботанический музей, ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, д. 2, e-mail: vsb105@yandex.ru