

Garlid K., Jaburek M., Jezek P., Varcha M. 2000. How do uncoupling proteins uncouple? // Biochim. et Biophys. Acta. **1459**. 383—389.

Kadowaki S. 1994. Energy budget for a yellowtail *Seriola guinueradiata* in pen culture // Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture. N 1. 45—49.

Maciejewska K., Opalinski K.W. 2001. Food ratio in larvae and fry of smelt, *Osmerus eperlanus* from *Vistula lagoon* // Тез. докл. 8 съезда Гидробиол. о-ва РАН. Калининград. С. 55—56.

Sculachev V. 1996. Role of uncouple and non-couple oxidations in maintenance of safety low levels of oxy-

gen and its one-electron reductants // Quart. Rev. Biophysics. **29**. 169—202.

Xian W.W., Zhu X.H. 2001. Effect of ration on energy budget of juvenile bastard halibut *Paralichthys olivaceus* // J. Ocean. Univ. Qinghao. **31**. N 5. 695—700.

Xian W.W., Zhu X.H. 2001. Effect of ration size on the growth and energy budget of mullet *Liza haematocheila* // J. Oceanol. et Limnol. Sin. **32**. N 6. 612—620.

Xie S., Cui Y., Yang Y., Liu J. 1997. Effect of body size on growth and energy budget of *Nile tilapia*, *Oreochromis niloticus* // Aquaculture. **157**. 25—34.

Поступила в редакцию
5.03.04

ENERGOBUDGET OF CARP *CYPRINUS CARPIO* AND GOLD FISH *CARASSIUS AURATUS* IN OPTIMAL CONSTANT AND VARIABLE THERMOREGIMES

A.S. Konstantinov, V.V. Zdanovich, V.Ya. Pushkar

It is shown, that in conditions of free swimming young carp *Cyprinus carpio* and gold fish *Carassius auratus* in thermogradient space the greatest effect of optimization energobudget is provided: acceleration of growth, reduction of the oxygen consumption per unit of body mass gain, increase of a degree of using of consumed food on growth.

УДК 581:445

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ *ARCTOUS ALPINA* (L.) NIEDENZU (ERICACEAE JUSS.) В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ СУБАРКТИКИ

Е.А. Седова, Н.В. Василевская

(кафедра высших растений)

Одним из направлений изучения структурной адаптации растений к условиям Крайнего Севера является исследование морфо- и органогенеза у арктических растений. Описанию этих процессов у представителей одного из наиболее распространенных в Субарктике семейств — Ericaceae (Juss.) уделено внимание в работах ряда исследователей субарктической и арктической флоры (Вихирева-Василькова, 1963, 1966; Жуйкова, 1958; Мазуренко, 1982, 1986; Шилова, 1984, 1987; 1988; Grevillius, Kirchner, 1925, Kihlman, 1890, Schroeter, 1926, цит. по: Жуйкова, 1958; Warming, 1912). В продолжение и развитие этих исследований мы изучали

широко распространенные в горных тундрах Крайнего Северо-Запада России виды *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. (Седова, Василевская, 2003) и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu.

A. alpina — простратный геоксильный летне-зеленый кустарничек с лежащими скелетными осями, столоновидными корневищами и развитыми придаточными корнями (Шилова, 1988). Данные по биологии и экологии *A. alpina* содержатся в работах Шретера, по продолжительности жизненного цикла — у Гревеллиуса, Кирхнера и Чильмана (Grevillius, Kirchner, 1925; Kihlman, 1890; Schroeter, 1926, цит. по: Жуйкова, 1958).

Онтогенез арктоуса альпийского, внутривидовое развитие вегетативных побегов, экология цветения и опыления исследованы отечественными ботаниками (Мазуренко, 1982, 1986; Шилова, 1987, 1988; Берман, Тихменев, 1980; Тихменев, 1981) на Крайнем Северо-Востоке России. Морфогенез куста *A. alpina* на Европейском Севере, в условиях Хибинских гор, изучен И.В. Жуйковой (1958). По ее данным материнская ось арктоуса нарастает от 4—6 до 50 лет в зависимости от условий местообитания, после чего начинает отмирать с верхнего годового побега. В результате ветвления образуется куст с рыхлой вытянутой формы кроной. Побеги II порядка нарастают моноподиально до цветения 8—12 лет. Цветение куста наступает на 20—26-й год жизни. Первые соцветия образуются на побегах II порядка. После цветения верхушки этих побегов отмирают, а из находящихся на них почек развиваются побеги III, а затем IV и т.д. порядков, жизненные циклы которых с возрастом растения и порядком ветвления сокращаются до 2—1 года (Жуйкова, 1958). Такой строгой зависимости цикличности побегов от порядка ветвления (а, следовательно — общего возраста растения) не наблюдала М.Т. Мазуренко. По ее данным, часть побегов *A. alpina* (эфмерные) отмирает после одной вегетации, другие долго нарастают, дают розеточные приросты, а затем отмирают, третьи увеличивают приросты до 3—4 см и отмирают на второй-третий год полностью или частично, замещаясь побегами следующего порядка. Рост замещающих побегов на 2—4-й год (максимально на 10-й) заканчивается образованием соцветия (Мазуренко, 1982). По данным Н.В. Шиловой (1988), полициклические побеги у *A. alpina* на Крайнем Северо-Востоке России нарастают верхушкой 3—8 лет. На годовых приростах образуется 6—7 катафиллов и 5—7 листьев. Летнезеленые листья остаются на приростах в засохшем состоянии несколько лет. Очень мелкие чешуи (катафиллы) длиной 3—4 мм сохраняются 3—4 года (Шилова, 1988).

В дополнение к имеющимся сведениям и для создания более полной картины морфогенеза побегов у *A. alpina* нами описаны: элементарная единица побеговой системы как структурная составляющая особи, цикл ее развития и его отдельные периоды (внутрипочечная фаза, вегетация, цветение) и поливариантность этих циклов по продолжительности и структуре. Под элементарной единицей побеговой системы (ЭЕС) мы, вслед за Е.С. Смирновой (1990), понимаем побег, многократным повторением которого строится вся побеговая система особи. Последняя фаза жизненного цикла ЭЕС (малого жизненного цикла растения по Седовой, 1982) — жизнь осевой части побега после окончания вегетации в скелетной

системе куста до отмирания — требует многолетних исследований, и определение ее длительности в задаче настоящей работы не входило.

Объект и методы исследования

Arctous alpina (L.) Nied. — циркумполярный вид, приуроченный к субарктическим и арктическим широтам (Grivellius, Kirchner, 1925; Schroeter, 1926; цит. по: Мазуренко, 1982). По мнению ряда авторов (Караваев, 1953; Юрцев, 1968) данный вид является производным от древнего восточно-азиатского палеоарктического *A. japonica* Nakai, связанного своим происхождением с арктической флорой. Распространен на Кольском полуострове, на побережье Белого моря, Полярном Урале, Ямале, в низовьях Енисея, до Чукотки. За пределами России встречается в Норвегии (северная граница доходит до широты 70°), в арктической Аляске, на материковом побережье арктической Канады, в Гренландии (Арктическая флора СССР, 1980). Южную границу распространения арктоуса альпийского составляют горные цепи Альп, Западные и Центральные Пиренеи, Аппенины, Карпаты, но он отсутствует в Гималаях и на Кавказе (Grivellius, Kirchner, 1925; Schroeter, 1926 — цит. по: Жуйкова, 1958). Местообитания арктоуса альпийского в субарктической и в арктической зонах связаны с тундровыми сообществами преимущественно на щебнистых грунтах, реже данный вид заходит на моховые тундры и сфагновые болота (Мазуренко, 1982). В горах поднимается на высоту до 2500 м над ур. моря (Альпы), в Хибинах до 600—1000 м над ур. моря.

Исследования проводились в полевые сезоны 2000—2002 гг. в горных тундрах Ловозерских гор, на Мурманском побережье Баренцева моря, в финской Лапландии. Температурный режим в этих районах несколько различен. Для центрального района Мурманской обл., где расположены Ловозерские горы, характерен континентальный климат с устойчивым переходом средних положительных температур через +10°, сумма температур выше +10° достигает за теплый сезон 600—800°. Безморозный период составляет от 50 до 90 дней, сокращаясь с подъемом в горы. На Мурманском побережье четко выражены черты морского климата. Устойчивый переход средней температуры через +10° наблюдается не ежегодно. Сумма температур выше +10° колеблется от 0° на мысах и островах до 600—700° на южной окраине заливов. Безморозный период более продолжителен — превышает 100 дней (Справочник по климату СССР, 1965). В финской Лапландии климат более континентальный. Самый холодный месяц — январь, его средняя температура -13,4°. Самый теплый месяц — июль со средней температурой 15° (Климаты..., 1983).

Районы исследования находятся выше Полярного круга, что обуславливает наличие полярных дня и ночи, а следовательно — 24-часового фотопериода в течение вегетации. Это зона избыточного увлажнения, причем влажность в горах выше, чем на равнине. Весь район характеризуется повышенной циклонической деятельностью, скоростью ветра и повторяемость штормов в горах выше, чем в низинах.

Для анализа один раз в 2—3 недели отбирали 5—10 фрагментов типичного куста *A. alpina* с разновозрастными побегами, фиксировали в смеси из двух частей 50%-го этанола и одной части глицерина. В качестве методики исследования применен морфофизиологический анализ по Ф.М. Куперман и др. (1982) с описанием и подсчетом всех сформированных и зачаточных органов побегов и почек вплоть до апикальных меристем. Размеры апикальных меристем, зачатков цветков и их элементов определяли с помощью окулярмикрометра под микроскопом МБС-1. В каждой пробе анализировали по 30 побегов. Данные по некоторым показателям обработаны статистическим методом для малой выборки.

Результаты и обсуждение

Установлено, что элементарная единица побеговой системы (ЭЕС) у *A. alpina* однопорядковая, вегетативные и репродуктивные органы расположены на одной оси, нарастающей моноподиально. По длительности циклов развития ЭЕС от момента ее возникновения в виде зачатка почки на предшествующем побеге, через первичную внутрипочечную фазу, один или несколько периодов вегетации, перемежающихся промежуточными внутрипочечными фазами, вплоть до цветения и плодоношения, возможны варианты (рис. 1). Чаще всего встречаются побеги, развивающиеся из почки до цветения в течение 3—4 вегетационных периодов. Есть побеги, зацветающие на 5-й и даже на 10—11-й год. Последнее относится к менее многочисленным побегам, составляющим скелетную основу куста.

ЭЕС *A. alpina* возникают на предшествующем побеге в виде почек возобновления, располагающихся в двух основных зонах: в пазухах настоящих листьев срединной формации всех вегетативных приростов и в пазухах 2—3-х катафиллов, непосредственно предшествующих соцветию на последнем приросте. Почки разнокачественны в зависимости от местоположения, они не развиваются в пазухах 6—7 катафиллов, имеющих в основании каждого годичного прироста, и на 1—2-х нижних и верхних его метамерах, несущих настоящие листья. Наиболее развитыми по размерам и числу метамеров являются почки

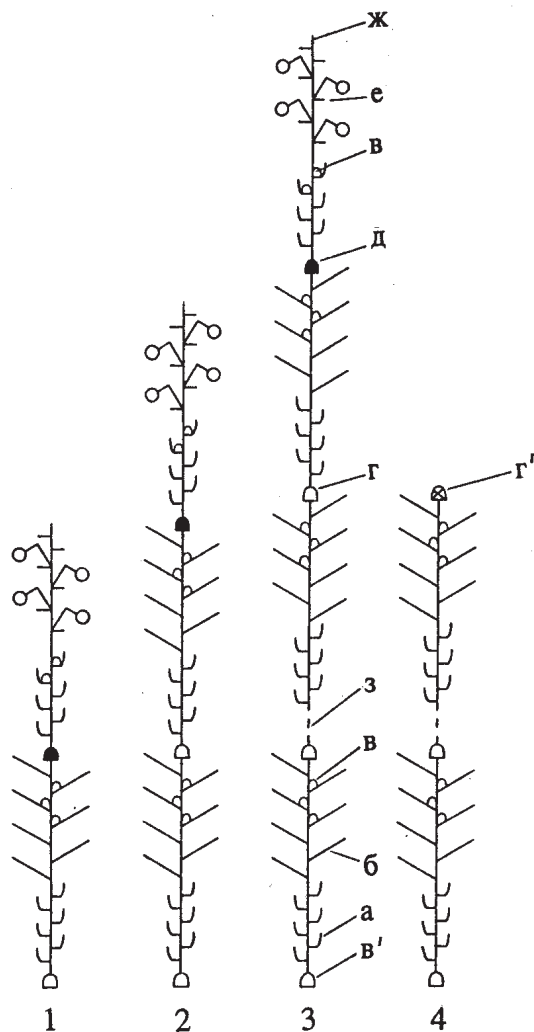


Рис. 1. Варианты структуры ЭЕС *A. alpina* по числу годичных приростов и общей продолжительности цикла развития (схема). Циклы развития: 1 — трехлетний; 2 — четырехлетний; 3 — пяти- одиннадцатилетний (возможно и более длительный); 4 — трехлетний (возможно — двухлетний или более длительный) незавершенный; а — катафиллы, б — листья, в (в') — почки возобновления, из которых развиваются все типы побегов, г — промежуточная терминальная вегетативная почка (г' — отмирающая в случае незавершенного цикла), д — терминальная генеративная почка, е — прицветник, ж — недоразвитая верхушка соцветия, з — несколько повторяющихся вегетативных приростов, аналогичных предшествующему и последующему (в случае более многолетнего цикла)

в пазухах 5—7-го срединных листьев годичных приростов (их высота 1,5—2,0 мм, число листовых зачатков — 10—20) и в пазухах 2—3-х катафиллов (брактеей), расположенных непосредственно под соцветием (высота почек 2,5—4,2 мм, число метамеров — 15—20). Именно из этих почек и развиваются новые побеги (ЭЕС). Часть из заложенных пазушных почек трогается в рост не в следующий вегетационный период, а через несколько лет, некоторые образовавшиеся из них побеги имеют незавершенный цикл развития (рис. 1, 4). Чаще это почки не ближайшие к соцветию, а расположенные в средней части при-

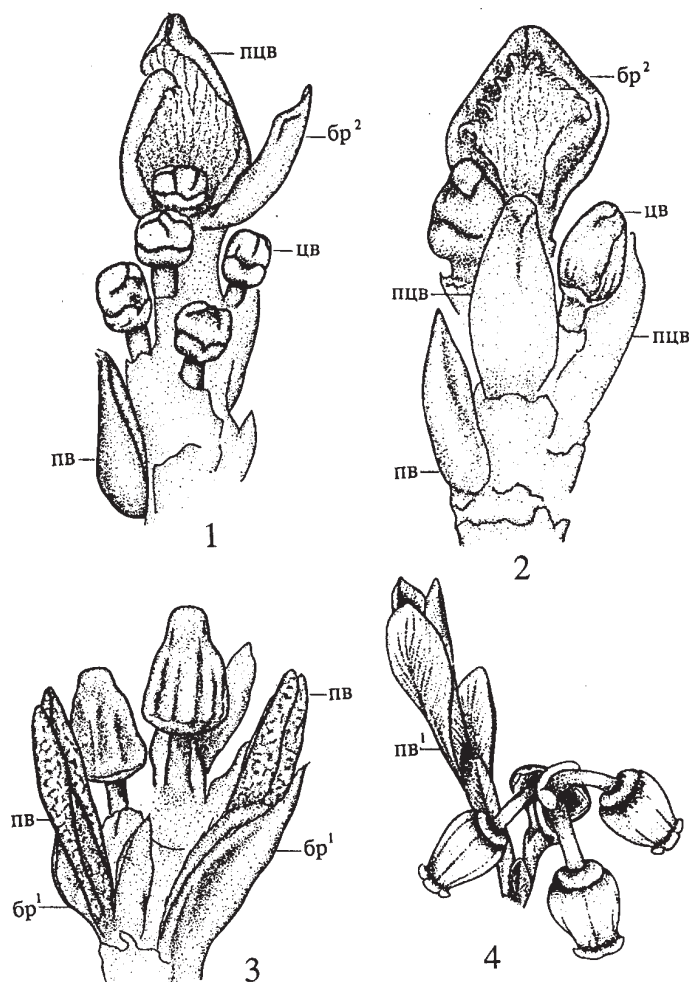


Рис. 2. Формирование соцветия *A. alpina*. 1 — зачаток соцветия в генеративной почке в начале июля (анализ 8.07.2001, прицветники кроме двух верхних удалены); 2 — зачаток соцветия в сентябре (анализ 17.09.2001, удалены прицветники двух верхних цветков); 3 — соцветие перед цветением (анализ 11.05.2002); 4 — цветущее соцветие (начало июня 2002); пцв — прицветник; цв — цветок; пв — почка возобновления в пазухе брактей у основания соцветия и пв¹ — побег, тронувшийся в рост из этой почки; бр¹ — брактя, кроющая почку возобновления и бр² — «стерильная» брактя на верхушке соцветия

роста. Вегетативные почки *A. alpina* — закрытые, защищены плотными чешуями и сухими черешками отмерших листьев. Емкость верхушечных вегетативных почек арктоуса альпийского на Чукотке, по данным Н.В. Шиловой (1988), составляет — 12—14, пазушных — 9—10 листовых примордиев, из них 6—7 — будущие катафиллы. По нашим данным, в Европейской Субарктике внутри терминальной почки годичного прироста закладывается от 10 до 18, в пазушных — от 3 (такие почки дальше не развиваются) до 20 метамеров с зачатками катафиллов и листьев, все уменьшающихся в размерах вплоть до листовых бугорков, окружающих вегетативную апикальную меристему диаметром 0,05—0,15 мм. В таком состоянии почки зимуют.

При развитии элементарной единицы побеговой системы в течение 3 лет (рис. 1, 1), в первый год проходит первичная внутрипочечная фаза, в течение которой закладываются зачатки метамеров. После перезимовки на второй год из этой почки развивается побег с 6—8 катафиллами без пазушных образований и 5—10 зелеными листьями с вегетативными пазушными и генеративной терминальной почкой. Генеративная почка содержит 4—5 катафиллов с пазушными почками возобновления (наиболее развитыми на ЭЕС) и терминальный зачаток соцветия. На 3-й год (3-й вегетационный период) соцветие зацветает и плодоносит, после чего его ось отмирает.

Возможны другие варианты развития ЭЕС, когда вслед за формированием почки в течение одного-двух и более вегетационных периодов развивается только вегетативный прирост, завершающийся терминальной вегетативной зимующей закрытой почкой (промежуточной в цикле ЭЕС) из 10—18 метамеров. На 3-й или 4-й (реже — более) вегетационный период на очередном приросте закладывается терминальная генеративная почка, цветение наступает на 4-й или 5-й (редко до 11) вегетационный период соответственно (рис. 1, 2; 1, 3). Эти данные близки к приведенным выше данным М.Т. Мазуренко (1982).

Терминальные генеративные почки *A. alpina* (рис. 2), так же как и вегетативные, закрыты плотными чешуями (катафиллами). Таких катафиллов обычно 5—6, в пазухах верхних 2—3-х есть вегетативные почки возобновления следующего порядка. Терминальное соцветие — малоцветковая открытая кисть с рано редуцирующейся апикальной меристемой. Терминальная меристема после заложения 3—4-х цветков в пазухах катафиллов-брактей закладывает еще один-два зачатка прицветников без пазушных флоральных меристем, после чего апикальная меристема прекращает функционировать, паранхиматизируется, иногда вытягивается (израстает) в высоту до 0,15 мм.

Динамика формирования зачатков цветков *Arctous alpina* (L.) в окрестностях г. Мурманск (2001 г.)

Дата	Число цветков в зачатке соцветия	Число зачатков цветков разного уровня развития $M \pm m$		
		флоральные меристемы с зачатком околоцветника	начало образования андроцея и гинецея	андроцей и гинецей сформированы
01.07.01	$5 \pm 0,85$	$3,7 \pm 0,17$	$1,3 \pm 0,07$	0,0
12.08.01	$4 \pm 0,28$	$0,3 \pm 0,07$	$1,7 \pm 0,09$	$2,0 \pm 0,22$
04.09.01	$4,3 \pm 0,27$	0,0	$1,6 \pm 0,03$	$2,7 \pm 0,29$

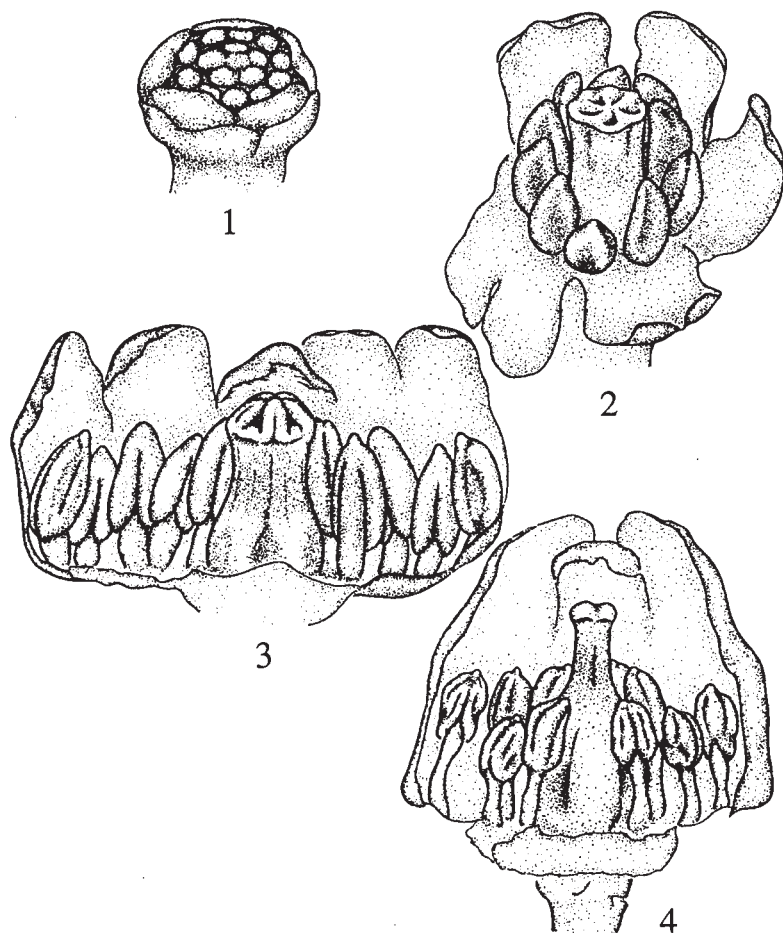


Рис. 3. Формирование цветка *A. alpina*. 1—4 — последовательные этапы развития цветка в течение вегетационного периода, предшествующего году цветения (3 — цветок развернут, 4 — половина околоцветника удалена)

Заложение зачатков цветков в терминальных генеративных почках *A. alpina* начинается сразу после отцветания предшествующих побегов, в конце июня — начале июля. Уровень дифференциации цветков в начале июля различен: в зачатках 2—3-х нижних цветков заложены элементы околоцветника, зачатки 1—2-х верхних представляют собой слабо дифференцированные флоральные меристемы. На верхушке соцветия — остаток апикальной меристемы с 1—2 примордиями брактеев без пазушных образований (рис. 2). В июле—августе в цветках формируются элементы андроеца и гинецея. В августе мы наблюдали зачатки цветков размером 0,9—1,1 мм с дифференцированным околоцветником и начальными этапами формирования андроеца и гинецея. Цветки имеют 5-надрезную чашечку высотой 0,3—0,4 мм, 5-лопастный венчик с размерами зачатков лепестков от 0,9 до 1,1 мм. Андроец состоит из 10 зачатков тычинок, длиной 0,4 мм, высота пестика — 0,6 мм (рис. 3).

К началу сентября обычно полностью сформированы три нижних цветка (бутона) высотой 1,7 мм. Они имеют 5-надрезную чашечку высотой 0,4 мм, 5-зубчатый кувшинчатый венчик длиной 1,3 мм, с волнистым, цельнокрайним отгибом. Андроец сформирован 10 тычинками со зрелыми пыльниками длиной 0,35 мм, имеющими хорошо развитые придатки и тычиночные нити по 0,1 мм. Пестик высотой 0,8 мм из 5 сросшихся плодолистиков с верхней завязью. Таким образом, цветки у *A. alpina* начинают закладываться в июне, а к осени они полностью сформированы (таблица).

Цветение на широте Мурманска происходит в первых числах июня будущего года, еще до разворачивания настоящих листьев на побегах следующего порядка. При последующем росте новых побегов из почек, расположенных в пазухах брактеев в основании соцветия, визуально создается ложное впечатление, что цветки находятся у основания этих молодых побегов, как отмечено в некоторых изданиях (Флора Мурманской области, 1959).

Цветки у *A. alpina* поникшие, розовато-зеленоватые, на коротких, около 3 мм, цветоножках. По данным Е.А. Тихменева (1981), при распускании цветки арктоуса функционируют как пестичные в течение одних суток, затем наступает тычиночная фаза. В дальнейшем цветок функционирует как обоеполый в течение 6—8 суток.

Опыляется шмелями и двукрылыми.

Описанная нами поливариантность развития ЭЕС у *A. alpina*, формирующаяся как за счет ярусной разнокачественности исходных почек, связанной с их местоположением на предшествующем побеге, так и под влиянием условий перезимовки и вегетации, свидетельствует о больших адаптационных возможностях вида. За счет изменения продолжительности пребывания в первичной внутрипочечной фазе (от 1 до нескольких лет) и, главным образом, за счет разной длительности развития моноподиального монокарпического побега (ЭЕС) от разворачивания исходной почки до цветения (от 2 до 10 и, возможно, более лет) каждая особь имеет возможность формировать гетерогенную систему, обеспечивающую ее выживаемость и сохранение вида. К аналогичному заключению мы пришли ранее при изучении развития *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. (Седова, Василевская, 2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арктическая флора СССР. 1980. Вып. 8. / Под ред. А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева Л. 332 с.
- Берман Д.И., Тихменев Е.А. 1980. О взаимоотношении энтомофильных растений и антофильных насекомых в горной тундре хребта Большой Анначаг Колымского нагорья // Горные тундры хребта Большой Анначаг. Владивосток. С. 128—151.
- Вихирева-Василькова В.В. 1963. О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 47. № 12. 1141—1151.
- Вихирева-Василькова В.В. 1966. Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л. С. 126—165.
- Жуйкова И.В. 1958. Морфогенез шпалерного кустарника *Arctous alpina* (L.) Nied. в условиях Хибинских гор // Бот. журн. 43. № 8. 1319—1326.
- Караваев М.Н. 1953. Обзор видов рода *Arctous Niedensu* // Бот. мат-лы Гербария Бот. ин-та АН СССР. 15. 182—196.
- Климаты Западной Европы. 1983. Л. 445 с.
- Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашев В.В., Львова И.Н., Седова Е.А., Ахундова В.А., Щербина И.П. 1982. Биология развития культурных растений. М. 343 с.
- Мазуренко М.Т. 1982. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М. 184 с.
- Мазуренко М.Т. 1986. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М. 230 с.
- Седова Е.А. 1982. К вопросу о жизненных циклах многолетних травянистых растений типа луковичных и клубнелуковичных геофитов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 4. С. 28—35.
- Седова Е.А., Василевская Н.В. 2003. Поливариантность онтогенетических процессов *Phyllodoce caerulea* (L.) Vab. (Ericaceae Juss.) в горных тундрах Субарктики // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 2 С. 44—49.
- Смирнова Е.С. 1990. Морфология побеговых систем орхидных. М. 208 с.
- Справочник по климату СССР. 1965. Вып. 2. Ч. 2.: Температура воздуха и почвы. Л. 144 с.
- Тихменев Е.А. 1981. К антоэкологии кустарничков и травянистых многолетников хребта Большой Анначаг // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток. С. 47—55.
- Флора Мурманской области. 1959. Вып. 4. М.; Л.
- Шилова Н.В. 1984. О заложении и росте побегов микрофильных кустарничков сем. Ericaceae в горных тундрах восточной Камчатки // Бот. журн. 69. № 2. 158—169.
- Шилова Н.В. 1987. Типы внутривидового роста и строение растений горного Северо-Востока СССР: Афтореф. докт. дис. Л.
- Шилова Н.В. 1988. Пути структурной адаптации тундровых растений к условиям Крайнего Севера. Л. 215 с.
- Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята: проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л. 235 с.
- Warming E. 1912. The structure and biology of Arctic flowering plants. I Ericaceae (Ericaceae, Prolaceae). Morphology and Biology // Med. om Gronland. I. N 36. 1—71.

Поступила в редакцию
13.05.03

**POLYVARIANCE OF DEVELOPMENT
OF *ARCTOUS ALPINA* (L.) NIEDENZU (ERICACEAE JUSS.)
IN MOUNTAIN TUNDRA OF EUROPEAN SUBARCTIC**

E.A. Sedova, N.V. Vassilevskaja

Shoots cycles of *Arctous alpina* (L.) Nied., their general continuance and separate phase duration (intrabud, vegetation, flowering) were investigated in Kola Peninsula and Finnish Lapland mountain tundra. It was established, that cycle continuance vary from 3 up to 11 (perhaps more) years thanks to the number of annual vegetative growth. Initial intrabud phase, development of reproductive organs continued for 1 year. The shoot structure and morphogenesis, its vegetative and generative sphere, inflorescence and flower are described.