

DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV. В ПРИБРЕЖНОЙ АНТАРКТИКЕ: ВИДОВАЯ УНИКАЛЬНОСТЬ ИЛИ ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ?

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Deschampsia antarctica*, *Морская Антарктика*, *специфическая адаптация*, *исключительность*, *адаптивные стратегии*

Антарктика, по причине значительной удаленности от других материков и существования Полярного фронта, является крайне суровым и изолированным регионом планеты [20, 22, 66]. Однако тут, в особой климатической зоне — Морской Антарктике, на довольно значительных участках, свободных ото льда, распространены два вида цветковых растений — *Deschampsia antarctica* Desv. (*Poaceae*) и *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (*Caryophyllaceae*) [11, 38, 46, 66]. Присутствие в современной флоре региона только этих двух видов сосудистых растений ставит перед исследователями целый ряд вопросов, связанных с их возможной исключительностью [40, 51, 58, 59, 67]. Необходимо отметить, что Арктику населяет гораздо большее количество видов сосудистых растений [14]. В случае Антарктики это тем более странно, поскольку в голоцене регион неоднократно испытывал периоды потепления, один из которых продолжается последние 50 лет (повышение на 3° С за указанный отрезок времени) [20, 22, 29]. Однако распространения других адаптированных к полярному климату видов сосудистых растений здесь не наблюдается [40, 67]. Проникнуть в регион с помощью человека и даже образовать на какое-то время небольшие популяции удается лишь некоторым синантропным видам (*Poa annua* L. и *P. pratensis* L.), не имеющим каких-либо видимых признаков специальной адаптации к полярной среде [40, 62]. Однако их существенной экспансии пока не отмечено [54, 67]. Время от времени появляются сообщения о находке в Антарктике и некоторых других видов, как, например,

на о-ве Десепшен патагонского вида *Nassauvia magellanica* F. Gmelin (*Asteraceae*) (Downie, личное сообщение, 2009). Но, как правило, более одного сезона эти поселенцы не выживают [66, 67]. Интересно, что опыты по интродукции в регион видов из Патагонии и Субантарктики также не увенчались успехом [40, 67].

Неопределенность в вопросе исключительного распространения *D. antarctica* стала импульсом для подготовки авторами настоящего обзора. На основе анализа всей доступной на сегодняшний момент информации мы попытались установить, имеет ли данное растение какие-либо качественные признаки, придающие ему исключительность в сравнении с другими растениями, позволившие указанному виду освоить Антарктику, или же у этого феномена другая природа.

Распространение и экология вида

Deschampsia antarctica не является исключительно антарктическим растением, ареал этого злака охватывает значительную часть Южной Америки и Субантарктики [41, 42, 59, 68], в Морской Антарктике он распространен на юг до залива Лазарева на острове Александра [21, 50]. Необходимо отметить, что в Южном полушарии распространен также целый ряд других видов этого рода (см. [59]), которые в Антарктику пока не продвинулись.

В Морской Антарктике, на участках западного побережья Антарктического полуострова и ближайших островах, плотность распространения популяций *D. antarctica* неравномерна. Они располагаются главным образом в трех районах: на Южных Шетландских островах; в зоне между Черва Пойнт и мысом Гарсия; в зоне бухты Маргариты [24, 28, 33, 41, 42].

Места произрастания *D. antarctica* (как уже указывалось, *Colobanthus quitensis*, как правило, растет по соседству) представляют собой свободные ото льда и снежников участки каменистых склонов, ледниковых морен и каменистых пляжей. На небольших островах растения могут поселяться на скальных карнизах и в расщелинах [24, 28, 33, 55]. Почвы, на которых произрастает *D. antarctica*, можно отнести к так называемым гелиосолям (или криосолям). Они имеют определенную гетерогенность, в зависимости от условий отдельных регионов Морской Антарктики, и характеризуются широкой амплитудой содержания органики, например, N — 0,05—0,1 % в оазисе Пойнт-Томас (Южные Шетландские о-ва, далее — ПТ), 2,8—9,7 % в районе Аргентинских островов (далее — АО), P — 0,1—0,7 % — ПТ, 0,8—9,8 % — АО, C — 3,6—6,6 % — ПТ, 3,8—6,8 % — АО, а также значительными концентрациями (десятки-сотни мг/кг) микроэлементов и тяжелых металлов (это вызвано почвообразованием на вулканических горных породах, богатых металлами). Реакция почв колеблется в диапазоне 3,6—7,4, что близко к реакции торфа. Вследствие влияния птиц и морских млекопитающих содержание органики в почве может резко возрастать [31, 43, 58]. Кроме того, вид, по-видимому, мало требователен к субстрату.

Описанные условия существования нельзя назвать специфическими и отличающимися от арктических и высокогорных, чтобы это могло опреде-

лить обитание каких-либо «избранных» растений. Наземные растительные сообщества Антарктики даже по аналогии с Арктикой принято называть антарктическими тундрами, хотя некоторые исследователи считают, что для них более подходят понятия полярной пустыни (в Континентальной Антарктике) и полупустыни (в Морской Антарктике) [1, 66] (рис. 1).

Особенности онтогенеза и репродукции

Deschampsia antarctica, как и другие представители рода, является многолетником, образующим невысокие плотные дернины. Онтогенез этого вида характерен для злаков, формирующих плотные куртины [2, 34, 55, 67].

Растение имеет обоеполые цветки, собранные в густые метелки. Вид считается самоопыляемым. Этому способствует то, что его цветки в момент опыления остаются закрытыми [49]. Однако, на основе данных из Южной Америки и исследований в Антарктике, скорее всего, следует говорить о возможности чередования самоопыления в закрытых цветках и опыления в открытых цветках в зависимости от условий [25, 31]. Такое явление, которое время от времени может приводить к перекрестному опылению, известно и у других растений [15, 44] (рис. 2).

Способность *D. antarctica* к вегетативному возобновлению путем разрастания куртины и обособления её частей также не является уникальной характеристикой. Часто отдельные растения *D. antarctica*

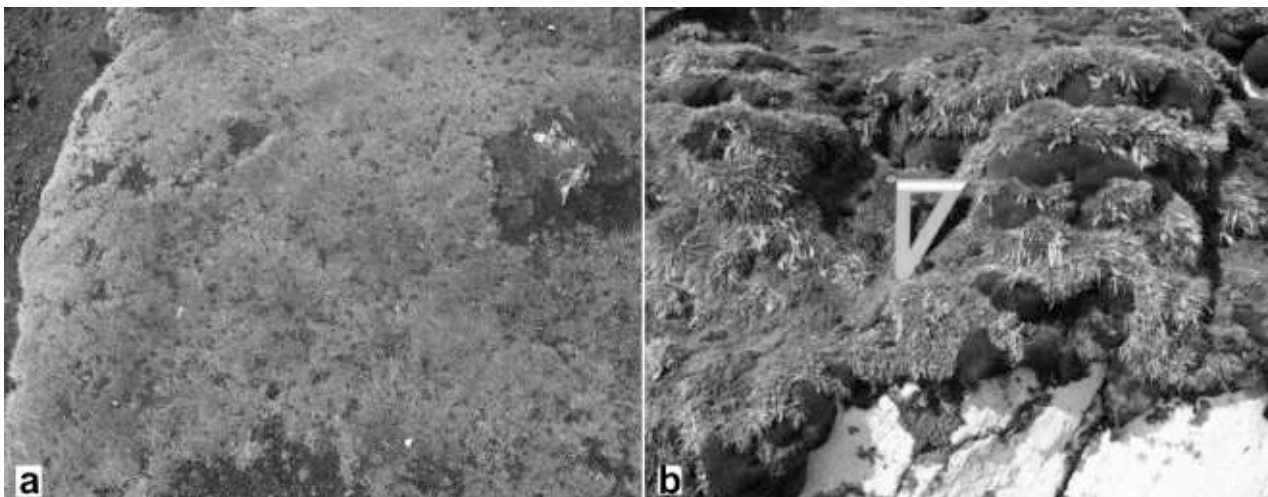


Рис. 1. Формация травянистой антарктической тундры: социация *Deschampsia antarctica* - *Colobanthus quitensis* (a), социация *Deschampsia antarctica* - *Polytrichum piliferum* (b), оазис Пойнт-Томас, о-в Короля Георга, Южные Шетландские острова
Fig. 1. Antarctic herb tundra formation: sociation *Deschampsia Antarctica* - *Colobanthus quitensis* (a), sociation *Deschampsia antarctica* - *Polytrichum piliferum* (b), Point Thomas Oasis, King George Island, South Shetland Islands

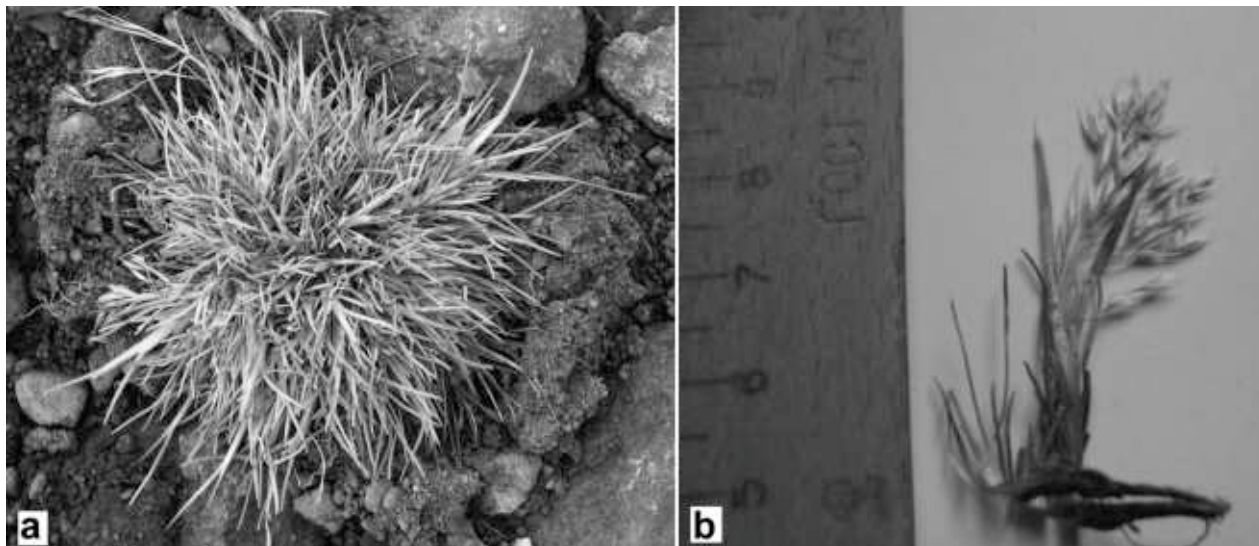


Рис. 2. *Deschampsia antarctica*: куртина (а) и экземпляр с соцветием (б), оазис Пойнт-Томас, о. Короля Георга, Южные Шетландские острова

Fig. 2. *Deschampsia antarctica* plants: cushion (a) and exemplar with inflorescence (b), Point Thomas Oasis, King George Island, South Shetland Islands

смыкаются, образуя плотную и непрерывную дернину, которая может занимать значительную площадь. Вырванное с корнем растение может приживаться в случае заноса в другое подходящее место, в том числе при переносе птицами в качестве гнездового материала [29, 61, 67]. Кроме того, метелки *D. antarctica* легко отделяются от стебля и в конце лета могут разноситься ветром [31]. Таким образом, постепенно сформировались выявленные у вида обширные семенные банки [47] не только на существующих, но и на потенциальных (доступных в случае изменения базовых экологических условий) участках.

Образование микориз, на которое указывалось для обоих видов сосудистых растений Антарктики [70], само по себе также не является фактором, дающим преимущество *D. antarctica*. Ведь это не специфичный процесс, а выявленные грибы не уникальны для данного вида, поскольку они часто принимают участие в формировании микоризы в растительном мире вообще на разных широтах и в различных экосистемах [69].

В целом жизненные формы и особенности возобновления *D. antarctica* радикально не отличаются от других близких или имеющих такую же жизненную форму злаков или видов из других семейств, растущих в полярных регионах и высокогорьях [см. 14, 63], репродуктивная биология которых хорошо адаптирована к суровым условиям региона местообитания.

Анатомо-морфологические особенности

У *D. antarctica* отмечен широкий диапазон форм, которые отличаются морфологическими признаками и развитием тех или иных анатомических структур. В частности, в условиях возвышенных мест с дефицитом влаги, вдали от берега моря, развиваются небольшие куртины высотой 0,5–1,5 см, образующие в течение вегетационного периода 2–3 небольших листа, которые вскоре желтеют и сохнут. На более влажных и богатых органикой субстратах растения растут активнее и во время вегетационного периода образуют 4–6 интенсивно-зеленых, расположенных радиально листа. Куртины достигают высоты 10–12 см [31]. Данные особенности полностью отвечают двум морфологически различаемым в условиях Аргентинских островов так называемой «ксерофитной» (из более сухих локалитетов) и «мезофитной» (из более влажных) формам щучки антарктической (рис. 3).

Заметим, что подобное образование форм с изменчивостью морфологических и других признаков характерно и для арктических и высокогорных растений [26].

Соответственно морфологической изменчивости может значительно варьировать и степень общей ксерофитизации растения. В частности, в ответ на снижение влажности утолщается эпидермальный кутикулярный слой листьев. При увеличении сте-

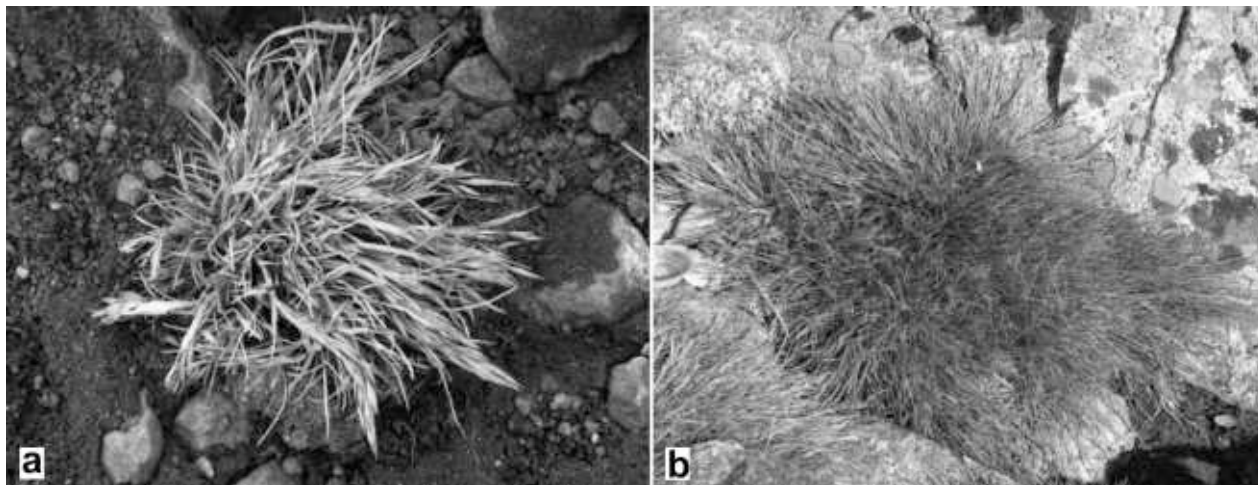


Рис. 3. Куртины *Deschampsia antarctica* «ксерофитной» (а) и «мезофитной» (б) форм, оазис Пойнт-Томас, о. Короля Георга, Южные Шетландские острова (а) и о. Галиндез, Аргентинские острова (б) (фото любезно предоставлено И. Диким)
 Fig. 3. *Deschampsia antarctica* chusions of «dry» (a) and «wet» (b) forms, Point Thomas Oasis, King George Island, South Shetland Islands (a), Galindez Island, Argentine Islands (b), photo kindly provided by I. Dyky

пени засоления у *D. antarctica* может реализовать способность накапливать соли в специальных пузырьчатых клетках и выводить их с отмирающими листьями. Анатомическое строение *D. antarctica* в целом характерно для растений засушливых местообитаний. В частности, листья характеризуются небольшими плотноупакованными клетками эпидермы, размеры которых варьируют, а также толстой кутикулой [31].

На ультраструктурном уровне показано варьирование количества хлоропластов в клетках мезофилла листка в зависимости от длины светового дня и среднегодовой температуры. Однако выявленные плотный контакт органелл, а также специфическая способность хлоропластов к образованию нетипичных структур (инвагинаций, выростов) либо карманов, которые задерживают митохондрии, характерны и для других видов растений, поскольку обеспечивают тесное взаимодействие этих структур в процессах фотодыхания [31].

Физиолого-биохимические особенности

Предметом отдельного изучения стали особенности фотосинтетического аппарата *D. antarctica*. В целом у сосудистых растений он хорошо адаптирован к функционированию в условиях низких температур, однако ниже -2°C у данного вида, как и у всех сосудистых растений, этот аппарат неактивен [40].

Причину уникальной адаптации вида к существованию в условиях низких температур и жесткого ультрафиолетового облучения предпо-

лагалось установить на биохимическом уровне, однако и здесь у *D. antarctica* была обнаружена система приспособлений, присущих в той или иной мере всем растениям холодных местообитаний. В частности, у вида идентифицировано несколько генов, отвечающих за синтез стабилизирующих гидрофильных белков — дегидринов; интенсивность одного процесса изменяется при низкотемпературном стрессе [3]. Часть продуктов экспрессии этих генов накапливается в результате внешнего воздействия абсцизовой кислоты (АБК), а часть — под влиянием осмотического и солевого стресса, что обуславливается АБК-зависимым и АБК-независимым путями регуляции синтеза дегидринов. Анализ выявил наличие семи стрессовых белков, нарабатываемых в ответ на низкотемпературный стресс в проводящей и покровной тканях, там, где обычно располагаются зоны первичного образования льда [53].

Показано, что у *D. antarctica* при температурных стрессах происходит также активация генов, кодирующих белок теплового шока (массой 70 кДа), который, возможно, обеспечивает низкотемпературный оптимум фотосинтеза ($+13^{\circ}\text{C}$) [11, 65].

Тестирование выявило высокое содержание у *D. antarctica* антиморозных (антифризных) белков, в целом характерных для сосудистых растений независимо от ареала существования [27]. У *D. antarctica* также описаны гены IRIPs (Ice recrystallisation inhibition proteins), кодирующие

белки, способные ингибировать рекристаллизацию воды в межклеточном пространстве. Однако они также не являются специфичными для этого вида [39].

В геноме *D. antarctica* установлена последовательность, гомологичная таковой генов, кодирующих убиквитин-подобные белки. У растений эти белки принимают участие в убиквитин-АТФ-зависимом расщеплении, а также в ответе на стрессовые воздействия [30]. Выявлена активация под влиянием низких температур ферментов-антиоксидантов [63] и накопление в тканях растворимых сахаров [48]. У *D. antarctica* исследован ген, который кодирует фермент сахарозо-фосфатсинтетазу. Показано, что в ответ на низкие температуры активность фермента повышается, но его количество и экспрессия собственно гена остаются неизменными [74].

Изучение липидного состава мембран *D. antarctica* не выявило специфических липидов. Однако содержание фосфатидилглицерола снижено, что обычно связывают с повышенной чувствительностью к стрессу [16]. Сравнение пигмент-белковых комплексов тилакоидных мембран растений *D. antarctica* с такими комплексами растения *Pisum sativum* L. также не выявило существенных качественных отличий [9]. В то же время установлены количественные различия в общем содержании различных пигмент-белковых комплексов [8]. Интересно, что *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl (*Rosaceae*), распространенная в Субантарктике и не заходящая в Антарктику, содержит в три раза большее количество UV-B скринингового пигмента, чем *D. antarctica* [32].

В настоящее время в генетических базах данных (GenBank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>, Swiss-Prot и TrEMBL <http://www.uniprot.org/uniprot/?query=Deschampsia+antarctica&offset=25>) в свободном доступе насчитывается 88 и 52 аминокислотных последовательностей соответственно, принадлежащих протеому *D. antarctica*. Из 88 аннотированных в GeneBank последовательностей 60 являются потенциальными белками либо фрагментами белков с предсказанной функцией, а 28 — потенциальными белками либо фрагментами белков, функции которых не определены. В Swiss-Prot and TrEMBL эти цифры составляют 52 и 44 соответственно, а 8 потенциальных белков — неопределенные аминокислотные последовательности. Lee et al. [45] показали, что в ответ на холодовые воздействия у *D. antarctica* появля-

ются транскрипты 25 уже описанных ранее генов, присущих геномам других видов. Проведенный анализ позволяет утверждать, что аннотирование генома и протеома *D. antarctica* находится на начальной стадии, а функции большинства известных потенциальных белков окончательно не выяснены [6, 8].

В последние годы опубликованы работы, демонстрирующие способность *D. antarctica* усваивать органический азот в виде коротких пептидов, что связывают с ассоциациями с темными септированными эндофитами. Авторы склонны предположить, что, возможно, эта особенность дает преимущества в существовании в антарктических условиях [35]. Однако такое явление отмечено не только у антарктических растений, но и, например, у пшеницы [36].

Кариотипическая и молекулярно-генетическая характеристика

Для видов рода *Deschampsia* характерным является хромосомное число $2n=26$ с основным числом хромосом $X=13$. Лишь два вида рода имеют основное число хромосом, равное 7: *D. atropurpurea* (Wahlenb.) Scheele ($2n=14$) и *D. flexuosa* (L.) Trin. ($2n=28$). Но, по данным молекулярно-биологического анализа, они сейчас выделяются в отдельные роды [17, 18]. Что касается *D. antarctica*, то она характеризуется кариотипом $2n = 2x = 26$ с кариотипической формулой $10m + 6sm + 8st + 2t$. Ядрышковый организатор расположен в районе короткого плеча одной из субметацентрических хромосом, формирующих терминальный сателлит. Отмечена также анеуплоидия [17]. Проведенное нами исследование количества хромосом в клетках апикальной меристемы придаточных корней растений *D. antarctica* из района Аргентинских островов выявило миксоплоидию с вариацией количества хромосом от 10 до 68 [7].

Анализ хромосомных чисел рода показывает, что полиплоидизация и анеуплоидизация генома сопровождали видообразование и у других видов рода [59]. Кариотипические вариации у видов рода *Deschampsia*, в частности у *D. caespitosa* (L.) P. Beauv., по мнению ряда исследователей, вызваны возможностью слияния меньших хромосом с их последующей полиплоидизацией [12, 18]. Высокое содержание анеуплоидов и варьирование диплоидного числа хромосом от 18 до 26 показал и цитологический анализ канадских популяций *D. caespitosa*. Кроме того, у особей с $2n=26$ встре-

чаются дополнительные, или так называемые В-хромосомы. Роль этих хромосом, установленных также и у *D. wibelliana* (Sond.) Parl. и характерных для других представителей рода, пока еще остается дискуссионной [5, 10, 52].

Отмеченные особенности существенно дополняют данные изучения относительного содержания ДНК в ядрах интерфазных клеток. Исследование этого показателя в клетках паренхимы и эпидермы листка растений из различных популяций района Аргентинских островов показало достоверные различия у растений из различных местообитаний [56, 58, 59]. Таким образом, по показателю относительного содержания ДНК в ядре популяции *D. antarctica* представляет собой сложный гетерогенный материал. Пloidность и количество ДНК могут существенно варьировать, что, по нашему мнению, имеет адаптивное значение [59]. Однако такое явление вообще известно для растений, а наблюдаемую анеусоматию обычно связывают с влиянием факторов окружающей среды, в частности температуры [см. дискуссию в 4, 17].

Повышенной адаптивности *D. antarctica* могла бы благоприятствовать высокая генетическая гетерогенность, но современные исследования таковой не выявили [37]. Напротив, гетерогенность трактуется как крайне низкая. Так, исследование Holderegger et al. [37] методом AFLP показало низкую, по мнению авторов, изменчивость — 13 % между популяциями острова Сигни (Южные Оркнейские острова) и отдаленных на 1350 км от него островов Анкоридж, Лагун и Леон. Низкая гетерогенность данного вида в регионе подтверждается и другими работами [71]. Проведенное нами сравнительное молекулярно-генетическое изучение гетерогенности популяций *D. antarctica* из районов Южных Шетлендских и Аргентинских островов также выявило невысокие показатели этого параметра [13, 72].

Однако из-за отсутствия данных аналогичных исследований для других видов рода из южного полушария сравнение полученной «низкой» гетерогенности с аналогичными примерами не представляется возможным. Отметим лишь, что Chwedorzewska [19] на основе того же метода AFLP показала более высокую межпопуляционную гетерогенность *D. antarctica*, чем в анализируемых популяциях арктических видов *D. brevifolia* R. Br. и *D. alpina* (L.) Roem. & Schult.

Долговременные адаптивные стратегии

Среди потенциальных причин исключительной адаптации *D. antarctica*, по нашему мнению, необходимо рассмотреть возможность иной природы высокой приспособляемости, которая может быть связана с развитием и формированием достаточно сложной адаптационной стратегии к постепенно ухудшающимся (снижение температур, сокращение вегетационного периода и пригодной для вегетации площади) условиям окружающей среды. Развитие такого типа адаптации, по нашему мнению, обязательно требовало вселения в более благоприятный климатический период. Это дает время на широкое расселение и формирование семенного банка и стойких связей с другими, относительно малочувствительными к ухудшению климатических условий, организмами. Как мы уже указывали, само по себе образование семенного банка не является исключительным свойством *D. antarctica*. В то же время в комбинации с распространением в более приемлемый климатический период и, как следствие, с насыщением экосистем диаспорами, этот фактор мог значительно содействовать выживанию. В таком случае *D. antarctica* могла выживать за счет мозаичности развития ледниковых процессов и постоянного существования хотя бы небольших открытых участков в широком ареале своего распространения. Пытающиеся проникнуть в антарктический регион в текущий период виды просто не успевают создать необходимого банка семян и, как следствие, достаточного количества популяций для противодействия многочисленным неблагоприятным факторам среды. Это, естественно, не благоприятствует их приживлению и может вызывать преждевременную элиминацию. Так, например, произошло в случае существовавшей в течение 13 лет популяции *Poa annua*, которую уничтожило в 1976 г. извержение вулкана на острове Десеппен [40].

При рассмотрении адаптации за счет стойких взаимодействий с другими организмами необходимо, прежде всего, обратить внимание на образование микориз. Данный фактор, аналогично предыдущему, сам по себе не является чем-то исключительным, свойственным только *D. antarctica*. Однако формирование микориз, как минимум на начальном этапе, по-видимому, также требует времени и относительно благоприятных условий, чего лишены случайные растения — колонизаторы в современный период.

Интересно, что *D. antarctica* также выработала стойкую связь с распространяющимися её птицами. При этом, как мы показали, *D. antarctica* используется преимущественно доминиканской чайкой (*Larus dominicanus*), очевидно, по причине своей распространенности, доступности в ранний гнездовой период и в качестве удобного материала для строительства гнезда [62]. Виды же, первичные вселенцы, в силу своей небольшой численности на «поддержку» птиц при колонизации рассчитывать не могут.

Заметим, что подобные адаптивные стратегии мог выработать и второй аборигенный вид региона — *Colobanthus quitensis* (детальнее в [59]).

Наверняка список особенностей, сформированных в течении продолжительной адаптации к нарастающим неблагоприятным условиям обитания, благодаря которым *D. antarctica* выжила в регионе, можно было бы продолжить. Однако этот вопрос требует дальнейших исследований.

Если принять версию о расселении двух современных аборигенных видов Антарктики в климатически более благоприятное время и постепенное развитие у них адаптации к ухудшающимся условиям, открытым остается вопрос: почему другие растения, возможно, расселившиеся одновременно с ними или же сохранявшиеся с еще более ранних времен, не смогли выжить? В случае каждого конкретного вида это связано с индивидуальной успешностью развития долговременных адаптивных стратегий. Нельзя исключить также влияние на формирование такой адаптации случайных факторов. Ответ на этот вопрос требует дополнительных палеоботанических исследований в регионе, а также сравнительного изучения адаптивных стратегий растений Морской Антарктики с таковыми из Субантарктики и Южной Америки.

Заключение

Анализ имеющихся сегодня результатов исследований свидетельствует, что причина успеха *Deschampsia antarctica*, по-видимому, не связана с наличием каких-либо уникальных структурных черт или физиологических приспособлений, которые выгодно отличают её от других представителей растительного мира (по крайней мере, они пока не обнаружены). В связи с этим вопрос исключительного распространения *D. antarctica* в Антарктике (как и другого вида — *Colobanthus quitensis*) остается открытым.

Можно предположить, что существование в регионе Морской Антарктики только этих двух видов связано не с какими-либо структурными приспособлениями, а с адаптивными стратегиями, которые эти растения выработали в тесной связи с другими организмами региона в относительно более благоприятные климатические периоды, существовавшие в Морской Антарктике. Важным является вопрос о времени и механизмах первичного распространения сосудистых растений, который сегодня активно обсуждается. В частности, дискутируется возможность их выживания как в Антарктике, так и в прилегающей Субантарктике во времена самых суровых оледенений [51, 57, 59, 71]. Поэтому наиболее перспективным видится изучение особенностей гляциации и микроклимата в регионе в ходе последовательных ледниковых событий в комбинации с молекулярно-генетическими исследованиями, которые могут помочь уточнить подробности формирования и существования антарктической флоры в третичном — четвертичном периодах.

Выражаем благодарность Национальному антарктическому научному центру (НАНЦ) Государственного агентства по науке, инновациям и информатизации Украины за поддержку этого исследования. Оно выполнено в рамках соглашения между НАНЦ и Институтом молекулярной биологии и генетики НАН Украины № Н/3-2011 «Разработка системы биоиндикации климатических изменений в Прибрежной Антарктике по параметрам динамики наземных растительных ценозов» (2011–2012), а также совместного проекта НАН Украины и Польской академии наук «Экологические и генетические основы адаптации растений к экстремальным условиям окружающей среды» (2012–2014).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — Л.: Наука, 1976. — 189 с.
2. *Кир'яченко С.С., Козерецька І.А., Ракуса-Суцєвські С.* *Deschampsia antarctica*: генетичні та молекулярно-біологічні аспекти поширення в Антарктиці // Цитологія і генетика. — 2005. — **39**, № 4. — С. 75–80.
3. *Колесниченко А.В., Войников В.К.* Белки низкотемпературного стресса у растений. — Иркутск: Арт-Пресс, 2003. — 196 с.
4. *Кунах В.А.* Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. — К.: Логос, 2005. — 730 с.
5. *Кунах В. А.* Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2010. — **8**, № 1. — С. 99 — 139.
6. *Ожередова И.П., Козерецкая И.А.* Предсказание функции аминокислотных продуктов из *Deschampsia*

- antarctica* на основаниі гомології с известними белками // Збірн. наук. праць IV міжнар. конф. «Фактори експеримент. еволюції організмів». — 4. — К.: Логос, 2008. — С. 190—195.
7. Парникова И.Ю., Козерецкая И.А., Мирюта Н.Ю. и др. Экологическая обусловленность межпопуляционной гетерогенности *Deschampsia antarctica* Desv. Прибрежной Антарктики // Сб. тез. науч. конф. «Россия в Антарктике» (12—14 апреля 2006 г., г. Санкт-Петербург). — С.Пб, 2006. — С. 124—125.
 8. Таран Н.Ю., Оканенко О.А., Ожередова И.П. та ін. Особливості складу компонентів ліпідного та пігмент-білкових комплексів фотосинтетичних мембран *Deschampsia antarctica* Desv. // Доп. НАН України. — 2009. — № 2. — С. 173—178.
 9. Топчій Н. М. Роль світлозбирального комплексу в адаптації вищих рослин до умов освітлення: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2006. — 21 с.
 10. Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.А. Федорова — Л.: Наука, 1969. — 926 с.
 11. Alberdi M., Bravo L.A., Gutierrez A. et al. Ecophysiology of Antarctic vascular plants // *Physiol. Plant.* — 2002. — **115**. — P. 479—486.
 12. Albers F. Karyologisches und genomatische Veränderungen innerhalb der Gräser-Subtriben Aristaveninae und Airinae // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* — 1978. — **91**. — P. 693—697.
 13. Andreev I.O., Spiridonova E.V., Kyryachenko S.S. et al. Population genetic analysis of *Deschampsia antarctica* from two regions of Maritime Antarctica // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* — 2010. — **65**(4). — P. 208—210.
 14. Billings W.D., Mooney H.A. The ecology of Arctic and Alpine plants // *Biol. Rev. Cambridge Philosop. Soc.* — 1968. — **43**. — P. 481—529.
 15. Borgström G. Formation of cleistogamic and chasmogamic flowers in wild violets as a photoperiodic response // *Nature*. — 1939. — **144**. — P. 514—515.
 16. Bravo U.A., Ulloa N., Zuniga G.E. et al. Cold resistance in Antarctic angiosperm // *Physiol. Plant.* — 2001. — **111**(1). — P. 55—65.
 17. Cardone S., Sawatani P., Rush P. et al. Karyological studies in *Deschampsia antarctica* Desv. (*Poaceae*) // *Polar Biol.* — 2009. — **32**(3). — P. 427—433.
 18. Chiapella J. A molecular phylogenetic study of *Deschampsia* (*Poaceae: Avenae*) inferred from nuclear ITS and plastid trnL sequence data: support for recognition of *Avenella* and *Vahlodea* // *Taxon*. — 2007. — **56**(1). — P. 55—64.
 19. Chwedorzewska K. J. Preliminary genetic study on species from genus *Deschampsia* from Antarct. (King George I.) and Arctic (Spitsbergen) // *Polar Biosci.* — 2006. — **19**. — P. 142—147.
 20. Convey P. Maritime Antarctic climate change signals from terrestrial biology // *Antarct. Res. Series.* — 2003. — **79**. — P. 145—158.
 21. Convey P., Hopkins D.W., Roberts S.J. et al. Global southern limit of flowering plants and moss peat accumulation // *Polar Res.* — 2011. — **30** (8929), DOI: 10.3402/polar.v30i0.8929.
 22. Convey P., Gibson J.A.E., Hillenbrand C.-D. et al. Antarctic terrestrial life — challenging the history of the frozen continent? // *Biol. Rev.* — 2008. — **83**. — P. 103—117.
 23. Convey P., Smith R.I.L. Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, Maritime Antarctic // *J. Veget. Sci.* — 2006. — **17**(4). — P. 529—538.
 24. Corner R.W.M. Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: IV. Distribution and reproductive performance in the Argentine Islands // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1971. — **26**. — P. 41—50.
 25. Corte A. Fertilidad de las semillas fanerogamas que crecen en Cabo Primavera (Costa de Danco), Peninsula Antarctica // *Contr. Inst. Antarct. Argentine.* — 1961. — **65**. — P. 1—16.
 26. Crawford R.M.M. Plants at the margin ecological limits and climate change. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. — P. 471.
 27. Doucet C.J., Byass L., Elias L. et al. Distribution and characterization of recrystallization inhibitor activity in plant and lichen species from the UK and maritime Antarctic // *Cryobiology.* — 2000. — **40**. — P. 218—227.
 28. Edwards J.A. Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VI. Reproductive performance on Signy Island // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1974. — **28**. — P. 67—86.
 29. Fowbert J.A., Smith R.I.L. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula // *Arct. Alp. Res.* — 1994. — **26**. — P. 290—296.
 30. Gidekel M., Destefano-Beltrán L., García P. et al. Identification and characterization of three novel cold acclimation-responsive genes from the extremophile hair grass *Deschampsia antarctica* Desv. // *Extremophiles.* — 2003. — **7**(6). — P. 459—469.
 31. Gielwanowska I. Specyfika rozwoju antarktycznych roślin naczyniowych *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. i *Deschampsia antarctica* Desv. — Olsztyn: Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego, 2005. — P. 10—73.
 32. Grant N.M., Robinson S.A., Turnbull J.D. UV screening and photoprotective pigments in Subantarctic Plants, IX SCAR Intern. Biol. Sympos. (Curitiba, Brazil, July 2005). — Curitiba, 2005. — P. 71.
 33. Greene D.M., Holtom A. Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. & *Deschampsia antarctica* Desv. III. Distribution, habitats and performance in the Antarctic Botanical Zone // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1971. — **26**(1). — P. 1—29.
 34. Greene S.W. Problems and progress in Antarctic bryology // *Biologie antarctique* / Ed. R. Carrick, M. Holdgate, J. Prevost. — Paris: Hermann, 1964. — P. 173—179.
 35. Hill P.W., Farrar J., Roberts P. et al. Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition // *Nature Climate Change.* — 2011. — **1**. — P. 50—53.
 36. Hill P.W., Quilliam R.S., DeLuca T.H. et al. Acquisition and assimilation of nitrogen as peptide-bound and D-enantiomers of amino acids by wheat // *PLoS ONE.* — 2011. — **6**(4). — e19220. DOI 10.1371/journal.pone.0019220.
 37. Holderegger R., Stehlic L., Smith R.I.L. et al. Population of Antarctic hairgrass (*Deschampsia antarctica*) show low genetic diversity // *Arct., Antarct. Alp. Res.* — 2003. — **35**(2). — P. 214—217.
 38. Holdgate M.W. Terrestrial ecology in the maritime Antarctica // *Biologie antarctique* / Ed: R. Carrick, M. Holdgate, J. Prevost. — Paris: Hermann, 1964. — P. 181—940.
 39. John U.P., Polotnianska R.M., Sivakumaran K.A. et al. Ice recrystallization inhibition proteins (IRIPs) and freeze

- tolerance in the cryophilic Antarctic hair grass *Deschampsia antarctica* Desv. // *Plant Cell Environ.* — 2009. — **32**(4). — P. 336—348.
40. *Kappen L., Schroeter B.* 18. Plants and lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation // L. Beyer, M. Bolter (Eds.) *Geoeology of Antarctic ice-free coastal landscapes* (Ecol. Stud.). — Berlin: Springer-Verlag, 2002. — **154**. — P. 327—374.
 41. *Komárkova V., Poncet S., Poncet J.* Two native vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.: A new southernmost locality and other localities in the Antarctic Peninsula area // *Arct. Alp. Res.* — 1985. — **17**. — P. 401—416.
 42. *Komárkova V., Poncet S., Poncet J.* Additional and revisited localities of vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. in the Antarctic Peninsula area // *Arct. Alp. Res.* — 1990. — **22**. — P. 108—113.
 43. *Krywult M., Smykla J., Wincenciak A.* Influence of ornithogenic fertilization on nitrogen metabolism of the Antarctic vegetation. The functioning of polar ecosystems as viewed against global environmental changes. — Krakow: Inst. of Botany of the Jagiellonian Univ, 2003. — P. 123—127.
 44. *Langer R.H.M., Wilson D.* Environmental control of cleistogamy in prairie grass (*Bromus unioloides* H.B.K.) // *New Phytologist.* — 2006. — **64**(1). — P. 80—85.
 45. *Lee H., Hee Cho H., Kim I-C. et al.* Expressed sequence tag analysis of Antarctic hairgrass *Deschampsia antarctica* from King George Island, Antarctica // *Mol. Cells.* — 2008. — **25**(2). — P. 258—264.
 46. *Longton R.E.* Vegetation ecology and classification in the Antarctic Zone // *Can. J. Bot.* — 1979. — **57**. — P. 2264—2278.
 47. *McGraw J.B., Day T.A.* Size and characteristic of a natural seed bank in Antarctica // *Arct. Alp. Res.* — 1997. — **29**. — P. 213—216.
 48. *Montiel P.O.* Soluble carbohydrates (trehalose in particular) and cryoprotection in polar biota // *Cryoletters.* — 2000. — **21**. — P. 83—90.
 49. *Moore D.M.* Flora of Tierra del Fuego. — Shrewsbury: Anthony Nelson, 1983. — 396 p.
 50. *Moore D.M.* Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv. II. Taxonomy, distribution and relationships // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1970. — **23**. — P. 63—80.
 51. *Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Mosyakin A.S.* Origins of native vascular plants of Antarctica: comments from a historical phytogeography viewpoint // *Cytol. and Genet.* — 2007. — **41**(5). — P. 54—63.
 52. *Nkongolo K.K., Deck A., Michael P.* Molecular and cytological analysis of *Deschampsia cespitosa* population from Northern Ontario (Canada) // *Genome.* — 2001. — **44**(5). — P. 818—825.
 53. *Olave-Concha N., Ruiz-Lara S., Munoz X. et al.* Accumulation of dehydrin transcripts and protein in response to abiotic stresses in *Deschampsia antarctica* // *Antarct. Sci.* — 2004. — **16**(2). — P. 175—184.
 54. *Olech M.A., Chwedorzewska K.J.* Population growth of alien species *Poa annua* L. at the vicinity of H. Arctowski station (South Shetland Is) // SCAR/IASC IPY Open Science Conference. (St. Petersburg, Russia, July 8—11, 2008). — P. 214—215.
 55. *Parnikoza I.Yu., Inozemtseva D.M., Tyschenko O.V. et al.* Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat // *Ukr. Bot. J.* — 2008. — **65**(4). — P. 504—511.
 56. *Parnikoza I.Yu., Loro P., Miryuta N.Yu. et al.* The Influence of some environmental factors on cytological and biometric parameters and chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in the Maritime Antarctic // *Cytol. and Genet.* — 2011. — **45**(3). — P. 170—176.
 57. *Parnikoza I.Yu., Maidanuk D.N., Kozeretka I.A.* Are *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. migratory relicts? // *Cytol. and Genet.* — 2007. — **41**(4). — P. 36—40.
 58. *Parnikoza I.Yu., Miryuta N.Yu., Maidanyuk D.N. et al.* Habitat and leaf cytogenetic characteristics of *Deschampsia antarctica* Desv. in Maritime Antarctic // *Polar Sci.* — 2007. — **1**. — P. 121—127.
 59. *Parnikoza I., Kozeretka I., Kunakh V.* Vascular plants of the Maritime Antarctic: origin and adaptation // *Amer. J. Pl. Sci.* — 2011. — **2**. — P. 381—395.
 60. *Parnikoza I., Korsun S., Kozeretka I., Kunakh V.A.* Discussion note on soil development under the influence of terrestrial vegetation at two distant regions of the Maritime Antarctic // *Polarforschung.* — 2011. — **80**(3). — P. 181—185.
 61. *Parnikoza I., Dykyy I., Ivanets V. et al.* Use of *Deschampsia antarctica* for nest building by the kelp gull in the Argentine Island area (Maritime Antarctica) // *Polar Biol.* — 2012. — **35**(11). — P. 1753—1758.
 62. *Pertierra L.R., Lara F., Benayas J. et al.* *Poa pratensis* L., current status of the longest-established non-native vascular plant in the Antarctic // *Polar Biol.* — 2013. — **36**. — P. 1473—1481.
 63. *Pérez-Torres E., García A., Dinamarca J. et al.* The role of photochemical quenching and antioxidants in photoprotection of *Deschampsia antarctica* // *Functional Plant Biol.* — 2004. — **31**(7). — P. 731—741.
 64. *Reyes M.A., Corcuera L.J., Cardemil L.* Accumulation of HSP70 in *Deschampsia antarctica* Desv. leaves under thermal stress // *Antarct. Sci.* — 2003. — **15**(3). — P. 345—352.
 65. *Smith R.I.L.* Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic // *Antarct. Ecol.* — London: Acad. Press, 1984. — Vol. 1. — P. 61—162.
 66. *Smith R.I.L.* The enigma of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica // *Antarct. Biol. in a Global Context* / Eds. A.H.L. Huiskes, W.W.C. Gieskes, J. Rozema, R.M.L. Schorno, S.M. van der Vies, W.J. Wolff. — Leiden: Backhuys, 2003. — P. 234—239.
 67. *Smith R.I.L., Corner R.W.M.* Vegetation of the Arthur Harbour — Argentine Islands region of the Antarctic Peninsula // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1973. — **33&34**. — P. 89—122.
 68. *Smith S.E. and Read D.J.* Mycorrhizal Symbiosis. 2nd ed. — London: Academic Press, 1997. — 605 p.
 69. *Upson R., Newsham K.K., Read D.J.* Root-fungal associations of *Colobanthus Quitensis* and *Deschampsia Antarctica* in the Maritime and Subantarctic // *Arct., Antarct., Alp. Res.* — 2008. — **40**(3). — P. 592—599.
 70. *Van der Putten N., Verbruggen C., Ochyra R. et al.* Subantarctic flowering plants: pre-glacial survivors or post-glacial immigrants? // *J. Biogeogr.* — 2010. — **37**. — P. 582—592.

71. Van der Wouw M., van Dijk P., Huiskes Ad H.L. Regional genetic diversity patterns in Antarctic hairgrass (*Deschampsia antarctica* Desv.) // J. Biogeogr. — 2007. — 35(2). — P. 365—376.
72. Volkov R.A., Kozeretska I.A., Kyryachenko S.S. et al. Molecular evolution and variability of *ITS1-ITS2* in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the Maritime Antarctic // Polar Sci. — 2010. — 4. — P. 469—478.
73. Zuniga-Feest A., Ort D.R., Gutierrez A. et al. Light regulation of sucrose-phosphate synthase activity in the grass *Deschampsia antarctica* // Photosynth. Res. — 2005. — 111(1). — P. 55—65.
74. Philipp M., Böcher J., Mattson O. et al. A quantitative approach to the sexual reproductive biology and population structure of some Arctic flowering plants: *Dryas integrifolia*, *Silene acaulis* and *Ranunculus nivalis* // Meddeleser om Grønland, Biosci. — 1990. — 34. — P. 1—60.

Рекомендує в печать Поступила 15.09.2012 г.
С.Л. Мосякин

І.Ю. Парнікоза¹, І.А. Козерецька², М.П. Андрєєв³, В.А. Кунах¹

¹ Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, м. Київ

² Київський національний університет імені Тараса Шевченка

³ Ботанічний інститут імені В.Л. Комарова РАН, м. Санкт-Петербург, Росія

DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV. У ПРИБЕРЕЖНІЙ АНТАРКТИЦІ: ВИДОВА УНІКАЛЬНІСТЬ ЧИ ДОВГОЧАСНІ АДАПТИВНІ СТРАТЕГІЇ?

Наводиться критичний огляд особливостей розповсюдження та екології, онтогенезу й репродукції, анатомо-морфологічних, фізіологічних, цито- і молекулярно-генетичних характеристик, що, ймовірно, забезпечують виняткову адаптацію *Deschampsia antarctica* до умов Прибережної Антарктики. Здійснено пошук специфічних характеристик рослини та їх можливого значення для виняткового поширення *D. antarctica* в регіоні. Констатується відсутність даних, які засвідчили би специфічні адаптації. Припускається

наявність у *D. antarctica* (як і в іншого аборигена Прибережної Антарктики — *Colobanthus quitensis*) низки адаптивних стратегій, які розвинулися, ймовірно, від моменту заселення в кліматично сприятливіший період. Такі адаптивні стратегії хоча й розвиваються на основі універсальних для судинних рослин механізмів, все-таки мають індивідуальний характер, що й забезпечує перевагу *D. antarctica* порівняно з іншими видами, які намагаються колонізувати регіон.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica*, Прибережна Антарктика, специфічна адаптація, винятковість, адаптивні стратегії.

І.Ю. Парнікоза¹, І.А. Козерецька², М.П. Андрєєв³, В.А. Кунах¹

¹ Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine, Kyiv

² Taras Shevchenko National University of Kyiv

³ Komarov Institute of Botany of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV. IN THE MARITIME ANTARCTIC: EXCLUSIVENESS OR THE LONG-TERM ADAPTIVE STRATEGIES?

We critically survey peculiar aspects of the distribution patterns, ecology, ontogenesis and reproduction, anatomical, morphological, cytogenetic, and molecular genetics traits which are presumed to ensure the exclusive adaptation of *Deschampsia antarctica* to the conditions of the Maritime Antarctic. We analyze the specific traits of the plant and their potential significance in the exclusive dispersal of *D. antarctica* in the region. We state that such specific adaptations are absent and propose that *D. antarctica* (just like other Maritime Antarctic vascular plant species, *Colobanthus quitensis*) has been developing a set of adaptive strategies supposedly since the initial colonization back in a climatically more favorable time. These adaptive strategies, albeit presumably governed by mechanisms universal to vascular plants, have still some peculiar features which ensure the advantage of *D. antarctica* over other species attempting to colonize the region.

Key words: *Deschampsia antarctica*, maritime Antarctic, specific adaptation, exclusiveness, adaptive strategies.