

ОГЛЯДИ

УДК [582.542.11+613.11]: [608.32:502/504 + 292.33]

О. М. ЗАГРИЧУК, Н. М. ДРОБИК

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV.: ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДУ, ЙОГО ПОШИРЕННЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ДО ІСНУВАННЯ В УМОВАХ АНТАРКТИКИ

Проведено огляд літературних джерел, що стосуються характеристики вищої судинної рослини *Deschampsia antarctica* Desv., що росте і вегетує в жорстких кліматичних умовах Антарктики. Охарактеризовано біологічні та анатомо-морфологічні ознаки виду; розглянуто фактори поширення виду та особливості його адаптації до існування в умовах низьких температур, світлового стресу, ультрафіолетового випромінювання, нестачі вологи, збіднених ґрунтів та засолення. Для оцінки адаптивної здатності *D. antarctica* до несприятливих умов існування дослідниками пропонується використовувати зведений латентний показник пристосовуваності для кожної популяції.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica* Desv., характеристика виду, поширення, адаптивні реакції

Щучник антарктичний (*Deschampsia antarctica* Desv.) та колобантус кіто (*Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.) – два види вищих судинних рослин, що зростають у складних кліматичних умовах Прибережної та Острівної Антарктики. Фізіологічні, анатомічні та ультраструктурні особливості *D. antarctica* сформувалися від впливом таких абіотичних факторів, як низькі температури, значна засоленість, сильні шторми та повені, інтенсивне ультрафіолетове випромінювання [13, 52, 55]. Росте *D. antarctica* на вільних від льодового покриву ділянках у мохово-лишайникових пустелях на сонячному боці і схилах гір у кам'янистому ґрунті, що добре прогрівається сонцем. Рослини можуть поселятися на скельних карнизах і в ущелинах [17, 69, 66].

Анатомо-морфологічні особливості та ботанічна характеристика *D. antarctica*

D. antarctica – трав'яниста квіткова рослина класу Однодольні родини Злакові. Довжина стебел від 3 до 25 см, молоді пагони розташовуються в піхві листка, листки сидячі, лінійні. Це багаторічна рослина, великі особини якої досягають майже 35-40 річного віку. Відмирання рослин часто спостерігається із середини клону; а повторний цикл розвитку починається, коли рослина розвивається на новому місці [45, 54].

D. antarctica здебільшого формує дернисті угруповання або зустрічається поодинокі. Вегетативне розмноження виду відбувається шляхом розростання щільної куртини від одного метра до десятків кілометрів. Зрідка рослини розвиваються відособлено, формуючи куртину до 1 м шириною і 25 см заввишки [18, 28, 33, 37]. Найшвидший розвиток рослин відбувається на морському узбережжі [19, 28, 53].

D. antarctica володіє анатомо-морфологічними пристосуваннями, характерними для більшості рослин високих широт, що підвищують їхню морозостійкість і фотосинтетичну активність, а саме: невеликими розмірами і подушковидною формою куртини, висотою, в

залежності від умов, від 0,5 до 22 см, з двома-трьома або багаточисельними листками, що рано жовтіють, або насичено зеленими листками. Анатомічна будова *D. antarctica* характерна для рослин посушливих місцевостей. Продихи і щільний шар воску є тільки на верхньому боці листків, що є однією з ознак посушливих рослин [3, 55].

У результаті цитоембріологічного дослідження якості пилку і структури мікрогаметофітів кількох популяцій *D. antarctica* вченими встановлено, що, незважаючи на суворі умови зростання, процеси мікрогаметофітогенезу у рослинах виду протікають без порушень. Однак, у зрілих пиляках великий відсоток складають пилкові зерна з різним ступенем плазмозу цитоплазми або ті, що повністю дегенерували. Виявлено екземпляри, у пиляках яких формувалося менше 10% повноцінного пилку. Висока частота дегенерації зрілих пилкових зерен може спричинювати зниження насінневої продуктивності [9].

У *D. antarctica* відзначений широкий діапазон форм, які відрізняються морфологічними ознаками і розвитком тих чи інших анатомічних структур. Зокрема, в умовах підвищених місць з дефіцитом вологи, далеко від берега моря, розвиваються невеликі куртини висотою 0,5-1,5 см, утворюючи протягом вегетаційного періоду 2-3 невеликих листків, які незабаром жовтіють і сохнуть. На вологіших і багатих органікою субстратах рослини ростуть активніше і під час вегетаційного періоду утворюють 4-6 інтенсивно зелених, розташованих радіально листків. Куртини досягають висоти 10-12 см. Дані особливості повністю відповідають двом морфологічно відмінним в умовах Аргентинських островів формам *D. antarctica*: так званій «ксерофітній» (з сушіших локалітетів) і «мезофітній» (з вологіших) [33, 40].

Учені порівнювали анатомічні та ультраструктурні особливості листків *D. antarctica*, що зростали у трьох різних місцях: у сухій Антарктичній тундрі, у вологій зоні впливу морських бризів і в тепличних умовах. Вивчено відмінності біометричних показників та формування специфічних форм залежно від конкретних умов зростання [26, 39]. Показано, що рослини з сухих та гірських місцевостей відмінні за розміром, формою та кольором листків від тих, що ростуть на вологому узбережжі. Листові пластинки рослин з сухих, відкритих місць зростання стиснуті і V-подібні у зв'язку з невеликим розміром клітин [38, 39].

При дослідженні рослин *D. antarctica* з двох різних місць зростання в Антарктиці – з сухої місцевості та морського узбережжя, виявлено морфологічні відмінності розташування, форми та кольору листків. Листки рослин з посушливої місцевості характеризувалися сильнішими ксерофітними властивостями порівняно з рослинами морського узбережжя [41]. Суттєві відмінності також були виявлені в анатомічній будові коренів досліджуваних рослин. На поперечному перерізі коренів рослин *D. antarctica*, що зростають в сухих місцях, клітини і шари коренів були більш впорядкованими, ніж у рослин що ростуть на вологому узбережжі. У той же час, кореневі волоски рослин з узбережжя довші і характеризуються наявністю більшої кількості осмофільного матеріалу порівняно з рослинами з континентальних місць зростання. Автори стверджують, що в умовах надмірного зволоження анатомічні особливості кореня рослин є відображенням їх реакції на стресові фактори морського узбережжя [31, 41, 50].

Абіотичні та біотичні фактори поширення виду

Ареал поширення виду *D. antarctica* охоплює північно-західне узбережжя Антарктичного півострова, Південні Шетландські і Південні Фолклендські (Мальвінські) острови, Вогняну Землю з прилеглими островами, один із Південних Сандалових островів, а також значну частину Південно-Американських країн – Аргентину та Чілі; найпівденніша точка поширення виду знаходиться між 64° і 45° південної широти [3, 24, 33, 48, 49].

На Антарктичному узбережжі температура улітку піднімається до +5°C, а узимку опускається до -10 – -25 °C. [4, 14]. Річні суми опадів на деяких шельфових льодовиках і на північно-західному узбережжі Антарктичного півострова становлять до 700–800 і навіть 1000 мм. У зв'язку з сильними вітрами і випаданням рясних снігів, на цій території дуже частими є хуртовини [14, 20]. Інтенсивні вітри, навіть при відносно високій температурі повітря, призводять до сильного охолодження і висихання підстилаючої поверхні. Перенесення насту, кристалів льоду і дрібних частинок піску завдає механічних пошкоджень рослинам [38].

Ґрунтовий покрив Антарктиди недостатньо вивчений. За загальними підрахунками вчених, що досліджували Антарктиду, окремі вільні від льодяного покриву ділянки суші

(оазиси) займають 1–5 % території материка. І лише 5–10 % від цієї площі зайнято ґрунтами. Віддалені та ізольовані один від одного оазиси залежать від регіональних географічних факторів і створюють свій мікроклімат.

Дослідження Абакумова Є. В. та Лупачова А. В. (2011) показали, що переважаючим типом організації ґрунтових профілів в Антарктиді є петроземно-літоземний лишайникова та мохова рослинність. Орнітогенні ґрунти найчастіше поширені в прибережних оазисах, в місцях гніздування пінгвінів. Вченими виділено так звані “земноводні ґрунти” – ґрунти тимчасових водойм, в яких протягом певного відрізка часу відбувається накопичення та трансформація органічної речовини на дні (формується водоростеві, бактеріальні та змішані мати), а потім при осушенні водойми ці органо-мінеральні шари зазнають суберального перетворення і набувають рис органогенних глеєвих ґрунтів [1]. Окремим типом ґрунтів чи ґрунтоподібних тіл є реголіти, або безгумусні ґрунти, які не мають на поверхні рослинного покриву. Вони поширені в зашельфових оазисах і в сухих долинах Антарктики [63]. В останні роки науковцями розробляється концепція “ендолітного” ґрунтоутворення. Це результат трансформації гірських порід і мінералів у результаті життєдіяльності криптоендолітних мікроорганізмів безпосередньо усередині каміння [23].

ґрунти, або ґрунтові субстрати, на яких росте *D. antarctica*, відрізняються своїм видовим складом та реакцією середовища (рН 3,6-7,4) [7, 24]. Мінералізація та гуміфікація проявляється у всіх ґрунтах Антарктики, де є органічна речовина. Корінне структурування ґрунтової маси характерне в основному для ґрунтів, що формуються під *D. antarctica* та *C. quitensis* [1, 2, 38].

Провівши комплексне флористичне дослідження на Південних Шетландських островах (півострів Фрайлдс, острів Кінг-Джордж), російські вчені відзначили дві тенденції щодо зміни та розвитку рослинності. У зв'язку із значним антропогенним впливом: великою кількістю туристів, вчених та інших відвідувачів, проведенням будівельних і дорожніх робіт, використанням важкої та гусеничної техніки і розвитком супутньої ерозії – відбувається руйнування рослинного покриву. Відмічено появу заносних (привнесених) видів рослин. У цей же, час помітне потепління клімату призводить до відступу льодовика і збільшення площі проективного покриття та розміру куртин, аж до формування обширних луговин *D. Antarctica* [4].

Вчені вважають, що через потепління клімату на планеті Антарктика може в найближчому майбутньому перетворитися на справжню квітучу галявину, оскільки *D. antarctica* стала активно заселяти нові території цього регіону. Причому цей вид заселяє території набагато швидше, ніж більш звичні для Антарктики мохи та лишайники. Це відбувається тому, що найважливішим джерелом для росту рослин антарктичної флори є неорганічні сполуки азоту і органіка у формі амінокислот. Відомо, що *D. antarctica* здатна засвоювати азот у складі пептидів через кореневу систему [67]. Дослідження, в ході якого вчені вимірювали вміст азотистих сполук у рослинах з десяти різних ділянок Антарктики, показало, що корені *D. antarctica* засвоюють азот у вигляді коротких пептидів у три рази швидше, ніж амінокислоти, нітрати і амоній та у 160 разів швидше, ніж арктичні мохи і лишайники [67].

Одним з основних чинників впливу на *D. antarctica* є розміщення колоній пінгвінів, які привносять у наземні екосистеми Прибережної Антарктики органічну речовину – гуано [47, 62, 68].

Просторовий розподіл *D. antarctica* у значній мірі залежить від місць гніздування, місць живлення птахів та місць випадкової втрати птахами життєздатного матеріалу рослини під час його транспортування [6, 15]. Виокремлюють три види птахів, які найчастіше використовують рослини для побудови своїх гнізд. Це домініканський мартин (*Larus dominicanus* Licht.), південний полярний поморник (*Catharacta maccormicki* Saunders) та бурий поморник (*Catharacta lonnbergi* Mathews) [6, 18]. *D. antarctica* та деякі види мохоподібних є основним складовим гнізд мартина домініканського *L. dominicanus*. Матеріал *D. antarctica* у гніздах представлений головним чином зрілими суцвіттями, які утворили насіння. Зважаючи на це, існує можливість генеративного поширення у випадку переносу генеративних куртин *D. antarctica* мартинами [6, 15, 18]. *D. antarctica* може приживатися в гнізді мартина шляхом повторного вкорінення, про що свідчить наявність у цієї рослини додаткових коренів, які вчені

виявили у зразках гніздового матеріалу. Можливість повторного вкорінення була також підтверджена моделюванням перенесення цих рослин птахами в умовах оазису Пойнт-Томас [6, 15, 44].

Південний велетенський буревісник (*Macronectes giganteus* Gmelin) також додає до гніздового матеріалу траву *D. antarctica* [6, 15].

Адаптація рослин *D. antarctica* до існування в умовах Антарктики

Pісм і розвиток за низьких температур

У *D. antarctica* виявлено деякі біохімічні ознаки, які мають адаптивний характер до холодного антарктичного клімату. При вивченні особливостей фотосинтетичного апарату *D. antarctica* встановлено, що в цілому у судинних рослин він добре адаптований до функціонування в умовах низьких температур, проте коли температура повітря нижча -2°C , у цього виду, як і у всіх судинних рослин, цей апарат стає неактивним [46]. Учені зазначають, що за стресових температурних умов у відповідь на гіпотермію при адаптації до холоду у рослин синтезуються білки, які характеризуються шапероновою активністю. Шаперони з молекулярними масами 60, 70 та 90 кДа є стресовими білками, які синтезуються під дією високотих температур і відповідно їх називають білками теплового шоку (БТШ). Виявлено, що у *D. antarctica* за холодового та теплового стресів відбувається накопичення 70 кДа (Hsp 70) [33, 36, 59, 60]. У зв'язку з цим, можливо, що саме цей білок у *D. antarctica* забезпечує низькотемпературний оптимум фотосинтезу ($+13^{\circ}\text{C}$).

За дії холодового стресу в *D. antarctica* змінюється інтенсивність синтезу білків дегідринів, що характеризуються високою гідрофільністю білкової молекули [11, 25, 34]. Під час зневоднення клітини під дією водного стресу ці білки завдяки своїй високій гідрофільності запобігають втраті клітиною води й стабілізують інші клітинні білки. Оскільки холодний стрес тісно пов'язаний із зневодненням клітин, то під час холодової акліматизації рослин спостерігається посилений синтез дегідринів. Ймовірно, дегідрини запобігають утворенню льоду в клітинах [11, 25, 34].

У геномі *D. antarctica* виявлено декілька генів дегідринів [25]. Частина транскриптів накопичувалась при екзогенному впливі абсцизової кислоти (АБК), а частина – під дією осмотичного і сольового стресу, що показує наявність АБК-залежного і АБК-незалежного шляхів регуляції експресії дегідринів. Вестерн-блот аналіз показав наявність семи білків дегідринів (58, 57, 55, 53, 48, 30 і 27 кДа), синтез яких індукувався за дії різних стресових факторів. У відповідь на холодний стрес ці білки накопичуються у васкулярній та епідермальній тканинах, де зазвичай розташовуються первинні зони утворення льоду [25].

У *D. antarctica* виявлено високий вміст антифризних білків серед загального пулу білків. Антифризні білки інгібують вторинну кристалізацію льоду (збільшення кристалів льоду в клітинах тканин) і, можливо, вони необхідні для виживання протягом тривалого періоду дії від'ємних, близьких до нуля температур [5]. Хоча, в цілому антифризні білки і можуть бути одним з факторів, що дозволяє рослинам переносити низькі температури навколишнього середовища, кореляція між рівнем їх активності і ареалом зростання рослин не встановлена [35].

Одним із елементів захисту рослин від від'ємних температур є накопичення в тканинах розчинних цукрів. Так, уже при температурі $-3,6^{\circ}\text{C}$ *D. antarctica* накопичує сахарозу і низькомолекулярні полімери фруктози у кількості, що на 17% (від сухої маси), більша, ніж при температурах вищих $+22^{\circ}\text{C}$. Крім того, максимум акумуляції сахарози, фруктози й глюкози в листках спостерігається перед початком антарктичної зими. У *D. antarctica* досліджено ген, який кодує фермент сахарозо-фосфатсинтетазу [51]. Показано, що у відповідь на низькі температури зростає активність ферменту, але його кількість та експресія гена залишаються незмінними. Ліпідний склад біомембран також відіграє важливу роль у захисті рослин від низьких температур, регулюючи можливість току води [29]. Порівняння ліпідного складу *D. antarctica* з іншими видами рослин не виявило ніяких особливих ліпідів. Проте вміст фосфатидилгліцеролу є зниженим, що зазвичай пов'язують з підвищеною чутливістю рослин до стресу [51].

Для *D. antarctica* визначено гени, що кодують так звані IRIPs-білки (ice recrystallization inhibition proteins). Транскрипційний рівень цих генів залежить від холодової акліматизації [30, 42]. У роботі [43] описано низку генів, зокрема *DaGrx*, *DaRub1*, *Dapyk1*, що беруть участь в адаптації *D. antarctica* до холодового стресу. Крім специфічних білків у цій адаптації задіяні також інші сполуки. Визначено, що рослини *D. antarctica* накопичують у листках значну кількість сахарози – до 36% від сухої маси.

Стійкість до світлового стресу та ультрафіолетового випромінювання

Постійні низькі температури та епізодичні періоди високої освітленості є типовими в період вегетаційного сезону *D. antarctica*; ці фактори сприяють утворенню активних форм кисню і можуть бути причиною фотоінгібування [65]. Тому ефективний механізм розсіювання енергії, а також утилізація хімічно активних форм кисню сприяють виживанню у жорстких умовах. При вивченні дії низьких температур на неакліматизовані і акліматизовані до холоду особини *D. antarctica* встановлено, що нефотохімічна диссіпація суттєво залежить від енергії світла. При цьому в ході розвитку стійкості до вимушеного, але регульованого фотоінгібування флуоресценції фотосистеми II активувалися детоксуючі ферменти. Загальний вміст розчинних антиоксидантів, пігментів залежав від вибіркової активності ферментів: супероксиддисмутази, аскорбатпероксидази і глутатіонредуктази [10, 65].

Ще одним стресовим чинником для *D. antarctica* є ультрафіолетове випромінювання (УФ) (λ 280-315 нм). Ця рослина має генетично обумовлені механізми протидії згубному впливу ультрафіолету, що є однією з ключових особливостей адаптації виду до критичних умов виживання в Антарктиді. Підвищений рівень ультрафіолетової радіації як результат виснаження стратосферного озонного прошарку (100–137 Добсонів) спричинює пошкодження рослин, хоча еволюційно сформовані у них механізми захисту від ультрафіолету можуть пом'якшувати або нівелювати цей ефект [21, 64].

Встановлено, що екстракти *D. antarctica* проявляють фотозахисні властивості, які можуть бути пов'язані з молекулами, такими як флавоноїди і каротиноїди, що виступають в якості УФ-поглинаючих молекул і антиоксидантів [57].

Для цього виду характерний вищий порівняно з іншими рослинами рівень активності супероксиддисмутази та аскорбат пероксидази, а також активний ксантофіловий цикл. Екстракти *D. antarctica* проявляють фотозахисні властивості, які можуть бути пов'язані з молекулами, такими як флавоноїди і каротиноїди, що виступають в якості УФ-поглинаючих молекул і антиоксидантів. Запропоновано, що фотохімічне гасіння і, зокрема, високий рівень антиоксидантів, допомагає *D. antarctica* протистояти фотоінгібуванню. Відносно високий антиоксидантний потенціал виду може розглядатися як одна з ключових особливостей його адаптації до критичних умов виживання в Антарктиді [16, 58, 65].

Светлова Н. Б. у співавторстві (2010) порівнювала функціональний стан фотосинтетичного апарату інтродукованих рослин *D. antarctica* (природний ареал – прибрежна зона Антарктиди) та *Decshampsia caespitosa* (L.) Beauv. (природний ареал – помірні широти Європи, Сибіру, Кавказу). Ці рослин, що є подібними за походженням, але різним за ареалом поширення, по-різному реагують на стресові впливи жорсткого ультрафіолетового випромінювання. Вчені роблять висновок про меншу деструктивну дію УФ випромінювання на фотосинтетичний апарат листків *D. caespitosa* порівняно з *D. antarctica*. Це пояснюють особливостями інтродукції *D. antarctica* в помірних широтах, а також генетично запрограмованою стійкістю *D. caespitosa* до ультрафіолетового випромінювання [22].

При дослідженні впливу ультрафіолетового випромінювання та H_2O_2 на фотосинтетичний апарат *D. antarctica* та *D. caespitosa* виявлено, що УФ випромінювання викликало деградацію хлорофілу *a* та β -каротину в листках рослин обох видів [58]. Вміст галактоліпідів у листках рослин в умовах УФ випромінювання суттєво варіював, але спостерігався відносно стабільний вміст сульфохіновозилдіацилгліцеролу. УФ випромінювання викликало неістотне зниження рівня окиснення пулу QA в листках *D. antarctica* та підвищення цього показника в листках *D. caespitosa*. Хоча дія ультрафіолету викликала незначне зниження нефотохімічного гасіння в листках *D. caespitosa*, квантова ефективність Φ_S II залишалася незмінною. Співвідношення між мономерними та

олігомерними формами ЛНС II (ЛНСР1/ЛНСР3) у фотосинтетичному апараті опромінених рослин *D. antarctica* та *D. caespitosa* підвищувалося особливо суттєво для *D. caespitosa*. Обробка рослин H_2O_2 викликала несуттєве зниження активності супероксиддисмутази в обох видів. Пігментний склад характеризувався підвищенням вмісту каротиноїдів у листках рослин *D. antarctica* та вмісту хлорофілу *a* в обох видів. Вміст гліколіпідів у листках був стабільним, а вміст сульфохіновозилдіацилгліцеролу дещо підвищувався після обробки H_2O_2 рослин *D. antarctica* [58].

Н. Ю Таран та співавтори проаналізували результати молекулярного аналізу пігмент-білкових комплексів, а також дослідили особливості ліпідного складу фотосинтетичних мембран *D. antarctica*. Вченими були ідентифіковані такі речовини: моногалактозилдіацилгліцерол (МГДГ), дигалактозилдіацилгліцерол (ДГДГ), сульфохіновазилдіацилгліцерол (СХДГ), фосфатидилгліцерол (ФГ), фосфатидилетаноламін (ФЕ), фосфатидилхолін (ФХ), фосфатидилінозитол (ФІ). Дослідниками встановлено, що для складу ліпідів фотосинтетичних мембран *D. antarctica* характерним є дещо зменшене співвідношення галактоліпідів МГДГ/ДГДГ та досить високий вміст СХДГ. Доведено, що незвичним, порівняно з іншими рослинами, є низький вміст ФГ. Здійснено біоінформаційний пошук у доступних базах даних продуктів геному *D. antarctica*, які структурно та функціонально пов'язані з пластидами. Також проведено пошук їх гомологів у протеомах *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. та *Oryza sativa* L. japonica. Виявлено кількісні відмінності в загальному вмісті світлозбиральних комплексів (СЗК II) (олігомерній та мономерній формах), вмісті хлорофілу в зоні СРа (найближчий до реакційного центру (РЦ) фотосистеми II світлозбиральний пігмент-білковий комплекс), що відповідає пігмент-білковим комплексам ближньої антени [16]. Виявлені особливості структурно-функціональних компонентів ліпід-білково-пігментного комплексу фотосинтетичних мембран *D. antarctica* є проявом активних адаптивних стратегій цього виду рослин до лімітуючих факторів Антарктики [12, 56].

Для оцінки пристосовуваності *D. antarctica* до несприятливих умов існування дослідниками запропоновано використання латентного показника пристосовуваності для кожної популяції, який може бути оцінений за низкою параметрів, які відбивають три різних рівні організації: популяційний (S – проективне покриття), організмовий (Ph – біометричні характеристики) та клітинний (gcDNA – відносний вміст ДНК в ядрі клітин паренхіми листків). Авторами проаналізовано шість популяцій та з'ясовано попарні відмінності між популяціями за трьома вищевказаними параметрами [8, 32].

Отже, *D. antarctica*, зважаючи на її здатність зростати в екстремальних умовах за низьких температур, світлового стресу та ультрафіолетового випромінювання, нестачі вологи, на збіднених ґрунтах в умовах засолення, є цікавим об'єктом для різнопланових досліджень механізмів адаптації до цих умов.

1. Абакумов Е. В. Почвенное разнообразие наземных экосистем Антарктики (в районах расположения российских станций) / Е. В. Абакумов, А. В. Лупачев // УАЖ. — 2011/2012. — № 10–11. — С. 222—228.
2. Абакумов Е. В. Почвы Западной Антарктики / Е. В. Абакумов // Монография. — СПбГУ, 2011. — 112 с.
3. Александров В. Я. Увеличение площади расселения злака *Deschampsia antarctica* в окрестностях российской антарктической станции Беллинсгаузен (о-ва Кинг-Джордж и Нельсон, Южные Шетландские о-ва) в связи с общим потеплением климата в регионе / В. Я. Александров, М. П. Андреев, Л. Е. Курбатова // Проблемы Арктики и Антарктики. — 2012. — № 2 (92). — С. 72—84.
4. Андреев М. П. Ботанические исследования на Южных Шетландских островах в сезоне 54-й РАС / М. П. Андреев, Л. Е. Курбатова // Российские полярные исследования. Информационно-аналитический сборник. — 2012. — № 1 (7). — С. 21—23.
5. Бильданова Л. Л. Основные свойства и особенности эволюции антифризных белков / Л. Л. Бильданова, Е. А. Салина, В. К. Шумный // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2012. — Т. 16, № 1. — С. 250—270.

6. *Влияние птиц на пространственное распределение *Deschampsia antarctica* Desv. острова Галиндез (Аргентинские острова, Прибрежная Антарктика)* / [И. Ю. Парникоза, Е. В. Абакумов, И. В. Дикий и др.] // Вестник Санкт-Петербургского университета. — 2015. — Сер. 3, Вып. 1. — С. 78—87.
7. *Вплив природних та антропогенних чинників на хімічний склад ґрунтів Прибережної Антарктики* / [С. Г. Корсун, І. А. Козерецька, І. Ю. Парнікоза та ін.] // Агроекологічний журнал. — 2008. — № 4. — С. 20—25.
8. *Зведений латентний показник пристосовуваності *Deschampsia antarctica* Desv. як відбиток мікроумов існування в районі адміральської бухти (о. Короля Георга, Прибережна Антарктика)* / [Н. Ю. Мірюта, І. Ю. Парнікоза, Г. Ю. Мірюта та ін.] // УАЖ. — 2014. — № 13. — С. 159—174.
9. *Качество пыльцы и особенности структуры митогаметофита у антарктических популяций *Deschampsia antarctica* E. DESV.* / [О. И. Юдакова, Т. Н. Шакина, В. С. Тырнов и др.] // Саратов: Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. — 2012. — Вып. 10. — С. 203—207.
10. *Кир'яченко С.С. *Deschampsia antarctica*: генетичні та молекулярно-біологічні аспекти поширення в Антарктиці* / С. С. Кир'яченко, І. А. Козерецька, С. Ракуса-Суцевські // Цитология и генетика. — 2005. — № 4. — С. 75—80.
11. *Колесниченко А.В. Белки низкотемпературного стресса у растений* / А. В. Колесниченко, В. К. Войников. — Иркутск: Арт-Пресс, 2003. — 196 с.
12. *Комплексне вивчення антарктичної біоти* / [В. П. Поліщук, І. Ю. Костіков, Н. Ю. Таран та ін.] // УАЖ — 2009. — № 4. — С. 284—292.
13. *Матвеева Н. А. Незнайомі Антарктика: рослини розкривають свої таємниці* / Н. А. Матвеева // Вісн. НАН України. — 2013. — № 10. — С. 58—70.
14. *Мягков С. М. Антарктида: прошлое и будущее оледенение* / С. М. Мягков. — М.: Из-во МГУ, 1989. — 160 с.
15. *Орнитогенные локалитеты *Deschampsia antarctica* в районе Аргентинских островов (Прибрежная Антарктика)* / [И. Ю. Парникоза, Е. В. Абакумов, И. В. Дикий и др.] // Рус. орнитол. журн. — 2014. — Т. 23, Экспресс-выпуск № 1056. — С. 3095—3107.
16. *Особливості складу компонентів ліпідного та пігмент-білкових комплексів фотосинтетичних мембран *Deschampsia antarctica* Desv.* / [Н. Ю. Таран, О. А. Оканенко, І. П. Ожередова та ін.] // Доп. НАН України. — 2009. — № 2. — С. 173—178.
17. *Особливості антарктичної трав'янистої тунтри в умовах різних екологічних градієнтів* / [І. Ю. Парнікоза, Є. Смикла, І. А. Козерецька та ін.] // Вісн. Укр. тов-ва генетиків та селекціонерів. — 2009. — Т. 7, № 2. — С. 218—226.
18. *Перенесення складових антарктичної трав'янистої тундрової формації домініканським мартином в регіоні Аргентинських островів (Прибережна Антарктика)* / [І. Ю. Парнікоза, І. В. Дикий, В. Ю. Іванець та ін.] // УАЖ — 2011/2012. — № 10—11. — С. 271—281.
19. *Пластичність морфогенезу та особливості репродукції рослин *Colobanthus quitensis* і *Deschampsia antarctica* в Антарктичному регіоні* / [О. А. Кравець, Н. Ю. Таран, В. О. Стороженко та ін.] // УАЖ — 2011/2012. — № 10—11. — С. 302—305.
20. *Страны и народы: научно-популярное географо-этнографическое издание в 20-ти томах. Австралия и Океания. Антарктида* / [М. В. Андреева, А. Г. Банников, В. Р. Кабо и др.]. Гл. редкол. Ю. В. Бромлей и др. — М.: Мысль, 1981. — 301 с.
21. *Таран Н. Ю. Адаптивные реакции *Deschampsia antarctica* Desv. в условиях Антарктики на действие оксидного стресса* / Н. Ю. Таран, Л. М. Бацманова, А. А. Оканенко // Укр. ботан. журн. — 2007. — Т. 64, № 2. — С. 279—289.
22. *Функциональное состояние фотосинтетического аппарата двух видов *Deschampsia* с различным ареалом выращивания в условиях жесткого ультрафиолетового излучения* [Електронний ресурс] / Н. Б. Светлова, В. А. Стороженко, Н. Н. Топчий // Научный биологический блог. — 23 февр. 2010. — Режим доступа: <http://shmain.ru/page/112>.
23. *Эндолитное почвообразование и скальный “загар” на массивно-кристаллических породах в Восточной Антарктике* / [Н. С. Мергелов, С. В. Горячкин, И. Г. Шоркунов и др.] // Почвоведение. — 2012. — № 10. — С. 1027—1044.
24. *A Discussion note on soil development under the influence of terrestrial vegetation at two distant regions of the Maritime Antarctic* / [I. Parnikoza, S. Korsun, I. Kozeretska et al.] // Polarforschung. — 2011. — Vol. 80, № 3. — P. 181—185.
25. *Accumulation of dehydrin transcripts and protein in response to abiotic stresses in *Deschampsia antarctica** / [N. Olave-Concha, S. Ruiz-Lara, X. Munoz et al.] // Antarctic Science. — 2004. — Vol. 16, № 2. — P. 175—184.

26. *Anatomical Features and Ultrastructure of Deschampsia antarctica (Poaceae) Leaves from Different Growing* / [I. Gielwanowska, E. Szczuka, J. Bednara et al.] // *Habitats Annals of Botany*. — 2005. — Vol. 96, № 6. — P. 1109—1119.
27. *Antarctic herb tundra colonization zones in the context of ecological gradient of glacial retreat* / [I. Yu. Parnikoza, D. M. Inozemtseva, O. V. Tyshenko et al.] // *Ukr. Botan. Journ.* — 2008. — Vol. 65, № 4. — P. 504—512.
28. *Catalogo de la familia Poaceae en la Republica Argentina* / [F.O. Zuloaga, E.G. Nicora, Rugolo de Agrasar et al.] // *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 47. — 1994. — P. 1—178.
29. *Change of fattyacid composition in plants during adaptation to hypothermia* / [M. A. Zhivet'ev, I. A. Graskova, L. V. Dudareva et al.] // *J. Stress Physiol. Biochem.* — 2010. — Vol. 6, № 4. — P. 51—65.
30. *Cold acclimation induces rapid and dynamic changes in freeze tolerance mechanisms in the cryophile Deschampsia antarctica E. Desv.* / [O. Chew, S. Lelean, U. P. John et al.] // *Plant Cell Environ.* — 2012. — Vol. 35. — P. 829—837.
31. *Cold resistance in Antarctic angiosperms* / [L. A. Bravo, N. Ulloa, G. E. Zúñiga et al.] // *Physiologia Plantarum*. — 2001. — Vol. 111, № 1. — P. 55—65.
32. *Comparative analysis of Deschampsia antarctica Desv. population adaptability in the natural environment of the Admiralty Bay region (King George Island, maritime Antarctic)* / [I. Parnikoza, N. Miryuta, I. Ozheredova et al.] // *Polar Biol.* — 2015. — Vol. 38, № 9. — P. 1401—1411.
33. *Deschampsia antarctica Desv. в Прибрежной Антарктике: видовая уникальность или долговременные адаптивные стратегии?* / [И. Ю. Парникоза, И. А. Козерецкая, М. П. Андреев и др.] // *Ukr. Bot. J.* — 2013. — Vol. 70, № 5. — P. 614—623.
34. *Differential accumulation of dehydrin-like proteins by abiotic stresses in Deschampsia antarctica Desv.* / N. Olave-Concha, L. A. Bravo, S. Ruiz-Lara [et al.] // *Polar Biol.* — 2005. — Vol. 28. — P. 506—513.
35. *Distribution and characterization of recrystallization inhibitor activity in plant and lichen species from the UK and maritime Antarctic* / [C. J. Doucet, L. Byass, L. Elias et al.] // *Cryobiology*. — 2000. — Vol. 40, № 3. — P. 218—227.
36. *Ecophysiology of Antarctic vascular plants* / [M. Alberdi, L. A. Bravo, A. Gutierrez et al.] // *Physiol. Plant.* — 2002. — Vol. 115, № 4. — P. 479—486.
37. *Fowbert J.A. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands Antarctic Peninsula* / J. A. Fowbert, R.I.L. Smith // *Arct. Alp. Res.* — 1994. — № 26. — P. 290—296.
38. *Gielwanowska I. Biologiczne przystosowania roślin kwiatowych do warunków klimatycznych Antarktyki morskiej* / I. Gielwanowska // *Kosmos. Problemy nauk biologicznych*. — 2013. — T. 62. — P. 381—391.
39. *Gielwanowska I. New ultrastructural features of leaf cells organelles in Deschampsia Antarctica Desv.* / I. Gielwanowska, E. Szczuka // *Polar Biol.* — 2005. Vol. 28. — P. 951—955.
40. *Gielwanowska I. Specyfika rozwoju antarktycznych roślin naczyniowych Colobanthus quitensis (Kunth.) Bartl. i Deschampsia antarctica Desv.* / I. Gielwanowska // *Olsztyn: Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego*. — 2005. — P. 10—73.
41. *High anatomical and low genetic diversity in Deschampsia antarctica Desv. from King George Island, the Antarctic* / [K. J. Chwedorzewska, I. Gielwanowska, E. Szczuka et al.] // *Pol. Polar Res.* — 2008. — Vol. 29, № 4. — P. 377—386.
42. *Ice recrystallization inhibition proteins (IRIPs) and freeze tolerance in the cryophilic Antarctic hair grass Deschampsia antarctica E. Desv.* / [U. P. John, R. M. Polotnianka, K. A. Sivakumaran et al.] // *Plant Cell Environ.* — 2009. — Vol. 32. — P. 336—348.
43. *Identification and characterization of three novel cold acclimation-responsive genes from the extremophile hair grass Deschampsia antarctica Desv.* / [M. Gidekel, L. Destefano-Beltrán, P. García et al.] // *Extremophiles*. — 2003. — Vol. 7, № 6. — P. 459—469.
44. *Is a Translocation of Indigenous Plant Material Successful in the Maritime Antarctic?* / I. Parnikoza, O. Kozeretka, I. Kozeretka // *Polarforschung*. — 2008. — Vol. 78, № 1–2. — P. 25—27 (erschienen 2009).
45. *Jellings A. J. Variation in the chloroplast to cell area index in Deschampsia antarctica along a 16° latitudinal gradient* / A. J. Jellings, M. B. Usher, R. M. Leech // *Bull. Br. Antarct. Surv.* — 1983. — Vol. 61, № 10. — P. 13—20.
46. *Kappen L. 18 Plants and lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation* / L. Kappen, B. Schroeter // *Geocology of Antarctic ice-free coastal landscapes (Ecol. Stud.)*. — 2002. — Vol. 154. — P. 327—374.
47. *Keystone species and ecosystems functioning: the role of penguin colonies in differentiation of the terrestrial vegetation in the Maritime Antarctic* / [A. Barcikowski, A. Lyszkiewicz, P. Loro et al.] // *Ecological Questions*. — 2005. — Vol 6. — P. 117—128.

48. Komárkova V. Additional and revisited localities of vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. in the Antarctic Peninsula area / V. Komárkova, S. Poncet, J. Poncet // *Arct. Alp. Res.* — 1990. — Vol. 22. — P. 108—113.
49. Komárkova V. Two native vascular plants, *Deschampsia antarctica* Desv. and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.: A new southernmost locality and other localities in the Antarctic Peninsula area / V. Komárkova, S. Poncet, J. Poncet // *Arct. Alp. Res.* — 1985. — Vol. 17. — P. 401—416.
50. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses / J. Levitt // New York: Academic Press. — 1980. — Vol. II. — P. 1—470.
51. Light regulation of sucrose-phosphate synthase activity in the freezing-tolerant grass *Deschampsia antarctica* / [A. Zúñiga-Feest, D. R. Ort, A. Gutiérrez et al.] // *Photosynth. Res.* — 2005. — Vol. 83, № 1. — P. 75—86.
52. Mechanisms of Antarctic Vascular Plant Adaptation to Abiotic Environmental Factors / [I. P. Ozheredova, I. Yu. Parnikoza, O. O. Poronnik et al.] // *Cytology and Genetics.* — 2015. — Vol. 49, № 2. — P. 139—145.
53. Moore D. M. Flora of Tierra del Fuego / David M. Moore // Shrewsbury: Anthony Nelson, 1983. — 396 p.
54. Moore D. M. Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl and *Deschampsia antarctica* Desv.: II Taxonomy, distribution and relationships / D. M. Moore // *Bull. Br. Antarct. Surv.* — 1970. — Vol. 23, №6. — P. 63—80.
55. Parnikoza I. Vascular plants of the Maritime Antarctic: Origin and adaptation / I. Parnikoza, I. Kozeretska, V. Kunakh // *AJPS.* — 2011. — Vol. 2. — P. 381—395.
56. Pearce D. A. Viruses in Antarctic ecosystems / D. A. Pearce, W. H. Wilson // *Antarctic Science.* — 2003. — № 15. — P. 319—331.
57. Protective effects of three extracts from Antarctic plants against ultraviolet radiation in several biological models / [P. B. Kappel, R. R. Moreira, S. da Juliana et al.] // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology.* — 2009. — Vol. 96. — P. 117—129.
58. Response of photosynthetic apparatus of two *Deschampsia* species with different distribution areas on abiotic stress / [N. Taran, V. Storozhenko, A. Okanenko et al.] // *УАЖ* — 2013. — № 12. — P. 282—293.
59. Reyes M. A. Accumulation of HSP70 in *Deschampsia antarctica* Desv. leaves under thermal stress / M. A. Reyes, L. J. Corcuera, L. Cardemil // *Antarctic Science.* — 2003. — Vol. 15, № 5. — P. 345—352.
60. Smith R. I. L. Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic / R. I. L. Smith // *Antarct. Ecol.* — 1984. — Vol. 1. — P. 61—162.
61. Smykla J. Zonation of Vegetation related to penguin rookeries on King George Island, Maritime Antarctic / J. Smykla, J. Wolek., A. Barcikowski // *Arctic, Antarctic and Alpine Research.* — 2007. — Vol. 39, № 1. — P. 143—151.
62. Tatur A. Ornithogenic ecosystems in the Maritime Antarctic – formation development and disintegration. – In: The coastal and shelf ecosystem of Maritime Antarctica. Admiralty Bay, King Georges Island (collected reprints) / A. Tatur // Warsaw University Press. — 2005. — P. 27—47.
63. Tedrow J. C. F. Antarctic Soils. In: Antarctic Soils and Soils Forming Processes / J. C. F. Tedrow, F. C. Ugolini // *Antarct. Res. Ser. Am. Geophys. Union, Wash. D.C.* — 1966. — Vol. 8. — P. 167—177.
64. The problem of ozone depletion in northern Europe / [L. O. Bjorn, T. V. Callaghan, C. Gehrke et al.] // *Ambio.* — 1998. — Vol. 27. — P. 275—279.
65. The role of photochemical quenching and antioxidants in photoprotection of *Deschampsia antarctica* / [E. Pérez-Torres, A. García, J. Dinamarca et al.] // *Functional Plant Biology.* — 2004. — Vol. 31, № 7. — P. 731—741.
66. Torres-Mellado G. A. Antarctic hairgrass expansion in the South Shetland archipelago and Antarctic Peninsula revisited / G. A. Torres-Mellado, R. Jaña, M. A. Casanova-Katny // *Polar Biology.* — 2011. — Vol. 34, № 11. — P. 1679—1688.
67. Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition / [P. W. Hill, J. Farrar, P. Roberts et al.] // *Nature Climate Change.* — 2011. — Vol. 1. — P. 50—53.
68. Vegetation patterns around penguin rookeries at Admiralty Bay, King George Island, Maritime Antarctic: preliminary results / [J. Smykla, J. Wolek., A. Barcikowski et al.] // *Polish Botanical Studies.* — 2006. — Vol. 22. — P. 449—459.
69. Vera M. L. Colonization and demographic structure of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* along an altitudinal gradient on Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica / M. L. Vera // *Polar Research.* — 2011. — Vol. 30. — P. 1—10.

О. Н. Загречук, Н. М. Дробик

Тернопольский национальный педагогический университет имени Владимира Гнатюка

**DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV.: ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА,
ЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ К СУЩЕСТВОВАНИЮ
В УСЛОВИЯХ АНТАРКТИКИ**

Проанализированы литературные источники, касающиеся характеристики высшего сосудистого растения *Deschampsia antarctica* Desv., которое произрастает и успешно вегетирует в суровых климатических условиях Антарктики. Охарактеризованы биологические и анатомо-морфологические признаки вида; рассмотрены факторы его распространения и особенности адаптации к существованию в условиях низких температур, светового стресса, ультрафиолетового излучения, недостатка влаги, скудных почв и засоления. Для оценки адаптационной способности *D. antarctica* к неблагоприятным условиям существования исследователи предлагают использовать сводный латентный показатель приспособляемости для каждой популяции.

Ключевые слова: *Deschampsia antarctica* Desv., характеристика вида, распространение, адаптивные реакции

О. М. Zahrychuk, N. M. Drobyk

Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University, Ukraine

**DESCHAMPSIA ANTARCTICA DESV.: SPECIES CHARACTERISTICS, ITS DISTRIBUTION
AND DETAILS OF ADAPTATION TO EXISTENCE IN THE ANTARCTIC**

Literature sources concerning characteristics of the higher vascular plant (*Deschampsia antarctica* Desv.), that grows in difficult climatic conditions of the Antarctic, have been reviewed.

This species was found to have anatomical and morphological adaptations that are typical for most high latitude plants, increasing their resistance to frost and the photosynthetic activity, including: small sizes and a cushion-like shape of clump, height, depending on conditions, from 0,5 to 22 cm, with two or three or numerous leaves that turn yellow sooner or rich green leaves. The anatomical structure of *D. antarctica* plants is distinctive for arid habitats, stomata and a thick layer of wax are only on the upper side of leaves. *D. antarctica* forms mainly soddy groups or occurs as single individuals. Species vegetative propagation takes place by outgrowth of dense clumps from one metre to tens of kilometres.

Some free icy cover land areas (oases) occupy 1.0-5.0% of the mainland and only 5.0-10% of this area is occupied by soils. Soils or soil substrates, on which *D. antarctica* grows, differ in their species composition and medium reaction (pH 3,6-7,4). The source for plant growth of *D. antarctica* is inorganic nitrogen, organics in the form of amino acids as well as nitrogen within the composition of peptide entering through the root system of plants. It has been found that *D. antarctica* absorbs nitrogen in the form of short peptides three times faster than amino acids, nitrates and ammonium and 160 times faster than the Arctic mosses and lichens.

One of the main factors influencing *D. antarctica* is the placement of penguin colonies that bring the organic matter, guano into terrestrial ecosystems of Maritime Antarctica. The spatial distribution of *D. antarctica* largely depends on the places of nesting, places of birds' nurishment and seats of birds' accidental losses of the viable plant material during its transportation.

The details of species adaptation to existence in low temperature conditions, light and UV stress, lack of moisture, depleted soils and salinity were reviewed. *D. antarctica* demonstrated biochemical attributes that are adaptive in nature to the cold Antarctic climate. Accumulation of the heat shock protein of 70 kDa (Hsp 70) occurs in this species upon cold and heat stress. It is believed that, perhaps, it is the protein in *D. antarctica* that provides the low temperature optimum of photosynthesis (+13°C). The increased synthesis of dehydrine proteins, which are likely to prevent the formation of ice in cells, is observed during the cold acclimatization of *D. antarctica* plants. *D. antarctica* showed a high content of antifreeze proteins that are probably needed to survive during a long period of negative temperatures close to zero. One of the security features of *D. antarctica* protection from negative temperatures is the accumulation of soluble sugars in tissues: maximum

accumulation of sucrose, fructose and glucose in the leaves of plants of this species occurs before the beginning of the Antarctic winter.

D. antarctica possesses the genetically determined mechanisms to counteract the harmful effects of ultraviolet radiation. This species is distinguished by higher compared with other plants the superoxide dismutase activity level and ascorbate peroxidase as well as an active xanthophyll cycle. Extracts of *D. antarctica* show sunscreen properties that may be associated with molecules such as flavonoids and carotenoids that act as UV-absorbing molecules and antioxidants. It is proposed that the photochemical quenching and the high level of antioxidants, in particular, promote *D. antarctica* to resist photoinhibitory conditions. The relatively high species antioxidant capacity can be considered as one of the key features of its adaptation to survive in critical conditions of Antarctica.

The researchers propose to use a latent indicator of adaptability for each population to evaluate the adaptability of *D. antarctica* to adverse living conditions of existence.

Keywords: Deschampsia antarctica Desv., species characteristics, distribution, adaptive reactions

Рекомендує до друку
М. М. Барна

Надійшла 08.02.2016