

# МОРФОГЕНЕЗ РОСЛИН В УМОВАХ ЗМІНИ КЛІМАТУ



1



2

Царство рослин, які забезпечують атмосферу киснем, продукують речовини, — незамінні для організму людини та створюють чарівну красу навколишнього середовища у будь-яку пору року. Рослини принципово відрізняються від тварин *автотрофним способом живлення*, вони використовують сонячну енергію для синтезу з вуглекислого газу та води органічних сполук. Рослинам притаманне, крім статевого, *вегетативне розмноження та властива тотіпотентність*, тобто майже з будь-якого органа або тканини рослинного організму штучно через культуру клітин та тканин *in vitro* можна одержати новий організм.

*Як же відбувається процес морфогенезу, тобто утворення органа рослини певної форми?*

На відміну від уже відомих молекулярних механізмів передачі генетичної інформації (реплікація ДНК — транскрипція — трансляція), механізми набування органом певної форми залишаються “чорною плямою”. У низки рослин, наприклад, резушки (*Arabidopsis thaliana*), розшифровано геном та визначено гени, які відповідають за утворення того чи іншого органа шляхом одержання мутантів цих генів із різними аномаліями морфогенезу. Проте механізми реалізації генетичної інформації на структурному рівні ще нез’ясовані.

*Рослини, в першу чергу, вищі, ведуть прикріплений спосіб життя, тобто вони не можуть уникнути несприятливих впливів навколишнього середовища і мають пристосовуватися до нього, щоб вижити та залишити нащадків.*

Тому першочерговим є запитання, як рослинні організми адаптуються до змін зовнішніх факторів. До того ж рослинні організми мають унікальний набір реакцій на дію факторів навколишнього середовища, якої вони не можуть уникнути через відсутність мобільності. Саме ці реакції становлять основу для включення зовнішніх сигналів у здійснення нормальних шляхів їхнього розвитку та життєдіяльності. *З’ясування стратегії формування функціональних взаємовідносин рослинних організмів з навколишнім середовищем, які забезпечують їхній ріст, репродукцію та поширення в різноманітних за природними екологічними умовами та антропогенним пресингом районах світу є одним з найактуальніших напрямів сучасної біології рослин.*

*Однією з парадигм сучасної науки є парадигма: стабільність будь-якої системи визначається ступенем лабільності її складників.* У біології така парадигма знайшла своє чітке відображення в концепції еволюції онтогенезу *І.І. Шмальгаузена*, відповідно до якої збільшення стабільності процесів індивідуального розвитку в еволюції та домінантності норми, що гарантує стійкість нормального формотворення при наявності мутацій, складної взаємодії процесів стабілізації та еволюції онтогенезу, відбувається на фоні його пластичності.

*Фундаментальна властивість живих систем — змінювати експресію генотипу та реалізовуватися в різних фенотипах у відповідь на різноманітні зовнішні впливи* — відома як фенотипічна пластичність, завдяки чому організми можуть пристосовуватися до



**Елізавета Кордюм**  
доктор біол. наук,  
член-кореспондент  
НАН України,  
зав. відділом клітинної біології  
та анатомії  
Інституту ботаніки  
ім. М.Г. Холодного НАН  
України,  
м. Київ

**Рис. 1.** Рослини веху широколистяного, *Sium latifolium* L. (родина *Ariaceae*): повітряно-водного (1) і суходільного (2) екотипів



Рис. 2. Коренева система повітряно-водної (а) і суходільної (б) рослин *Sium latifolium*

Рис. 3а (верхній). Поперечні зрізи зрілої частини коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium*: ПК — первинна кора, А — аеренхіма

Рис. 3б (у центрі). Поперечний зріз зрілої частини кореня суходільної рослини *Sium latifolium*: ВК — вторинна кора

Рис. 3в (нижній). Поперечний зріз зрілої частини кореня повітряно-водної рослини *Sium latifolium*, яка після спаду води певний час росла в умовах суходолу: ВК — вторинна кора; ПК — первинна кора; А — аеренхіма

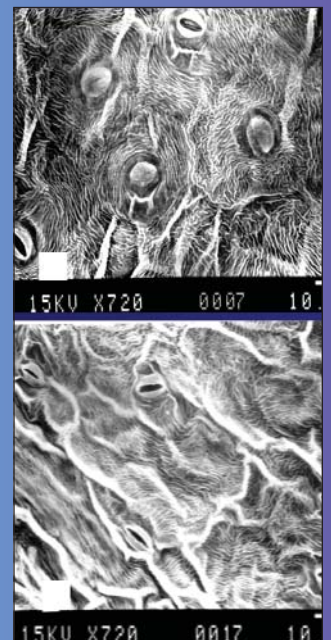
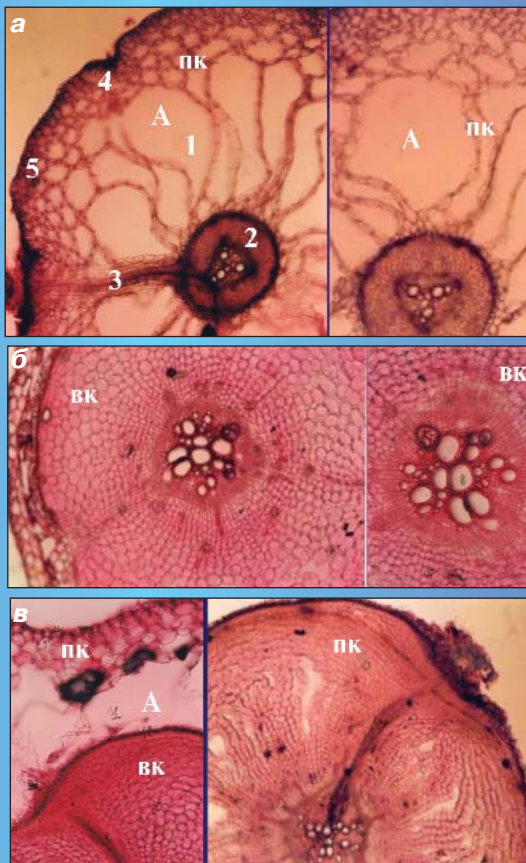


Рис. 4. Адаксіальна поверхня листків повітряно-водних (а) та суходільних (б) рослин *Sium latifolium*

часових та просторових змін навколишнього середовища. Фенотипічний прояв змін у генній експресії виявляється вже на рівні ефективності транскрипції, а також процесингу та трансляції РНК та охоплює надзвичайно широке коло екологічно важливих ознак — фізіолого-біохімічних, анатомічних та морфологічних, особливостей розвитку, часу переходу до репродуктивної фази, систем розмноження та розвитку потомства.

Є.Л. Головлов увів поняття **метастабільності генотипу**, яке, на думку автора не лише описує феномен, але і вказує на його біологічне значення, оскільки “метастабільність” у буквальному розумінні — “те, що за стабільністю”, а в інтерпретації сучасної синергетики — “стабільність шляхом нестабільності”. Лише динамічна гетерогенність популяції, на думку автора, може бути основою її стабільності в нестабільному середовищі. Дослідження фенотипічної пластичності ведуться вже декілька десятиріч. Але механізми, які лежать в основі пластичності, її адаптивної природи, її ролі в біорізноманітті та екологічному розповсюдженні рослин, ще мало відомі та потребують подальшого вивчення на різних рівнях організації живих систем, особливо в умовах посилення антропогенного пресингу та прогнозу глобальних змін клімату.

На рослини в місцях їхнього зростання діє комплекс різних факторів, проте виживання та ріст рослин визначаються в конкретній екологічній ніші декількома критичними факторами, які істотно впливають на біологічну продуктивність виду, але флуктуації яких (одного або декількох) не перевищують діапазон стійкості (толерантності) для виживання рослин на будь-якій стадії онтогенезу. **У відповідь на несприятливі флуктуації екологічних факторів — засуха, затоплення, екстремальна температура, засолення ґрунту, висока інтенсивність світла, інфікування патогенними агентами та ін. — в рослинах відбуваються метаболічні та структурні перебудови, які протидіють стресу.**

Стратегію адаптаційних процесів не завжди легко визначити, зокрема тому, що фактори зовнішнього середовища, на які реагують рослини, не завжди зрозумілі та іноді занадто складні. Відомо, що вода — критичний зов-

нішній фактор, який визначає ріст та поширення рослин. Нестача води може впливати на ріст рослин через вплив на фотосинтез, що може бути прямою дією, головним чином, внаслідок закриття продихів, або непрямою, в основному внаслідок зменшеного надходження до коренів поживних речовин. До того ж, водний стрес може призводити до прискорення старіння листків. Після припинення водного стресу, навіть якщо швидкість газового обміну поновлюється, ріст цілої рослини зменшується через редукцію листової пластинки на одиницю сухої маси. Загальновідомо, що початок репродукції є ключовим параметром в онтогенезі, вік та розмір організму при переході до репродуктивної фази є видовими особливостями, які значно впливають на пристосування. У несприятливих умовах період вегетативного росту скорочується, прискорюється перехід до репродуктивної фази.

Дослідження клітинних та молекулярних механізмів фенотипічної пластичності ведуться у відділі клітинної біології та анатомії Інституту ботаніки НАН України протягом тривалого часу. Як об'єкти досліджень використовуються повітряно-водні рослини (геліофіти): **вех широколистуя (*Sium latifolium* L.)** та **частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica* L.)**, які можуть рости не лише у воді, але і на суходолі, на берегах річок (рис. 1) і тому є зручними моделями для з'ясування клітинних та молекулярних механізмів адаптації рослин до змін водного режиму. Відстань між повітряно-водними та наземними рослинами становить від одного до декількох метрів, що дає можливість чітко визначити діючий фактор — кількість води у ґрунті, інтенсивність освітлення та вологість повітря, як правило, ідентичні. Концентрації поживних речовин, зокрема, нітратів, фосфатів, сульфатів та заліза суттєво не відрізняються, що є важливим, оскільки вважають, що ці поживні речовини діють як сигнали, які може сприймати рослина. Такі сигнали запускають молекулярні механізми, які модифікують процеси ділення та диференціювання клітин у коренях і, таким чином, істотно впливають на архітектуру кореневої системи (рис. 2). Формування кореневих волосків, бічних та адвентивних коренів, а також ріст первинного кореня особливо чутливі до змін у внутрішніх

та зовнішніх концентраціях поживних речовин. Як відомо, метаболічні процеси контролюються ферментами, піддаються впливу зовнішніх факторів та залучаються у відповіді на їхню дію. Виявилося, що *зміни водного режиму відіграють сигнальну роль у рості та розвитку повітряно-водних рослин*, що, перш за все, чітко продемонстровано такими чинниками:

**1. Особливості формування та структури кореневої системи, на яку водний статус впливає безпосередньо, та її пластичністю у відповідь на флуктуації водного режиму.** В наших дослідженнях пластичність кореневої системи чітко виявляється в утворенні аеренхіми, коли корені занурені у воду (рис. 3а), та її відсутності у суходільних рослин, наявності вторинного росту та накопичення запасних речовин — крохмалю, в клітинах вторинної кори у суходільних рослин веху (рис. 3б) та його відсутності у повітряно-водних; в умовах перезволоження ґрунту суходолу після тривалих дощів або регулювання водостоку у суходільних рослин відбувається формування коренів з аеренхімою, а при зниженні рівня води у річці, коли корені повітряно-водних рослин опиняються в умовах суходолу (рис. 3в), починається їх вторинний ріст та відкладання в клітинах вторинної кори запасних речовин. У відповідь на підвищення вологості ґрунту у суходільних рослин веху та частухи швидко відбувається формування нових адвентивних коренів з добре розвиненою аеренхімою, а у відповідь на висихання ґрунту у повітряно-водних рослин веху починається вторинний ріст наявних коренів.

веху широколистою. Алкоголь-дегідрогеназа є ферментом анаеробіозу, тому наявна у повітряно-водних рослин та відсутня у суходільних у звичайних умовах суходолу.

Відмінності в спектрах ферментів суходільних та повітряно-водних рослин можуть бути наслідком диференціальної експресії геному, яка регулюється зовнішніми та внутрішніми сигналами експресії. На експресію деяких генів впливають епігенетичні фактори, які змінюють здатність гена до експресії, не зачіпаючи базової нуклеотидної послідовності. Рівень експресії гена істотно визначаються структурою хроматину, тобто локальні зміни структури хроматину (переміщення нуклеосом, модифікація основ гістонів, зв'язування негістонових хроматинових білків, метилювання/деметилювання ДНК) відбуваються в регуляторних ділянках гена при його активації або репресії, наприклад, у відповідь на зміну зовнішніх умов, та можуть епігенетично успадковуватися. Саме метилювання ДНК розглядають як основний механізм запису та збереження епігенетичної інформації, первинна структура ДНК при цьому не змінюється: ген з модифікованими основами кодує той самий білок, що і не модифікований. Епігенетична інформація повинна записуватися, передаватися, відтворюватися та стиратися. Різні форми епігенетичної спадковості дуже поширені у рослин, однією з причин чого може бути притаманне рослинам вегетативне розмноження.

*На підставі сприйняття адаптації як іманентної властивості живих систем розрізняють поняття пристосованості (фітнес) у філогенезі та пристосовування (оперативна адаптація) в онтогенезі.* Поняття адаптації на всіх рівнях організації біологічних об'єктів — від клітини до організму та популяції, визначають як сукупність різноманітних особливостей їхньої просторово-часової організації, яка забезпечує життєздатність та специфічний спосіб існування у певних умовах навколишнього середовища. Фенотипічну пластичність ми розглядаємо як прояв оперативної адаптації, яка відбувається в межах норми реакції на основі метаболічної та гормональної регуляції генної експресії.

На підставі таких уявлень можна припустити, що рослини веху широколистою, які ростуть на суходолі, проявляють подвійну адаптивну стратегію, що полягає в комбінації генетичного поліморфізму та високої фенотипічної пластичності (рис. 5). Адаптовані до умов зростання рослини суходільного екотипу виконують “репродуктивний імператив” онтогенезу — цвітуть та плодоносять, даючи життєздатне насіння, виявляючи відмінності в темпах ембріогенезу та проростання мерикарпіїв. Зрілі мерикарпії рослин суходолу містять повністю диференційовані зародки, які за розмірами майже вчетверо більші за такі повітряно-водні рослини та різняться також за компонентами спектру деяких ферментів, що забезпечує швидке проростання мерикарпіїв у короткі весняні періоди достатньої для них зволоженості ґрунту.

Загальновідомі *дві стратегії адаптаційного процесу. Перша* — швидка акліматія у відповідь на добові та сезонні флуктуації екологічних факторів, а також на дію протягом короткого часу надлишкової дози того чи іншого фактора або його мінімізації, що може відбуватися на різних стадіях онтогенезу рослин. *Друга* — тривала адаптація до помірної хронічної дії несприятливих змін екологічних факторів (в першу чергу, мова може йти про дикорослі рослини окремих екологічних ніш, рослини, які займають периферію своїх природних ареалів або інтродукованих).

*При сучасному антропогенному пресингу на біосферу та прогнозах глобальних змін клімату пластичність онтогенезу (фенотипічна пластичність) як прояв оперативної адаптації може бути однією з найважливіших ознак для виживання та поширення видів рослин.*



Рис. 5. Морфотипічна пластичність вегетативних органів веху в різних умовах водного режиму

**2. Прояв гетерофілії, яка притаманна рослинам веху:** занурені у воду перші листки, які формуються у повітряно-водних рослин на початку вегетації, двічі-тричі перисторозсічені з нитковидними частинками, наступні, які можуть перебувати частково у воді, частково на повітрі, — теж двічі-тричі перисторозсічені, але з ширшими частинками та надводні перисторозсічені листки з цілісними частинками, характерними для дорослих рослин веху. У суходільних рослин гетерофілія зберігається, однак в умовах суходолу перші листки є простими, округлої чи овальної форми, наступні — звичайні для виду перисторозсічені листки з цілісними частинками (рис. 4).

**3. Експресія гену алкоголь-дегідрогенази у суходільних рослин після тривалих дощів, в умовах надмірної вологості, коли відбувається утворення нових адвентивних коренів з аеренхімою, що свідчить про її генетичну детермінованість**