ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 57.045: 581.5

МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ СУДИННИХ РОСЛИН АНТАРКТИКИ ДО АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ ДОВКІЛЛЯ

І.П. ОЖЕРЄДОВА [1], І.Ю. ПАРНІКОЗА [2], О.О. ПОРОННІК [2],
І.А. КОЗЕРЕЦЬКА [1], С.В. ДЕМИДОВ [1], В.А. КУНАХ [2]

[1] Київський національний університет імені Тараса Шевченка
E-mail: ozheredova@gmail.com
[2] Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, Київ

Аборигенні види Антарктики Deschampsia antarctica і Colobanthus quitensis існують на межі можливостей виживання судинних рослин. Обговорюється наявність у цих видів принципових адаптацій до дії абіотичних факторів, а саме до умов зростання, температурного режиму, жорсткості ультрафіолетового опромінення, особливості генетичної пластичності в умовах змінного довкілля, які якісно відрізняють їх від інших судинних рослин екстремальних регіонів.

Ключові слова: *Deschampsia antarctica, Colobanthus quitensis, Антарктика, механізми адаптації, стресові білки, пластичність геному.*

Вступ. Адаптивність рослин – це спадково закріплені конститутивні ознаки, що присутні у рослин незалежно від того, знаходяться вони зараз в умовах стресу чи ні. Ці ознаки проявляються як на структурному, так і на біохімічному рівні. Проблема адаптації рослин до абіотичних факторів загалом має велике екологічне значення, оскільки здатність рослин адаптуватися до конкретних умов є одним з факторів, який визначає ареал дикорослих рослин та можливість їхньої інтродукції [1]. Для вивчення природних механізмів адаптації унікальним полігоном є Антарктика. Це континент, який повністю ізольований водами Південного океану та системою Полярного фронту, і судинні рослини існують тут в екстремальних умовах на межі своїх можливостей, оскільки поверхня материка на 99,5 % вкрита материковим льодом і лише 0,3 % її площі доступні для існування наземних екосистем [2–6]. До таких ділянок належать оази континентальної або Східної Антарктики, а також вузька смуга західного узбережжя Антарктичного півострова та островів, що носять назву Прибережної Антарктики. І якщо в суворих умовах континентальних оаз панують лишайники, мохоподібні та водорості, то в більш сприятливих оазах Прибережної Антарктики поширені формації антарктичної трав'янистої тундри, до складу якої входять два види аборигенних судинних рослин – щучник антарктичний (*Deschampsia antarctica* Desv., Poaceae) та перлинниця антарктична (*Colobanthus quitensis* Kunth. Bartl. Caryophyllaceae) [4, 6–8]. Ці судинні рослини є вкрай невибагливими, займаючи всі потенційно придатні для росту ділянки: скельні підвищення, заглиблення та карнизи, ділянки дрібнозернистого уламочного матеріалу, пляжі тощо. Зокрема, щучник трапляється окремими особинами, скупченнями або навіть утворює щільні килими, що напевне пов'язано із ступенем придатності умов даного місцезростання. Перлинниця загалом є рідкіснішою, причини її обмеженого поширення поки що остаточно не з'ясовані [4, 9–13].

Популяції названих судинних рослин зростають на бідних чи, навпаки, перезбагачених напіврозкладеною органікою ґрунтах, переживають впливи таких суворих чинників довкілля, як низькі температури, вплив жорсткого ультрафіолетового опромінення та дефіциту вологи. У попередньому огляді ми детально розглянули деякі біологічні особливості щучника антарктичного [4]. У цій роботі ми приділяємо увагу сучасним відомостям щодо реакції аборигенних рослин саме до вказаних головних абіотичних факторів Антарктики, виходячи з того, що досі не з'ясовані питання наявності у аборигенних рослин Антарктики якихось специфічних порівняно з іншими рослинами адаптаційних механізмів.

Існування в умовах органогенних ґрунтів. У наземних екосистемах високих широт первинна про-

© І.П. ОЖЕРЄДОВА, І.Ю. ПАРНІКОЗА, О.О. ПОРОННІК, І.А. КОЗЕРЕЦЬКА, С.В. ДЕМИДОВ, В.А. КУНАХ, 2015

дуктивність (формування біомаси рослин) значною мірою залежить від особливостей кореневого живлення рослин. На ділянках ґрунтів, збагачених гуано, ріст рослин багато в чому визначається кількістю азоту, який повільно вивільняється при розкладанні, що обумовлено низькою температурою. У Прибережній Антарктиці *D. antarctica* та *C. quitensis* загалом зростають на територіях, збагачених гуано, зокрема місцях скупчення колоній пінгвінів. Цьому сприяє встановлений в обох видів високий рівень нітратредуктазної активності [14]. Отже, здатність отримувати азот на ранніх етапах розвитку його розкладання є запорукою успіху фотосинтезуючих рослин. Таким чином, однією з адаптивних характеристик *D. antarctica* та *C. quitensis* може бути здатність поглинати азот на різних етапах його перетворення. Однак ця адаптація не є унікальною для судинних рослин Антарктики.

У Прибережній Антарктиці *D. antarctica* найчастіше зустрічається у місцях, де зростають мохоподібні, особливо *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, який є домінантним видом. При цьому за підвищення температури *D. antarctica* здатна поглинати органічні речовини з ґрунту в 160 разів швидше, ніж мохоподібні, які зростають поруч [14].

Рослини *D. antarctica* здатні поглинати з ґрунту невеликі пептиди (ди-, трипептиди) безпосередньо через кореневі волоски, що надає значної переваги щучнику в освоєнні нових територій, проте ця ознака характерна родині Poaceae загалом. Рослини родини Caryophyllaceae здатні поглинати мінеральні речовини, які знаходяться в ґрунтовому розчині, але крім того коренева система може спричиняти розчинення недоступних у нерозчинній формі сполук [14].

Холодостійкість. Відомо, що у судинних рослин, до яких належить більшість господарсько-цінних видів, існує значна міжвидова варіабельність холодостійкості. Цим пояснюється особливий інтерес до детального вивчення механізмів низькотемпературної адаптації рослин представників цієї групи, які зростають у суворих кліматичних умовах [15, 16]. В антарктичних рослин можна зазначити розвинену стратегію уникання. Зокрема притаманна вона *C. quitensis*, оскільки ця рослина має вигляд низької куртини і найчастіше зустрічається поряд з вищими куртинами *D. antarctica* або ж у щілинах між каменями, уникаючи таким чином безпосередньої дії несприятливих абіотичних чинників. У деяких регіонах Прибережної Антарктики *C. quitensis* зустрічається лише в окремих локалітетах, які ймовірно є максимально захищеними від дії несприятливих умов.

Окрім того, обидві рослини мають специфічний механізм резистентності або витривалості, який забезпечується як на рівні цілого організму (анатомічних змін), так і синтезом декількох класів стресових білків, а також інших сполук, що сприяють витривалості рослин [17, 18]. Загалом підвищення стійкості рослин до низьких температур – це комплексний результат, пов'язаний із значними перебудовами фізіолого-біохімічних процесів і зі зміною експресії досить великої кількості генів [19–22].

Відомо, що в клітинах рослин та інших організмів як тепловий, так і холодовий шок викликають зміни в активності генів. Крім того, за зниження температури в певних межах починають функціонувати специфічні гени і синтезуються певні білки. Окрім значної кількості залучених у ці процеси ферментів, виділено декілька родин білків, специфічно пов'язаних з цими процесами. За схемою Колєсніченка та ін. [23] у момент зниження температури навколишнього середовища починається синтез стресових роз'єднувальних білків, які запускають термогенез. Відомий білок холодового шоку 310 (БХШ) розмежовує окислювальне фосфорилювання, що дозволяє використовувати енергію окислення на підвищення температури органів рослин на 4–7 °С вище навколишнього середовища (термогенез) [24]. Це дозволяє рослинам протягом деякого часу підтримувати позитивну температуру і підготуватися до подальшого зниження температури довкілля та запустити каскад захисних реакцій, зокрема утворення вільних жирних кислот і вільних цукрів, синтез захисних білків – антифризних, дегідринів та шаперонів. Все це багатофункціональні білки, які регулюють процеси трансляції і транскрипції, розмежовують під час низькотемпературного стресу окислення та фосфорилювання [23].

D. antarctica має типові біохімічні адаптаційні механізми, які притаманні рослинам, що зростають в умовах дії низьких температур [4]. *D. antarctica* та *C. quitensis* можна віднести до кріофітів, організмів, що існують в умовах низьких температур [25]. Загалом мінімальна температура фотосинтезу – точка замерзання тканинних рідин (−1...−2 °С), а кріофіти фотосинтезують і за нижчих температур. Так, наприклад, *Pinus pumila* фотосинтезує під снігом при −7 °С. Антарктичні лишайники здатні до фотосинтезу при −10 °С [26], тоді як оптимальною температурою фотосинтезу для *D. antarctica* в природних умовах є 10–12 °С. Для *C. quitensis* значення цього показника поки що не відомо. Рослини *D. antarctica* та *C. quitensis* витримують низькі температури і в умовах посухи та все ще здатні фотосинтезувати в точці замерзання [9].

Загальна морозостійкість *D. antarctica* значно вища (LD_{50} = −26 °С), ніж у *C. quitensis* (LD_{50} = −5 °С) [4, 27].

Однією з ранніх реакцій на охолодження є окислювальний стрес, який викликає порушення роботи ферментів, локалізованих на мембранах хлоропластів і мітохондрій, та пов'язані з ними процеси окислювального і фотосинтетичного фосфорилювання. Формування адаптаційних механізмів для

підтримання фотосинтетичної діяльності за умов низьких температур реалізується як на рівні ультраструктурної організації органел, так і на біохімічному рівні фотосинтетичних реакцій [28]. У *D. antarctica* виявлено структурні зміни у клітинах мезофілу листка. Хлоропласти мають неправильну форму з кишенями або інвагінаціями всередині органел та вирости для збільшення поверхні хлоропластів, що сприяє підвищенню продуктивності фотосинтезу. Мезофільні клітини листка щучника також містять атипові структури, а саме численні пухирці різного розміру з концентрично розташованими мембранами. Ці утворення пов'язують з адаптацією до кліматичних умов Антарктики [29]. Відомості щодо відповідних досліджень у *C. quitensis* відсутні.

Як вказувалося раніше, рослини *D. antarctica* та *C. quitensis* мають різний рівень холодостійкості. Різниця антифризної активності між цими рослинами може відображати реалізацію різних стратегій запобігання заморожуванню, які виявилися успішними для існування в умовах Антарктики [27]. Загибель клітини і організму рослини в цілому може відбуватися в результаті того, що кристали льоду, які утворилися в міжклітинниках, відтягують воду з клітини, наслідком чого є її зневоднення, та одночасно чинять механічний тиск на цитоплазму, ушкоджуючи клітинні структури. У міжклітинниках *D. antarctica* завдяки антифризним білкам під час сильних холодів утворюються дуже малі кристалики льоду, які не пошкоджують клітини [10, 29–31]. Вважається, що накопичення деяких антифризних білків є одним з головних адаптаційних механізмів [32].

Встановлено, що в рослинах щучника синтезується антифризний білок масою 22 кДа (див. огляд [4]), однією з функцій якого є перешкоджання процесу льодоутворення [23]. Подібні білки накопичуються переважно у провідних та покривних тканинах, де зазвичай розташовані зони первинного льодоутворення. Наявність у *D. antarctica* антифризних білків не випадкова, оскільки вони є досить поширеним адаптаційним чинником у рослин, який дозволяє переносити їм низькі температури [33]. Озимі злаки мають численні захисні механізми, які дозволяють їм під час холодового шоку ефективно викачувати воду з цитоплазми в апопласт та уникати утворення кристалів льоду усередині клітини. Зокрема, антифризний білок щучника здатний інгібувати рекристалізацію води у міжклітинному просторі, кодується геном *IRIPs* (Ice recrystallisation inhibition proteins), який проте не є специфічним лише для цього виду рослин (див. огляд [4]). За результатами пошуку у базі даних NCBI [34] до групи білків IRIPs належать сім різних протеїнів. Крім того, встановлено наявність ще двох білків, які з'являються у відповідь на зниження температури (холод). Приналежність їх до IRIPs не встановлена. Відмінність для згаданого гена, який наявний у різних видів, можливо, полягає в тому, що у більшості рослин експресія генів антифризних білків відбувається під час низькотемпературної акліматизації або загартовування. В той же час у щучника антарктичного виявлено IRIP-активність у листках неакліматизованої рослини [35], що, однак, не знайшло підтвердження при використанні іншого методу аналізу [36].

Проведений нами пошук послідовностей (як нуклеотидних, так і амінокислотних) *C. quitensis* у загальнодоступних спеціалізованих базах даних показав, що наразі наявні лише сім нуклеотидних послідовностей C. *quitensis* (для двох з яких встановлена приналежність, тобто перевірені, а п'ять – не перевірені), жодна з яких не є гомологічною гену *IRIPs* щучника [34]. Перевірені послідовності – це повна послідовність ретротранспозона Cassandra *TRIM* [37] та послідовність гена 18S рибосомної РНК, ITS1-ділянка гена 5,8S рибосомної РНК, ITS2-ділянка гена 28S рибосомної РНК. Неперевірені хлоропластні послідовності – часткова послідовність K-подібного гена, часткова послідовність гена *tRNA-Leu* (*trnL*), повна послідовність міжгенної розпірки *trnL-trnF* та часткова послідовність гена *tRNA-Phe* (*trnF*), часткова послідовність генів *PsbZ* (*psbZ*) та *tRNA-Gly* (*trnG*), часткові послідовності міжгенної розпірки *trnQ-rps16* та ген S16 рибосомного білка (*rps16*), часткова послідовність подібна гену NADH дегідрогенази субодиниці F [38]. Таким чином, з'ясування наявності у перлівниці описаної системи адаптації потребує подальших досліджень.

Зневоднення та дегідрини. Низькотемпературний стрес тісно пов'язаний із зневодненням клітин, і під час адаптації до нього у рослин спостерігається підвищений синтез дегідринів. За зневоднення клітин під впливом водного стресу ці білки завдяки високій гідрофільності перешкоджають втраті води і стабілізують інші білки [23]. Крім того, окремі дегідрини одночасно мають також антифризну та кріопротекторну активність та беруть участь у процесі регуляції стійкості клітин рослин до холодового стресу [39].

Ідентифіковано гени дегідринкодувальних білків (масою 58, 57, 55, 53, 48, 30, 27 кДа) у *D. antarctica*. Експресія цих генів у *D. antarctica* регулюється низькою температурою, сольовим та осмотичним стресами. Ці білки накопичуються у зонах первинного льодоутворення. У рослин *D. antarctica* виявлені абсцизово кислотно-залежні та незалежні шляхи регуляції дегідринів, проте конкретні механізми участі цієї кислоти у процесі холодоіндукованої експресії генів залишаються нез'ясованими [40]. Можливо саме вони є необхідними для виживання рослин протягом тривалої дії низьких температур. Для *C. quitensis* гени дегідринкодувальних білків не встановлено, але ці рослини здатні виживати в умовах Антарктики. Doucet et al. (2000) вважають, що *C. quitensis*

може мати й інші механізми для виживання протягом тривалої дії низьких температур, проте з'ясування цих механізмів потребує подальшого вивчення (див. огляд [4]).

Порівняння, проведене Колєсніченко та ін. [23] між шістьма сортами *Medicago sativa* L. з контрастною морозостійкістю, показало, що під час холодової акліматизації накопичуються дві мРНК – *MsaciA* і *MsaciB,* що кодують білки, які містять багаті гліцином мотиви. Це підтверджує те, що здатність нагромаджувати до значного рівня білки, подібні MsaciA і MsaciB, може бути пов'язана зі стійкістю рослин до низьких температур. Стосовно обох судинних рослин Антарктики дані про білки, подібні до згаданих, у літературі відсутні.

Більшість стресових білків — це шаперони, синтезовані *de novo*, кількість яких різко зростає під дією стресових факторів. Численні функції білків цієї родини визначаються їх шаперонною активністю. Зокрема, вони задіяні в процесах правильного нековалентного укладання поліпептидів або структур, що містять поліпептиди, які при цьому не є складовими новоутворених структур. Вважають, що молекулярні шаперони, окрім зв'язування і стабілізації нестійких у певних умовах конформацій інших білків, сприяють набуттю стійкості клітин, беручи участь у супроводженні, олігомерній збірці, транспорті в окремі субклітинні компартменти білків або ж вивільняють їх шляхом денатурації [39]. Ці гідрофільні білки напрацьовуються у цитоплазмі під дією низьких та високих температур і нагромаджуються у клітинній стінці. Показано, що у *D. antarctica* внаслідок температурного стресу відбувається накопичення білка з молекулярною масою 70 кДа [6]. Цей білок допомагає переводити у розчин та знов згортати агреговані або неправильно згорнуті білки шляхом декількох циклів приєднання і гідролізу аденозинтрифосфату [41].

Отже, можна припустити, що саме завдяки цьому білку забезпечується низькотемпературний оптимум фотосинтезу (+12 °С) (див. [4, 6]). Таким чином, *D. antarctica* реалізує притаманний іншим судинним рослинам шлях синтезу стресових білків, що забезпечують фотосинтетичну активність в умовах температурного стресу, а також є важливим компонентом захисної реакції живих організмів у відповідь на дію несприятливих абіотичних факторів. Відповідних даних стосовно *C. quitensis* у літературі немає.

Ще одним із захисних механізмів рослин до тривалої дії низьких температур є накопичення в тканинах розчинних цукрів. Так, максимум акумуляції сахарози, фруктози і глюкози в тканинах листка *D. antarctica* спостерігається саме напередодні антарктичної зими [42, 43]. Низкою дослідників було вивчено експресію гена, що кодує фермент сахарозофосфатсинтетазу у *D. antarctica*. Встановлено, що у відповідь на дію низьких температур активність згаданого ферменту зростає, однак кількість та рівень експресії власне гена, що його кодує, залишається незмінною [44]. Явище накопичення цукрів у *C. quitensis* наразі не досліджувалося.

Стійкість до ультрафіолетового опромінення. *D. antarctica* та *C. quitensis* є добре адаптованими до дії УФ-В опромінення. Так, внаслідок впливу УФ листки цих рослин стають меншими і коротшими, але товстішими, в них спостерігається підвищений вміст фотосинтетичних пігментів. У *C. quitensis* зменшується тривалість життя листків. УФ-В опромінення прискорює дозрівання та сприяє збільшенню кількості суцвіть та плодів. На життєздатність насіння цих рослин УФ-В не впливає [45]. В експерименті, де порівнювали рослини *D. antarctica*, які зростали в природних та тепличних умовах (без впливу УФ), виявили, що в природних умовах *D. antarctica* мала на 50 % менший вихід сумарної вегетативної біомаси, порівняно з тепличними рослинами і на 47 % менше надземної біомаси. Зниження приросту надземної біомаси було результатом зниження швидкості подовження листка (виростали коротші листки) на 29 % і зниження загальної площі листків на 59 % [46].

Відомо, що р-кумарова, кавова та ферулова кислоти – попередники гідроксикоричної кислоти і похідні лютеоліна, що є переважаючим флавоноїдом як у нерозчинних, так і у розчинних екстрактах з листків. Концентрації нерозчинних р-кумарової і кавової кислот та розчинної ферулової кислоти у *D. antarctica* в умовах природного УФ-В опромінення вищі порівняно з тепличними умовами відповідно на 38, 48, 60 %. Отже флавоноїди, що утворюються під впливом УФ опромінення, очевидно, захищають клітинні структури від руйнування [46]. Ця реакція *D. antarctica* також не є видоспецифічною [17]. Рослинам C. *quitensis* притаманні фотозахисні властивості, які можуть бути віднесені до дії флавоноїдів та каротиноїдів і діють як УФ-поглинальні молекули та антиоксиданти [47].

Пластичність геному в екстремальних умовах існування. В основі відомих на сьогодні клітинних і молекулярних механізмів захисту рослин від впливу стресових факторів, адаптивності та гомеостатичності на рівні окремого організму лежить висока пластичність геному соматичних клітин, яка чітко виявляється в онтогенезі. Пластичність геному рослин обумовлює тотипотентність (перемикання морфогенетичних програм, наприклад, з метою відновлення пошкоджених органів або організму в цілому) і регульовану (адаптивну) мінливість геному в онтогенезі (у тому числі поява генотрофів), а також високу частоту, на перший погляд, не спрямованих геномних змін в умовах впливу різних чинників довкілля [48–50].

Згідно з даними, наведеними в огляді [4], *D. antarctica* характеризується каріотипом $2n = 2x = 26$, з

формулою 10м + 6см + 8ст + 2т. Хромосомне число $2n = 26$ з основним числом $x = 13$ загалом характерне для видів роду Deschampsia. І лише два види мають основне число хромосом 7 – *D. atropurpurea* ($2n = 14$) та *D. flexuosa* ($2n = 28$), які за даними молекулярної систематики належать до окремих родів. Методами С-бендінга, аналізу рестрикційних спектрів пластидної та ядерної ДНК і за спектром ізозимів встановлено відмінності між *D. core*, *D. atropurpurea* та *D. flexuosa*. У *C. quitensis* хромосомний набір 2*n* складає близько 80 хромосом. У зв'язку з невеликим розміром хромосом повного дослідження каріотипу досі виконано не було. Разом з тим каріотип з такою кількістю хромосом визначено для близьких видів *C. apetalus* і *C. affinus*.

В літературі є дані про наявність анеуплоїдних клітин у меристемі деяких рослин і навіть окремих анеуплоїдних рослин *D. antarctica*. Дослідження придаткових корінців рослин *D. antarctica* з островів Галіндез, Пітерман і Берселот (район розташування української станції «Академік Вернадський», Прибережна Антарктика) засвідчили подібну картину. Крім того, виявлено міксоплоїдію (полісоматію) у цього виду. Разом з тим розмах за кількістю хромосом у клітинах меристеми кінчика кореня був значним – від 10 до 68 хромосом [51]. Таким чином, *D. antarctica* з цього регіону не тільки демонструє міксоплоїдію з розмахом мінливості кількості хромосом, порівнянним із загальнородовою, але й характеризується наявністю анеуплоїдії.

Видоутворення всередині роду незалежно від ареалу (а в більшості випадків представники роду Deschampsia адаптовані до умов холодних вологих лук) не супроводжувалося зміною числа хромосом. Однак в окремих видів поруч з диплоїдними наборами виявлено поліплоїдизацію і анеуплоїдизацію. Каріологічні варіації у видів роду Deschampsia, зокрема у *D. caespitosa,* викликані можливістю злиття менших хромосом з подальшою поліплоїдизацією. Цей процес є досить поширеним серед рослин [52]. Для Poaceae виявлено ознаки екологічної диференціації, пов'язаної з рівнем плоїдності рослин, при цьому диплоїдні рослини мали нижчі показники реалізації потенційної екологічної ніші, ніж поліплоїдні. Ступінь такої реалізації зі зростанням плоїдності підвищувався [53]. Можливо саме така тенденція є основою для утворення видових форм, відомих зараз лише з тетраплоїдним (при $n = 13$) каріотипом, наприклад, *D. obensis, D. mackenziana* та *D. mildbraedii*. Загалом показано, що в специфічних умовах зростання поліплоїдизація може призводити до відокремлення ендемічних форм [54–57]. Дані з приводу анеуплоїдії у *C. quitensis* в літературі відсутні.

Наявність анеуплоїдів та варіювання диплоїдного числа хромосом від 18 до 26 показав і цитологічний аналіз *D. caespitosa* з популяцій півночі озера Онтаріо (Канада). Крім того, у особин з $2n = 26$ зустрічаються додаткові, або так звані В-хромосоми. Роль останніх, виявлених також і у *D. wibeliana,* поки що дискутується [58]. Проте останнім часом дослідники схиляються до думки, що В-хромосоми забезпечують стійкість багатьох видів організмів у несприятливих природних умовах. Найвірогідніше, В-хромосоми з'являються внаслідок мінливості хромосом основного набору і можуть впливати на адаптивний потенціал рослин, який проявляється не лише певними змінами фенотипу рослин із В-хромосомами, а й зростанням рівня мінливості геному, що підвищує поліморфізм популяції рослин за несприятливих умов зростання [56]. До речі, нещодавно В-хромосоми виявлено у *D. antarctica*, що зростають на острові Дарбо (неопубліковані результати спільних досліджень відділу генетики клітинних популяцій Інституту молекулярної біології і генетики НАН України й лабораторії Інституту молекулярної біології РАН).

D. antarctica притаманний загальний низький вміст ДНК (10 пг), що відповідно характеризує її як рослину, преадаптовану до розвитку в холодних умовах. Даних щодо вмісту ДНК у *C. quitensis* немає. Проте низький вміст ДНК загалом характерний і для інших видів, адаптованих до низьких температур, тобто вміст ДНК може розглядатись як один з факторів географічного розповсюдження [59].

Окрім зміни числа хромосом в меристемах рослин, які існують у суворих умовах довкілля, спостерігаються явища онтогенетичної поліплоїдії. Для судинних рослин характерна поліплоїдія різних тканин та органів тіла рослини – полісоматія [49–51]. Аналіз вмісту ДНК в ядрах клітин паренхіми і епідерми листка рослин із різних популяцій Аргентинських островів показав достовірні відмінності за цими показниками між рослинами з різних місць зростання [59]. Таким чином, за показником вмісту ДНК в ядрі (за рівнем плоїдності соматичних клітин) представники роду Deschampsia, а також популяції *D. antarctica* являють собою складний гетерогенний комплекс. Плоїдність та кількість ДНК можуть значно варіювати, що, на нашу думку, має адаптивне значення [50, 51, 58, 59]. Це збігається з уявленнями про механізми і причини описаних явищ, висловлених іншими авторами, які пов'язують встановлену анеусоматію з впливом різних факторів навколишнього середовища, зокрема температури. Відповідні дані для *C. quitensis* в літературі відсутні.

Висновки. Порівняльний огляд механізмів адаптації аборигенних судинних рослин Антарктики *Deschampsia antarctica* і *Colobanthus quitensis* до суворих умов довкілля демонструє низку загальнопоширених шляхів адаптації за рахунок базової генетичної пластичності, які принципово не вирізняють дані види з-поміж інших судинних рослин. Незважаючи на деяку різницю адаптивних стратегій цих видів, загалом вони виглядають в однаковому ступені адап-

тованими. Причини порівняно рідшого поширення перлинниці ймовірно пов'язані не з базовими адаптаційними механізмами, а з особливостями виживання цього виду та заселення окремих регіонів в минулі історичні епохи.

THE MECHANISMS OF ANTARCTIC VASCULAR PLANTS ADAPTATION TO ABIOTIC ENVIRONMENTAL FACTORS

I.P. Ozheredova, I.Yu. Parnikoza, O.O. Poronnik, I.A.Kozeretska, S.V. Demidov, V.A. Kunakh

Taras Shevchenko National University of Kyiv
E-mail: ozheredova@gmail.comozheredova@gmail.com
Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine, Kyiv

Native species of the Antarctic *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* exist at the limits of survival of vascular plants. Fundamental adaptations to abiotic environmental factors that qualitatively distinguish them from the other vascular plants of extreme regions, namely temperature, ultraviolet radiation hardness and their genetic plasticity in the changeable environment are discussed.

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ АНТАРКТИКИ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

И.П. Ожередова, И.Ю. Парникоза, О.А. Поронник, И.А.Козерецкая, С.В. Демидов, В.А. Кунах

Аборигенные виды Антарктики *Deschampsia antarctica* и *Colobanthus quitensis* существуют на грани возможностей выживания сосудистых растений. Обсуждается наличие у этих видов принципиальных адаптаций к действию абиотических факторов, а именно стойкости к температурному режиму, жесткому ультрафиолетовому облучению, особенности генетической пластичности в условиях изменяющейся среды, которые качественно отличают их от других сосудистых растений экстремальных регионов.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Войников В.К., Боровский Г.Б., Колесниченко А.В., Рихванов Е.Г.* Стрессовые белки растений. – Иркутск : Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. – 141 с.
2. *Ставніцер М.Ф.* Таємниці шостої частини світу. – К., 1958. – 240 с.
3. *Convey P., Gibson J.A.E., Hillenbrand C.-D. et al.* Antarctic terrestrial life – challenging the history of the frozen continent? // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2008. – **83**, № 2. – P. 103–117.
4. *Parnikoza I., Kozeretska I., Kunakh V.* Vascular plants of the Maritime Antarctic: origin and adaptation // Amer. J. Plant Sci. – 2011. – **2**, № 3. – P. 381–395.
5. *Frenot Y., Chown S.L., Whinam J. et al.* Biological invasions in the Anthartic: extent, impacts and implications // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2005. – **80**, № 1. – P. 45–72.
6. *Alberdi M., Bravo L. A., Gutierrez A. et al.* Ecophysilogy of Antarctic vascular plants // Physiol. Plant. – 2002. – **115**, № 1. – P. 479–486.
7. *Chwedorzewska K.J., Bednarek P.T.* Genetic and epigenetic studies on populations of *Deschampsia antarctica* Desv. from contrasting environments on King George Island // Polish Polar Res. – 2011. – **32**, № 1. – P. 15–26.
8. *Holdgate M.W.* Terrestrial ecology in the maritime Antarctica // Biologie Antarctique / Eds R. Carick, M. Holdgate, J. Prevost. – Paris, 1964. – P. 181–194.
9. *Crossley L.* Explore Antarctica. – Cambridge : Univ. press, 1995. – 112 c.
10. *Antarctica*: Secrets of the Southern Continent / Ed. D. McGonigal. – London, 2008. – 400 p.
11. *Soper T., Scott D.* Antarctica: a Guide to the Wildlife (Bradt Travel Guide). – Chalfont St Peter, UK, 2008. – 160 p.
12. *Ross R.M., Hofmann E.E., Quetin L.B.* Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula // Antarct. Res. Ser. – Washington, 1996. – Vol. 70. – 448 p.
13. *Kim J.H., Ahn I.-Y., Lee K.S. et al.* Vegetation of Barton Peninsula in the neighborhood of King Sejong Station (King George Island, maritime Antarctic). // Polar Biol. – 2007. – **30**. –P. 903–916.
14. *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.
15. *Zhivet'ev M.A., Graskova I.A., Dudareva L.V. et al.* Change of fatty-acid composition in plants during adaptation to hypothermia // J. Stress Physiol. Biochem. – 2010. – **6**, № 4. – P. 51–65.
16. *Таран Н.Ю., Бацманова Л.М., Оканенко О.А.* Адаптаційні реакції *Deschampsia antarctica* Desv. за умов Антарктики на дію оксидного стресу // Укр. бот. журн. – 2007. – **64**, № 2. – С. 279–289.
17. *Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. и др.* Физиология растений / Под ред. И.П. Ермакова. – М.: Academia, 2005. – 604 с.
18. *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 // Укр. бот. журн. – 2008. – **65**, № 4. – P. 504–511.
19. *Pearce R.S.* Molecular analysis of acclimation to cold // Plant Growth Reg. – 1999. – **29**. – P. 47–76.
20. *Thomashow M.F.* Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms // Plant Mol. Biol. – 1999. – **50**. – P. 571–599.
21. *Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.-K.* Gene regulation

during cold acclimation in plants // Physiol. Plant. – 2006. – **126**. – P. 52–61.
22. *Трунова Т.И.* Растение и низкотемпературный стресс. – М.: Наука, 2007. – 54 с.
23. *Колесниченко А.В., Войников В.К.* Белки низкотемпературного стресса у растений. – Иркутск, 2003. – 196 с.
24. *Грабельных О.И.* Функция и локализация стрессового белка 310 кДа в митохондриях растений : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2000. – 17 с.
25. *Ушакова Д.Н., Даль В.И.* Большой энциклопедический словарь. – Россия : dicView, 2000. – 1000 с.
26. *Huiskes A.H.L., Convey P., Bergstrom D.M.* Trends in antarctic terrestrial and limnetic ecosystems : Antarctica as a global indicator. – Springer, 2006. – P. 1–13.
27. *Bravo L.A., Griffith M.* Characterization of antifreeze activity in Antarctic plants // J. Exp. Bot. – 2005. – **56**, № 414. – P. 1189–1196.
28. *Таран Н.Ю., Оканенко О.А., Ожередова І.П. та ін.* Особливості складу компонентів ліпідного та пігмент-білкових комплексів фотосинтетичних мембран *Deschampsia antarctica* Desv. // Доп. НАН України. – 2009. – **2**. – С. 173–178.
29. *Gielwanowska I., Szczuka E., Bednara J., Gorrecki R.* Anatomical features and ultrastructure of *Deschampsia Antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats // Ann. Bot. – 2005. – **96**. – P. 1109–1119.
30. *O'Reilly J.L.* Policy and practice in Antarctica. – Pro Quest, 2008. – 313 p.
31. *Xu Z., Li J.* Biotechnology and sustainable agriculture 2006 and beyond: Proc. 11th IAPTCB Congr. (Beijing, 13–18 aug. 2006). – Dordrecht : Springer, 2008. – 520 p.
32. *Alberdi M., Corcuera L.J.* Cold acclimation in plants // Phytochemistry. – 1991. – **30**. – P. 3177–3184.
33. *Kyryachenko S.S., Kozeretska I.A., Rakusa-Suszczewski S.* The genetic and molecular biological enigma of *Deschampsia antarctica* in Antarctica // Cytology and Genetics. – 2005. – **39**, № 4. – P. 75–80.
34. *База* даних NCBI. Режим доступу: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein
35. *Бильданова Л.Л., Салина Е.А., Шумный В.К.* Основные свойства и особенности эволюции антифризных белков // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – **16**, № 1. – С. 250–270.
36. *Pat.* WO 2005/049835 A1Ice recrystallisation inhibition protein or antifreeze proteins from *Deschampsia*, *Lolium* and *Festuca* species of grass. / G. Spangenberg et al. // http://www.wipo.int/pctdb/en/wo.jsp?IA=AU2004001633&DISPLAY=DESC
37. *Kalendar R., Tanskanen J., Chang W. et al.* Cassandra retrotransposons carry independently transcribed 5S RNA // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2008. – **105**, № 15. – P. 5833–5838.
38. *Greenberg A.K., Donoghue M.J.* Molecular systematics and character evolution in *Caryophyllaceae* // Taxon. – 2011. – **60**, № 6. – P. 1637–1652.
39. *Косаковская И.В.* Стрессовые белки растений. – К., 2008. – 154 с.
40. *Gusta L.V., Trischuk R., Weiser C.J.* Plant cold acclimation : The role of abscisic acid // Plant Growth Reg. – 2005. – **24**. – P. 308–318.
41. *Войников В.К., Иванова Т.Г., Рудиковский А.В.* Белки теплового шока растений // Физиология растений. – 1994. – **31**. – С. 970–979.
42. *Zuciga G.E., Zuciga-Feest A., Inostroza P. et al.* Sugars and enzyme activity in the grass *Deschampsia antarctica* // Antarct. Sci. – 2003. – **15**, № 4. – P. 483–491.
43. *Zúciga-Feest A., Ort D.R., Gutiérrez A. et al.* Light regulation of sucrose-phosphate synthase activity in the freezing-tolerant grass *Deschampsia antarctica* // Photosynthesis Res. – 2005. – **83**. – P. 75–86.
44. *Philipp M., Böcher J., Mattson O., Woodell S.R.J.* A quantitative approach to the sexual reproductive biology and population structure of some arctic flowering plants : *Dryas integrifolia*, *Silene acaulis* and *Ranunculus nivalis* // Meddr. Grönland, Biosci. – 1990. – **34.** – P. 1–60.
45. *Hennion F., Huiskes A.H.L., Robinson S., Convey P.* Physiological traits of organisms in a changing environmemt // Trends in antarctic terrestrial and limnetic ecosystems : Antarctica as a global indicator / Eds D.M. Bergstrom et al. – Dordrecht : Springer, 2006. – P. 127–157.
46. *Ruhland C.T., Xiong F.S., Clark W.D., Day T.A.* The influence of ultraviolet-b radiation on growth, hydroxycinnamic acids and flavonoids of *Deschampsia antarctica* during springtime ozone depletion in Antarctica // Photochem. Photobiol. – 2005. – **81**, № 5. – P. 1086–1093.
47. *Pereira B.K., Rosa R.M., da Silva J. et al.* Protective effects of three extracts from Antarctic plants against ultraviolet radiation in several biological models // Photochem. Photobiol. – 2009. – **96**, № 2. – P. 117–129.
48. *Кунах В.А.* Жебраковские чтения. 3. Онтогенетическая пластичность генома как основа адаптивности растений // Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси / Отв. ред. А.В. Кильчевский. – Минск, 2011. – 56 с.
49. *Кунах В. А.* Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика : Сб. науч. тр. – Минск, 2011. – Том 12. – С. 7–14.
50. *Кунах В.А.* Мобільні генетичні елементи і пластичність геному рослин. – К.: Логос, 2013. – 286 с.

51. *Парникоза И.Ю., Козерецкая И.А., Мирюта Н.Ю. и др.* Экологическая обусловленность межпопуляционной гетерогенности *Deschampsia antarctica* Desv. Прибрежной Антарктики // Россия в Антарктике : Тез. науч. конф. (Санкт-Петербург, 12–14 апр. 2006 г.). – СПб, 2006. – С. 124–125.
52. *Levin D.A.* The role of chromosome changes in plant evolution. – Oxford : Univ. press, 2000. – 240 p.
53. *Селедец В.П., Пробатова Н.С.* Экологический ареал и некоторые проблемы дифференциации в семействе Poaceae российского Дальнего Востока // Проблемы эволюции : Сб. науч. ст. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 213–220.
54. *Nuelas J.P., Sardans J., Estiarte M. et al.* Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere // Global Change Biol. – 2013. – **19**. – P. 2303–2338.
55. *Purdy B.G., Bayer R.J.* Genetic diversity in the tetraploid sand dune endemic *Deschampsia mackenzieana* and its widespread diploid progenitor *D. cespitosa* (Poaceae) // Amer. J. Bot. – 1995. – **82**. – P. 121–130.
56. *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.
57. *Bennett M.D., Smith J.B., Heslop-Harrison J.S.* Nuclear DNA amounts in angiosperms // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1982. – **216**, № 1203. – P. 179–199.
58. *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.
59. *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**, № 2/4. – P. 121–128.

Надійшла 21.11.13