



І.Д. ГУМЕНЮК, Л.І. МУСАТЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
physioplants@mail.ru

**ПРИСТОСУВАННЯ *PERSICARIA*
AMPHIBIA (L.) DELARBRE ДО ЗМІН
ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА**

Ключові слова : адаптація, абсцизова кислота, етилен, М.Г. Холодний, *Persicaria amphibia*

Ім'я академіка Миколи Григоровича Холодного — видатного і різнобічно обдарованого природодослідника — всевітньо відоме передусім як творця гормональної теорії тропізмів та засновника вітчизняної ендокринології рослин. З часів М.Г. Холодного проблема фітогормонів — одна з пріоритетних у фізіології рослин. Продовжуючи справу свого вчителя, його послідовники у відділі фітогормонології Інституту ботаніки, які вивчають комплекс ендогенних фітогормонів у представників різних систематичних груп судинних рослин і спорових, розширюють дослідження фізіологічних функцій гормонів, зокрема, регуляції процесів росту на рівні клітин, тканин, органів і організмів, природи гормональних факторів цвітіння, адаптивної ролі фітогормонів тощо.

У представленій статті ми вважали за необхідне нагадати читачам про екологічні дослідження М.Г. Холодного. Йдеться про вивчення адаптивних анатомічних змін вербозілля лучного (*Lysimachia nummularia*) за умов зміни середовища зростання з наземного на водне. При цьому вчений відзначав зміни зовнішньої форми

і анатомічної будови окремих органів вербозілля. Ці спостереження дозволили йому припустити, що у предків сучасних водних рослин, а також рослин-амфібій деякі особливості пристосувального характеру виникли не завдяки поступовому нагромадженню і підсумовуванню незначних відхилень від нормального типу, а шляхом різких стрибків, які відразу змінюють ті або інші ознаки організму в бік їх більшої відповідності новим умовам існування (як реакція-відповідь на раптову зміну зовнішніх умов) і які згодом були закріплені та вдосконалені природним добром [12].

Зауважимо, що після багатьох десятиліть вивчення фенотипічної пластичності рослин більше відомо про її потенційне екологічне та еволюційне значення, ніж про її справжній прояв у рослин з різних середовищ зростання, з різними формами росту і з різних філогенетичних груп. Тому не втрачає своєї актуальності вивчення особливостей адаптації у видів, що зростають у природному середовищі, коли певний вид стресу разом з комплексом усіх діючих факторів розвивається повільно та впродовж тривалого часу, тоді як у лабораторних умовах стрес переважно односпрямований і здебільшого є порівняно швидким [16]. Протистояння стресам у ході еволюції зумовило виникнення у рослин механізмів сприйняття зовнішніх сигналів і регуляції фізіологічних процесів [30]. Безперечно, роль посередників між факторами середовища і реакцією рослин на їх варіювання відіграють фітогормони. Тому поряд з вивченням особливостей адаптації *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre до варіювання умов зростання, зокрема анатомічних змін листкових пластинок, ми вважали доцільними дослідження фітогормонів, у тому числі абсцизової кислоти (АБК) й етилену, як стресових гормонів.

Persicaria amphibia — типовий амфібійний вид з водною — var. *natans* Leys. та суходільною — var. *terrestre* Leys. формами (*Polygonaceae*), який характеризується широкою екологічною амплітудою, здатний до існування в гідрофазі, прибережній, болотній і наземній екофазах, утворюючи екобіоморфи. У них і проявляється високий ступінь адаптації виду до коливання рівня води впродовж вегетації [23]. Рослинний матеріал збирали на початку вегетації і у період цвітіння в один і той самий час доби на ставках у с. Гоголів Київської обл. під час польових експедицій у травні—серпні 2005—2006 рр. Досліджували листки верхні, нижні і 3-го ярусу обох форм *P. amphibia*. Нижні листки водної форми до фази цвітіння завершили своє існування.

Анатомічні дослідження проводили за допомогою світлового мікроскопа CARL ZEISS NU-2 і сканувального електронного мікроскопа JSM-35.

Виділення та аналіз фітогормонів виконували згідно з [9]. Кількісний вміст АБК у зразках визначали на вискоефективному рідинному хроматографі фірми Pye Unicam 4000, етилену — на газовому хроматографі «Chromatograf-504» (Польща) з пломенево-іонізаційним детектором.

Морфо-анатомічні дослідження вегетативних органів показали, що водні форми *Persicaria amphibia* характеризувалися плаваючими, овальноланцетоподібними листками із заокругленою основою і гострою чи тупою верхів-

кою, а суходільні — повітряними, видовженоланцетоподібної форми [4]. Площа листкової пластинки водної форми від початку вегетації до цвітіння фактично не змінювалася (відповідно, 17,5 і 18,5 см²), тоді як у суходільної за цей період вона збільшилася майже вдвічі (від 9,1 до 17,8 см²).

На початку вегетації листкові пластинки *P. amphibia* суходільних форм були товстішими порівняно з водними, що зумовлено більшою товщиною губчастої тканини та верхньої епідерми. Це, очевидно, пов'язано зі збільшенням розмірів клітин і може вказувати на стійкість до водного дефіциту, оскільки більші клітини за водного дефіциту відіграють водозапасаючу роль [1]. У період цвітіння зменшувалася товщина листкових пластинок суходільних форм порівняно з початком вегетації та водними формами, що неодноразово відзначалося за умов водного дефіциту і вважається однією з ознак ксероморфності [1, 6, 7, 11].

Дослідження за допомогою сканувальної електронної мікроскопії виявили, що рослини суходільної форми характеризуються амфістоматичними листками, типовими для ксерофітів чи мезофітів, пристосованих до посушливих умов середовища [6, 10]. Встановлено, що на початку вегетації сумарна кількість продихів на обох поверхнях листкової пластинки у суходільних форм *P. amphibia* була меншою, ніж у водних, а в період цвітіння — більшою. Хоча, на перший погляд, менша кількість продихів у суходільної форми на початку вегетації і суперечить закону Заленського [6], однак пізніше зроблений ним висновок про послаблення чи повну відсутність однієї пристосувальної ознаки в разі наявності іншої, різко вираженої, можна пояснити опушеністю листкових пластинок. До того ж показано, що види із сильно опушеними листками мають меншу кількість продихів на одиницю поверхні порівняно з видами з неопушеними листками [1, 4].

Цікаво зауважити, що в регуляції продихової апертури за водного дефіциту важливу роль відіграє абсцизова кислота, від концентрації якої у ксилемі залежить закриття продихів [28]. Проте ступінь останнього інколи є більшим, ніж це може відповідати концентрації АБК. Вілкінсон і Девіс [28] пояснюють це цілковитим заповненням симпластного резервуару листка, у зв'язку з чим вміст АБК зростає у продихових клітинах не тільки в результаті проникнення синтезованого у клітинах листка чи кореня гормону, а й тому, що АБК, яка транспортувалась у листок ксилемою, не надходить у заповнений симпласт. Окрім того, симпласт має здатність втрачати АБК при збільшенні рН ксилемного соку чи підкислюванні цитоплазми за посухи, що призводить до закриття продихів і без збільшення концентрації фітогормону в листку. Зміна концентрації абсцизової кислоти в ксилемному соці також може бути результатом її вивільнення з неактивних транспортних форм і переміщення з листків у флоему міжвузлів. Сприйняття АБК сигналу продихами залежить і від їх чутливості, що, як відомо, може змінюватись як у ході добового циклу, онтогенезу, так і у відповідь на зміни в електричному

й осмотичному мембранному потенціалах, створених самими продоховими клітинами, а також залежно від складу апопласту та повітряного мікроклімату навколо листка [25, 28].

Немає сумніву в тому, що роль АБК в адаптивних реакціях рослин не обмежується лише або переважно регуляцією продохової провідності. Гормон індукує новоутворення специфічних стресових білків, а також білків-дегідринів [13, 15]; виконує антиоксидантну роль [8]; бере участь в осмотичному регулюванні водного потенціалу за рахунок синтезу осмолітів [16]. Екзогенна обробка рослин абсцизовою кислотою збільшує їхню толерантність і сприяє швидкій адаптації до стресових умов [13, 15, 18, 28]. Також не останнє місце займає взаємодія АБК з іншими фітогормонами, які разом утворюють комплекс взаємодіючої інформаційної мережі передачі сигналів, що визначають роль фітогормональної системи в цілому чи окремих її компонентів в адаптації рослин до стресових умов.

В усіх досліджуваних нами органах обох форм *P. amphibia* виявлена як вільна, так і зв'язана форми абсцизової кислоти. Водночас раніше повідомлялося, що у вегетативних органах водної форми частухи подорожникової вона відсутня [7]. Проте вивчення фітогормонального балансу *Sium latifolium* L., який також є повітряно-водною рослиною, показало наявність АБК у листках та суцвіттях рослин на різних етапах онтогенезу як у добре зволоженому середовищі, так і за помірного водного дефіциту [3].

На початку вегетації зв'язана форма АБК у var. *terrestre* переважала над такою у var. *natans* у нижніх і верхніх листках. У листках суходільних рослин превалують зв'язані форми гормону над вільними. У період цвітіння у верхніх листках суходільної форми виявлено вільну і зв'язану АБК, тоді як у водної — лише зв'язану. Враховуючи здатність до кон'югації та катаболізму синтезованих (іноді в значних кількостях) за стресових умов вільних форм АБК, можна припустити, що збільшення її зв'язаних форм свідчить, з одного боку, про інактивіацію перших (вільних), а з іншого — про те, що кон'югована АБК є або стабільним, резервним, кінцевим продуктом метаболізму, або може розщеплюватися, регулюючи у такий спосіб активність фітогормону. А подібного роду перетворення фактично є основою гомеостатичних реакцій компонентів фітогормональної системи [2].

Надзвичайно важливе місце у гормональному комплексі рослини, підтриманні балансу фітогормонів на необхідному для конкретної ситуації рівні, а отже, й адаптації рослин до умов навколишнього середовища належить етилену [14, 17, 24]. Дослідження показали, що листки водної форми *P. amphibia* у період цвітіння характеризувалися значно більшою інтенсивністю виділення етилену (майже у 18—20 разів) порівняно із суходільною. Morgan і Drew [22] припускають, що продукція етилену у рослин за водного стресу залежить від того, з якою швидкістю зменшується водний потенціал листка. Показано, що вміст етилену за посухи збільшується тоді, коли водний потенціал листка або не змінюється, або повільно зменшується, наприклад у томатів за м'якої

посухи. Коли ж у листках відзначається водний дефіцит чи швидко знижується їх водний потенціал, кількість етилену в них зменшується [25]. Наші дослідження показали, що в листках суходільної форми *P. amphibia* у період цвітіння дефіцит водного насичення був на 9 % більшим, аніж у водних форм [5]. Крім того, відомо, що у тканинах напівводних рослин чи рослин в умовах затоплення міститься більше етилену порівняно з наземними. Це є необхідним для видовження занурених органів і забезпечення їх контакту з повітряним середовищем. Накопичення етилену у занурених органах підвищує чутливість тканин до ГК, яка і забезпечує їх швидку елонгацію [19, 20, 27]. Припускають, що інтенсифікація процесів утворення етилену передують накопиченню абсцизової кислоти, яка, своєю чергою, впливає на швидкість утворення етилену за принципом зворотного зв'язку, оскільки є ефективним інгібітором синтезу аміноциклопропанкарбосинтетази (АЦК) — ферменту, котрий каталізує утворення попередника етилену [29].

Отже, дані літератури та наші власні показали, що пристосування *P. amphibia* до варіювання водного середовища забезпечується анатомо-морфологічними і фізіолого-біохімічними адаптивними змінами. Зокрема, пристосування до наземних умов полягають у зміні товщини листкових пластинок, кількості клітин мезофілу та епідерми, їх розмірів, утворенні листків амфістоматичного типу, зміні кількості продихів та появі опушеності. Реакції фітогормональної системи стосувалися змін гормонального комплексу, зокрема, вмісту стресових гормонів АБК й етилену, участь яких в адаптації рослин спрямована на підтримання росту і розвитку в конкретних умовах.

1. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад, 1954. — 184 с.
2. Васюк В.А., Генералова В.М., Мартин Г.Г. та ін. Структура листків та гормональний комплекс проростків кукурудзи при високотемпературному стресі // Укр. ботан. журн. — 2000. — 57, № 5. — С. 483—489.
3. Веденічева Н.П., Васюк В.А., Генералова В.М., Мусатенко Л.І. Гормональний комплекс *Sium latifolium* L. в різних екологічних умовах зростання // Укр. ботан. журн. — 2004. — 61, № 3. — С. 94—99.
4. Гуменюк І.Д., Мусатенко Л.І. Анатомічні особливості вегетативних органів *Persicaria amphibia* (L.) Delarbge за умов помірного водного дефіциту // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 5. — С. 699—713.
5. Гуменюк І.Д., Мусатенко Л.І. Вплив помірного водного дефіциту на особливості водного режиму листків *Persicaria amphibia* (L.) Delarbge // Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту. Серія Біол. — 2006. — Вип. 1, № 8. — С. 82—87.
6. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Киев, 1904. — 211 с.
7. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Е.Л. Кордюм, К.М. Сытник, В.В. Бараненко и др. — Киев: Наук. думка, 2003. — 283 с.
8. Курчій Б.О. Біологічна роль абсцизової кислоти і етилену та їхній синтез в рослинах за дії стресів: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2002. — 40 с.
9. Методические рекомендации по определению фитогормонов. — Киев, 1988. — 78 с.

10. Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Коробицына Е.Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиол. раст. — 1998. — **45**, № 4. — С. 539—548.
11. Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. — Киев: Наук. думка, 1978. — 392 с.
12. Холодний М.Г. Пристосування наземних рослин до водного середовища // М.Г. Холодний. Вибрані праці. — К.: Наук. думка, 1970. — С. 370—378.
13. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. — Уфа: Гилем, 2001. — 160 с.
14. Apelbaum A., Yang S.F. Biosynthesis of stress ethylene induced by water deficit // Plant Physiol. — 1981. — **68**, N 3. — P. 594—596.
15. Blackman S.A., Oberndorf R.L., Leopold A.C. ABA induced LEA proteins and desiccation tolerance in development soybean seeds // Plant Physiol. — 1993. — **102**, N 1. — P. 6—12.
16. Bray E.A. Molecular responses to water deficit // Plant Physiol. — 1993. — **103**. — P. 1035—1040.
17. Dong X. SA, JA, Ethylene, and disease resistance in plants // Curr Opin Plant Biol. — 1998. — **4**, N 1. — P. 316—323.
18. Guinn G., Brummett D.L. Changes in free and conjugated indole-3-acetic acid and abscisic acid in young cotton fruits and their abscission zones in relation to fruit retention during and after moisture stress // Plant Physiol. — 1988. — **86**, N 1. — P. 28—31.
19. Hoffmann-Benning S., Kende H. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice // Plant Physiol. — 1992. — **99**. — P. 1156—1161.
20. Kende H., Knaap E., Cho H.-T. Deepwater Rice: a model plant to study stem elongation // Plant Physiol. — 1998. — **118**. — P. 1105—1110.
21. LeNoble M.E., Spollen W.G., Sharp R.E. Maintenance of shoot growth by endogenous ABA: genetic assessment of the involvement of ethylene suppression // Journ. of Experimental Botany. — 2004. — **55**. — P. 237—245.
22. Morgan P.W., Drew M.C., Bornman C.H. Ethylene and plant responses to stress // Physiol. Plantarum. — 1997. — **100**, N 3. — P. 620—630.
23. Partidge J.W. *Persicaria amphibia* (L.) Gray (*Polygonum amphibian* L.) // Journal of Ecology. — 2001. — **89**, N 3. — P. 487—501.
24. Smalle J., Van der Straeten D., Bornman C.H. Ethylene and vegetative development // Physiol. Plantarum. — 1997. — **100**, N 3. — P. 593—605.
25. Sobehi W.Y., Dodd I.C., Bacon M.A., et al. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying // Journal of Experimental Botany. — 2004. — **55**, N 407. — P. 2353—2363.
26. Spollen W.G., LeNoble M.E., Sanmels T.D. et al. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production // Plant Physiol. — 2000. — **122**. — P. 967—976.
27. Steffens B., Wang J., Sauter M. Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice // Planta. — 2006. — **222**, N 3. — P. 604—612.
28. Wilkinson S., Davies W.J. ABA-based chemical signaling: the coordination of responses to stress in plants // Plant, Cell and Environment. — 2002. — **25**, N 2. — P. 195—210.
29. Yang J., Zhang J., Liu K., Wang Z., Liu L. Abscisic acid and ethylene interact in wheat grains in response to soil drying during grain filling // New Phytologist. — 2006. — **171**. — P. 293—303.
30. Zhang J., Jia W., Vang J., Abdelbagi M.I. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses // Field Crops Research. — 2006. — **97**, N 1. — P. 111—119.

Рекомендує до друку
К.М. Ситник

Надійшла 27.03.2007

И.Д. Гуменюк, Л.И. Мусатенко

Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ *PERSICARIA AMPHIBIA* (L.) DELARBRE
К ИЗМЕНЕНИЯМ ВОДНОЙ СРЕДЫ

Изучены особенности адаптации *Persicaria amphibia* к изменениям водной среды. Показано, что анатомо-морфологические приспособления заключаются в изменениях толщины листьев, количества клеток мезофилла и эпидермы, их размеров, образовании листьев амфистоматического типа, изменений количества устьиц и опушенности листьев. Исследование содержания АБК в листьях показало, что в начале вегетации связанная АБК преобладала в листьях суходольных форм по сравнению с водными. В период цветения в верхних листьях суходольной формы отмечено присутствие как свободной, так и связанной АБК, тогда как у водной — только связанной. Интенсивность выделения этилена листьями водной формы была значительно большей (в 18—20 раз), чем у суходольной.

Ключевые слова: адаптация, абсцизовая кислота, этилен, М.Г. Холодный, *Persicaria amphibia*

I.D. Gumenyuk, L.I. Musatenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

THE ADAPTATIONS OF *PERSICARIA AMPHIBIA* (L.) DELARBRE
TO CHANGES OF WATER ENVIRONMENT

The features of adaptation *Persicaria amphibia* to changes of water environment are investigated. It is shown, that the anatomo-morphological adaptations consist in changes of thickness of leaves, quantity of cells of mesophyll and epidermis, their sizes, reduction of quantity of stomata, formation of amphistomata leaves, changes of quantity of stomata and formation of pilary leaves. Researches of the contents of ABA in leaves has shown, that in the beginning of vegetation prevailed conjugated ABA in terrestrial forms, in comparison with water form. During flowering at top leaves of terrestrial forms the presence both free, and conjugated ABA, whereas at water — only conjugated is marked. The intensity of allocation ethylene of leaves of the water form was much more (at 18—20 of time), than terrestrial form.

Key words: adaptation, Abscisic acid, Ethylene, M.G. Kholodny, *Persicaria amphibia*.