

## Проблеми фітофізіології

---

Якісний склад учасників, наукова програма пленарних засідань, численних симпозіумів, «круглих столів» та постерних сесій МБК підтвердили, що сучасна біологія рослин як мультидисциплінарна наука вийшла далеко за межі своїх класичних сфер і перетворилася у надзвичайно актуальну науку, що стала зв'язуючою ланкою між загальною біологією та екологією, з одного боку, та фізико-хімічною і молекулярною біологією — з іншого. Вирішення багатьох глобальних проблем, таких як захист навколишнього середовища і розробка теоретичних основ збереження різноманітності планети, принципово нових методів індукції генетичної різноманітності культурних рослин (ДНК-технології, інтродукція рослин), пошук альтернативних джерел енергії, сертифікація якості продуктів харчування, фітофармакологія, залежить від розвитку досліджень саме у галузі біології рослин.

© М.М. МУСІЄНКО, 2006

*ISSN 0372-4123. Укр. ботан. журн., 2006, т. 63, № 1*

107

Це були головні положення доповіді «Біологія рослин у XXI столітті» (D.H. von Wettstein, USA), виголошеної при відкритті Конгресу. Величезний обсяг інформації щодо структури і функції генів та розшифрованих геномів доповідач назвав єдиним інформаційним полем. Геномні зміни не корелюють зі швидкістю морфологічної еволюції, а складність структури і функцій живих організмів — з числом генів у геномі. Несподіваним парадоксом виявився факт, що геноми рису, арабідопсису та *Homo sapiens* складені лише із приблизно 30 тис. генів. Це засвідчує, що незначні зміни в системі регуляції генів можуть забезпечити появу фундаментальних відмінностей між організмами. Еволюційний процес використовував одні й ті самі гени в різних комбінаціях на різних етапах онтогенезу. Секвенування нових геномів дозволило спрямувати майбутні дослідження на з'ясування функції конкретних генів.

З 27 пленарних наукових доповідей 15 були присвячені актуальним проблемам фізіології та біохімії (T. Bisseling, the Netherlands; Inderjit, India; S. Long, USA; C. Korner, Switzerland; L. Adler, USA; P. Hepler, USA), молекулярної біології (D. Baulcombe, USA; E. Beck, Germany; N. Lewis, USA; H. Hirt, Austria; B. Gunning, Australia; W. Martin, Germany) та біотехнології рослин (P. Cox, USA; L. Lieberei, Germany; J. Thomason, South Africa).

Упродовж роботи Конгресу паралельно відбувалися засідання 228 симпозіумів. Наукова програма майже 70 з них була присвячена фітофізіології і відобразила сучасний рівень фізико-хімічної біології рослин, зорієтувала вчених на майбутні тенденції розвитку фундаментальної науки у даній галузі.

Серед ключових проблем сучасної фізіології рослин у центрі уваги були функціональна біологія рослин; клітинна біологія; фітогормони, ріст і розвиток рослин; внутрішньоклітинна сигналізація, рецепція сигналів та їх трансдукція; окиснювальний стрес, старіння і апоптоз; механізми відповіді рослин на глобальні зміни клімату; абіотичний стрес, адаптація і стійкість; молекулярна систематика, філогенія і біохімічні маркери; цитоскелет; фіто-ремедіація; фітофармацевтика; алелопатія — від молекули до екосистеми; молекулярна фізіологія морських водоростей; механізми взаємодії в системі рослина-хазяїн і фітопатогени; азотфіксація; глобальні зміни концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері і фотосинтез; моніторинг і фітоіндикація; біосинтез вторинних метаболітів; геноміка, протеоміка та метаболіоміка.

Розвиток фітофізіології, як і будь-якої іншої науки, залежить не лише від нових ідей, а й від нових методологій (W. Gram, United Kingdom; K. Stehfest, Germany). Як відомо, більшу частину знань у галузі біології рослин здобуто з використанням методів, котрі дозволяли одержувати лише дискретну інформацію про їх життєдіяльність. Однак фізіологічні функції та біохімічні реакції метаболізму здійснюються переважно в нелінійному, осцилюючому режимі. Тому для з'ясування їхнього механізму застосовують сучасні методи (інфрачервону спектроскопію, радіоактивні та стабільні ізотопи, ЯМР- та позитрон-емісійні томографи, флуоресцентні зонди тощо), за

допомогою яких можливо реєструвати просторово-часові параметри метаболічних процесів без руйнування цілісності організму (J. Kikuchi, Japan; U. Schurr, Germany; F. Moss, USA).

Останнім часом нові знання про механізми процесів, що відбуваються в рослині, накопичуються дуже швидко завдяки впровадженню сучасних методів молекулярної біології, генної та клітинної інженерії у комбінації з класичними і фізіологічними. Такі методи дозволяють досліджувати динаміку метаболічних циклів рослинного організму в реальному часі без ушкодження клітини.

У різних напрямках біології рослин широко запроваджуються новітні молекулярно-біологічні методи вивчення експресії значної кількості індивідуальних генів, фізіології генетично модифікованих організмів. Розроблено технології одержання трансгенних рослин із заданими властивостями — наприклад, «золотий рис», в якому синтезується і накопичується провітамін А (I. Porticus, Switzerland).

У зв'язку з появою нового типу — генетично модифікованих організмів значно розширилися методичні можливості для проведення фундаментальних досліджень із трансгенними рослинами. Тому значну увагу на Конгресі було звернуто на фізіологію трансгенних рослин, їх одержання та практичне застосування генетично модифікованих форм (J. Chen, M. Miyao-Tokutomi, Japan; J. Leman-Hurwitz, Israel; J. Lee, Korea).

Трансгенні рослини вже займають десятки мільйонів гектарів, замінюючи своїх натуральних попередників, тому необхідне детальне вивчення всіх особливостей метаболізму таких організмів. Водночас зверталася увага на проблеми біологічної безпеки та біоетики у зв'язку з використанням новітніх біотехнологій і генетично модифікованих організмів (A. Halsberger, G. Tzotzos, Austria; K. Amman, Switzerland).

Крім методів генної інженерії великі можливості для створення нових різноманітних форм рослин відкриває використання клітинних технологій (A. Alfermann, R. Bock, Germany). Вже розроблено методи, які дозволяють керувати властивостями унікальної експериментально створеної біологічної системи — популяції рослинних соматичних клітин *in vitro* (наприклад, за рахунок внесення до культурального живильного середовища регуляторів росту).

Система *in vitro* дає змогу вивчати клітинні та молекулярні основи морфогенезу. Дослідження генетичного контролю морфогенезу *in vitro* має надзвичайно велике значення для розвитку і вдосконалення різноманітних фітобіотехнологій (A. Alfermann, Germany). Біологічні системи *in vitro* є дуже перспективними для збереження генофонду цінних біоресурсів, зокрема кріобанків для депонування найцінніших культурних і дикорослих видів (M. Ramsay, United Kingdom).

Новітні комп'ютерні технології дозволяють порівнювати нові гени з тими, які кодують білки з уже відомими функціями. Сучасні методи дають змогу

вивчати всі транскрибовані частини геному, тобто транскриптом, і повний набір білків клітини — протеом (J. Jang, USA).

Як наголошувалося у багатьох доповідях (O. Jensen, Denmark; K.J. van Wijk, USA; E. Bona, Italy; K. Gallardo, Germany; A. Millar, Australia; S. Miras, France), дослідження біології рослин, зокрема фітофізіології, вкрай необхідні саме тепер, у постгеномний період, коли функція окремих генів (геноміка) має бути перекладена на мову функціонування конкретних білків (протеоміка), метаболізму окремих клітин, тканин, органів (метаболіоміка).

Ціла низка доповідей присвячувалася саме проблемам геноміки (S. Hodges, T. Vernoux, M. Oliver, USA; U. Maier, Germany; V. Albert, Norway), протеоміки (O. Jensen, Denmark; A. Millar, Australia; N. Rollands, France; G. Berta, Italy; K. Gallardo, Germany; T. Pawlowski, Poland), метаболіоміки (W. Weckwerth, Germany; R. Verpoorte, the Netherlands; S. Rasmussen, Australia) та біоінформатики (D. Hoey, Canada).

Перші експериментальні результати нового наукового напрямку — мета біоломіки змінили наші уявлення щодо поняття «функція». Як з'ясувалося, функція генів не змінюється. Білки, кодовані генами, зберігають свою основну функцію, проте змінюється її прояв у часі і просторі. При цьому змінюється не весь білок, а лише його доменна організація, яка ускладнюється. Відповідно білок, перебуваючи у зміненому внутрішньоклітинному оточенні, вступає у нові взаємодії і виявляє зовсім нові фізіологічні функції (M. Stitt, Austria).

Проведено глибокі дослідження сигнальних молекул (H. Fukuzawa, Japan), рецепції і трансдукції сигналів (D. Hader, Germany; J. Jang, USA), функціонування сигнальних ланцюгів (C. Atkins, Australia; J. Samaj, Austria) на рівні клітини і цілісного організму.

Завдяки розшифровці первинної структури геному арабідопсиса його мутантні форми широко використовуються для з'ясування структури цілісного сигнального ланцюга, який забезпечує трансдукцію і трансформацію сигналів різної природи, що надходять до рослинного організму (S. Yanagisawa, Japan; H. Paves, Estonia). Це дозволило глибше дослідити специфіку функціонування сенсорних систем рослини, які сприймають сигнал із довкілля і трансформують його на рівні клітини та цілісного організму.

Кожна клітина і рослина в цілому здатні адекватно оцінювати параметри зовнішнього і внутрішнього середовищ та швидко реагувати на їх зміну. Перетворення інформації має вирішальне значення у процесах регуляції окремих фізіологічних функцій (фототрофного і мінерального живлення, дихання, фотоморфогенезу, біопродуктивності, формування стійкості рослин до несприятливих умов тощо), їх координації та забезпечення цілісного рослинного організму.

Ключовим напрямком у фітофізіології залишається розкриття механізмів фітогормональної регуляції фізіологічних функцій (T. Nischiyama, Japan; K. Palme, R. Aloni, Germany; O. Leiser, United Kingdom; L. Musatenco, I. Kosakivska, Ukraine), інтеграції фізіологічних процесів (T. Sachs, Israel;

Y. Htlariutta, Finland) у рослинних системах різного рівня у процесі онтогенезу та адаптації до несприятливих абіотичних (S. Sultan, R. Mitter, R. Sharp, USA; B. Moffat, P. Krishna, Canada; S. Rasmusen, Australia; F. Tardieu, J. Leung, France) і біотичних природних та антропогенних факторів (M. Geber, USA).

Аналіз нуклеотидних послідовностей нещодавно виявлених мікро-РНК (одноланцюгові полінуклеотидні послідовності завдовжки лише у 20—24 нуклеотиди, які також кодується геномом поряд з матричними рибосомальними і транспортними РНК) спонукав до висновку, що такі РНК ліквідують транскрипти регуляторних білків — транскрипційних факторів. Ці фактори необхідні для регуляції активності геному в процесі онтогенезу рослин, тобто цілком ймовірно, що мікро-РНК є важливим компонентом регуляторного комплексу рослинного організму (B. Reinhart, USA).

Значних успіхів досягнуто у з'ясуванні ролі вторинних месенджерів, кальмодуліну, кальцій/кальмодулін залежних протеїнкіназ в інтеграції та функціонуванні сигнальних ланцюгів (R. Moskatiello, Italy; R. Malho, Portugal; M. Telge, Austria), рецепції фітогормонів (S. Yanagisawa, Japan), регуляції експресії геному, а також ролі білків-циклінів у регуляції клітинного циклу та диференціюванні клітин і тіоредоксинів у розвитку цілісного рослинного організму (B. Buchanan, USA; J. Murray, United Kingdom; C. Gutierrez, Spain).

Активно досліджуються внутрішньоклітинні філаменти цитоскелету — актин і міозин — у трансдукції сигналів регуляції цитокінезу, процесах поляризованого росту (C. Stalger, Quatrano, USA; D. Konopka-Postupolska, Poland; P. Hussey, Germany; L. Blancholn, France). Вивчення специфіки вторинного метаболізму у різних видів рослин є основою біотехнологій для одержання біологічно активних речовин (P. Cox, USA).

Достатньо уваги дослідники приділяють проблемам біотичного стресу (T. Boller, Switzerland; L. Ong, USA; M. Goeker, Germany; M. Weidinger, Austria), зокрема з'ясуванню механізмів, які лежать в основі стійкості рослин до патогенів, в т.ч. значення реакції надчутливості (швидка локальна загибель інфікованих рослинних клітин разом із патогеном), характерної для стійких видів і сортів рослин. Як з'ясувалося, результат взаємодії «рослина—патоген» залежить від специфіки синтезу патогеном певних токсинів та здатності рослини-хазяїна розпізнавати специфічні і нетоксичні для нього метаболіти. До того ж більшість рослин синтезують власні токсичні речовини — фітоантисипіни (сапоніни, ціаногенні глікозиди), які є першою перешкодою під час інфікування рослинного організму (M. Diamond, Ireland). Якщо патоген синтезує специфічні для конкретних видів рослин токсини, тоді відмирають клітини і гине вся рослина. Якщо ж рослинний організм розпізнає патоген за продуктами генів авірулентності (*avr*), уражені рослинні клітини відмирають разом з патогеном раніше, ніж він пошириться в усіх тканинах рослини (M. Laimer, Hungary). Кожному гену авірулентності, який продукує елісители (білки, ліпіди, полісахариди), що індукують реакції надчутливості, відповідає ген стійкості рослини-хазяїна (*R*-ген). Гени стійкості син-

тезують *R*-білки, які відповідають за рецепцію еліситорів і трансдукцію сигналу про інфікування, що індуюють специфічний захист рослини від патогену. У результаті відбувається цілий каскад реакцій, внаслідок яких формуються токсичні як для патогену, так і рослинної клітини продукти.

Здійснюється синтез захисних від патогенів пептидів (збагачених на цистеїн, тіоніни, дефензини), специфічних *PR*-білків (pathogenesis related proteins), здатних до гідролітичного розщеплення клітинних стінок патогену (С. Foyer, United Kingdom; L. Faravard, Iran). У процесі формування надчутливої реакції відбувається окиснювальний вибух (утворюється значна кількість активних форм кисню), що зумовлює перекисне окислення ліпідів, порушення цілісності мембран і як наслідок — відмирання уражених клітин разом з патогеном (некроз). Поява пероксиду водню індуює синтез саліцилової та жасмонової кислот, за участю яких формується імунітет рослин до повторного зараження. Здійснюється також синтез фітоалексинів — метаболітів вторинного походження, що формують захисний бар'єр на шляху проникнення патогену. Фітоалексини синтезуються лише у відповідь на інфікування — внаслідок експресії генів, що кодують ферменти, необхідні для їх синтезу. Вони здатні швидко пригнічувати розвиток патогену. Існують різноманітні *R*-гени, які забезпечують захист рослин від нематод, грибів, бактеріальних збудників хвороб.

У доповідях R. Kartusch (Austria) та J. Durner (Germany) було висвітлено роль нітрокису ( $\text{NO}$ ) — важливого компонента сигнальних ланцюгів рослин. Встановлено, що окиснювальний вибух, індукований реактивними формами кисню, є необхідним, але недостатнім тригером надчутливої реакції рослинного організму на проникнення патогену. Щоб ініціювати процес локальної відповіді клітини на патоген, необхідна спільна дія реактивних форм кисню з нітрокислом.

Останнім часом велику увагу в біології рослин привертають проблеми стресу, виживання й адаптації рослинного організму, спричинені не лише біотичними, а й абіотичними факторами (S. Sultan, T. Sharkei, USA; D. Grodzinsky, M. Musienko, N. Tahaan, Ukraine). Цьому сприяло інтенсивне використання молекулярних методів для вивчення традиційних проблем фізіології рослин, різке погіршення екологічної ситуації у багатьох регіонах планети внаслідок негативних глобальних змін клімату і техногенних катастроф.

Як відомо, більшість сільськогосподарських культур постійно перебувають у стресових умовах. Деякі несприятливі чинники, наприклад низькі чи високі температури, можуть діяти лише впродовж годин, інші — декількох діб, тижнів (дефіцит вологи, випрівання), а то й місяців (нестача певних мінеральних поживних елементів, посуха). Саме тому основні сільськогосподарські культури, як правило, реалізують тільки 20 % свого генетичного потенціалу.

Адаптаційний синдром рослин охоплює як неспецифічну стійкість, що індукується у найрізноманітніших стресових умовах (синтез білків теплово-

го шоку, поліамінів), так і специфічну, яка індукується в рослинному організмі лише певним типом стресових чинників. Специфічні елементи стійкості (синтез білків-антифризів, фітохелатинів, зміни у способах асиміляції вуглекислого газу тощо) потребують значно більше часу порівняно з неспецифічною реакцією-відповіддю. Стає дедалі очевиднішою ключова роль енергетичних процесів у клітині в адаптації рослин до несприятливих умов.

Різна реакція стійких і нестійких рослин на вплив низьких температур зумовлена, насамперед, відмінами у складі жирних кислот, які входять до фосфоліпідів біологічних мембран. Морозостійкість рослин великою мірою залежить від функціонування у рослинній клітині системи антифризів, кріопротекторів (гідрофільних білків, моно- й олігосахаридів, сорбіту, маніту, глікопротеїнів), здатних зв'язувати значну кількість вільної води в клітині.

Важливе значення у пристосуванні рослин до дії низьких температур належить абсцизовій кислоті. З використанням мутантів арабідопсису з'ясовано, що АБК контролює синтез білків-дегідринів, які характеризуються високою гідрофільністю та здатністю зберігати свою структуру під час різкого коливання температур. Як з'ясувалося, активність багатьох генів і білків, що експресуються під впливом низьких температур, індукується наявністю АБК. Аналогічним є вплив на рослину абсцизової кислоти і в умовах посухи (R. Sharp, A. Cuming, USA). Тому для ефективного сільськогосподарського виробництва важливо враховувати не стільки генетичний потенціал продуктивності тих чи інших культур, скільки їхню здатність проявити стійкість та адаптуватися до певних несприятливих умов.

Обговорювалися також проблеми надходження, пересування, гіперакумуляції, трансформації та молекулярних механізмів детоксикації важких металів (B. Aigner, Austria; M. Aarts, the Netherlands), фіторемедіації (K. Turnau, Poland), можливі шляхи очищення ґрунту від промислових забруднень (фітомайнінг) за допомогою металофітів — природних рослин, мінералізованих ґрунтів тощо (L. Erdei, Hungary; M. Prasad, India; G. Lingua, Italy).

Важливе місце у науковій програмі Конгресу займали й традиційні фундаментальні проблеми фізіології рослин: фотосинтезу (Y. Onoda, Japan; C. Peterhansel, Germany; W. Adams, A. Melis, USA; N. Nelson, Israel; V. Klimov, Russia; J. Barber, United Kingdom), мінерального живлення, дихання і продуктивного процесу (J. Bauhus, Australia), транспорту асимілятів, водного режиму (N. Roland, France; K. McCulloh, USA), онтогенезу і його регуляції (M. Amaral, Brasil), вторинного метаболізму (F. Hadacek, Austria), взаємовідносин рослина—мікроорганізми (P. Ryszka, Poland).

Мікроорганізми і рослини взаємодіють у досить широких межах, причому механізми їхніх взаємовідносин доволі різноманітні (A. Gange, United Kingdom; B. Sieberer, France), засновані на функціональній інтеграції генетичних систем бактерій і грибів, з одного боку, та генотипі рослин — з іншого. Допускають встановлення у процесі симбіозу надорганізмової генетичної системи, що складається із прокаріотичних та еукаріотичних компонентів, а

це зумовлює появу зовсім нових ознак у симбіотичній системі (J. Barea, Spain; M. Bucher, Switzerland).

Як неодноразово підкреслювалося у більшості доповідей Конгресу, людина постійно користується тим, що їй дає рослина. Це, насамперед, кисень для дихання, основна маса продуктів харчування, ліки, одяг і паливо, будівельні матеріали тощо. Рослини регулюють газовий склад атмосферного повітря, підтримують оптимальний баланс кисню і вуглекислого газу, озону для захисту від небезпечного впливу ультрафіолетового випромінювання. Вони захищають ґрунт від вітрової та водної ерозії, синтезують десятки тисяч різних речовин, забезпечують неперервність біогеохімічних циклів поживних речовин та екологічну рівновагу у біосфері, очищують природне середовище від забруднення, контролюють глобальні зміни клімату.

Таким чином, XVII МБК засвідчив стрімке збільшення обсягів новітніх знань про рослинний організм, появу таких методологічних підходів і технологій, які вносять кардинальні зміни в саму сутність фітофізіології.

Українські фітофізіологи — автор даного повідомлення, а також Н.Ю.Таран та О.А.Оканенко — щиро вдячні Президенту XVII МБК професору Marianne Porr за чудову організацію наукових засідань, вишукану гостинність і можливість ознайомитися з науковими здобутками біологів Віденського університету, його ботанічним садом, гербарієм, експонатами природничого музею, національною культурою і казковими ландшафтами всесвітньо відомого Віденського лісу.

*М.М. МУСІЄНКО*