Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу
Vegetation Science, Ecology, Conservation

*До 100-річчя Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України*

https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.05.347

REVIEW ARTICLE

# Роль епігенетичної регуляції в адаптивній пластичності рослин

Єлизавета Л. КОРДЮМ* , Дмитро В. ДУБИНА

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

**Abstract**. In recent decades, knowledge about the role of epigenetic regulation of gene expression in plant responses to external stimuli and in adaptation of plants to adverse environmental fluctuations have extended significantly. DNA methylation is considered as the main molecular mechanism that provides genomic information and contributes to the understanding of the molecular basis of phenotypic variations based on epigenetic modifications. Unfortunately, the vast majority of research in this area has been performed on the model species *Arabidopsis thaliana*. The development of the methylation-sensitive amplified polymorphism (MSAP) method has made it possible to implement the large-scale detection of DNA methylation alterations in wild non-model and agricultural plants with large and highly repetitive genomes in natural and manipulated habitats. The article presents current information on DNA methylation in species of natural communities and crops and its importance in plant development and adaptive phenotypic plasticity, along with brief reviews of current ideas about adaptive phenotypic plasticity and epigenetic regulation of gene expression. The great potential of further studies of the epigenetic role in phenotypic plasticity of a wide range of non-model species in natural populations and agrocenoses for understanding the molecular mechanisms of plant existence in the changing environment in onto- and phylogeny, directly related to the key tasks of forecasting the effects of global warming and crop selection, is emphasized. Specific taxa of the Ukrainian flora, which, in authors' opinion, are promising and interesting for this type of research, are recommended.

**Keywords**: adaptation, DNA methylation, epigenetic regulation, phenotypic plasticity

**Article history**. Submitted 06 September 2021. Revised 06 October 2021. Published 29 October 2021

**Citation**: Kordyum E.L., Dubyna D.V. 2021. The role of epigenetic regulation in adaptive phenotypic plasticity of plants. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(5): 347–359 [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.05.347

**Affiliation**. M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine: E.L. Kordyum, D.V. Dubyna

*Corresponding author (e-mail: *cellbiol@ukr.net*)

## Вступ

За сучасних умов антропогенного пресингу на біосферу та глобальних змін клімату, першочерговою проблемою теоретичної та експериментальної біології є пізнання механізмів функціональних взаємовідносин рослин із зовнішнім середовищем, що забезпечують їхній ріст, розвиток, репродукцію та поширення в різноманітних регіонах світу. Зміни клімату істотно впливають на умови існування біотопів, до яких рослини, що ведуть переважно нерухомий спосіб життя, повинні швидко адаптуватися. Вважається, що фенотипічна пластичність, тобто поява нових стабільних фенотипів шляхом епігенетичних модифікацій, є основою для виживання та збереження популяцій, а також одним з ключових елементів еволюції та екологічних взаємовідношень видів у біотопах (Peng, Zhang, 2009; Herrera, Bazaga, 2013; Schrey et al., 2013; Richards et al., 2017; Thiebaut et al., 2019; Miryeganeh, Saze, 2020).

© 2021 E.L. Kordyum, D.V. Dubyna. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Головним джерелом фенотипічної пластичності припускається широке поширення у рослин епігенетичних механізмів регуляції розвитку, тобто висока пластичність епігеному порівняно з геномом і одночасно достатня стабільність епігеному для передачі адаптивних змін у поколіннях. Різке підвищення епігенетичної різноманітності в популяціях рослин в умовах несприятливих змін довкілля спостерігається на практично незмінному генетичному тлі. Відомі численні спонтанні природні та експериментальні епімутації, які мають видимі фенотипічні прояви і стабільно успадковуються в поколіннях рослин. Принципова відмінність епімутацій від класичних мутацій – їхня зворотність. Така мінливість, як припускається, дозволяє рослинам адаптуватися до мінливих умов навколишнього середовища в часі, занадто короткому для виникнення адаптивних мутацій (Lachmann, Jablonka, 1996; Brautigam et al., 2013; Meyer, 2015; Ashapkin et al., 2016; Lebedeva et al., 2017). Метилування цитозину ДНК розглядається як основний молекулярний механізм, що забезпечує важливу геномну інформацію та сприяє розумінню молекулярних основ фенотипічних варіацій на основі епігенетичних модифікацій в еукаріотичних організмах, хоча рівні та закономірності метилування ДНК істотно відмінні у різних організмів (Saze et al., 2003; Peng, Zhang, 2009; Dowen et al., 2012; Herman, Sultan, 2016; Zhang et al., 2018; Kumar, Mohapatra, 2021).

Протягом останніх років відбувся величезний прогрес у розумінні ролі епігенетичної регуляції реакцій рослин на зовнішні стимули, особливо на стресові чинники, але, на жаль, переважна більшість досліджень в цьому напрямі була виконана на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Riddle, Richards, 2002; Cervera et al., 2003; Zilberman, Henikoff, 2005; Zhang et al., 2006; Vaughn et al., 2007; Jiang et al., 2014; et al., 2015). Тому інформація щодо реакцій видів рослин природної флори на зміни довкілля залишалася обмеженою.

Нові можливості для вивчення метилування ДНК у дикорослих рослин із несеквенованим геномом в екологічному аспекті за природних умов та під впливом несприятливих змін зовнішнього середовища надала розробка методу, чутливого до метилування ампліфікованого поліморфізму (methylation-sensitive amplified polymorphism, MSAP), який є модифікацією методу поліморфізму ампліфікованої довжини фрагментів (amplified fragment length polymorphism, AFLP) (Reyna-López et al., 1997) і вперше був використаний серед рослин для ідентифікації змін метилування цитозину в геномі *Oryza sativa* L. (Xiong et al., 1999). Метод MSAP включає візуалізацію в гелі продуктів полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) від селективно ампліфікованої ДНК, які розщеплюються за допомогою чутливих до метилування ферментів рестрикції. Удосконалений метод MSAP-Seq базується на звичайному аналізі маркерів MSAP і використовує всі основні етапи, такі як розщеплення чутливим до метилування ферментом рестрикції, зшивання універсальних адаптерів та ПЛР. Однак традиційне розділення ампліконів на основі гелю замінюється прямим NGS-секвенуванням (next generation sequencing, NGS) вибіркових фракцій геному. Результати оцінки ступеня та характеру метилування цитозину в геномі проростків *Hordeum vulgare* L. при дії водного дефіциту (Chwialkowska et al., 2016, 2017) із використанням такого методу продемонстрували його високу ефективність для широкомасштабного виявлення метилування ДНК у дикорослих немодельних та сільськогосподарських рослин з великими та складними геномами (Chwialkowska et al., 2017). Відмічається, що MSAP-Seq настільки ж простий, як добре відомий та звичайний MSAP, але, використовуючи найсучаснішу технологію NGS, він дозволяє проводити високопродуктивний та прямий аналіз модуляції метилування ДНК на сотнях тисяч сайтів. На відміну від традиційного MSAP, він дозволяє кількісно визначати зміни метилування ДНК, їхню безпосередню локалізацію та легко регулювати кількість отриманих послідовностей (Chwialkowska et al., 2019). За допомогою методів MSAP і MSAP-Seq в останні роки поповнилася база даних щодо значного поліморфізму метилування ДНК у рослин природних біотопів і агроценозів на популяційному та внутрішньо популяційному рівнях (Schulz et al., 2013; Trucchi et al., 2016; Thiebaut et al., 2019; Guarino et al., 2019, 2020).

Метою статті є узагальнення поточної інформації щодо участі метилування ДНК у реакціях дикорослих та культивованих рослин на дію стресових абіотичних чинників та вкладу епігеному в адаптацію природних популяцій до несприятливих змін довкілля із короткими оглядами сучасних уявлень щодо адаптивної фенотипічної пластичності та епігенетичної системи регуляції генної експресії, а також перспективних об'єктів для подальших досліджень у цих напрямах.

**Фенотипічна пластичність**

Фенотипічна пластичність, тобто здатність генотипу змінювати свою експресію та реалізуватися у різних фенотипах у відповідь на різноманітні зовнішні впливи, зумовлює пристосування організмів до часових та просторових варіацій зовнішнього середовища Фенотипічний прояв змін в експресії генів визначається вже на рівні транскрипції, а також процесингу РНК і трансляції та охоплює надзвичайно широке коло екологічно важливих ознак – мікроморфологічних, фізіолого-біохімічних, особливості біології розвитку, час переходу до репродуктивної фази, системи розмноження та розвиток нащадків (Bradshow, 1965; Singer, Berg, 1991; Sultan, 2000, 2003; Schlichting, Smith, 2002; Kordyum et al., 2003; Pigliucci, 2005; Kelly et al., 2012). Висунута модулярна концепція фенотипічної пластичності, за якою зміни в експресії ознак, що виникають під час росту й розвитку, а також під впливом зовнішнього середовища, відбуваються на рівні модулів (Kroon et al., 2005). Пластичність цілісного організму є проявом усіх відповідей окремих модулів і взаємодії між ними.

На сьогодні ведуться широкі теоретичні та експериментальні дослідження фенотипічної пластичності в популяціях, на міжпопуляційному та міжвидовому рівнях з метою з'ясування її значення в еволюції, спеціалізації, динаміці популяцій і виживання в гетерогенному середовищі (Abakumova et al., 2016; Schneider, Meyer, 2017; Mizutani, Kanaoka, 2018). Наголошується, що уявлення про пластичність як загальне біологічне явище потребує особливої уваги до її екологічних аспектів, оскільки припускається істотний вплив пластичності організмів на стабільність і локальне різноманіття популяцій та угруповань шляхом впливу на перенос енергії, вуглецеві цикли, число трофічних рівнів, кругообіг поживних речовин та первинну продуктивність. Підкреслюється перспективність досліджень пластичності в екологічному аспекті для подальшого розуміння як механізмів відповідей організмів на дію чинників абіотичного та біотичного оточення, так і впливу цих відповідей на взаємовідношення організмів між собою та довкіллям (Sultan, 2003; Miner et al., 2005; Aubin-North, Renn, 2009; Dubyna, Kordyum, 2015; Kordyum, Dubyna, 2019; Eriksson et al., 2020).

Вважалося, що фенотипічна пластичність здійснюється в межах норми реакції на основі метаболічної та гормональної регуляції експресії генів і забезпечує два напрями адаптаційного процесу: (1) швидку аклімацію у відповідь на добові та сезонні флуктуації екологічних факторів та (2) тривалу адаптацію до помірної хронічної дії несприятливих змін екологічних факторів. Як ми вже відзначали, останнім часом наголошується, що ключем до пластичності реакцій рослин на сигнали зовнішнього середовища має бути епігенетична система як частина передачі сприйнятого зовнішнього сигналу до змін в генній експресії, що має потенціал зберігати стійку пам'ять через численні клітинні покоління (рис. 1) (Kordyum, 2012). Слід взяти до уваги, що шляхи сприйняття і трансдукції зовнішніх сигналів у рослин складають основу не лише для включення цих зовнішніх сигналів у здійснення нормальних шляхів їхнього розвитку та життєдіяльності, але одночасно й адаптивних відповідей на несприятливі зміни екологічних чинників, яких вони не можуть уникнути внаслідок відсутності мобільності (Kuiper, 1998). Саме ці особливості реакцій рослинних організмів на зовнішні чинники зумовлюють складність епігенетичних систем рослин та їхні унікальні складові.

**Епігенетична регуляція генної експресії**

Термін "епігенетика" походить від грецького "epigenesis" (epi – над, зверх, після і genesis – виникнення) і був уведений К. Уодингтоном у 1940-і роки. Сьогодні загальноприйняте визначення епігенетики як області дослідження змін у функціонуванні генів, які успадковуються через мітоз, можливо, мейоз, але не включають змін у послідовності нуклеотидів ДНК. Сучасні ідеї щодо епігенетичних систем регуляції експресії генів висвітлено в численних статтях та оглядах (Grant-Dowto, Dickinson, 2005; Zhang, 2008; Tomilin, 2009; Kinoshita, Seki, 2014; Köhler, Springer, 2017; Eriksson et al., 2020). Тому ми лише нагадаємо, що як складові епігенетичних систем регуляції генної експресії розглядаються метилування/деметилування ДНК, модифікації гістонів і малі некодуючі РНК (інтерферуючі РНК, мікроРНК). Загальним для кожного з цих шляхів регуляції експресії генів є відсутність білкового продукту відповідного гена, що викликає зміну функції або долі клітини. Метилування ДНК вважається найстабільнішим механізмом епігенетичного контролю транскрипції, тобто рівня інформаційної РНК, і розглядається як основний механізм запису і збереження епігенетичної інформації. Найбільш загальним місцем метилування ДНК є основа цитозин (С), за яким безпосередньо

Рис. 1. Схема стратегії адаптації рослин в онтогенезі (за Kordyum, 2012, зі змінами)
Fig. 1. Scheme of plant adaptation strategy in ontogenesis (from Kordyum, 2012, modified)

розташований гуанін (G). Така комбінація пари основ відома як CG, а також сайти CHG і CHH, де H – це аденін або тимін. Механізми метилування цих сайтів різні і включають функціональну активність різних ДНК-метилтрансфераз і допоміжних факторів, що багато в чому визначає специфічність метилування локусів генома.

Для рослин, порівняно з тваринами, характерний більший набір ДНК-метилтрансфераз, за допомогою яких відбувається метилування цитозину. Підвищення рівня метилування веде до зменшення або повного пригнічення експресії гена, а зниження – до підвищення рівня експресії. Як відмічалося, первинна структура гена при цьому не змінюється: ген з метильованими основами кодує той самий білок, що й немодифікований. Характер метилування генома у рослин успадковується не тільки в поколіннях клітин, які діляться, але й в значній мірі в поколіннях цілих рослин.

Хрестоматійним прикладом епімутації є описане К. Ліннеєм формування актиноморфних (пілоричних) квіток, яке успадковується у *Linaria vulgaris* Mill. (рослини із зигоморфними квітками) внаслідок, як пізніше було встановлено, мовчання гена *Lcyc* - природно гіперметильованого гомолога гена *cycloidea*, який контролює симетрію квітки (Cubas et al., 1999). Встановлено, що мовчання *Lcyc*-гена викликано не мутацією в нуклеотидній послідовності ДНК, а

Рис. 2. *Linaria vulgaris* L. Спонтанна епімутація: спадкове мовчання гена *Lcyc*, який контролює симетрію квітки, за Cubas et al., 1999. A: зигоморфна квітка; B: пілорична квітка

Fig. 2. *Linaria vulgaris* L. Spontaneous epimutation: hereditary silence of the *Lcyc* gene, which controls the symmetry of a flower, according to Cubas et al., 1999. A: zygomorphic flower; B: pyloric flower

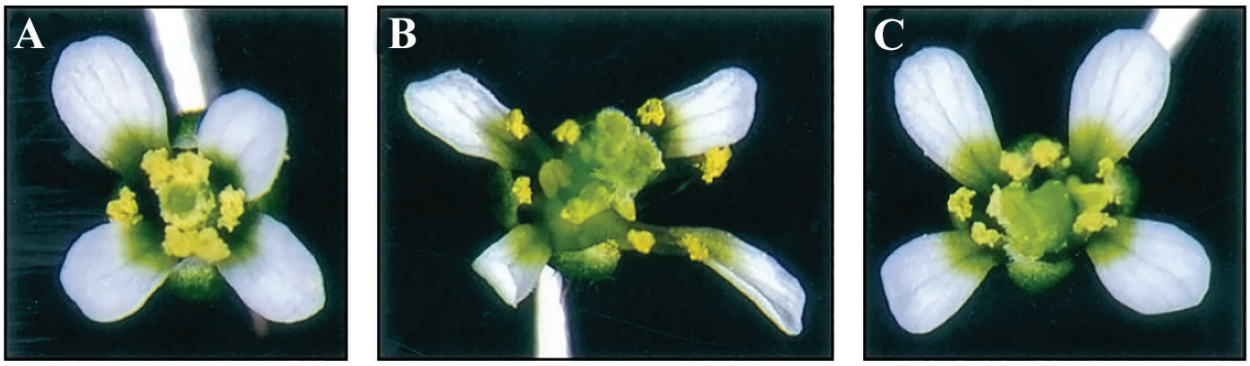


Рис. 3. Квітка *Arabidopsis thaliana* дикого типу із 6-ма тичинками та двома зрощеними плодолистками, які утворюють маточку (A). Квітка епімутанта із 11-ма тичинками та 3-ма не повністю зрощеними плодолистками (B). Квітка епімутанта із 9-ма тичинками і 3-ма не повністю зрощеними плодолистками (C) (за Jacobsen, Meyerowitz, 1997)

Fig. 3. Wild *Arabidopsis thaliana* flower with 6 stamens and two fused carpels forming a pistil (A). Epimutant flower with 11 stamens and 3 incompletely fused carpels (B). Epimutant flower with 9 stamens and 3 incompletely fused carpels (C) (according to Jacobsen, Meyerowitz, 1997)

стабільною передачею рівня метилування ДНК в цьому гені від покоління до покоління (рис. 2). Точний механізм спонтанного виникнення цієї епімутації невідомий. Відомим прикладом є також мовчання гена SUPERMAN у *Arabidopsis thaliana*, внаслідок чого збільшується кількість функціональних тичинок і плодолистків (Jacobsen, Meyerowitz, 1997) (рис. 3). Як ми вже зазначали, метилування ДНК і мовчання генів значною мірою є динамічними протягом онтогенезу рослин, і під впливом зовнішніх факторів відбуваються зміни в рівні метилування ДНК, що, як припускається, є головним джерелом фенотипічної пластичності рослин.

Ключова роль епігенетичних змін у функціонуванні генів при адаптації рослин до постійних флуктуацій екологічних чинників зумовлюється особливостями біології рослин, а саме: значним поширенням вегетативного розмноження кореневищами, цибулинами, бульбами, бульбоцибулинами, повзучими пагонами, виводковими брунькаами, маленькими рослинками, які формуються на надземних органах (живородні рослини); модульністю організації та необмеженим ростом, коли корені, листки та квітки безперервно утворюються на рослині протягом її життєвого циклу; щорічним приростом дерев та кущів, наявністю таких форм апоміксису, як апоспорія та адвентивна ембріонія, що, як здається, домінує в багатьох багаторічників, але насправді, лише в поєднанні з насіннєвим розмноженням, забезпечує стійкість популяції та виду в цілому; і нарешті, індивідуальною мінливістю особин у популяції. Особливо слід підкреслити успадкування епігенетичної інформації при вегетативному розмноженні, тобто у клонованих рослин (Verhoeven, Preite, 2014; Latzel et al., 2016), що разом із обміном інформацією та координацією між з'єднаними раметами забезпечує екологічні та еволюційні переваги клонованим рослинам. Нижче наводяться результати досліджень метилування ДНК у рослин, які зростали в різних умовах довкілля та експерименту із використанням методів MSAP і MSAP-Seq.

**Поліморфізм метилування ДНК у видів природної флори та сільськогосподарських культур**

Яскравими прикладами обумовлення екологічної різноманітності видів епігенетичною регуляцією генної експресії у відповідь на зовнішні стимули можуть бути, в першу чергу, результати досліджень ступеня та закономірностей метилування цитозину в природних популяціях *Viola cazorlensis* Gand. і *V. elatior* Fr. (Herrera, Bazaga, 2008, 2010; Schulz et al., 2014), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn. (Lira-Medeiros et al., 2010) та *Pinus pinea* L. (Sáez-Laguna et al., 2014). *Viola cazorlensis* – багаторічна ендемічна рослина південного сходу Іспанії, росте на вапнякових відслоненнях сусідніх гірських хребтів, як правило, у вигляді окремих популяцій від кількох десятків до кількох тисяч репродуктивних особин, розділених кількома кілометрами непридатного середовища для її існування – різні типи хвойних та змішаних лісів (Herrera, Bazaga, 2008, 2010). Виявлено статистично значущі коливання в пропорції метильованих та неметильованих локусів ДНК, тобто значну епігенетичну диференціацію у цього виду на міжпопуляційному та внутрішньопопуляційному рівнях. Показано вирішальну роль метилування ДНК у рослин двох популяцій виду *V. elatior* з контрастними умовамиіснування – освітлених заплавних лук та тінистих алювіальних лісових узбіч – у відповіді на зміну умов освітлення. Епігенетична регуляція генної експресії забезпечує швидке пристосування популяцій рослин до динамічних умов навколишнього середовища, таким чином компенсуючи відносно повільний час реакції генетичних адаптацій (Schulz et al., 2014).

Поліморфізм метилування ДНК виявлено у двох природних популяцій мангрових рослин *Laguncularia racemosa*, які ростуть у сусідніх районах, але з різним режимом впливу солоної води, та відрізняються за фенотипом (Lira-Medeiros et al., 2010). Рослини, які росли поблизу солончаку, та їхні листки відрізнялися значно меншими розмірами порівняно з особинами, які росли вздовж берегів річки. Кількість локусів з метильованими зразками у рослин з першої популяції також була вдвічі меншою порівняно з рослинами з другої популяції. На думку авторів, зміни метилування можуть бути пов'язані з гетерогенністю середовища, тобто коли епігенетичні варіації в природних популяціях рослин зумовлюються зовнішніми чинниками. У той же час дуже незначні варіації послідовності нуклеотидів ДНК мали місце у тих самих популяцій, що посилювало роль епігенетичних варіацій в адаптації рослин. Високі рівні метилування цитозину та його варіації були характерні для сіянців *Pinus pinea* з п'яти природних популяцій Іспанії, особливо з регіонів із контрастним кліматом: Тордесільяс – холодніший континентальний клімат і Богарра – помірний середземноморський. Припускається потенційна роль метилування цитозину в регуляції експресії генів, що поряд з варіаціями фенотипічних ознак сприяє адаптації цього виду до різних умов довкілля (Sáez-Laguna al., 2014). Подібні високі рівні метилування ДНК виявлено у дикорослого виду ячменю *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. (Li et al., 2008). Показано, що екологічна різноманітність близько споріднених алотетраплоїдних видів орхідей *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó, *D. ebudensis* (Wief. ex R.M.Bateman & Denholm) P.Delforge та *D. majalis* (Rchb.) P.F.Hunt & Summerh. зумовлюється змінами профілів метилування ДНК під впливом умов навколишнього середовища, в

першу чергу, водним і температурним режимами (Paun et al., 2010). Дослідження потомства з 12 генетичних ліній *Persicaria maculosa* Gray (*Polygonum persicaria* L.), відібраних з природних популяцій, які вирощували в сухому та вологому ґрунті, довели, що саме метилювання цитозину опосередковує передачу наступним поколінням адаптивної пластичності батьківських рослин у відповідь на посуху (Herman, Sultan, 2016). На підставі змін профілів метилювання ДНК у двох генотипів *Vicia faba* L. із контрастним рівнем стійкості до посухи при дії водного стресу припускається регуляторна роль епігенетичних змін в усьому геномі у відповідях рослин цього виду на посуху та на інші екологічні чинники (Abid et al., 2017).

При вивченні інвазивного виду *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. (*Amaranthaceae* s. str.), який може колонізувати як водні, так і наземні середовища існування, виявлено значний поліморфізм метилювання ДНК і/або різноманітність локусів, сприйнятливих до метилювання, порівняно з неметильованими локусами на міжпопуляційному рівні (Gao et al., 2010). Зміни метилювання в реакції рослин *A. philoxeroides* на різну доступність води, на думку авторів, вказують на екологічну чутливість епігенетичної системи, а значні фенотипічні варіації у рослин цього виду із різних місць зростання свідчать про кореляцію між епігенетичним перепрограмуванням та зворотною фенотипічною реакцією на певні фактори навколишнього середовища (Gao et al., 2010). Встановлено, що пристосування інвазійного в Японії *Polygonum aviculare* L. до нових умов існування більше корелює зі значними варіаціями метилювання ДНК, ніж зі змінами в послідовності нуклеотидів ДНК, тобто деякі епігенетичні локуси можуть відповідати на умови локальних мікроселищ. Припускається, що епігенетична регуляція сприяє фенотипічній пластичності інвазійних популяцій (Richards et al., 2012). Показано надзвичайно низьке генетичне різноманіття спонтанних популяцій *Arundo donax* L. на о. Сардинія, у Північній та Південній Італії і в той же час зростання рівнів і поліморфізму метилювання ДНК у цих популяціях. Зазначений вид походить із Східної та Південної Азії, але добре поширюється лише вегетативно по всьому світу. На думку авторів, висока інвазійна здатність *A. donax*, принаймні частково, може бути обумовлена епігенетичними варіаціями і, таким чином, різний стан метилювання ДНК може мати суттєве біологічне значення, зокрема, у випадку інвазійних клональних рослин, таких як *A. donax* (Guarino et al., 2019).

Порівняльний аналіз поліморфізму метилювання ДНК у рослин дикого виду сої (*Glycine soja* Siebold & Zucc.) та культивованих рослин 27 сортів (*G. max* (L.) Merr.), яким притаманна висока фенотипічна пластичність, показав вищий рівень поліморфізму у сортів сої, ніж у її диких попередників, що може свідчити про збагачення епігенетичних варіацій у формі метилювання ДНК під час процесу одомашнення. Підкреслюється, що поліморфізм метилювання ДНК у сої, як і в більшості інших досліджуваних рослин, не пов'язаний з генетичним поліморфізмом (Zhong et al., 2009).

Високий рівень та поліморфізм метилювання ДНК відомий для 30 популяцій та ліній диких і культивованих морфотипів *Brassica oleracea* L. з високою фенотипічною пластичністю, що, на думку авторів, пояснює фенотипічну мінливість видів роду *Brassica* L. (Salmon et al., 2008). Припускається, що метилювання ДНК може бути одним з головних факторів, які обумовлюють різноманітність сортів *Citrus* × *reticulata* Blanco 'Clementine' – важливої групи сортів цитрусових (Fang et al., 2008). Підтверджено зв'язок між епігенетичними маркерами (метилювання ДНК і модифікації пістонів) та адаптацією рослин томату *Solanum lycopersicum* L. до посухи (González et al., 2013). Показано, що рівень змін метилювання ДНК у деяких ліній *Oryza sativa* L. на посуху варіював залежно від стадії розвитку та типу тканин. Індуковані епігенетичні зміни в геномі *O. sativa* розглядаються як дуже важливий механізм адаптації рослин до посухи та, можливо, інших екологічних стресів (Wang et al., 2011). Встановлено значне зростання метилювання ДНК на популяційному рівні в реакціях рослин *Thlaspi arvense* L. на стрес засоленням та його передачу принаймні двом поколінням, які знаходилися за звичайних умов. На підставі паралельного збільшення змін функціонально важливих ознак припускається адаптивне значення підвищення швидкості спонтанних епімутацій (Geng et al., 2020).

Показано, що обробка жасмоновою та саліциловою кислотами, які часто використовуються для експериментальної імітації біотичної атаки та індукції захисних шляхів, генетично ідентичних апоміктичних рослин *Taraxacum officinale* Weber ex F.H.Wigg., посилювала поліморфізм метилювання ДНК порівняно з контрольними рослинами та успадкування змін метилювання в першому

поколінні (Verhoeven et al., 2010). Вважається, що успадкування модифікованих метилування ДНК та фенотипів потомства, тобто епігенетичних механізмів, є значущими для генерування спадкових змін і трансгенераційної пластичності в генетично однорідних лініях цього виду, що сприяє їхньому адаптаційному потенціалу (Verhoeven et al., 2012; Verhoeven, Preite, 2014). Ідентифіковано диференційно метильовані гени, які кодують транспортну РНК, білки, пов'язані з фотосинтезом або шляхами світлової реакції, у п'яти зразків *Populus alba* L. з різних моноклональних деревостанів на Мальтійському архіпелазі. Цей комбінаторний метод автори рекомендують для епігенетичних досліджень таких геномів, як *P. alba* та для виявлення епігенетичних варіацій, пов'язаних зі стресом за несприятливих умова довкілля (Guarino et al., 2020).

Розглядається гіпотеза щодо епігенетичної мозаїки рослин на підставі різного ступеня метилування геному листків вічнозеленого гетерофільного дерева *Ilex aquifolium* L., природно поширеного у північно-західній, центральній та південній Європі та Північній Африці в асоціації з різноманітними ґрунтами та типами рослинних угруповань. У цього виду наявні два типи листків – колючі зі змінною кількістю міцних колючок та неколючі з цілими краями. У межах гетерофільних гілок пари сусідніх колючих і неколючих листків відрізнялися за профілями метилування ДНК у всьому геномі. Причому відмінності у метилуванні були притаманні переважно певним специфічним маркерам. Підкреслюється значення епігенетичних варіацій у доповненні генетичних варіацій як джерела фенотипічних змін в природних популяціях рослин (Herrera, Bazaga, 2013).

## Висновки та перспективи

Отже, на сьогодні отримано достатньо доказів чутливості та гнучкості епігенетичної системи регуляції генної експресії до дії внутрішніх і зовнішніх чинників і, таким чином, її участі в розвитку рослин та фенотипічній пластичності, тобто адаптації рослин до несприятливих змін довкілля (рис. 4). Визнано домінуючу роль метилування ДНК, як збереження епігенетичної модифікації, важливої для регуляції експресії генів та стабільності геному, в екологічній епігенетиці. Підкреслюється, що подальші дослідження ролі епігенетики у фенотипічній пластичності широкого кола немодельних видів рослин природних популяцій та агроценозів мають великий потенціал для поглиблення уявлень щодо молекулярних механізмів існування рослин у мінливому середовищі в онто- та філогенезі, безпосередньо пов'язаних із ключовими завданнями прогнозу наслідків глобального потепління та селекції сільськогосподарських культур на підвищення врожайності та стійкості до стресових абіотичних і біотичних чинників. Велика увага приділяється підбору нових об'єктів та удосконаленню методів досліджень метилування ДНК у рослин з великими та складними, але поки ще несквенованими геномами.

Подальший розвиток екологічної епігенетики потребує таких паралельних досліджень: (1) феноменології фенотипічної пластичності в умовах різних екологічних ніш, природних флуктуацій екологічних факторів та дії "надлишкової" дози того чи іншого екологічного чинника або несприятливих чинників антропогенного походження, та (2) епігеному, в першу чергу, метилування ДНК у рослин природної флори, які зростають за різних умов, іноді екстремальних, зокрема на гранітах, пісках, крейдяних відслоненнях, у горах та водоймах. Такі дослідження будуть спрямовані на поглиблення знань стосовно молекулярних основ адаптації природних популяцій до змін довкілля. На нашу думку, адекватними та цікавими конкретними об'єктами такого роду досліджень можуть бути такі:

- основні лісоутворюючі види рослин України, наприклад *Quercus robur* L., який на півночі України знаходиться в умовах, близьких до оптимальних, але на півдні та південному сході, де проходить екологічна межа його ареалу, ріст дуба обмежується природними чинниками (високими температурами, нестачею вологи) та антропогенними впливами (розораністю ґрунтів на рівнинних ділянках). Зміни клімату в бік аридизації, збільшення частоти та суворості посух зумовлюють проблему збереження дібров у степовій зоні;
- багаторічні трав'яні, чагарникові та чагарничкові види, які зростають на кристалічних відслоненнях (гранітах), зокрема представники самобутньої та стародавньої флори, багатої на ендемічні види. Серед них особливу значущість мають включені до Червоної книги України та зникаючі – *Atocion hypanicum* (Klokov) Tzvelev (*Silene hypanica* Klokov), *Dianthus hypanicus* Andrz., *Moehringia*

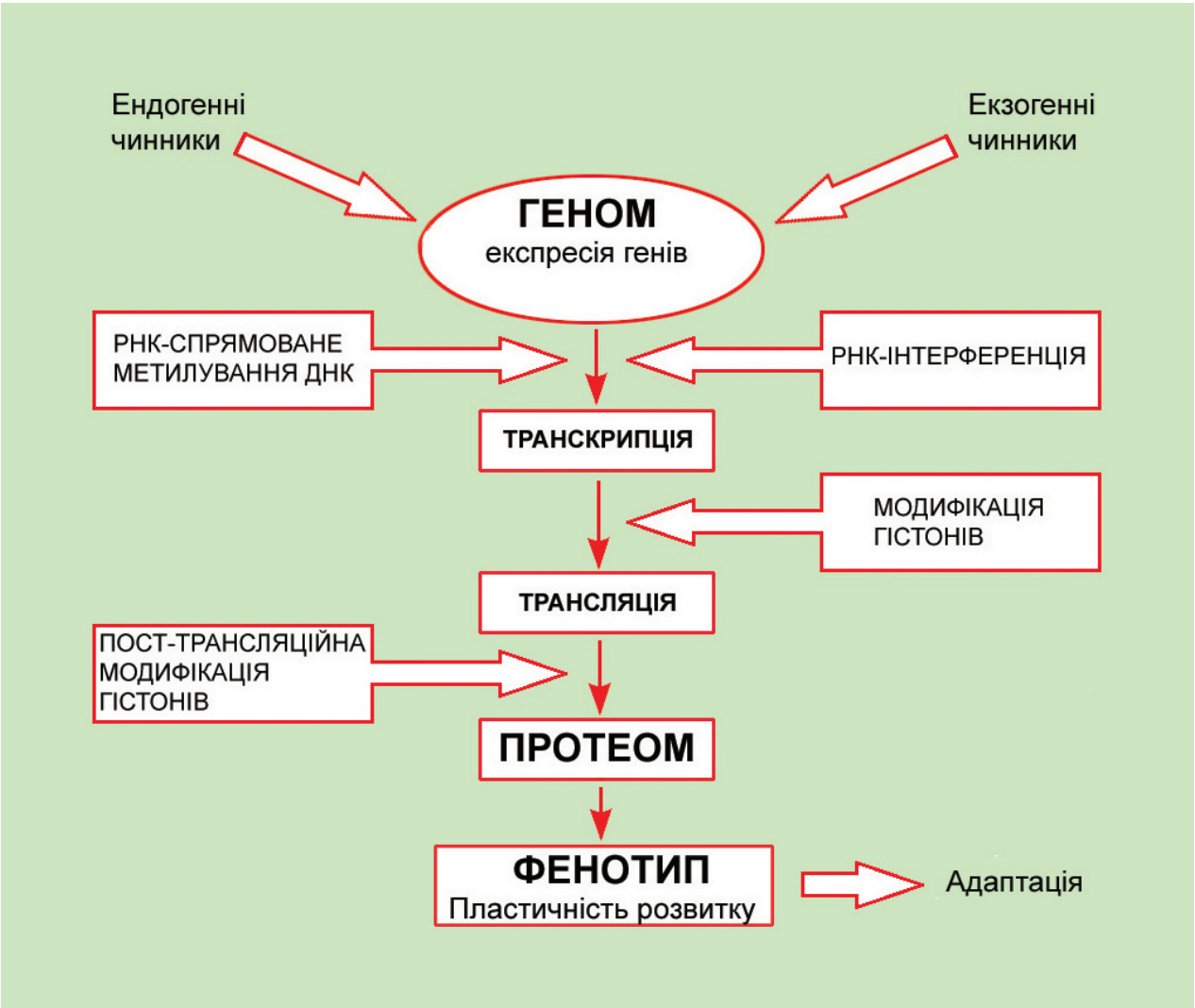


Рис. 4. Схема епігенетичної регуляції фенотипічної пластичності (за Kordyum, 2012, зі змінами)
Fig. 4. Scheme of epigenetic regulation of phenotypic plasticity (Kordyum, 2012, modified)

*hypanica* Grynj & Klokov, *Stachys angustifolia* M.Bieb, *Dianthus maeoticus* Klokov, *Achillea glaberrima* Klokov, *Centaurea pseudoleucolepis* Kleopow, *Thymus graniticus* Klokov & Des.-Shost., *Seseli pallasii* Besser та багато інших. За умови зміни клімату названі та інші види кристалічних відслонень зазнають значних трансформацій;

- багаторічні трав'яні, чагарникові та чагарничкові види вапняків і пісковиків Українських Карпат, зокрема рідкісні і зникаючі *Aconitum nanum* Baumg., *Achillea lingulata* Waldst. & Kit., *Trisetum alpestre* (Host) P.Beauv., *Campanula alpina* Jacq., *Pulsatilla alba* Rchb. (група *P. alpina* (L.) Delarbre s. l.), *Anemonastrum narcissiflorum* (L.) Holub (*Anemone narcissiflora* L.), *Geranium alpestre* Schur, *Cerastium alpinum* L., *Leontopodium alpinum* Cass. та багато інших. Більшість з них включена до Червоної книги України, а угруповання з їхньою участю – до Зеленої книги України. Названі види зазнають негативного впливу глобального потепління через конкуренцію з видами, які на сьогодні займають нижчі експозиції, і мігруватимуть у більш високогірні райони. Це створить, як уже зазначалося, конкуренцію, яку типові альпійські види можуть не витримати;
- багаторічні трав'яні, чагарникові та чагарничкові види крейдяних відслонень, що еволюційно пов'язані з постійною рухливістю субстрату. Ця

група, як і попередня, відзначаэться наявністю реліктових та ендемічних видів та видів, занесених до Червоної книги України. Серед них особливу цінність представляють види крейдяних відслонень Криму, зокрема ймовірні палеоендеміки – *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb. і *Thymus tauricus* Klokov & Des.-Shost., та неоендеміки – *Scutellaria albida* L., *Sideritis taurica* Stephan ex Willd., *Sideritis montana* L., *Paeonia tenuifolia* L., *Scabiosa taurica* Kotov, *Erucastrum cretaceum* Kotov та ін. Порушення природних процесів розвитку субстрату, яке посилиться через зміни клімату, опосередковано зумовить деградацію названого комплексу.

В літературі неодноразово наголошується, що важливим кроком в інтеграції екології та геноміки є перехід досліджень на молекулярному рівні від відносно простих модельних систем до складних природних угруповань. Це дозволить виявити молекулярні рушії змін складу угруповань та процесів в екосистемах і, таким чином, може кардинально змінити погляди на їх структуру та еволюцію (Kordyum et al., 2003). Співпраця молекулярних генетиків, екологів та біоінформатиків обіцяє покращити наше розуміння взаємних зв'язків між функцією геному та екологічними процесами.

## Список посилань


Abakumova M., Zobel K., Lepik A., Semchenko M. 2016. Plasticity in plant functional traits is shaped by variability in neighbourhood species composition. *New Phytologist*, 211(2): 455–463. https://doi.org/10.1111/nph.13935

Abid G., Mingeot D., Muhovski Y., Mergeai G., Aouida M., Abdelkarim S., Aroua I., El Ayed M., Mhamdi M., Sassi K., Jebara M. 2017. Analysis of DNA methylation patterns associated with drought stress response in faba bean (*Vicia faba* L.) using methylation-sensitive amplification polymorphism (MSAP). *Environmental and Experimental Botany*, 142: 34–44. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.08.004

Ashapkin V.V., Kutueva L.I., Vaniushin B.F. 2016. Epigenetic variability in plants: heritability, adaptability, evolutionary value. *Russian Journal of Plant Physiology*, 63(2): 191–204.

Aubin-North N., Renn C.P. 2009. Genomic reaction norms: using integrative biology to understand molecular mechanisms of phenotypic plasticity. *Molecular Ecology*, 18(18): 3763–3780. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04313.x

Bradshow A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115–155.

Brautigam K., Vining K.J., Lafon-Placette C., Fossdal C.G., Mirouze M., Marcos J.G., Fluch S., Fraga M.F., Guevara A., Abarca D., Johnsen Ø., Maury S., Strauss S.H., Campbell M.M., Rohde A., Diaz-Sala C., Cervera M.-T. 2013. Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. *Ecology and Evolution*, 3(2): 399–415. https://doi.org/10.1002/ece3.461

Cervera M.T., Ruiz-García L., Martínez-Zapater J.M. 2003. Analysis of DNA methylation in *Arabidopsis thaliana* based on methylation-sensitive AFLP markers. *Molecular Genetics and Genomics*. 268(4): 543–552. https://doi.org/10.1007/s00438-002-0772-4

Chinnusamy V., Zhu J.-K. 2009. Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 12: 1–7.

Chwialkowska K., Korotko U., Kwasniewski M. 2019. DNA Methylation analysis in barley and other species with large genomes. *Methods in Molecular Biology*, 1900: 253–268. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8944-7_16

Chwialkowska K., Korotko U., Kosinska J., Szarejko I. 2017. Methylation sensitive amplification polymorphism sequencing (MSAP-Seq) – a method for high-throughput analysis of differentially methylated CCGG sites in plants with large genomes. *Frontiers in Plant Science*, 8: 2056. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02056

Chwialkowska K., Nowakowska U., Mroziewicz A., Szarejko I., Kwasniewski M. 2016. Water-deficiency conditions differently modulate the methylome of roots and leaves in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 67: 1109–1121. https://doi.org/10.1093/jxb/erv552

Cubas P., Vincent C., Coen E. 1999. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*, 401: 157–161.

Dowen R.H., Pelizzola M., Schmitz R.J., Lister R., Dowen J.M., Nery J.R., Dixon J.E., Ecker J.R. 2012. Widespread dynamic DNA methylation in response to biotic stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(32): 2183–2191. https://doi.org/10.1073/pnas.1209329109

Dubyna D.V., Kordyum E.L. 2015. *Visnyk NAN Ukrainy*, 7: 32–39. [Дубина Д.В., Кордюм Є.Л. 2015. Пластичність онтогенезу судинних рослин: молекулярні, клітинні, популяційні та ценотичні аспекти. *Вісник НАН України*, 7: 32–39]. https://doi.org/10.15407/visn2015.07.032

Eriksson M.C., Szukala A., Tian B., Paun O. 2020. Current research frontiers in plant epigenetics: an introduction to a Virtual Issue. *New Phytologist*, 226(2): 285–288. https://doi.org/10.1111/nph.16493

Fang J., Song C., Zheng Y., Qiao Y., Zhang Z., Dong Q., Chao C.T. 2008.Variation in cytosine methylation in *Clementine mandarin* cultivars. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 83: 833–839.

Gao L., Geng Y., Li B., Chen J., Yang J. 2010. Genome-wide DNA methylation alterations of *Alternanthera philoxeroides* in natural and manipulated habitats: implications for epigenetic regulation of rapid responses to environmental fluctuation and phenotypic variation.

*Plant, Cell & Environment.* 33: 1820–1827. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02186.x

Geng Y., Chang Na, ZhaoY., QinX., Lu S., Crabbe M.J.S., Guan Y., Zhang T. 2020. Increased epigenetic diversity and transient epigenetic memory in response to salinity stress in *Thlaspi arvense*. *Ecology and Evolution*, 10(2): 11622–11630. https://doi.org/10.1002/ece3.6795

González R.M., Ricardi M.M., Iusem N.D. 2013. Epigenetic marks in an adaptive water stress-responsive gene in tomato roots under normal and drought conditions. *Epigenetic*, 8(8): 864–872. https://doi.org/10.4161/epi.25524

Grant-Downton R.T., Dickinson H.G. 2005. Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants. *Annals of Botany*, 96: 1143–1164. https://doi.org/10.1093/aob/mci273

Guarino F., Cicatelli A., Brundu G., Improta G., Triassi M., Castiglione S. 2019. The use of MSAP reveals epigenetic diversity of the invasive clonal populations of *Arundo donax* L. *PLoS ONE*, 14: e0215096. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215096

Guarino F., Heinze B., Castiglione S., Cicatelli A. 2020. Epigenetic analysis through MSAP-NGS coupled technology: the case study of white poplar monoclonal populations/stands. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19): 73–93. https://doi.org/10.3390/ijms21197393

Herman J.J., Sultan S.E. 2016. DNA methylation mediates genetic variation for adaptive transgenerational plasticity. *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 283: 0160988. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0988

Herrera C.M., Bazaga P. 2008. Population-genomic approach reveals adaptive floral divergence in discrete populations of a hawk moth-pollinated violet. *Molecular Ecology*, 24: 5378–5390. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04004.x

Herrera C.M., Bazaga P. 2010. Epigenetic differentiation and relationship to adaptive genetic divergence in discrete populations of the violet *Viola cazorlensis*. *New Phytologist*, 187: 867–876. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03298.x

Herrera C.M., Bazaga P. 2013. Epigenetic correlates of plant phenotypic plasticity: DNA methylation differs between prickly and nonprickly leaves in heterophyllous *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) trees. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 441–452. https://doi.org/10.1111/boj.12007

Jacobsen S.E., Meyerowitz E.M. 1997. Hypermethylated *SUPERMAN* epigenetic alleles in *Arabidopsis*. *Science*, 277: 1100–1103.

Jiang C., Mithani A., Belfield E.J., Mott R., Hurst L.D., Harberd N.P. 2014. Environmentally responsive genome-wide accumulation of de novo *Arabidopsis thaliana* mutations and epimutations. *Genome Research*, 24(11): 1821–1829. https://doi.org/10.1101/gr.177659.114

Kelly S.A., Panhuis T.M., Stoehr A.M. 2012. Phenotypic plasticity: molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology*, 2: 1417–1439.

Kinoshita T., Seki M. 2014. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. *Plant and Cell Physiology*, 55: 1859–1863. https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125

Köhler C., Springer N. 2017. Plant epigenomics – deciphering the mechanisms of epigenetic inheritance and plasticity in plants. *Genome Biology*, 18: 132. https://doi.org/10.1186/s13059-017-1260-9

Kooke R., Johannes F., Wardenaar R., Becker F.F.M., Etcheverry M., Colot V., Vreugdenhil D., Keurentjes J.J.B. 2015. Epigenetic basis of morphological variation and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 27(2): 337–348. https://doi.org/10.1105/tpc.114.133025

Kordyum E.L. 2012. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(2): 163–177. [Кордюм Є.Л. 2012. Фенотипічна пластичність і епігенетика. *Український ботанічний журнал*, 69(2): 163–177].

Kordyum E.L., Dubyna D.V. 2019. Phenotypic plasticity in plant adaptation and coexistence. *International Journal of Advanced Research in Science*, 5: 8–13. https://doi.org/10.20431/2455-4316.0503002

Kordyum E.L., Sytnik K.M., Baranenko V.V., Belyavskaya N.A., Klimchuk D.A., Nedukha E.M. 2003. *Kletochnye mekhanizmy adaptatsii rasteniy k neblagopriyatnym vozdeystviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh*. Kyiv: Naukova Dumka, 277 pp. [Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. 2003. *Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях*. Киев: Наукова думка, 277 с.].

Kroon de H., Huber H., Stuefer J.F., Groenendael van J.M. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166: 73–82. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x

Kuiper P.J.C. 1998. Adaptation mechanisms of green plants to environmental stress. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851: 209–215.

Kumar S., Mohapatra T. 2021. Dynamics of DNA methylation and its functions in plant growth and development. *Frontiers in Plant Science*, 12: 596236. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.596236

Lachmann M., Jablonka E. 1996. The inheritance of phenotypes: an adaptation to fluctuating environments. *Journal of Theoretical Biology*, 181: 1–9.

Latzel V., Rendina-González A.P., Rosenthal J. 2016. Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1354. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01354

Lebedeva M.A., Tvorogova V.E., Tikhodeev O.N. 2017. *Genetika*, 53(10): 1115–1131. [Лебедева М.А., Творогова В.Е., Тиходеев О.Н. 2017. Эпигенетические механизмы и их роль в развитии растений. *Генетика*, 53(10): 1115–1131]. https://doi.org/10.7868/S0016675817090089

Li Y.D., Shan X.H., Liu X.M., Hu L.J., Guo W.L., Liu B. 2008. Utility of the methylation-sensitive amplified polymorphism (MSAP) marker for detection of DNA methylation polymorphism and epigenetic population structure in a wild barley species (*Hordeum brevisubulatum*). *Ecological Research*, 23: 927–930.

Lira-Medeiros C.F., Parisod C., Fernandes R.A., Mata C.S., Cardoso M.A., Ferreira P.C.G. 2010. Epigenetic variation in mangrove plants occurring in contrasting natural environment. *PLoS ONE*, 5(4): e10326. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010326

Meyer P. 2015. Epigenetic variation and environmental change. *Journal of Experimental Botany*, 66: 3541–3548. https://doi.org/10.1093/jxb/eru502

Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K., Relyea R.A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 686–692. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.08.002

Miryeganeh M., Saze H. 2020. Epigenetic inheritance and plant evolution. *Population Ecology*, 62 (1): 17–27. https://doi.org/10.1002/1438-390X.12018

Mizutani M., Kanaoka M.M. 2018. Environmental sensing and morphological plasticity in plants. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 83: 69–77. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.10.029

Paun O., Bateman R.M., Fay M.F., Hedren M., Civeyrel L., Chase M.W. 2010. Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: *Orchidaceae*) research article. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 2465–2473. https://doi.org/10.1093/molbev/msq150

Peng H., Zhang J. 2009. Plant genomic DNA methylation in response to stresses: potential applications and challenges in plant breeding. *Progress in Natural Science*, 19: 1037–1045. https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2008.10.014

Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 481–486.

Reyna-López G.A., Simpson J., Ruiz-Herrera J. 1997. Differences in DNA methylation patterns are detectable during the dimorphic transition of fungi by amplification of restriction polymorphisms. *Molecular Genetics and Genomics*, 253: 703–710. https://doi.org/10.1007/s004380050374

Richards C.L., Schrey A.W., Pigliucci M. 2012. Invasion of diverse habitats by few Japanese knotweed genotypes is correlated with epigenetic differentiation. *Ecology Letters*, 15(9): 1016–1025. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01824.x

Richards C.L., Alonso C., Becker C., Bossdorf O., Bucher E., Colomé-Tatché M., Durka W., Engelhardt J., Gaspar B., Gogol-Döring A., Grosse I., Gurp van T.P., Heer K., Kronholm I., Lampei C., Latzel V., Mirouze M., Opgenoorth L., Paun O., Prohaska S.J., Rensing S.A., Stadler P.F., Trucchi E., Ullrich K., Verhoeven K.J.F. 2017. Ecological plant epigenetics: evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecology Letters*, 20(12): 1576–1590. https://doi.org/10.1111/ele.12858

Riddle N.C., Richards E.J. 2002. The control of natural variation in cytosine methylation in *Arabidopsis*. *Genetics*, 162: 355–363.

Sáez-Laguna E., Guevara M.-Á., Díaz L.-M., Sánchez-Gómez D., Collada C., Aranda I., Cervera M.T. 2014. Epigenetic variability in the genetically uniform forest tree species *Pinus pinea* L. *PLoS ONE*, 9(8): e103145. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103145

Salmon A., Clotault J., Jenczewski E., Chable V., Manzanares-Dauleux M.J. 2008. *Brassica oleracea* displays a high level of DNA methylation polymorphism. *Plant Science*, 174: 61–70.

Saze H., Scheid O.M., Paszkowski J. 2003. Maintenance of CpG methylation is essential for epigenetic inheritance during plant gametogenesis. *Nature Genetics*, 34: 65–69. https://doi.org/10.1038/ng1138

Schlichting C.D., Smith H. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology*, 16: 189–211.

Schneider R.F., Meyer A. 2017. How plasticity, genetic assimilation and cryptic genetic variation may contribute to adaptive radiations. *Molecular Ecology*, 26(1): 330–350. https://doi.org/10.1111/mec.13880

Schrey A.W., Alvarez M., Foust C.M., Kilvitis H.J., Lee J.D., Liebl A.L., Martin L.B., Richards C.L., Robertson M. 2013. Ecological epigenetics: beyond MS-AFLP. *Integrative and Comparative Biology*, 53(2): 340–350. https://doi.org/10.1093/icb/ict012

Schulz B., Eckstein R.L., Durka W. 2013. Scoring and analysis of methylation-sensitive amplification polymorphisms for epigenetic population studies. *Molecular Ecology Resources,* 13: 642–653. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12100

Schulz B., Eckstein R.L., Durka W. 2014. Epigenetic variation reflects dynamic habitat conditions in a rare floodplain herb. *Molecular Ecology*, 23: 3523–3537.

Singer M., Berg P. 1991. *Genes & Genomes, a changing perspective*. Mill Valley, California: University Science Books, 929 pp.

Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12): 537–542.

Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 5: 25–33.

Thiebaut F., Hemerly A.S, Ferreira P.C.G. 2019. A role for epigenetic regulation in the adaptation and stress responses of non-model plants. *Frontiers in Plant Science*. 10: 246. https://doi.org/10.3389/fpls.2019

Tomilin N.V. 2009. *Tsitologiya*, 51: 291–296. [Томилин Н.В. 2009. Наследование эпигетических модификаций хроматина, направляемое РНК. *Цитология*, 51: 291–296].

Trucchi E., Mazzarella A.B., Gilfillan G.D., Lorenzo M.T. 2016. BsRADseq: screening DNA methylation in natural populations of non-model species. *Molecular Ecology*, 25: 1697–1713. https://doi.org/10.1111/mec.13550

Vaughn M.W., Tanurdzić M., Lippman Z., Jiang H., Carrasquillo R., Rabinowicz P.D., Dedhia N., McCombie W.R., Agier N., Bulski A., Colot V., Doerge R.W., Martienssen R.A. 2007. Epigenetic natural variation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Biology*, 5: 1617–1629. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050174

Verhoeven K.J., van Gurp T.P. 2012. Transgenerational effects of stress exposure on offspring phenotypes in apomictic dandelion. *PLoS ONE*, 7(6): e38605. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038605

Verhoeven K.J., Jansen J.J., van Dijk P.J., Biere A. 2010. Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. *New Phytologist*, 185: 1108–1118.

Verhoeven K.J., Preite V. 2014. Epigenetic variation in asexually reproducing organisms. *Evolution*, 68: 644–655.

Waddington C.H. 2012. The Epigenotype. *International Journal of Epidemiology*, 41(1): 10–13. https://doi.org/10.1093/ije/dyr184

Wang W.S., Pan Y.J., Zhao X.Q., Dwivedi D., Zhu L.H., Ali J., Fu B.Y., Zhi-Kang L. 2011. Drought-induced site-specific DNA methylation and its association with drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 62: 1951–1960. https://doi.org/10.1093/jxb/erq391

Wen-Feng N. 2021. DNA methylation: from model plants to vegetable crops. *Biochemical Society Transactions*, 49(3): 1479–1487. https://doi.org/10.1042/BST20210353

Xiong L.Z., Xu C.G., Maroof M.A.S. 1999. Patterns of cytosine methylation in an elite rice hybrid and its parental lines, detected by a methylation-sensitive amplication polymorphism technique. *Molecular Genetics and Genomics*, 261: 439–446. https://doi.org/10.1007/s004380050986

Zhang X. 2008. The epigenetic landscape of plants. *Science*, 320: 489.

Zhang H., Lang Z., Zhu J.-K. 2018. Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Molecular Cell Biology*, 19: 489–506.

Zhang X., Yazaki J., Sundaresan A., Cokus S., Chan S.W., Chen H., Henderson I.R., Shinn P., Pellegrini M., Jacobsen S.E., Ecker J.R. 2006. Genome-wide high-resolution mapping and functional analysis of DNA methylation in *Arabidopsis*. *Cell*, 126: 1189–1201. https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.08.003

Zhong X., Wang Y., Liu X., Gong L., Ma Y., Qi B., Dong Y., Liu B. 2009. DNA methylation polymorphism in annual wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) and cultivated soybean (*G. max* L. Merr.). *Canadian Journal of Plant Science*, 89: 851–863.

Zilberman D., Henikoff S. 2005. Epigenetic inheritance in *Arabidopsis*: selective silence. *Current Opinion in Genetics and Development*. 15(5): 557–562. https://doi.org/10.1016/j.gde.2005.07.002

Рекомендує до друку І.В. Косаківська

Кордюм Є.Л., Дубина Д.В. 2021. **Роль епігенетичної регуляції в адаптивній пластичності рослин**. *Український ботанічний журнал*, 78(5): 347–359. https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.05.347

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: Є.Л. Кордюм, Д.В. Дубина.

**Реферат**. Відмічено, що в останні десятиліття значно поглибилися знання щодо ролі епігенетичної регуляції генної експресії в реакціях рослин на зовнішні чинники та їхню адаптацію до несприятливих змін довкілля. Як основний молекулярний механізм, що забезпечує геномну інформацію та сприяє розумінню молекулярних основ фенотипічних варіацій на основі епігенетичних модифікацій, розглядається метилування цитозину ДНК. На жаль, переважна більшість досліджень в цьому напрямі була виконана на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana*. Розробка методу, чутливого до метилування ампліфікованого поліморфізму (methylation-sensitive amplified polymorphism, MSAP), надала можливість широкомасштабного виявлення метилування цитозину ДНК у дикорослих немодельних та сільськогосподарських рослин з великими та складними геномами в екологічному аспекті за природних умов та під впливом зовнішніх чинників. У статті наведено інформацію щодо поліморфізму метилування ДНК у різних видів та його значення в розвитку рослин та адаптивній фенотипічній пластичності. Наведено короткі огляди сучасних уявлень щодо адаптивної фенотипічної пластичності та епігенетичної системи регуляції генної експресії. Підкреслюється великий потенціал подальших досліджень епігенетичної регуляції генної експресії у фенотипічній пластичності широкого кола немодельних видів рослин природних популяцій та агроценозів для поглиблення уявлень щодо молекулярних механізмів існування рослин у мінливому середовищі в онто- та філогенезі, безпосередньо пов'язаних із ключовими завданнями прогнозу наслідків глобального потепління та селекції сільськогосподарських культур. Наводяться конкретні об'єкти флори України, які, на думку авторів, є адекватними та цікавими для такого роду досліджень.

**Ключові слова**: адаптація, епігенетична регуляція, фенотипічна пластичність, метилування ДНК