

УДК 582.32:581.1:57.04

Н.А. МАТВЄЄВА

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії Національної академії наук України
вул. Академіка Заболотного, 148, Київ, 03680, Україна**НЕЗНАЙОМА АНТАРКТИКА:
РОСЛИНИ РОЗКРИВАЮТЬ СВОЇ ТАЄМНИЦІ**

*Антарктида — віддалений та малодоступний континент Землі, рослинний світ якого складається з водоростей, мохів, лишайників і лише двох видів судинних рослин. Шквальні вітри, низька температура та вологість повітря, високий рівень сонячної радіації створюють екстремальні умови для життя рослин. Проте вони все ж адаптувалися і виживають навіть у такому суворому кліматі та є надзвичайно цікавими об'єктами біотехнологічних досліджень. Створення in vitro колекції рослин Антарктики, яка налічує близько 40 зразків, дало можливість використати їх для вивчення дії абіотичних стресів, таких як засолення, значний вміст азоту, наявність високотоксичного Cr(VI), низьких і високих температур. Культивовані in vitro рослини Антарктики виявилися оптимальною моделлю для дослідження впливу цілої низки стресових факторів. Використання такої системи дало змогу кількісно оцінити дію того чи іншого фактора за рядом параметрів, зокрема приростом маси, коефіцієнтом розмноження, вмістом запасних сполук. Проведення цих досліджень дозволило визначити особливості впливу абіотичних факторів і порівняти стійкість до них рослин різних видів. Виявилося, що рослини *W. fontinaliopsis* значно відрізняються від рослин інших досліджуваних видів і є по-своєму унікальними. Вивчення геному цих рослин у перспективі може стати основою для використання їх як цінного генетичного матеріалу в біотехнологіях з метою створення сільськогосподарських культур, стійких до абіотичних стресів.*

Ключові слова: рослини Антарктики, культура in vitro, абіотичний стрес, біотехнологія.

ВСТУП

Антарктида — віддалений і малодоступний континент Землі. Відкрита майже 200 років тому, вона й досі є загадковою територією, яка заворожує наших сучасників уже тим, що колись була частиною давнього гіпотетичного суперконтиненту Гондвана, що існував у Південній півкулі в палеозойську і мезозойську ери. Таємничості цієї землі додають і припущення італійця Б. Флавіо щодо розташування міфічної Атлантиди на місці сучасного антарктичного материка. І хоча сьогодні, внаслідок бурхливого технічного розвитку останніх десятиліть, до

Антарктики можна дістатися літаком або круїзним лайнером, рослинний світ цієї загадкової землі залишається маловивченим.

Площа Антарктичного регіону разом з островами становить близько 14 млн км², більша частина яких вкрита крижаним покривом, і лише 40 тис. км², або всього 0,3%, вільні від криги. Саме цю невеличку частину території обрали для свого «проживання» рослини. Умови для життя на цих ділянках екстремальні. Антарктида — континент з невеликою сейсмічною активністю, проте там є вулкани, зокрема найпівденніший діючий вулкан на Землі — Еребус, постійна активність якого спостерігається з 1972 р. Шквальні вітри, надзвичайно низькі температури (до -89,2°С у районі станції «Восток»), не-

значна вологість повітря, яка в антарктичних оазисах знижується навіть до 5%, і водночас снігові бурі, бідність ґрунтосубстрату на органічні сполуки — все це створює екстремальні умови для життя рослин. Однак вони не тільки виживають, але й у деяких регіонах намагаються розширити свій ареал.

Абіотичні стреси, такі як засолення, нестача вологи, екстремальні температури, хімічні токсиканти тощо, є значною проблемою в сільському господарстві. Тому дослідження, спрямовані на вивчення природи стійкості рослин до впливу абіотичних стресових факторів, становлять не лише теоретичний, а й практичний інтерес. Рослини з екстремальних кліматичних зон виявилися найкращими об'єктами таких досліджень. Вивчення на фундаментальному рівні механізмів стійкості цих рослин до комплексу екстремальних факторів є основою для розуміння процесів пристосування живих істот до абіотичних стресів, розроблення «стратегій» виживання рослин. Ґрунтуючись на результатах досліджень у цьому напрямі та використовуючи сучасні біотехнології, можна створити нові сорти рослин, яким не страшні посуха, засолення, заморозки.

Перелік видів рослин, які зустрічаються в Антарктиці, досить обмежений. Є лише два види вищих судинних рослин — *Deschampsia antarctica* E. Desv. і *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., та й ті ростуть переважно в прибережній зоні й на прилеглих островах. Крім того, за різними даними, на антарктичному материка визначено близько 300 видів лишайників і 100 видів мохоподібних. Саме вони й стали рослинними господарями Антарктиди, заселяючи вільні від льоду відкриті ділянки, улоговини, розщелини, зростаючи на відкритих вітру і сонцю скелях або на дні антарктичних озер.

БОТАНІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ АНТАРКТИЧНИХ РОСЛИН

У численних публікаціях, у тому числі й українських дослідників, описано біорізноманіття та видовий склад рослин різних антарктичних зон, проаналізовано поширення

рослин на континенті й островах [1–8], вивчено особливості флори ділянок з високою геотермальною чи вулканічною активністю (наприклад, о. Десепшн) [9–14], розглянуто вірогідні способи розповсюдження рослин в Антарктиці [15, 16].

Антарктичне літо дуже коротке, отже, нетривалим є й вегетаційний сезон. За таких умов рослини розмножуються як статевим, так і вегетативним способом. Скажімо, рослини щучки антарктичної здатні утворювати насіння, а мохоподібні — спори [17–20]. Багато наукових праць присвячено вивченню фізіології й анатомії рослин Антарктики [21–25].

Тривалий час описові ботанічні дослідження проводили й на острові Галіндез, що входить до островів Аргентинського архіпелагу і розташований поблизу північно-західного узбережжя Антарктиди. З 1953 р. на острові функціонувала британська станція «Фарадей», де з-поміж інших виконували й ботанічні дослідження, результати яких опубліковано Британською антарктичною службою: Lists of BAS Scientific Publications by Year, BAS Scientific Reports, BAS Bulletins [26]. Починаючи з 1996 р. станція працює під прапором України й називається на честь видатного вченого академіка Володимира Івановича Вернадського (рис. 1, кольорова вклейка).

ЧИМ ЦІКАВІ РОСЛИНИ АНТАРКТИКИ

Чим же так приваблюють дослідників антарктичні рослини? Вони є природними мешканцями материка з найсуворішими на Землі умовами існування. Як уже зазначалося, для цього регіону характерні сильні вітри, що спричинюють висушування ґрунту і рослин; різкі коливання температур, а отже, цикли заморожування — відтавання; низькі абсолютні температури, виживання за яких потребує ефективних механізмів кріопротекції; високий рівень ультрафіолетової радіації.

Стійкість рослин Антарктики, особливо мохоподібних, до дії абіотичних стресових факторів можна назвати унікальною. Ці рослини виживають навіть за умов, коли різниця денних і нічних температур сягає 50°C.

Мохоподібних можна знайти на материках аж до 85° п.ш., де навіть улітку температура тримається на рівні -10°C . Вони адаптовані до широкого діапазону освітлення, ростуть як за високого рівня сонячного освітлення (близько 100 ккал/см² на рік, майже як на екваторі), так і на дні глибоководних антарктичних озер (наприклад, рослини *Plagiothecium orthocarpum* Mitten.). Антарктичні мохи витримують зневоднення до 5–10% норми вмісту води [27].

Дослідження впливу абіотичних стресів на рослини Антарктики доцільно здійснювати у двох напрямках: 1) відгук рослин на фізіологічному рівні, тобто яким чином здійснюється адаптація; 2) визначення молекулярних механізмів і генів, наявність яких дає змогу рослинам пристосовуватися до стресових умов. Крім того, адаптовані до абіотичних стресів рослини є потенційним джерелом біологічно активних сполук, кріопротекторів, антибіотиків тощо. Зокрема, виявлено, що під дією низьких температур синтезуються специфічні білки, які беруть участь у кріопротекції [28–32]. Адаптивною відповіддю на стрес є також підвищений синтез вуглеводів [33].

Науковий підхід, що полягає у дослідженні генної природи стійкості та фізіологічних реакцій адаптації до абіотичних стресів, є комплексним і дає можливість не тільки всебічно вивчити унікальні рослини унікального материка, скласти уявлення про інтегральні механізми їх адаптації до абіотичних стресів, але й отримати практичну «вигоду» — сформувати бібліотеку кДНК і генів, яку можна використати в біотехнологіях для поліпшення наявних і створення нових, стійких до абіотичних стресів сортів сільськогосподарських рослин.

СТІЙКІСТЬ ДО ДІЇ АБІОТИЧНИХ СТРЕСОВИХ ФАКТОРІВ

Найбільш детально вивчено дію на рослини такого стресового фактора, як низькі температури, що цілком закономірно, адже саме критично різкі коливання температур та низькі абсолютні температури є, так би

мовити, ексклюзивною «візитною картою» найпівденнішого материка. Дослідження впливу низьких температур на рослини Антарктики, їхньої адаптації та механізмів, задіяних у цьому процесі, проводять у напрямі виявлення генів, що відповідають за виживання рослин, і білків та інших сполук з кріопротекторними властивостями. У результаті адаптації до низьких температур у рослинах активізуються відповідні гени, в тому числі *PpDBF1*, *PPARs*, *PpSHP*, *PpSHP2* та ін. [34–38]. Для рослин дешампсії визначено гени, що кодують так звані IRIPs-білки (ice recrystallization inhibition proteins). Транскрипційний рівень цих генів залежить від холодової акліматизації [39, 40]. У роботі [38] описано низку генів, зокрема *DaGrx*, *DaRub1*, *Dapyk1*, що беруть участь в адаптації рослин до холодового стресу. Крім специфічних білків у цій адаптації задіяні також інші сполуки. Визначено, що рослини *D. antarctica* накопичують у листках значну кількість сахарози — до 36% від сухої маси. Холодова акліматизація в разі збільшення тривалості освітлення (антарктичне літо) зумовлювала високу активність сахарозофосфатсинтази та гіперакумуляцію сахарози [41], що, ймовірно, є одним із механізмів пристосування рослин до несприятливих температурних умов.

Експериментально підтверджено, що екстракти з рослин дешампсії мають кріопротекторні властивості, причому таку активність виявляли екстракти і з неакліматизованих рослин, хоча й меншою мірою, ніж екстракти з рослин, які пройшли етап холодового оброблення. Автори встановили, що кріопротекторна активність пов'язана з білками масою понад 10 кДа [42]. Екстракти з антарктичних лишайників також мали кріопротекторні властивості [43], однак в екстрактах, отриманих з іншої судинної рослини — *C. quitensis*, таких властивостей не було.

Нині досліджено деякі аспекти витривалості судинних рослин Антарктики. Вивчено функціонування їх фотосинтетичної системи під час заморожування та відтавання [44]. Визначено роль розчинних вуглеводів і

ліпідів у стійкості антарктичних рослин до заморожування [45–47].

Ще одним стресовим фактором, який значною мірою впливає на антарктичні рослини, є висушування. До нього призводять, зокрема, сильні вітри, швидкість яких сягає 320 км/год. Описано видовий склад рослин (мохоподібних), що ростуть на територіях з різним рівнем вологості ґрунту, проведено порівняння особливостей рослин різних видів з погляду їх пристосування до висушування. Так, мох *Grimmia antarctici* Card., який у природних умовах є мешканцем більш зволжених територій, виявився менш витривалим до висушування, ніж *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb. [48]. Було проведено порівняльний аналіз впливу короткотривалого висушування на приріст маси та формування нових пагонів [49], сезонні зміни вмісту вуглеводів і пігментів [50–52], активність антиоксидантної системи [53], фотосинтез і дихання у мохів різних видів з різною витривалістю до дегідратації [54, 55].

Отже, визначено низку можливих способів відгуку й адаптації рослин до дії стресових факторів. Це синтез вуглеводів і ліпідів, зміни фотосинтезу, дихання, активності ферментів тощо. Саме така відповідь, імовірно, дає змогу рослинам адаптуватися до абіотичних стресів. Разом з тим становить інтерес комплексне вивчення ланцюга захисту рослин Антарктики від дії стресових факторів, а саме: ідентифікація генів, відповідальних за виживання → ідентифікація синтезованих у відповідь на стрес сполук із захисними властивостями → визначення змін у фізіологічних процесах рослин при активізації генів та накопиченні захисних сполук → встановлення параметрів росту і розмноження рослин. Вивчення цього ланцюга у природних умовах, безпосередньо в Антарктиці, неможливе, адже там діє не один, а цілий комплекс стресових факторів, параметри яких змінюються неконтрольовано — неможливо «замовити» погодні умови (швидкість вітру, температуру, освітлення,

склад ґрунту). Отже, постає питання щодо пошуку оптимальної моделі для проведення актуальних і перспективних досліджень. На нашу думку, саме такою моделлю є культивовані *in vitro* антарктичні рослини, передусім мохоподібні.

КУЛЬТИВОВАНІ IN VITRO

РОСЛИНИ АНТАРКТИКИ ТА ПЕРЕВАГИ ЇХ ВИКОРИСТАННЯ В БІОТЕХНОЛОГІЯХ

Підсумовуючи наведені вище літературні дані, можна відзначити, що з 50-х років ХХ ст. досить докладно описано видовий склад рослин континенту Антарктида та острівної Антарктики; простежено динаміку його зміни; проведено паралелі між поширенням і виживанням видів та геологічними й метеорологічними особливостями регіонів. Вивчали фізіологію (фотосинтез, дихання, накопичення запасних речовин, активність ферментів тощо) як судинних рослин, так і мохоподібних. Було з'ясовано можливі механізми пристосування рослин до екстремальних умов, у тому числі ідентифіковано гени й білки, що відповідають за стійкість до стресів, а також зміни у синтезі запасних речовин, насамперед цукрів.

Проте всі перелічені дослідження проводили з рослинами *in vivo*. На нашу думку, система *in vitro* в цьому плані перспективніша, оскільки вона дає змогу контролювати параметри, задавати одночасно кілька стресових факторів, моделювати природні умови різних територій, а також, що найголовніше, працювати з генетично однорідним матеріалом.

Ми розпочали системне вивчення рослин Антарктики у 2009 р. За грантами Національного антарктичного наукового центру та спільного конкурсу НАН України і Російського фонду фундаментальних досліджень, а також завдяки допомозі українських учених із Львівської політехніки (І.В. Дикий) та Інституту мікробіології і вірусології НАН України (О.Б. Таширев) і російських колег з Ботанічного інституту РАН (Л.Є. Курбатова), які працювали в антарктичних експедиціях, було отримано зразки

живих рослин з островів Антарктичного архіпелагу Галіндез (Galindez), Десеппін (Desception), Петерманн (Petermann), Уедделл (Weddell), а також з материкової Антарктиди (західна Антарктида — мис Браун Блафф (Brown Bluff); східна Антарктида — Земля Королеви Мод, Земля Ендербі).

У чому ж полягають основні переваги культивованих *in vitro* рослин? Насамперед можна уникнути надзвичайно затратного процесу щорічного транспортування живих рослин з Антарктики. При цьому зменшується навантаження на природні популяції, що відповідає вимогам міжнародних угод щодо антарктичного довкілля. Використання рослин, культивованих *in vitro*, дає можливість у контрольованих лабораторних умовах моделювати дію певних абіотичних стресових факторів (температури, вологості ґрунту, освітлення, складу середовища тощо) і визначити їх вплив на фізіологічні та біохімічні параметри (приріст маси, синтез фотосинтетичних пігментів, синтез запасних речовин, активність ферментів тощо), що практично неможливо в польових умовах. Таким чином, використання культивованих у стерильних умовах рослин дозволяє обійти деякі перешкоди, що виникають під час роботи з рослинами *in vivo*.

Переваги використання рослин, які вирощують в асептичних умовах, стають особливо значущими в разі проведення молекулярно-біологічних досліджень. Рослини *in vitro* вільні від будь-якої чужорідної ДНК (наприклад, бактеріальної) і є генетично однорідними, оскільки походять з однієї точки росту. Отже, дослідники гарантовано мають справу з ДНК рослин певного виду. Це набуває особливого значення для роботи в напрямі створення технології видового визначення мохоподібних (так зване ДНК-штрихкодування, або DNA-barcoding) [56].

КОЛЕКЦІЯ РОСЛИН АНТАРКТИКИ В ІНСТИТУТІ КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ

Нині в лабораторії адаптаційної біотехнології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України колекція антарк-

тичних рослин, культивованих у стерильних умовах, налічує понад 40 зразків, у тому числі мохоподібні *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Warnstorfia fontinaliopsis* Müll. Hal., *Sanionia georgicounicinata* (Müll. Hal.) Ochyra and Hedenäs, *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gartern., *Bryum argenteum* Hedw., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., а також судинні рослини *C. quitensis* та *D. antarctica* (рис. 2, кольорова вклейка).

Наші дослідження було спрямовано саме на використання культивованих *in vitro* мохоподібних Антарктики для вивчення впливу абіогенних стресів на ріст і розмноження рослин. Ми запропонували нові підходи до введення в стерильну культуру та мікроклонального розмноження антарктичних рослин і визначили кількісні показники стійкості мохоподібних Антарктики до комплексу екстремальних факторів, таких як заморожування, УФ-радіація, вміст азоту, солей, токсичних металів (на прикладі шестивалентного хрому) тощо.

На сьогодні розроблено методи введення в стерильну культуру та розмноження *in vitro* «неантарктичних» мохоподібних, отримання калусних культур і регенерації з них пагонів, зокрема таких видів, як *Aloina aloides* (K.F.Schultz) Kindb., *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S. & G., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та ін. [57–62], разом з тим саме антарктичні мохи, культивовані у стерильних умовах, не були об'єктами комплексних досліджень.

Першим завданням нашої роботи було введення в стерильну культуру рослин із нативних зразків, розроблення технології культивування *in vitro* антарктичних рослин, передусім мохоподібних, мікроклонального розмноження та створення колекції. Як вихідний матеріал ми використовували фрагменти гаметофітів, що дало змогу виключити додатковий етап культивування і значно скоротити термін одержання асептичних рослин. Використання саме гаметофітів було спричинено також відсутністю в отриманих нами зразках спорофітів. Вихідний матеріал виявився значною мірою чутливим як до

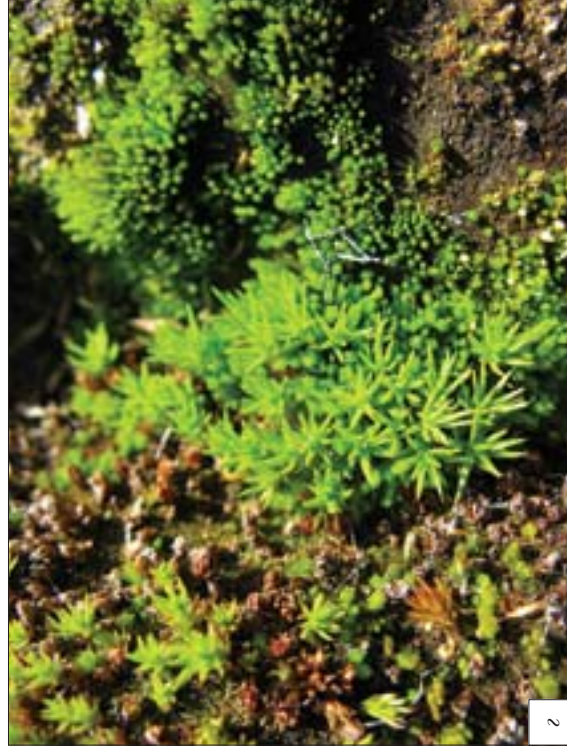


Рис. 1. Острів Галіндес: *а* — Українська антарктична станція «Академік Вернадський»; *б* — мохові поля на біогеографічному полігоні; *в* — тваринний світ острова (фото О.Б. Таширева)

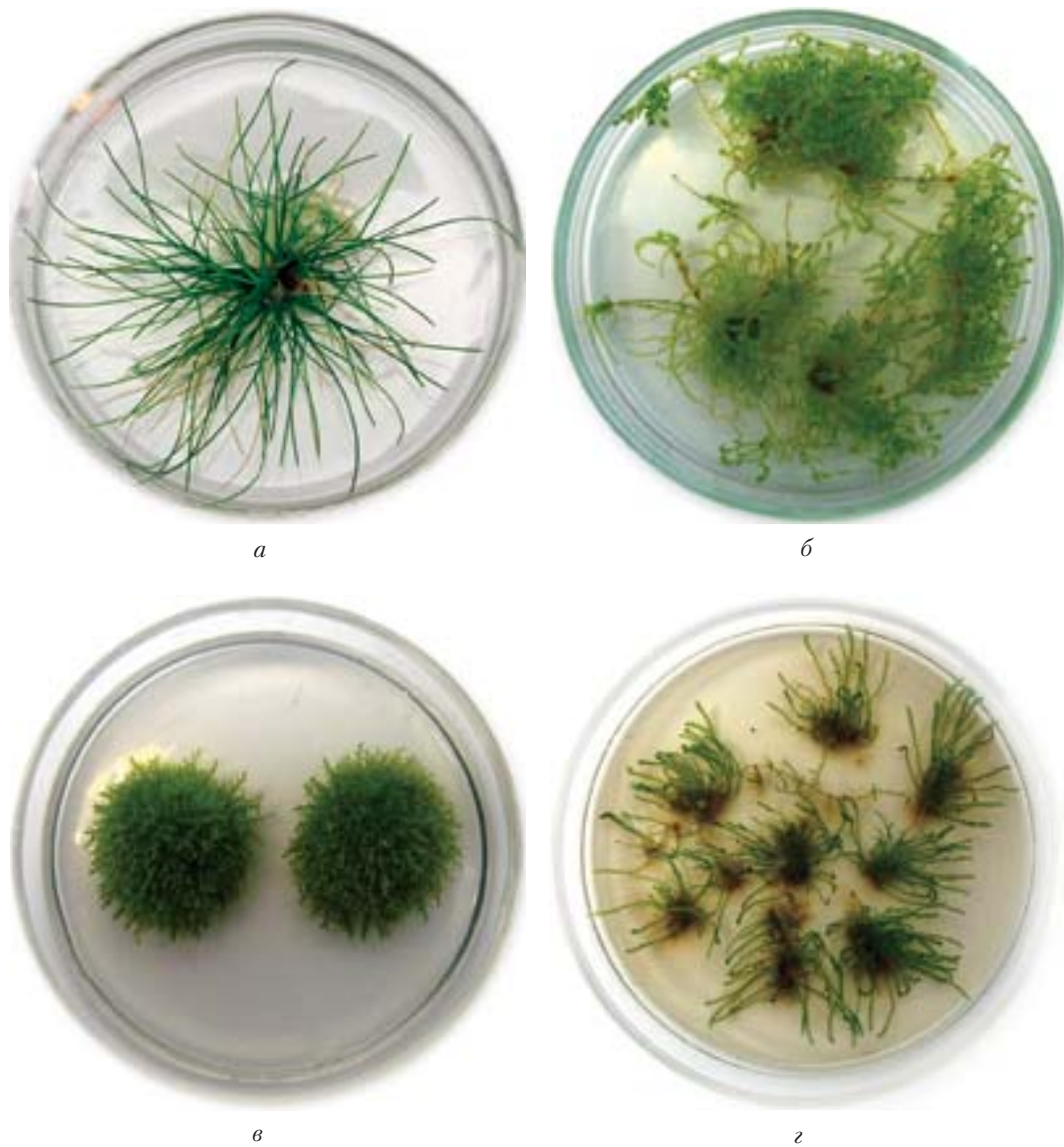


Рис. 2. Колекційні рослини Антарктики, культивовані у стерильних умовах:
a – *D. antarctica*, *б* – *W. fontinaliopsis*, *в* – *P. juniperinum*, *г* – *B. pseudotriquetrum*

концентрації стерилізаційного розчину (препарату «Білизна»), так і до часу оброблення — концентрації препарату, більші ніж 20% і тривалість поверхневої стерилізації понад 3 хвилини призводили до загибелі експлантів. Після поверхневої стерилізації експланти культивували на безгормональному середовищі MS/2 [63] за стандартизованих умов (16-годинний фотоперіод, 24°C). Рослини починали рости через 3–20 діб після стерилізації. Спостерігали два типи росту рослин залежно від виду — формування бруньок на пагоні й ріст нових пагонів із цих бруньок у рослин *W. fontinaliopsis* і *S. georgi-councinata*, а також ріст вторинної протонеми — у *P. juniperinum*, *B. pseudotriquetrum*, *B. argenteum* та *P. nutans*. В останньому випадку було можливе розмноження відділенням протонеми та індукуванням росту пагонів на вторинній протонемі. Крім того, було розроблено технологію індукування росту калусних тканин з наступною регенерацією нових пагонів з ефективністю до 100 рослин з експланта через 2 місяці.

СТІЙКІСТЬ АНТАРКТИЧНИХ МОХІВ ДО ЗАСОЛЕННЯ

Підвищений вміст солей у ґрунтах створює значні проблеми у сільському господарстві. Численні наукові дослідження спрямовано на вивчення природи й діапазону стійкості рослин до засолення і з'ясування механізмів пристосування рослин на генному та фізіологічному рівнях. Ми виходили з того, що рослини антарктичного регіону, зокрема ті, що ростуть у прибережній зоні, можуть бути стійкими до підвищеного вмісту солей у ґрунтосубстраті, адже прибережні території заливаються морською водою, загальна мінералізація якої становить близько 35 г/л.

З огляду на це ми визначали діапазон стійкості мохів з Антарктики до засолення, моделюючи дію цього фактора додаванням до живильного середовища хлориду натрію в концентраціях 25, 50, 100 та 200 мМ. Для вивчення особливостей впливу NaCl на ріст мохоподібних пагонів антарктичних мохів, а також моху *Phiscomitrella patens*, отрима-

ного з Інституту екології Карпат НАН України (Львів), як контролю, верхівкові частини завдовжки 10 мм розміщували на поверхні агаризованого середовища 1/2МС з NaCl і культивували за температури +24°C та 16-годинного освітлення. Через 2–6 тижнів визначали кількість новоутворених пагонів і діаметр зони росту вторинної протонеми.

У рослин *P. juniperinum* за наявності солі кількість новоутворених пагонів була меншою порівняно з контролем, однак вони формувалися і в разі вмісту хлориду натрію 100 мМ. Рослини *P. patens* були відносно толерантні до хлориду натрію в концентраціях до 50 мМ (кількість пагонів на рівні контролю), хоча ріст рослин за наявності стресового фактора був уповільнений і починався лише через 3 тижні, а за концентрації 100 мМ NaCl нові пагони не утворювалися (ріст відбувався лише за рахунок вторинної протонеми). Найстійкішими виявилися рослини *W. fontinaliopsis*, у яких ріст пагонів у 100 мМ NaCl через 45 діб не відрізнявся від росту контрольних рослин. Підвищення вмісту солі до 50 мМ спричинювало навіть стимуляцію росту (збільшення кількості нових пагонів удвічі порівняно з контролем).

Отже, реакція рослин трьох видів на дію NaCl у концентраціях 25–200 мМ виявилася різною. Найстійкішими до сольового стресу (утворення нових пагонів при 100 мМ NaCl таке саме, як і в контролі) були рослини *W. fontinaliopsis* — типові представники флори антарктичного острова Галіндез. Рослини іншого виду, *P. juniperinum*, зібрані також на о. Галіндез, були чутливішими до сольового стресу. Найменш стійкими виявилися рослини фіскомітрели — неантарктичного моху, вибраного як вид-порівняння: ріст нових пагонів у них припинявся за концентрації 100 мМ NaCl у середовищі. Отримані дані свідчать про підвищену стійкість до сольового стресу антарктичних рослин *W. fontinaliopsis*, що дає можливість використовувати їх у подальших дослідженнях, зокрема для вивчення природи стійкості рослин до сольового стресу на молекулярно-генетичному рівні.

Культивування варнсторфії за концентрації 50 мМ NaCl приводило до підвищення вмісту фруктанів майже вдвічі порівняно з контролем. У рослинах *P. patens* і *P. juniperinum* під дією сольового стресу вміст фруктанів достовірно не змінювався. Таким чином, рослини одного з антарктичних видів, *W. fontinaliopsis*, виживали за вмісту хлориду натрію в середовищі до 200 мМ і реагували на дію сольового стресу підвищенням накопиченням фруктанів.

СТІЙКІСТЬ ДО ПІДВИЩЕНОГО ВМІСТУ АЗОТУ

Відомо, що азот є одним з основних елементів, необхідних рослинам у процесі росту. Зазвичай збільшення його вмісту прискорює ріст і збільшує приріст біомаси. Проте високі концентрації цього елемента пригнічують ріст. Оптимальний вміст азоту в живильному середовищі для культивування рослин Антарктики може різнитися, оскільки в деяких місцях збирання рослинного матеріалу, де розташовані численні пташині гнізда, накопичується послід, і, відповідно, вміст азоту у ґрунті вищий.

Ми визначали вплив підвищених концентрацій азоту у формі NH_4NO_3 на ріст і розмноження антарктичних мохів *P. nutans*, *P. juniperinum* та *W. fontinaliopsis*. Нативні зразки було зібрано на о. Галіндез як у безпосередній близькості до гнізд (*P. juniperinum*), так і на території, де птахи не гніздяться (*W. fontinaliopsis*).

У разі використання як вихідних експлантів окремих пагонів *P. juniperinum* і *W. fontinaliopsis* не виявлено стійкості до підвищеного вмісту азоту в живильному середовищі в концентраціях до 13,2 г/л NH_4NO_3 (десятикратне збільшення вмісту порівняно з середовищем Мурасіге — Скуга). Рослини реагували на підвищення вмісту азоту зниженням кількості новоутворених пагонів (нові пагони *W. fontinaliopsis* не утворювалися вже за концентрації 3,3 г/л і більших), а також зменшенням діаметра зони росту вторинної протонеми у мохів, для яких *in vitro* характерний ріст протонеми (*P. juniperinum*, *P. pa-*

tens), або появою протонеми у виду, для якого ріст протонеми не характерний (*W. fontinaliopsis*). Аналогічну реакцію рослин спостерігали і під час дії сольового стресу. Контрольні рослини *P. patens* виявилися найчутливішими до підвищення вмісту азоту в живильному середовищі — за концентрації навіть 3,3 г/л NH_4NO_3 експлант не рос.

Використовуючи як експлант не окремі пагони, а куці (тобто збільшуючи вихідну масу експлантів до 20 разів), було встановлено, що стійкість рослин значно підвищувалася — вони виживали навіть за максимальної концентрації нітрату амонію (13,2 г/л). Підвищення вмісту NH_4NO_3 з 0,84 до 13,2 г/л призвело до зменшення відносного приросту маси рослин варнсторфії та політріхуму відповідно в 1,46 і 2,26 раза порівняно з контролем, але рослини все ж таки формували нові пагони.

Збільшення вмісту NH_4NO_3 до 3,3 г/л спричинювало активізацію накопичення фруктанів. Так, найвищий їх вміст спостерігали у *W. fontinaliopsis* при культивуванні рослин на середовищі з 3,3 г/л NH_4NO_3 . Вміст фруктанів зростав у 2,4 раза порівняно з контролем (0,82 г/л) і становив через 2 місяці близько 80 мг/л (у *P. juniperinum* — у 4 рази менше).

Отже, підвищеної стійкості до високих концентрацій нітрату амонію рослин *P. juniperinum*, зразки яких було зібрано в місцях з багатим на азот ґрунтом, виявлено не було. Рослини *W. fontinaliopsis* відрізнялися від рослин інших видів і реагували на підвищення вмісту азоту збільшенням накопичення фруктанів. Як зазначено вище, така сама реакція цих рослин спостерігалася і на дію сольового стресу.

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ХРОМУ(VI)

Відомо, що сполуки Cr(VI) токсичні для рослин [64, 65]. Вміст хрому в ґрунті на о. Галіндез мізерно малий і становить 0,5–2,3 мг/кг ґрунту [66]. З цього випливає, що Cr(VI) як стресового фактора в місці збирання рослин немає. Однак із ґрунтосубстрату виділено мікроорганізми, стійкі до Cr(VI) у концентрації до 50 г/л [67].

Отже, для нас становило великий інтерес визначити діапазон стійкості антарктичних мохів до токсичних сполук Cr(VI). В експериментах рослини культивували на живильних середовищах, що містили K_2CrO_4 у концентрації від 50 до 400 мг/л у перерахунку на катіон Cr(VI). Результати цих експериментів виявилися дещо несподіваними. Відомо, що сполуки шестивалентного хрому є високо-токсичними для рослин навіть у невеликих концентраціях. Проте ми спостерігали достовірне стимулювання росту за концентрацій Cr(VI) до 100 мг/л. Так, за вмісту Cr(VI) 50 мг/л приріст маси для рослин *W. fontinaliopsis*, *P. juniperinum*, *P. nutans* і *P. patens* був більшим, ніж у контролі без хромату, відповідно у 2,01, 1,79, 3,23 та 2,65 раза.

Виявлений феномен стимулювання росту рослин у разі додавання в живильне середовище сполук хрому в концентрації 25–100 мг/л Cr(VI) становить інтерес з погляду фундаментальних досліджень механізмів взаємодії рослин з токсичними металами. Постає питання, наскільки унікальним є виявлене стимулювання росту; чи властиве воно рослинам інших видів; якими є механізми стимулювання росту за наявності токсичної сполуки шестивалентного хрому. Цей феномен може бути предметом подальших досліджень з метою визначення динаміки зменшення концентрації хромату в середовищі, процесів накопичення та відновлення Cr(VI) у клітинах рослин. Отримані дані можуть також становити практичний інтерес для технологій біоремедіації забруднених територій.

СТІЙКІСТЬ ДО ЗНИЖЕНИХ І ПІДВИЩЕНИХ ТЕМПЕРАТУР

Температура — один із факторів, що значною мірою впливають на ріст рослин. Відхилення від температурного оптимуму є стресом для рослин і призводить до пригнічення росту, що виявляється у зменшенні приросту маси, порушенні процесу утворення насіння, активізації синтезу та накопиченні запасних речовин [68–72]. Наприклад, низькі температури спричиняють прискорення накопичення крохмалю й сахарози в

клітинах рослин [73–74]. Враховуючи те, що рослини антарктичного регіону впродовж періоду вегетації постійно зазнають впливу холоду як стресового фактора, видавалася ймовірною їх підвищена стійкість до низьких температур, зумовлена адаптацією та особливостями геному.

У результаті наших досліджень виявилось, що за умов вирощування протягом 2, 10 або 20 діб за температури $+4^{\circ}C$, а далі — за $+24^{\circ}C$, тобто за наявності холодової акліматизації та збільшення її часу, у рослин *W. fontinaliopsis* збільшувалася біомаса. Водночас у рослин інших видів збільшення часу експозиції за низької додатної температури призводило до зменшення швидкості росту.

Було проведено порівняння стійкості до заморожування рослин *P. juniperinum*, *W. fontinaliopsis*, *S. georgicouncinata*, *B. pseudotriquetrum*, *B. argenteum*, *P. nutans* та *P. patens* за температури $-18^{\circ}C$ впродовж 15 годин. Хоча ще 2–3 доби після розморожування рослини залишалися зеленими, через два тижні відбувалася повна загибель мохів *P. juniperinum*, *B. pseudotriquetrum*, *S. georgicouncinata*, *P. patens*, *B. argenteum*, тоді як на рослинах *W. fontinaliopsis* залишалися частково зелені пагони, з яких формувалася вторинна протонема. Виявилось, що подовження часу заморожування з 15 до 24 годин не тільки не призводило до повної загибелі рослин варнсторфії, але навіть «стимулювало» виживання. За таких умов вихідні пагони після розморожування не гинули, протягом двох тижнів їхня довжина збільшувалася у 1,5 раза. Одержані дані відкривають шлях для подальших, важливих з практичного боку досліджень механізмів кріопротекції у рослин *W. fontinaliopsis* на генному рівні з використанням, зокрема, методу ПЛР у реальному часі, створення бібліотеки кДНК, ідентифікації та клонування генів.

Крім того, виявилось, що антарктичні мохи можуть вижити не лише в разі заморожування, а й за умов не характерних для Антарктики високих температур. Так, температурний стрес за $+38^{\circ}C$ впродовж 24 годин не призвів до загибелі рослин, окрім *S. georgicouncinata*,

хоча приріст їхньої маси був меншим, ніж у контролі. Слід зазначити, що в рослин *W. fontinaliopsis*, які в усіх попередніх експериментах реагували на дію стресових факторів (засолення, високий вміст азоту, наявність хромату, заморожування) ростом вторинної протонеми, під час високотемпературного стресу протонема не утворювалася.

Відомо, що рослини можуть реагувати на температурний стрес зміною вмісту фруктанів. Наприклад, зміна температурних умов з +20°C до +5°C приводила до 3–10-разового збільшення вмісту фруктанів [75]. Експозиція за температури +5°C також спричинювала накопичення фруктанів у рослинах *Lolium temulentum* [76]. У наших експериментах вміст фруктанів у рослинах моху *W. fontinaliopsis* після холодного стресу за +4°C збільшувався з подовженням тривалості культивування за низької додатної температури (2, 10 або 20 діб) і становив понад 40 мг/г маси (у контролі — 20 мг/г). Водночас для рослин *P.juniperinum* достовірних відмінностей у вмісті фруктанів порівняно з контролем не спостерігалось. Результатом короткотривалого впливу високої додатної температури на рослини *W. fontinaliopsis* стало надзвичайне підвищення вмісту фруктанів — до 400 мг/г маси рослин. Для рослин інших видів, зокрема *P. juniperinum*, *P. patens*, вміст фруктанів зменшувався порівняно з контролем, хоча рослини й виживали.

ВИСНОВКИ

Підсумовуючи наведені вище результати, варто підкреслити, що культивовані *in vitro* рослини Антарктики справді виявилися оптимальною моделлю для дослідження впливу низки абіотичних стресових факторів — засолення, збільшення вмісту азоту, дії токсичного Cr(VI), знижених і підвищених температур, заморожування. Використання такої системи дало змогу кількісно оцінити дію того чи іншого стресового фактора за такими параметрами, як приріст маси, коефіцієнт розмноження, вміст запасних речовин, білка, фотосинтетичних пігментів, активність ферментів. Такі дослідження уможливили

визначення особливостей впливу абіотичних факторів і проведення порівняльного аналізу стійкості до них рослин різних видів. Зокрема, виявилось, що рослини *W. fontinaliopsis* значно відрізняються від рослин інших досліджуваних видів і є по-своєму унікальними. Вивчення геному цих рослин у перспективі може стати основою для використання їх як цінного генетичного матеріалу в біотехнологіях і створення сільськогосподарських культур, стійких до абіотичних стресів.

Офіційною датою відкриття материка Антарктида, загадкової Terra Australis Incognita — Невідомої Південної землі, якою марили землепрохідці починаючи з XVI ст., вважають січень 1820 р., коли екіпажі двох шлюпів, «Восток» і «Мирний», уперше побачили крижані гори Антарктиди. Минуло багато років, але й досі район Антарктики залишається загадковим і маловивченим. Сьогодні на численних наукових станціях, розташованих на островах, узбережжі чи в самому серці Антарктиди, фахівці з багатьох країн світу проводять геологічні, метеорологічні, геофізичні, біологічні та інші дослідження.

Антарктика поступово розкриває свої таємниці, однак хочеться сподіватися, що найцікавіше ще попереду. І ми певні, що міжнародні біологічні дослідження, у тому числі спрямовані на вивчення стійкості рослин до надзвичайно суворих кліматичних умов, зроблять вагомий внесок у комплексну характеристику антарктичної біоти, з'ясування фундаментальних аспектів адаптації живих істот і відкриють шлях для нових прикладних розробок.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Mosyakin A.S. Origins of native vascular plants of Antarctica: comments from a historical phytogeography viewpoint // Cytol. Genet. — 2007. — V. 41, N 5. — P. 54–63.
2. Kyr'iachenko S.S., Kozerets'ka I.A., Rakusa-Sushchev's'ky S. *Deschampsia antarctica*: genetic and molecular-biological aspects of spreading in Antarctica // Cytol. Genet. — 2005. — V. 39, N 4. — P. 75–80.
3. Peat H.J., Clarke A., Convey P. Diversity and biogeography of the Antarctic flora // J. Biogeogr. — 2007. — V. 34, N 1. — P. 132–146.

4. *Convey P., Lewis Smith R.I.* Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic // *J. Veg. Sci.* — 2006. — V. 17, N 4. — P. 529–538.
5. *Ochyra R., Lewis Smith R.I., Bednarek-Ochyra H.* The Illustrated Moss Flora of Antarctica. — Cambridge Univ. Press, 2008. — 704 p.
6. *Bednarek-Ochyra H., Vána J., Ochyra R., Lewis Smith R.I.* The liverwort flora of Antarctica. — Cracow: PAS, W. Szafer Institute of Botany, 2000. — 236 p.
7. *Convey P.* Antarctic Ecosystems // *Encyclopedia of Biodiversity* / Levin S.A. (ed.). — San Diego: Academic Press, 2001. — V. 1. — P. 171–184.
8. *Seppelt R.D., Green T.G.* A bryophyte flora for Southern Victoria Land, Antarctica // *New Zealand J. of Botany.* — 1998. — V. 36. — P. 617–635.
9. *Convey P., Lewis Smith R.I., Hodgson D.A., Peat H.J.* The flora of the South Sandwich Islands, with particular reference to the influence of geothermal heating // *J. Biogeogr.* — 2000. — V. 27, N 6. — P. 1279–1295.
10. *Grolle R.* The hepatics of the South Sandwich Islands and South Georgia // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1972. — N 28. — P. 83–95.
11. *Lewis Smith R.I.* The bryophyte flora of geothermal habitats on Deception Island, Antarctica // *J. Hattori Bot. Lab.* — 2005. — V. 97. — P. 233–248.
12. *Skotnicki M.L., Selkirk P.M., Broady P.A. et al.* Dispersal of the moss *Campylopus pyriformis* on geothermal ground near the summit of Mount Erebus and Mount Melbourne, Victoria Land, Antarctica // *Antarct. Sci.* — 2001. — V. 13. — P. 280–285.
13. *Davis R.C.* Environmental Factors Influencing Decomposition Rates in Two Antarctic Moss Communities // *Polar Biol.* — 1986. — V. 5, N 2. — P. 95–103.
14. *Ochyra R.* The moss flora of King George Island, Antarctica. — Cracow: PAS, W. Szafer Institute of Botany, 1998. — 279 p.
15. *Parnikoza I., Kozeretska I., Kunakh V.* Vascular Plants of the Maritime Antarctic: Origin and Adaptation // *Am. J. Plant Sci.* — 2011. — V. 2. — P. 381–395.
16. *Volkov R.A., Kozeretska I.A., Kyryachenko S.S. et al.* Molecular evolution and variability of ITS1–ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic // *Polar Sci.* — 2010. — V. 4, N 3. — P. 469–478.
17. *Convey P.* Reproduction of Antarctic flowering plants // *Antarctic Sci.* — 1996. — V. 8, N 2. — P. 127–134.
18. *Corner R.W.M.* Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv. IV. Distribution and reproductive performance in the Argentine Island // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1971. — N 26. — P. 41–50.
19. *Edwards J.A.* Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv. VI. Reproductive performance on Signy Island // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1974. — N 28. — P. 67–86.
20. *Longton R.E., Holdgate M.W.* The South Sandwich Islands: IV. Botany // *Br. Antarct. Surv. Sci.* — 1979. — N 94. — P. 1–53.
21. *Gielwanowska I., Szczuka E., Bednara J., Górecki R.* Anatomical Features and Ultrastructure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) Leaves from Different Growing Habitats // *Ann. Bot.* — 2005. — V. 96, N 6. — P. 1109–1119.
22. *Parnikoza I.Y., Loro P., Miryuta N.Y. et al.* The influence of some environmental factors on cytological and biometric parameters and chlorophyll content of *Deschampsia antarctica* Desv. in the maritime Antarctic // *Cytol. Genet.* — 2011. — V. 45, N 3. — P. 43–50.
23. *Van de Staaij J., de Bakker N.V., Oosthoek A. et al.* Flavonoid concentrations in three grass species and a sedge grown in the field and under controlled environment conditions in response to enhanced UV-B radiation // *J. Photochem. Photobiol. B.* — 2002. — V. 66, N 1. — P. 21–29.
24. *Edwards J.A., Lewis Smith R.I.* Photosynthesis and respiration of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* from the maritime Antarctic // *Br. Antarct. Surv. Bull.* — 1988. — N 81. — P. 43–63.
25. *Kennedy A.D.* Photosynthetic response of the Antarctic moss *Polytrichum alpestre* Hoppe to low temperatures and freeze-thaw stress // *Polar Biol.* — 1993. — V. 13, N 4. — P. 271–279.
26. http://www.antarctica.ac.uk/about_bas/publications/science_publications.php.
27. *Kappen L., Schroeter B.* Plants and Lichenes in the Antarctic, their way of live and their relevance to soil formation // *Geoecology of Antarctic ice-free coastal landscapes. Ecological studies* / L. Beyer, M. Bölter (eds). — 2002. — V. 154. — P. 327–374.
28. *Ewart K.V., Lin Q., Hew C.L.* Structure, function and evolution of antifreeze proteins // *Cell. Mol. Life Sci.* — 1999. — V. 55, N 2. — P. 271–283.
29. *Griffith M., Yaish M.W.F.* Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities // *Trends Plant Sci.* — 2004. — V. 9, N 8. — P. 399–405.
30. *Houde M., Daniel C., Lachapelle M. et al.* Immunolocalization of freezing-tolerance associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissues // *Plant J.* — 1995. — V. 8. — P. 583–593.
31. *Griffith M., Lumb C., Wiseman S.B. et al.* Antifreeze proteins modify the freezing process in plants // *Plant Physiol.* — 2005. — V. 138, N 1. — P. 330–340.
32. *Atici O., Nalbantoglu B.* Antifreeze proteins in higher plants // *Phytochem.* — 2003. — V. 64, N 7. — P. 1187–1196.
33. *Gunn T.C., Walton D.W.H.* Storage carbohydrate production and overwintering strategy in a winter-green tussock grass on South Georgia (Sub-Antarctic) // *Polar Biol.* — 1985. — V. 4, N 4. — P. 237–242.

34. Liu N., Zhong N.Q., Wang G.L. et al. Cloning and functional characterization of *PpDBF1* gene encoding a DRE-binding transcription factor from *Physcomitrella patens* // *Planta*. — 2007. — V. 226, N 4. — P. 827–838.
35. Minami A., Nagao M., Ikegami K. et al. Cold acclimation in bryophytes: low-temperature-induced freezing tolerance in *Physcomitrella patens* is associated with increases in expression levels of stress-related genes but not with increase in level of endogenous abscisic acid // *Planta*. — 2004. — V. 220, N 3. — P. 414–423.
36. Kroemer K., Reski R., Frank W. Abiotic stress response in the moss *Physcomitrella patens*: evidence for an evolutionary alteration in signaling pathways in land plants // *Plant Cell. Rep.* — 2004. — V. 22. — P. 864–870.
37. Sun M.M., Li L.H., Xie H. et al. Differentially Expressed Genes under Cold Acclimation in *Physcomitrella patens* // *J. Biochem. Mol. Biol.* — 2007. — V. 40, N 6. — P. 986–1001.
38. Gidekel M., Destefano-Beltrán L., García P. et al. Identification and characterization of three novel cold acclimation-responsive genes from the extremophile hair grass *Deschampsia antarctica* Desv. // *Extremophiles*. — 2003. — V. 7, N 6. — P. 459–469.
39. Chew O., Lelean S., John U.P., Spangenberg G.C. Cold acclimation induces rapid and dynamic changes in freeze tolerance mechanisms in the cryophile *Deschampsia antarctica* E. Desv. // *Plant Cell Environ.* — 2012. — V. 35. — P. 829–837.
40. John U.P., Polotnianka R.M., Sivakumaran K.A. et al. Ice recrystallization inhibition proteins (IRIPs) and freeze tolerance in the cryophilic Antarctic hair grass *Deschampsia antarctica* E. Desv. // *Plant Cell Environ.* — 2009. — V. 32. — P. 336–348.
41. Zúñiga-Feest A., Ort D.R., Gutiérrez A. et al. Light regulation of sucrose-phosphate synthase activity in the freezing-tolerant grass *Deschampsia antarctica* // *Photosynth. Res.* — 2005. — V. 83, N 1. — P. 75–86.
42. Bravo L.A., Griffith M. Characterization of antifreeze activity in Antarctic plants // *J. Exp. Bot.* — 2005. — V. 56, N 414. — P. 1189–1196.
43. Doucet C.J., Byass L., Elias L. et al. Distribution and characterization of recrystallization inhibitor activity in plant and lichen species from the UK and maritime Antarctic // *Cryobiol.* — 2000. — V. 40, N 3. — P. 218–227.
44. Lovelock C.E., Jackson A.E., Melick D.R., Seppelt R.D. Reversible Photoinhibition in Antarctic Moss during Freezing and Thawing // *Plant Physiol.* — 1995. — V. 109, N 3. — P. 955–961.
45. Montiel P.O., Cowan D.A., Heywood R.B. The possible role of soluble carbohydrates and polyols as cryoprotectants in Antarctic plants // *Proc. Univer. Res. in Antarctica, 1989–1992.* — Cambridge: Br. Antarct. Surv., 1993. — P. 119–125.
46. Zúñiga G.E., Alberdi M., Corcuera L.J. Non-structural carbohydrates in *Deschampsia antarctica* Desv. from South Shetland Islands, maritime Antarctic // *Environ. Exp. Bot.* — 1996. — V. 36, N 4. — P. 393–399.
47. Zúñiga G.E., Alberdi M., Fernández J. et al. Lipid content in leaves of *Deschampsia antarctica* from the maritime Antarctic // *Phytochem.* — 1994. — V. 37, N 3. — P. 669–672.
48. Robinson S.A., Wasley J., Popp M., Lovelock C.E. Desiccation tolerance of three moss species from continental Antarctica // *Aust. J. Plant Physiol.* — 2000. — V. 27, N 5. — P. 379–388.
49. Fowbert J.A. An experimental study of growth in relation to morphology and shoot water content in maritime Antarctic mosses // *New Phytol.* — 1996. — V. 133, N 2. — P. 363–373.
50. Melick D.R., Seppelt R.D. Seasonal investigation of soluble carbohydrates and pigment levels in Antarctic bryophytes and lichens // *Bryologist.* — 1994. — V. 97. — P. 13–19.
51. Roser D.J., Melick D.R., Ling H.U., Seppelt R.D. Polyol and sugar content of terrestrial plants from continental Antarctica // *Antarct. Sci.* — 1992. — V. 4. — P. 413–420.
52. Smirnoff N. The carbohydrates of bryophytes in relation to desiccation tolerance // *J. Bryol.* — 1992. — V. 17. — P. 185–191.
53. Seel W.E., Hendry G.A.F., Lee J.A. Effects of desiccation on some activated oxygen processing enzymes and antioxidants in mosses // *J. Exp. Bot.* — 1992. — V. 43, N 253. — P. 1031–1037.
54. Davey M.C. Effects of short-term dehydration and rehydration on photosynthesis and respiration by Antarctic bryophytes // *Environ. Exp. Bot.* — 1997. — V. 37. — P. 187–198.
55. Lewis Smith R.I. Biological and environmental characteristics of three cosmopolitan mosses dominant in continental Antarctica // *J. Veg. Sci.* — 1999. — V. 10, N 2. — P. 231–242.
56. Дуплій В.П., Матвеева Н.А., Шаховский А.М. и др. Секвенирование последовательности *RBCL* и *ITS2* антарктических растений для определения возможности их использования в ДНК-штрихкодировании // *Укр. антаркт. журн.* — 2011–2012. — № 10–11. — С. 263–271.
57. Ono K., Murasaki Y., Takamiya M. Induction and morphogenesis of cultured cells of bryophytes // *J. Hattori Bot. Lab.* — 1988. — V. 65, N 12. — P. 391–401.
58. Takami S., Yasunaga M., Takio S. et al. Establishment of suspension cultures of cells from the hornwort, *Anthoceros punctatus* L. // *J. Hattori Bot. Lab.* — 1988. — V. 64, N 6. — P. 429–435.

59. *Felix H.* Calli, cell and plantlet suspension cultures of bryophytes // *Candollea*. — 1994. — V. 49, N 1. — P. 141–158.
60. *Gang Y.Y., Du G.S., Shi D.J. et al.* Establishment of *in vitro* regeneration system of the *Atrichum* mosses // *Acta Bot. Sinica*. — 2003. — V. 45. — P. 1475–1480.
61. *Sabovljević M., Bijelović A., Dragicević I.* *In vitro* culture of mosses: *Aloina aloides* (K.F.Schultz) Kindb., *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S. & G., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Eurhynchium praelongum* (Hedw.) B.S. & G. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. // *Turk. J. Bot.* — 2003. — V. 27. — P. 441–446.
62. *Ward M.* Callus tissues from the mosses *Polytrichum* and *Atrichum* // *Science*. — 1960. — V. 132, N 3437. — P. 1401–1402.
63. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures // *Phys. Plant.* — 1962. — V. 15, N 3. — P. 473–497.
64. *Chodhury S., Panda S.K.* Toxic effects, oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium nepalense* (Schwaegr.) Broth. under chromium and lead phytotoxicity // *Water, Air, Soil Pollution*. — 2005. — V. 167. — P. 73–90.
65. *Clemens S.* Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // *Planta*. — 2001. — V. 212, N 4. — P. 475–486.
66. *Ташурев А.Б., Романовская В.А., Сиома И.Б. и др.* Антарктические микроорганизмы, устойчивые к высоким концентрациям Hg^{2+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} , CrO_4^{2-} // *Доп. НАНУ*. — 2008. — № 1. — С. 169–176.
67. *Ташурев А.Б., Матвеева Н.А., Романовская В.А. и др.* Полирезистентность и сверхустойчивость к тяжелым металлам антарктических микроорганизмов // *Доп. НАНУ*. — 2007. — № 11. — С. 70–75.
68. *Huner N.P.A., Öquist G., Hurry V.M. et al.* Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants // *Photosynth. Res.* — 1993. — V. 37, N 1. — P. 19–39.
69. *Hurry V.M., Keerbergh O., Pärnik T. et al.* Cold-hardening results in increased activity of enzymes involved in carbon metabolism in leaves of winter rye (*Secale cereale* L.) // *Planta*. — 1995. — V. 195, N 4. — P. 554–562.
70. *Tashiro T., Wardlaw I.F.* The effect of high temperature on the accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernel of rice // *Func. Plant Biol.* — 1991. — V. 18, N 3. — P. 259–265.
71. *Peng S., Huang J., Sheehy J.E. et al.* Rice yields decline with higher night temperature from global warming // *PNAS*. — 2004. — V. 101, N 27. — P. 9971–9975.
72. *Zakaria S., Matsuda T., Tajima S., Nitta Y.* Effect of high temperature at ripening stage on the reserve accumulation in seed in some rice cultivars // *Plant Prod. Sci.* — 2002. — V. 5. — P. 160–168.
73. *Stitt M., Hurry V.* A plant for all seasons: alterations in photosynthetic carbon metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis* // *Curr. Opin. Plant Biol.* — 2002. — V. 5. — P. 199–206.
74. *Guy C., Kaplan F., Kopka J. et al.* Metabolomics of temperature stress // *Phys. Plant.* — 2008. — V. 2, N 132. — P. 220–235.
75. *Chatterton N.J., Harrison P.A., Bennett J.H., Thornley W.R.* Fructan, starch and sucrose concentrations in crested wheatgrass and redtop as affected by temperature // *Plant. Physiol. Biochem.* — 1987. — V. 25. — P. 617–623.
76. *Pollock C.J.* Sucrose accumulation and the initiation of fructan biosynthesis in *Lolium temulentum* L. // *New Phytol.* — 1984. — V. 96. — P. 527–534.

Стаття надійшла 16.05.2013 р.

Н.А. Матвеева

Институт клеточной биологии и генетической инженерии Национальной академии наук Украины
ул. Акад. Заболотного, 148, Киев, 03680, Украина

НЕЗНАКОМАЯ АНТАРКТИКА: РАСТЕНИЯ РАСКРЫВАЮТ СВОИ СЕКРЕТЫ

Антарктида — отдаленный и малодоступный континент Земли, растительный мир которого состоит из водорослей, мхов, лишайников и только двух видов сосудистых растений. Шквальные ветры, низкие температура и влажность воздуха, высокий уровень солнечной радиации создают экстремальные условия для жизни растений. Однако они все же адаптировались и выживают даже в таком суровом климате и являются необычайно интересными объектами биотехнологических исследований. Создание *in vitro* коллекции растений Антарктики, которая включает около 40 образцов, дало возможность использовать их для исследования воздействия абиотических стрессов (засоление, значительное содержание азота, наличие высокотоксичного Cr(VI), низких и высоких температур). Культивированные *in vitro* растения Антарктики оказались оптимальной моделью для изучения действия целого ряда стрессовых факторов. Использование такой системы позволило количественно оценить воздействие того или иного фактора по ряду параметров, в том числе по приросту массы, коэффициенту размножения, содержанию запасных соединений. Проведение этих исследований позволило определить особенности влияния абиотических факторов и сравнить устойчивость к ним растений разных видов. Оказалось, что растения *W. fontinaliopsis* значительно отличаются от растений других исследуемых видов и по-своему уникальны. Изучение генома этих растений в перспективе может стать основой для использования их как ценного генетического материала в биотехнологиях

с целью создания сельскохозяйственных культур, устойчивых к абиотическим стрессам.

Ключевые слова: растения Антарктики, культура in vitro, абиотический стресс, биотехнология.

N.A. Matvieieva

Institute of Cell Biology and Genetic Engineering
of National Academy of Sciences of Ukraine
148 Acad. Zabolotnoho St., 03680, Kyiv, Ukraine

UNKNOWN ANTARCTICA:
PLANTS DISCLOSE THEIR SECRETS

Antarctica is an outlying and hard-to-reach Earth continent. Antarctic flora consists of algae, mosses, lichens and only two species of vascular plants. Strong winds, low temperatures and air humidity levels, high levels of solar radiation make conditions for plant life extreme. Plants that adapt

and survive in such an environment can be the targets of biotechnological research. Creating of Antarctic plants in vitro collection, which includes about 40 collection samples made it possible to use them to study the effects of abiotic stresses (salinity, high nitrogen content, the presence of highly toxic Cr(VI), low and high temperature). The use of these plants allowed to quantify the stressor effect on a number of parameters, including mass growth, storage sugar content. Such research allowed to determine features of the influence of abiotic stress and to compare the resistance to them of different plants. According to the research it was found that *W. fontinaliopsis* plants significantly differ from other studied plant species and are unique. The study of the genome of these plants has the potential to become the basis for the use of their valuable genetic material in biotechnology to create crops resistant to abiotic stresses.

Keywords: Antarctic plants, in vitro culture, abiotic stress, biotechnology.