

ДИНАМІКА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ АДАПТАЦІЇ *SIUM LATIFOLIUM* (APIACEAE) ДО ЗАТОПЛЕННЯ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ

Козеко Л.Є., Овчаренко Ю.В. Динаміка структурно-функціональної адаптації *Sium latifolium* (Apiaceae) до затоплення кореневої системи. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 172–179.

Досліджено динаміку та особливості адаптації ювенільних рослин *Sium latifolium* L., вирощених як наземні, до затоплення ґрунту тривалістю 10 діб. Показана послідовна активація синтезу білка теплового шоку (HSP70), алкогольдегідрогенази (АДГ) спочатку в коренях, потім у листках, а через 2 доби поява додаткових коренів, що містять аеренхіму. Важливими для успішної адаптації виду автори вважають системну індукцію синтезу стресового білка і фермента анаеробної адаптації та її підтримку на високому рівні тривалий час, здатність до швидкого утворення системи додаткових коренів, а також кооперацію аеробних і анаеробних енергетичних процесів у часі та просторі.

К л ю ч о в і с л о в а: *Sium latifolium*, затоплення, адаптація, білок теплового шоку 70, алкогольдегідрогеназа, аеренхіма

Вступ

При дослідженні молекулярних і структурних основ стійкості рослин до несприятливих факторів особливу увагу привертають види з широким діапазоном толерантності. До таких видів належить і гелофіт *Sium latifolium* L. (Apiaceae) — типова рослина перезволожених ґрунтів, берегів озер, річок і боліт, що зростає як на мілководді, так і на суходолі. Специфічна екологічна ніша цього виду, очевидно, визначається високими адаптаційними властивостями, перш за все, по відношенню до водного фактора. Він легко утворює водну й наземну екоформи та здатний швидко пристосовуватися до змін водного режиму протягом онтогенезу (Petrova, Barykina, 2005; Kordyum et al., 2012).

Для наземних рослин фізіологічно важливим фактором є вміст води в ґрунті. Проте ріст у воді потребує адаптації до кореневої гіпоксії, оскільки затоплення ґрунту призводить до різкого зменшення кількості кисню, доступного кореневій системі. Реакція на затоплення включає морфологічні, фізіологічні та метаболічні зміни — як у кореневій системі, що безпосередньо відчуває нестачу кисню, так і в надводній частині рослини (Jackson, Ricard, 2003; Jackson, 2006; Kordyum et al., 2012). Зміни в генній експресії спрямовані насамперед на перебудову енергетичного метаболізму, регуляцію внутрішньоклітинного рН, утворення аеренхіми та захисні функції. Первинним механізмом отриман-

ня енергії за анаеробних умов є гліколіз із анаеробною ферментацією (McManmon, Crawford, 1971). При цьому ключовий фермент спиртового бродіння — алкогольдегідрогеназа (алкоголь:НАД-оксидоредуктаза, АДГ, К.Ф. 1.1.1.1) — каталізує реакцію перетворення ацетальдегіду в етанол.

Наші попередні дослідження природних популяцій *S. latifolium* виявили активність АДГ у водної екоформи. Активація цього ферменту спостерігалася також у суходільних рослин за умов тимчасового перезволоження ґрунту (Kozeko et al., 2008; Kordyum et al., 2012). При цьому наявність ферменту як у коренях, так і в листках свідчила про системну відповідь. Кількісний рівень АДГ позитивно корелював із рівнем білка HSP70. Білки теплового шоку (heat shock protein, HSP), до яких належить і HSP70, є одним із головних компонентів захисту рослинної клітини під час дії несприятливих факторів різної природи (Wang et al., 2004). Активація їхнього синтезу вважається невід’ємним компонентом неспецифічної стресової реакції (Lichtenthaler, 1998; Kordyum et al., 2003) і показана при анаеробному стресі (Loreti et al., 2005; Banti et al., 2008). Водночас рослини водної екоформи *S. latifolium* мають систему додаткових коренів із розвиненою аеренхімою (Petrova, Barykina, 2005; Kordyum et al., 2012). Ця спеціалізована тканина через систему повітряних порожнин забезпечує постачання кисню з надводної частини рослини до підводної.

Таким чином, дослідження рослин природних популяцій *S. latifolium*, що ростуть на перезволожених ґрунтах, виявило в них ознаки як метаболічної адаптації, спрямованої на активацію етанольної ферментації, так і морфолого-анатомічної, яка, навпаки, підтримує киснезалежні процеси. З метою глибшого розуміння стратегії адаптації *S. latifolium* до кореневої гіпоксії внаслідок затоплення ми здійснили дослідження динаміки процесів неспецифічної стрес-реакції та молекулярних і структурних змін, спрямованих на підтримку енергетичного метаболізму. Для цього в рослин, вирощених із насіння як наземні, піддавалася затопленню коренева система.

Об'єкти та методи досліджень

Насіння *S. latifolium*, зібране з суходільних рослин біля смт Велика Багачка (Полтавська обл.), стратифікували при температурі 4° С протягом 2 місяців. Стерилізацію насіння здійснювали 70 %-вим етанолом і розчином гіпохлориту (3 % Cl) із наступним промиванням його проточною водопровідною водою. Стерилізоване насіння пророщували на вологому фільтрувальному папері в чашках Петрі при температурі 22° С. Проростки висаджували в ґрунт і вирощували при вологості ґрунту 70–90 % (від сухої маси), 22 ± 2° С, фотоперіоді 16/8 год (світло/темрява) та інтенсивності освітлення 100 мкмоль/м²·с. Для експериментів використовували ювенільні рослини. Ємності з рослинами поміщали у велику посудину з відстояною водопровідною водою так, щоб ґрунт був занурений у воду (рис. 1). Відбір зразків проводили через 2, 4, 6, 8, 24 год і 10 діб від початку затоплення. Для аналізу білків відбирали по 300 мг коренів і листків, заморожували й зберігали при температурі –70° С. Крім того, зразки коренів відбирали для гістохімічного забарвлення АДГ і світлової мікроскопії.

Вестерн-блот-аналіз білка HSP70 листків здійснювали так, як описано нами раніше (Kozeko, 2014). Концентрацію білка визначали в екстрактах за методом М. Бредфорда (Bradford, 1976). Проби сумарного розчинного білка (по 20 мкг) розподіляли в 10 %-вому вертикальному поліакриламідному гелі (ПАГ). Первинними антитілами служили моноклональні мишачі антитіла (Sigma), вторинними — кролячі антитіла, кон'юговані з біотином (Sigma). Останні візуалізували за допомогою екстравідин-пероксидазної системи. Активність

пероксидази виявляли шляхом інкубації мембрани в розчині 0,02 % тетрагідрохлориду 3,3 -діамінобензидину (Sigma) і 0,02 % перекису водню в цитрат-фосфатному буфері (pH 5,0). Контроль за однаковою кількістю сумарного білка у пробах, нанесених на гель, здійснювали за білковими треками, забарвленими Понсо С, на мембрані. Аналіз зразків кожного варіанта проводили щонайменше в 3-кратній повторності.

Аналіз АДГ здійснювали методом нативного електрофорезу з наступним гістохімічним забарвленням ферменту в гелі. Заморожені зразки коренів або листових пластинок розтирали в 0,5 мл розчину для гомогенізації в охолодженій порцеляновій ступці з макогоном. Розчин містив 0,1 М Трис-НСІ (pH 7,0), 10 % гліцерину, 0,5 % дитіотреїтолу, 1 % тритону X100. Гомогенат центрифугували протягом 5 хв при 5000 об./хв і температурі 4° С. Електрофоретичний розподіл білка (по 30 мкг на варіант) здійснювали в 6 %-вому ПАГ. Забарвлення ферменту в гелі проводили за методом Левітеса (Levites, 1986).

Для визначення локалізації АДГ у коренях використовували гістохімічне забарвлення відповідно до відомої методики (Porterfield et al., 1997). Кінчики коренів завдовжки 1–3 см інкубували в мікропробірках у розчині, що містив 3 мМ MgCl₂, 1 % цукрози, 0,6 мМ нітросинього тетразолію, 1 мМ феназинметасульфату, 0,5 мМ НАД, 2 % полівінілпіролідону, 0,01 % Твіну 20, 0,5 мМ етанолу в 20 мМ какодилатному буфері (pH 7,4). Забарвлення проводили при температурі 40° С у темряві протягом 40 хв. Забарвлені корені фотографували з допомогою світлового мікроскопу Stemi SV6 (Zeiss, Німеччина). В кожному варіанті аналізували 7–10 коренів.

Для мікроскопічного аналізу кінчики коренів завдовжки 6–7 мм фіксували у 2,5 %-вому розчині глутарового альдегіду на 0,1 М какодилатному буфері (pH 7,2) протягом 4 год і тричі промивали какодилатним буфером. Постфіксацію здійснювали розчином 1 %-вого OsO₄ протягом 4 год. Потім зразки промивали дистильованою водою і зневоднювали у серії розчинів етанолу в зростаючих концентраціях у ацетоні та заливали сумішшю ЕПОН-аралдит за стандартною методикою. Напівтонкі поперечні зрізи завтовшки 1,0–1,5 мкм отримували з допомогою ультратому MT-XL (Німеччина), забарвлювали толуїдиновим синім і фотографували на мікроскопі Axio Vision Zeiss (Німеччина). В кожному варіанті обстежували 5–7 коренів.



Рис. 1. Постановка експерименту: рослини *Sium latifolium* незатоплені (зліва) та при затопленні ґрунту (справа)

Fig. 1. The experimental setup: *Sium latifolium* plants without flooding (left) and under soil flooding (right)

Результати досліджень і їх обговорення

В експерименті коренева система ювенільних рослин *S. latifolium*, вирощених на ґрунті з насіння, зібраного з суходільних рослин природних популяцій, піддавалася затопленню протягом 10 діб (рис. 1). Перед затопленням вологість ґрунту становила приблизно 70 % від сухої маси. Рослини мали систему головного кореня і перші листки з 3-роздільною пластинкою (рис. 2, а). Через 2 доби від початку затоплення з'являлися додаткові корені на гіпокотилі поблизу кореневої шийки та на сім'ядолному вузлі. На 10-ту добу затоплення рослини мали 4–8 додаткових коренів, які досягали розмірів системи головного кореня (рис. 2, б, в). Про метаболічну та структурну адаптацію рослин до анаеробного стресу судили за синтезом АДГ і розвитком аеренхіми. Розвиток неспецифічної стресової реакції відстежували за зміною рівня білка HSP70.

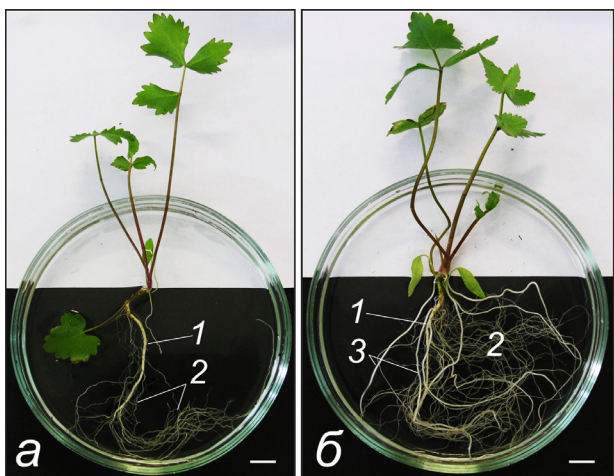


Рис. 2. Вплив затоплення на ріст рослин *S. latifolium*: а – без затоплення, б – через 10 діб затоплення; в – фрагмент рослини, що була затопленою протягом 10 діб: утворення додаткових коренів у базальній частині стебла. Умовні позначення: 1 – головний корінь, 2 – бічні корені, 3 – додаткові корені, 4 – гіпокотиль. Масштабна лінійка – 1 см



Fig. 2. Influence of flooding on *S. latifolium* plants: а – without flooding, б – after 10-day-flooding; в – a fragment of the plant grown under flooding for 10 days: development of adventitious roots from the shoot base. 1 – a main root, 2 – branch roots, 3 – adventitious roots, 4 – a hypocotyl. Bar – 1 cm

Найбільш ранньою реакцією на затоплення виявилась індукція синтезу HSP70 у листках (корені не аналізувалися) (рис. 3). Вестерн-блот-аналіз визначив у зразках *S. latifolium* одну імунореактивну зону з молекулярною масою 72 кДа. За помірної вологості ґрунту цей білок містився в листках у невеликій кількості. Під впливом затоплення відбувалася швидка індукція його синтезу: вже через 2 год кількість білка помітно збільшувалася. Подальше зростання вмісту HSP70 протягом 10 діб дії фактора свідчить про високу інтенсивність його синтезу.

Наявність АДГ у коренях і листках визначалася методом нативного електрофоретичного розподілу з наступним забарвленням ферменту в гелі. Цей фермент є димером і вирізняється значним поліморфізмом (Levites, 1986). Електрофореграми АДГ (рис. 4) показали високий рівень його поліморфізму в рослин *S. latifolium*, вирощених із насіння природних популяцій. Про кількість АДГ у зразках судили за сумарною інтенсивністю забарвлення усіх ізоформ у гелі. З'ясовано, що ініціація його синтезу детектувалася на 2-гу годину затоплення в коренях і на 4-ту годину – в листках (рис. 4). У подальшому синтез ферменту в цих органах прогресивно посилювався протягом усього періоду досліджень. При цьому його вміст був вищим у коренях, ніж у листках.

Така динаміка синтезу АДГ підтверджувалася також гістохімічним визначенням активності ферменту в коренях (рис. 5). При цьому в контролі та протягом перших діб затоплення аналізували латеральні (бічні) корені системи головного кореня, а на 10-ту добу – додаткові корені, ріст яких іні-

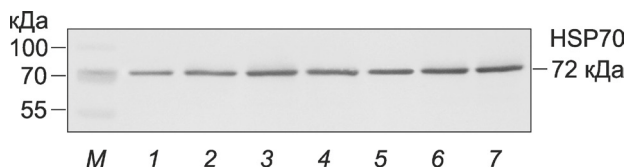


Рис. 3. Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках *S. latifolium*: 1 – до затоплення; через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 24 год; 7 – 10 діб. *M* – маркер молекулярної ваги поліпептидів

Fig. 3. Western-blot analysis of HSP70 in *S. latifolium* leaves: 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 24 h; 7 – 10 days. *M* – a protein molecular weight marker

ціювався у відповідь на дію фактора. Слід зауважити, що максимальна кількість ферменту, що визначалася за продуктом ферментативної реакції фіолетово-коричневого кольору, спостерігалася в апексах коренів – меристемі та зоні розтягування. Локалізацію АДГ у цих ростових зонах раніше відзначали й у коренях *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Porterfield et al., 1997).

Оскільки максимальна активність ферменту анаеробного метаболізму виявлялася в апексах коренів, виникло питання про розвиток аеренхіми в цих тканинах. Мікроскопічний аналіз локалізації утворення аеренхіми проводили з використанням поперечних зрізів у трьох зонах: 1) проксимальної

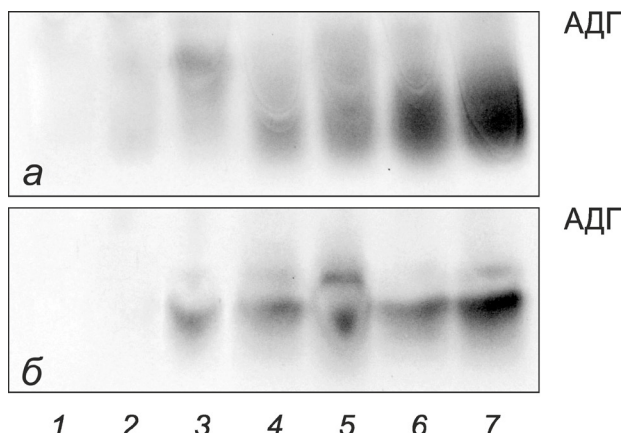


Рис. 4. Аналіз АДГ *S. latifolium* методом нативного електролізу: *a* – корені, *б* – листки; 1 – до затоплення та через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 24 год; 7 – 10 діб

Fig. 4. Analysis of alcoholdehydrogenase (ADH) in *S. latifolium* by native gel electrophoresis: *a* – roots, *б* – leaves; 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 24 h; 7 – 10 days

меристеми, близької до апікальної меристеми; 2) меристеми, близької до зони розтягування; 3) розтягування (рис. 6). Аналіз коренів контрольних проростків, що зростали при помірній вологості ґрунту (контроль), показав наявність доволі великих міжклітинників у верхніх шарах меристеми

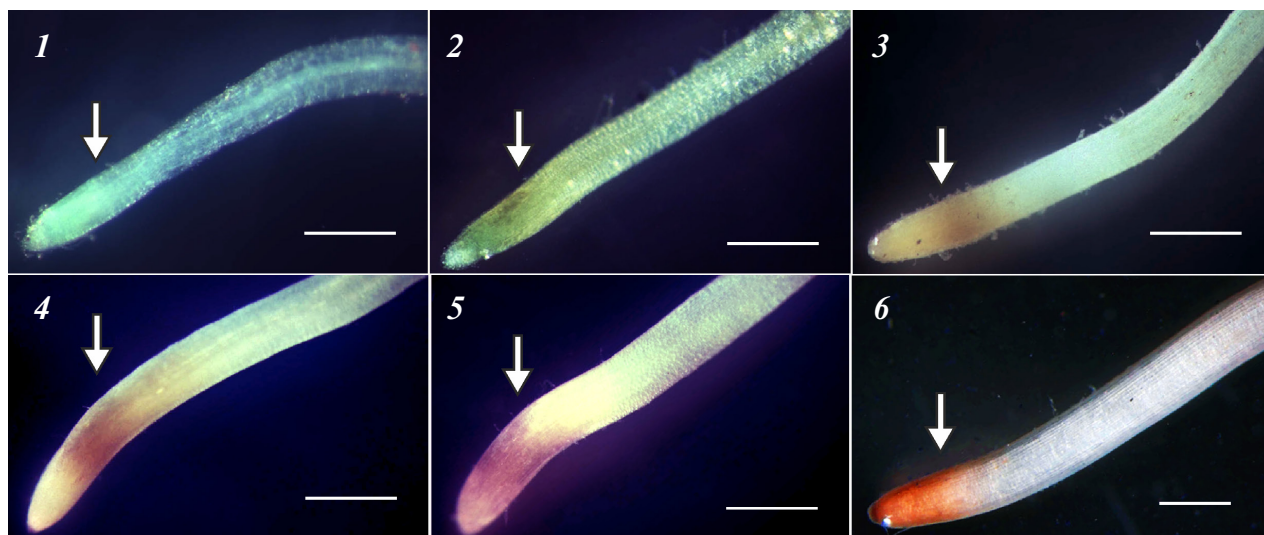


Рис. 5. Гістохімічне забарвлення АДГ у коренях *S. latifolium*: 1 – до затоплення; через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 10 діб (додатковий корінь). Стрілками вказана локалізація АДГ у апексах кореня. Масштабна лінійка – 1 мм

Fig. 5. Histochemical staining of alcoholdehydrogenase (ADH) in *S. latifolium* roots: 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 10 days (an adventitious root). The arrows show the ADH location in the root apices. Bar – 1 mm

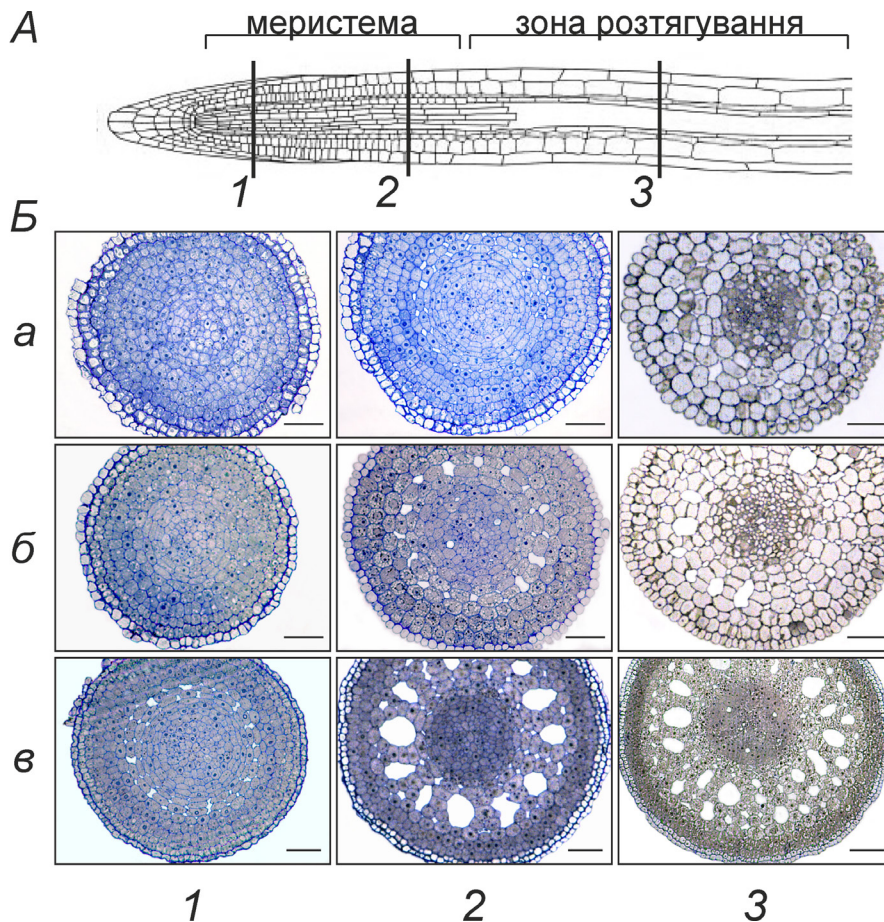


Рис. 6. Розвиток аеренхіми в кінчиках коренів *S. latifolium*: А – схема зон росту кінчика кореня апексу (вертикальними лініями вказані місця розташування зрізів); Б – поперечні зрізи: а, б – бічних коренів за нормальної вологості ґрунту (а) та через 8 год після початку затоплення (б), в – додаткових коренів, ріст яких ініціювався під впливом затоплення; 1 – проксимальна меристема близько до апікальної меристеми, 2 – проксимальна меристема близько до зони розтягування, 3 – зона розтягування. Масштабна лінійка – 50 мкм

Fig. 6. Aerenchyma development in *S. latifolium* root apices: А – the scheme of growth zones in the root apex (the vertical lines indicate the location of the sections); Б – transversal sections of: а, б – lateral roots under the normal soil moisture (а) and after flooding for 8 h (б), в – adventitious roots initiated by flooding; 1 – proximal meristem, close to the apical meristem, 2 – proximal meristem, close to the elongation zone, 3 – elongation zone. Bar – 50 mkm

та в зоні розтягування (рис. 6, а). При цьому вони розташовувались у середніх шарах клітин основної меристеми та, відповідно, кори. При затопленні відбувалося певне збільшення розмірів міжклітинників, інколи їхнє злиття з утворенням невеликих порожнин протягом першої доби (рис. 6, б), проте в подальшому подібна структура апексів бічних коренів зберігалася (дані не представлені). Водночас додаткові корені, поява яких відбувалася через 2 доби після затоплення, містили добре розвинену аеренхіму (рис. 6, в). Утворення системи повітряних порожнин у них починалося з великих міжклітинників уже в перших шарах основної меристеми. У міру перебігу клітин по меристемі до зони розтягування ці міжклітинники об'єднувались у великі міжклітинні порожнини, поступово охоплюючи майже всі шари кори.

Отже, отримані дані дають змогу розмістити досліджені процеси в певній послідовності. Найшвидшою відповіддю рослин на затоплення виявився синтез HSP70, що свідчить про активацію

захисних систем під час перебігу стрес-реакції (Lichtenthaler, 1998; Kordyum et al., 2003). Зважаючи на однаковий механізм регуляції генної експресії HSP усіх родин, можна прогнозувати індукцію синтезу й інших HSP (Schöffl et al., 1998). Ці стресові білки можуть бути потрібні для підтримки білкового гомеостазу при зниженні рН цитоплазми та під час перепрограмування генної експресії, що відбувається при анаеробному стресі (Roberts et al., 1982). Адаптація енергетичного метаболізму, яка є частиною спеціалізованої адаптації (McManmon, Crawford, 1971), починалася через певний відрізок часу і проходила двома шляхами — шляхом активації етанольного бродіння та шляхом утворення системи повітряних порожнин. Останнє відбувалося спочатку через збільшення об'єму міжклітинників у бічних коренів системи головного кореня, а пізніше — через ініціацію росту аеренхімоносних додаткових коренів.

Слід відзначити високу інтенсивність синтезу як HSP70, так і АДГ протягом щонайменше 10

діб. Така динаміка синтезу обох білків суттєво відрізняється від даних, отриманих для нестійкого до затоплення *Arabidopsis thaliana*. Певне посилення їхнього синтезу в *A. thaliana* у перші 6—8 год, визначене на рівні транскрипції (Banti et al., 2008) і трансляції (за нашими неопублікованими даними), виявилось тимчасовим. Подальша дія фактора спричиняла зниження вмісту цих білків, що передувало загибелі рослин. Можна вважати, що здатність *S. latifolium* до значної індукції та тривалої підтримки синтезу стресових білків і ферментів етанольного бродіння на високому рівні особливо важлива на початку адаптації та під час ініціації і росту додаткових коренів.

Привертає увагу також той факт, що синтез АДГ у відповідь на затоплення виявлявся спочатку в коренях, а потім і в листках. Вплив кореневої гіпоксії на метаболізм стеблової частини рослини описаний М. Джексоном і Б. Рикардом (Jackson, Ricard, 2003). Виходячи з наших даних, можна стверджувати, що ґрунтове затоплення спричиняє системну індукцію АДГ: тобто синтез фермента активується не тільки в коренях, які зазнають нестачі кисню внаслідок затоплення, а й у листках. Про системний стрес усього організму рослини свідчить також індукція синтезу HSP70 у листках.

Результати дослідження показали наявність у коренях *S. latifolium* за умов гіпоксії як метаболічної анаеробної адаптації шляхом переключення енергетичного метаболізму клітин з окислювального фосфорилування на гліколіз та етанольну ферментацію, так і структурних змін, спрямованих на уникнення анаеробіозу. На початку затоплення у системі головного кореня швидше активувався перший процес, тоді як збільшення об'єму міжклітинників було незначним і не призводило до утворення аеренхіми. Тобто в перші години гіпоксії роль метаболічної адаптації є вирішальною. Проте, як відомо, процес перетворення глюкози на етанол є менш енергетично вигідним порівняно з окислювальним фосфорилуванням (Jackson, Ricard, 2003), а, з іншого боку, дифузія кисню з надземних частин рослини за відсутності аеренхіми невелика (Vartapetian, 2005). Звідси випливає, що нестача енергії може бути тригером, який запускає ріст додаткових коренів, що містять аеренхіму та здатні забезпечувати стабільне існування рослини за умов кореневої гіпоксії. Такі дані підтверджують положення про ключову роль енергетичного ме-

таболізму в забезпеченні толерантності рослин до анаеробного стресу (Vartapetian, 2005).

Слід також відзначити, що максимальна кількість АДГ виявлялась в апексах як бічних, так і додаткових коренів. Значна активність етанольного бродіння в них може бути пов'язана з високими енергетичними потребами молодих клітин для ростових процесів. Відомо, що критичний для дихання тиск кисню в апексі кореня є вищим за такий у більш зрілих його зонах (Jackson, Ricard, 2003). Показано також, що верхівки коренів найчутливіші до нестачі кисню і виживуть у разі аноксії у більшості випадків лише кілька діб (Rikar, 2003). Збіг локалізації АДГ із місцем початку формування аеренхіми в апексах додаткових коренів свідчить про те, що значні енергетичні потреби клітин зон росту можуть забезпечуватись як за рахунок окислювального фосфорилування з використанням кисню, що надходить через аеренхіму, так і за рахунок перетворення глюкози в етанол. При цьому останній процес може бути особливо важливим для клітин апікальної меристеми та кореневого чохла, до яких аеренхіма безпосередньо не доходить.

Висновки

Стратегія адаптації наземних рослин *S. latifolium* до затоплення включає поступовий розвиток процесів захисту, метаболічної та структурно-морфологічної адаптації: 1) швидку активацію синтезу білка HSP70, яка є частиною неспецифічної стресової реакції; 2) індукцію — спочатку в коренях, потім у листках — синтезу фермента етанольного бродіння АДГ, що вказує на часткове, але системне переключення енергетичного метаболізму на анаеробний шлях; 3) ініціацію програми росту аеренхімоносних додаткових коренів, спрямовану на уникнення кореневої гіпоксії. Отримані результати свідчать про те, що для забезпечення широкого діапазону стійкості *S. latifolium* до водного фактора важливу роль відіграє генетична детермінованість комплексної відповіді на кореневу гіпоксію на різних рівнях організації, включаючи високу інтенсивність синтезу стресових білків і ферментів специфічної метаболічної адаптації протягом тривалого періоду, здатність до швидкої морфологічної адаптації, а також кооперацію аеробних і анаеробних енергетичних процесів у часі та просторі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Banti V., Loreti E., Novi G., Santaniello A., Alpi A., Perata P. Heat acclimation and cross-tolerance against anoxia in *Arabidopsis* // Plant, Cell and Environ. — 2008. — **31**. — P. 1029–1037.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. — 1976. — **72**. — P. 248–254.
- Jackson M.B. Plant survival in wet environments: resilience and escape mediated by shoot systems // Wetlands: functioning, biodiversity conservation, and restoration / Eds. R. Bobbink et al. — Berlin; Heidelberg: Springer, 2006. — P. 15–36.
- Jackson M.B., Ricard B. Physiology, biochemistry and molecular biology of plant root systems subjected to flooding of the soil // Root ecology / Eds. de H. Kroon, E.J.W. Visser. — Berlin; Heidelberg, Springer, 2003. — P. 193–213.
- Kordyum E.L., Sytnik K.M., Baranenko V.V., Belavskaya N.A., Klimchuk D.A., Nedukha E.M., 2003. — Kiev: Nauk. dumka, 2003. — 277 p. [Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Под ред. Е.Л. Кордюм, — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.].
- Kordyum E.L., Kozeko L.Ye., Ovcharenko Yu.V. Phenotypic plasticity of aerial-aquatic plants *Alisma plantago-aquatica* L. and *Sium latifolium* L.: structural and molecular aspects // Nauk. zap. Ternopils'kogo nats. ped. un-tu. Ser. Biol. — 2012. — **52**(3). — P. 11–16.
- Kozeko L., Ovcharenko Yu., Kordyum E. Alcohol dehydrogenase expression in aerial-aquatic plants in response to different water environment // Adv. Agricult. Sci. Probl. — 2008. — **524**. — P. 167–171.
- Kozeko L.E., 2014. — Tsitologiya. — **56**(6). — P. 419–426 [Козеко Л.Е. Изменения в синтезе белков теплового шока и термоустойчивости проростков *Arabidopsis thaliana* при ингибировании Hsp90 гелданамицином // Цитология. — 2014. — **56**(6). — С. 419–426].
- Levites E.V., 1986. — Novosibirsk: Nauka — 145 p. [Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. — Новосибирск: Наука, 1986. — 145 с.].
- Petrova S.E., Barykina R.P., 2005. — Bot. zhurn. — **90**(12). — P. 1836–1847 [Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Сравнительный биоморфологический анализ *Sium latifolium* и *Sium sisaroides* (Apiaceae) // Бот. журн. — 2005. — **90**(12). — С. 1836–1847].
- Rikar B., 2003. — Fiziol. rast. — **50**(6). — P. 891–900 [Рикар Б. Ответ корней проростков на аноксию у сортов риса, различающихся по устойчивости к затоплению // Физиол. раст. — 2003. — **50**(6). — С. 891–900].
- Lichtenthaler H.K. The stress concept in plants: an introduction // Stress of life from molecules to man / Ed. P. Csermely / Ann. NY Acad. Sci., 1998. — **851**. — P. 187–198.
- Loreti E., Poggi A., Novi G., Alpi A., Perata P. A genome-wide analysis of the effects of sucrose on gene expression in *Arabidopsis* seedlings under anoxia // Plant Physiol. — 2005. — **137**. — P. 1130–1138.
- McManmon M., Crawford R.M.M. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behavior // New Phytol. — 1971. — **70**. — P. 299–306.
- Porterfield D.M., Matthews S.W., Daugherty C.J., Musgrave M.E. Spaceflight exposure effects on transcription, activity, and localization of alcohol dehydrogenase in the roots of *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. — 1997. — **113**. — P. 685–693.
- Roberts J.K.M., Wemmer D., Ray P.M., Jardetsky O. Regulation of cytoplasmic and vacuolar pH in maize root tips under different experimental conditions // Plant Physiol. — 1982. — **69**. — P. 1344–1347.
- Schöffl F., Prändl R., Reindl A. Regulation of the heat-shock response // Plant Physiol. — 1998. — **117**. — P. 1135–1141.
- Vartapetian B.B., 2005. — Fiziol. rast. — **52**(6). — P. 931–953 [Вартанетян Б.Б. Учение об анаэробном стрессе растений — новое направление в экологической физиологии, биохимии и молекулярной биологии растений. 1. Становление новой научной дисциплины // Физиол. раст. — 2005. — **52**(6). — С. 931–953].
- Wang W., Vinocur B., Shoseyov O., Altman A. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response // Trends in Plant Sci. — 2004. — **9**(5). — P. 244–252.

Рекомендує до друку

Надійшла 10.04.2015 р.

І.В. Косаківська

Козеко Л.Е., Овчаренко Ю.В. Динамика структурно-функциональной адаптации *Sium latifolium* (Apiaceae) к затоплению корневой системы — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(3): 172–179.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

Исследованы динамика и особенности адаптации ювенильных, выращенных как наземные, растений *Sium latifolium* L. на грунтовое затопление продолжительностью 10 суток. Выявлена последовательная активация синтеза белка теплового шока (HSP70), алкогольдегидрогеназы (АДГ) сначала в корнях, потом в листьях, и через 2 суток появление придаточных корней, содержащих аэренхиму. Важными для успешной адаптации вида авторы считают системную индукцию синтеза стрессового белка и фермента анаэробной адаптации и способность поддерживать его на высоком уровне в течение длительного времени, быстрое образование системы придаточных корней, а также кооперация аэробных и анаэробных энергетических процессов во времени и пространстве.

Ключевые слова: *Sium latifolium*, затопление, адаптация, белок теплового шока 70, алкогольдегидрогеназа, аэренхима.

Kozeko L. Ye., Ovcharenko Yu. V. Dynamics of structural and functional *Sium latifolium* (Apiaceae) adaptation to root flooding. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 172–179.

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

Dynamics and features of adaptive processes in juvenile terrestrial *Sium latifolium* L. plants to soil flooding for 10 days were studied. The results show consecutive activation of heat shock protein HSP70 synthesis, then alcohol dehydrogenase (ADH) synthesis — first in the roots and then in the leaves, and emergence of aerenchymatous adventitious roots after 2 days. The systemic induction and prolonged synthesis of the stress protein and anaerobic enzyme, the ability for rapid adventitious rooting, as well as the cooperation of the aerobic and anaerobic energetic processes in time and space are considered as important for flooding adaptation of the species.

Key words: *Sium latifolium*, flooding, adaptation, heat shock protein 70, alcohol dehydrogenase, aerenchyma.