

лося Життя, а чи саме Життя скористалося з аномальних властивостей води?

І хоч як би там було, вода, з усіх точок зору, заслуговує на те, щоби ставитися до неї як до справжнього дива, справді безцінного дару Божого, життєдайного мінералу, котрий необхідно цінувати, оберігати як одну з найбільших і незбагнених святинь.

П. Гвоздяк

БІОЛОГІЧНІ АНОМАЛІЇ ВОДИ, або ЧОТИРИ ЗАПИТАННЯ ДЛЯ ОБМІРКУВАННЯ

Резюме

Сформульовано перші сім біологічних аномалій води. Ці аномалії породжують ряд різноманітних — природничо-наукових, сакрально-філософських, життєво-побутових питань, як от: чи існують якісь відмінності між окремими молекулами води біологічного походження? Чи вода має аномальні властивості для

того, щоби зародилося Життя, а чи саме Життя скористалося з аномальних властивостей води? Яку воду — біогенну чи ювенільну — потрібно пити? Над цими питаннями розмірковує автор, але однозначних відповідей на них наука поки що не дає.

P. Gvozdyak

BIOLOGICAL ANOMALIES OF WATER FOUR QUESTIONS TO CONSIDER

Summary

The first seven biological anomalies of water are formulated. These anomalies cause the number of natural and scientific, sacral and philosophical, common everyday questions such as: is there any difference between separate water molecules of biological origin? Is there any anomalous properties in water for Life origin, were anomalous water properties used by Life? What water should we drink: biogenic or juvenile? The author speculates on these questions but the science doesn't give any single-valued answers for the present moment.

Н. АДАМЧУК-ЧАЛА

ФЕНОМЕН ІСНУВАННЯ ДВОХ ЕКОЛОГІЧНИХ ФОРМ ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЇ (*Alisma plantago-aquatica* L.)

*Водний режим рослин є фундаментальною загальнобіологічною проблемою, без розв'язання якої важко сподіватися на подальше підвищення врожайності сільськогосподарських культур. У цьому зв'язку викликають інтерес дослідження реакцій деяких дикоростучих видів рослин, здатних розвиватися в умовах екстремального водозабезпечення. У статті розглянута стратегія адаптації вегетативних і генеративних органів рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (частуха подорожникова) до помірного водного дефіциту. Дослідження цієї проблеми дасть змогу виявити закономірності екологічного розподілу рослинних видів, що важливо для прогнозування змін рослинності під впливом глобальних кліматичних та антропогенних трансформацій довкілля.*

Рослина *Alisma plantago-aquatica* L. (частуха подорожникова) вважається водно-суходільною, тобто може рости і в при-

бережній смузі річок, і на схилах поблизу них. На території України вона також нерідко є частиною ценозу на затоплюваних

© АДАМЧУК-ЧАЛА Надія Іванівна. Кандидат біологічних наук. Науковий співробітник відділу клітинної біології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (Київ). 2005.

водою луках чи на болотах у сусідстві з очеретами. Характерно, що на затоплених водою місцях виростають потужні рослини частухи подорожникової: висотою 1,5–1,7 метра із суцвіттями, які складаються з багатьох окремих квіток. На суходолі ж виростають лише невеличкі рослини, до 17 см заввишки, з маленьким суцвіттям.

В умовах затоплення частуха подорожникова є багаторічною рослиною, а на суходолі — однорічною, онтогенез якої триває близько 1,5 місяця. Водночас розміри та морфологія окремих квіток водних і суходільних рослин істотно не різняться. У зв'язку з такими унікальними фізіолого-морфологічними особливостями частухи у відділі клітинної біології й анатомії рослин Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України проведено дослідження морфології та ультраструктури тканин коріння і листків частухи за умов різного водного забезпечення. Було виявлено низку фізіологічних показників, що характеризують стан обох екологічних форм рослин [1, 4, 15–18, 21–23].

У роботі [16] наводяться дані щодо морфології та особливостей ультраструктури різних частин рослин (листіків і коріння) і деякі фізіологічні показники (наявність і стан гормонів у різних органах рослин, розмір клітин у листках та коренях, проліферативна активність кореневої меристеми, вміст і стан води у клітинах листків, насичення субструктурних клітинних елементів іонами кальцію).

Надалі, характеризуючи вплив водного дефіциту на рослини, ми будемо звертатися до таблиці 1 [16] і порівнювати вміщені у ній дані з подібними показниками інших рослинних об'єктів. Метою таких порівнянь є з'ясування специфіки частухи подорожникової у її реакції на водний дефіцит в анатомо-морфологічному та фізіологічному аспектах. Слід враховувати і таку особливість цієї рослини, як прискорене формування генеративних органів в умовах

росту на суходолі. Тобто доцільно звернути увагу на перетворення багаторічної рослини частухи, що росте у водному середовищі, на однорічну, яка зростає на суходолі [18]. Варто порівняти утворення генеративних органів у частухи з іншими рослинами. Це дасть змогу отримати повну картину наслідків водного дефіциту у рослин на основі поєднання суто фізіологічних аспектів цього процесу з морфолого-анатомічними і навпаки.

Напевне, детальніше слід спинитися на явищах, що не були охоплені попередніми дослідженнями, зокрема на закономірностях переміщення води у рослинах.

Як відомо, рух молекул води із зовнішнього середовища в клітину, а також від клітини до клітини відбувається за градієнтом вільної енергії молекул води, що визначається їхнім хімічним потенціалом (μ_w). За точку відліку рівня вільної енергії молекул води береться її рівень у молекул чистої води без будь-яких домішок за стандартних умов (μ_{w_0}). Хімічний потенціал води у водних розчинах чи клітинах за абсолютною величиною менший, аніж у чистої води, бо частина її молекул перебуває у зв'язаній формі. Різниця між ними названа водним потенціалом (ψ), що вказує на здатність води виконати певну роботу в системі: (чиста вода — розчин). Водний потенціал виражається в одиницях тиску: атмосфери, бари, паскалі (за різними фізичними системами). Молекули розчинених у воді речовин знижують рівень вільної енергії молекул води, що вимірюється осмотичним потенціалом ($\psi_{осм}$). Якщо порівняти два водні розчини, то величина $y_{осм}$ буде більшою там, де концентрація розчиненої речовини менша. Якщо розчини розділити мембраною, проникною для води і непроникною — для розчиненої у ній речовини, то молекули води в цій системі рухатимуться у бік більш концентрованого розчину. Для такої системи, як рослинна клітина з ото-

чуючим її водним середовищем, водний потенціал має дві складові: осмотичну і ту, яка виникає внаслідок протидії клітинної оболонки тиску води, що надходить до клітини ззовні. Тоді $\psi_{\text{клітини}} = \psi_{\text{осм}} + \psi_{\text{тиску}}$.

Якщо клітину оточує чиста вода, то вона надходитиме до клітини доти, поки $y_{\text{осм}}$ не зрівноважить $\psi_{\text{тиску}}$. У випадку недостатньої зволоженості ґрунту і підвищення у ґрунтовому розчині концентрації речовин може настати момент, коли осмотичні сили ґрунтового розчину зрівноважать осмотичні сили клітини. Тоді вода у клітини більше не надходитиме, тобто встановиться динамічна рівновага між процесами надходження води до клітин та її виходом із них. Подальше збільшення концентрації ґрунтового розчину призведе до відкачування води з клітин кореня та створення водного дефіциту [14].

Розглянута вище схема з надходження води до кореня рослин не враховує складної будови тканин кореня, вона правильна лише для гіпотетичної клітини, адже в корені формується градієнт концентрації осмотично активних речовин від ксилеми до епідермісу.

За В.Н. Жолкевичем [11–13], ексудация води коренями мала б підкорятися такій залежності:

$$J_w = (\delta \cdot O_p_i - \delta_e \cdot O_p_e) L_p,$$

де J_w — об'єм водного потоку, O_p_i та O_p_e — осмотичний тиск ксилемного соку і зовнішнього розчину, L_p — гідравлічна проникність кореня для води, а δ_i та δ_e — перевідні коефіцієнти з однієї розмірності до іншої. Проте насправді існує ще одна складова потоку води. Це — активне підкачування води із зовнішнього середовища за рахунок скорочення та розтягнення актиноміозинподібних білків клітин кореня. Отже, величина водного потоку в корені має такий вигляд:

$$J_w = \delta \cdot \Delta P \cdot L_p + MC,$$

де MC — метаболічна складова.

Згідно з даними В.Н. Жолкевича [11–13] метаболічна складова поглинання і транспортування води коренями рослин становить 0,5–0,8 від осмотичної складової водного потоку в корені суходільних рослин. Вона включає енергетичні затрати на пульсацію контрактильних білків кореня, особливо його кори, та всмоктувальну діяльність білків-аквапоринів [35]. Наприклад, у процесі водообміну коренів кукурудзи відзначається перемінна ритмічна та виявляється водопоглинаюча і водоексудативна здатність клітин кореня [12, 13].

У процесі пульсації кореневих клітин виникає водний потік у напрямку від коренів до стебла і далі, до листків і квіток. Тобто під час стискання клітини вода з розчиненими у ній речовинами має витискуватись у певному напрямку — до ксилеми коренів. А далі по ксилемі вона транспортується у стебла і листки. Транспорт води до ксилеми і по ксилемі, як за рахунок осмотичних сил, так і завдяки пульсації клітин, неможливий без енергетичних затрат та без осмотично активних речовин, які є у клітинах. Нестача таких речовин у коренях, наприклад у разі зниження інтенсивності фотосинтезу і транспорту асимілятів до коренів, спричинює порушення водопостачання рослин через коріння. Подальше транспортування води через стебла до листків відбувається за рахунок власної сили транспірації й активного підкачування води пульсуючими клітинами стебел та листків. За даними В.Н. Жолкевича у листках рослин також спостерігаються автоколивання, тобто пульсація клітин, завдяки якій активується потік води з судин листка до міжклітинників та поверхневих шарів клітин, звідки іде інтенсивна її транспірація [27]. Однак головна сила поглинання води листками формується за рахунок транспірації. Співвідношення складових сил, що підтягують воду до листків і коренів і, відповідно, коренями — з ґрунту, наведено у табл. 1.

Ці дані стосуються нормального зволоження ґрунту за умови вирощування на ньому суходільних рослин. Очевидно, що для частухи подорожникової значення водного потенціалу в усіх її органах мають бути нижчими, ніж у суходільних рослин, а отже, і величина всмоктувальних сил порівняно менша.

Вище ми розглянули основні закономірності надходження води в рослину через корені, транспорт її через стебла до листків. Тепер доцільно з'ясувати значення води для життєдіяльності асиміляційних клітин і структурно-функціональні порушення, які може спричинити водний дефіцит. Активно функціонуючі клітини рослин містять близько 80–90% води. Але ця вода зазвичай зв'язана з гідрофільними радикалами макромолекул та розчиненими у ній неіонізованими й іонізованими низькомолекулярними речовинами. Навіть чиста вода за нормальної температури до 30 °С частково зберігає впорядкованість у взаємодії між молекулами у вигляді окремих частин так званих молекулярних ґратин, що ковзають одна по одній за рахунок не охоплених ґратинами молекул. Сили зчеплення однорідних молекул води називаються когезійними. Якщо у воді розчинені якісь інші речовини, зокрема водорозчинні білки, між їхніми гідрофільними радикалами та водою виникає так звана адгезія, тобто сили зчеплення різнорідних молекул [2].

Когезійні сили існують і між окремими гідрофільними радикалами чи ланцюгами макромолекул, стискаючи поліпептидний ланцюг у своєрідний клубок, глобулу. У глобулі такі ланцюги утворюють центральне ядро. З другого боку, сили адгезії між гідрофільними групами бокових ланцюгів і водою розтягують глобулу або навіть певною мірою розвертають. У результаті можуть виникати різні конформації тієї самої макромолекули. Якщо ця макромолекула — фермент, то його активність може бути

Таблиця 1. Значення водного потенціалу (ψ) і різниці водних потенціалів для системи: ґрунт—рослина—повітря (за даними В.Н. Жолкевича) [12].

Об'єкт	ψ бар	$\Delta\psi$ бар
Ґрунтова вода	-0,5	—
Корінь	-2,0	-1,5
Стебло	-5,0	-3,0
Лист	-15,0	-15,0
Повітря	-1000	-985

різною за різних конформацій. Якщо це — рецептор, то він може слугувати активатором чи репресором тих чи інших генів. Якщо це мембранний поліпептид, його конформація може змінити властивості мембран, зокрема проникність через неї різних речовин.

Від ступеня обводнення клітин залежить утворення тих чи інших конформацій пептидів. З'ясовано, що білкові макромолекули формують у цитоплазмі мережеподібну структуру, в якій вони пов'язані не тільки силами молекулярного зчеплення, водневими зв'язками, а й валентними. Цитоплазма при цьому має консистенцію золю. Звичайно, в клітинах у такому стані перебувають плазмалема і тонопласт, а також периферійні шари цитоплазми. А сік вакуолей є розчином низькомолекулярних речовин та полімерів.

Зазвичай у меристематичних клітинах суходільних рослин кількість міцнозв'язаної з полімерами і відносно вільної води — величини лабільні, хоча не виходять за нормальних умов за межі 40–50% [2]. Так, у меристематичних клітинах томатів кількість вільної води — близько 44%.

У водних рослин частухи подорожникової у клітинах листків, що занурені в розчин за осмотичного тиску 19 атм., вільної води було лише близько 21%, а зв'язаної — 69%. У клітинах листків суходільних рослин частухи вільна вода становила 13%, а зв'язана — 67% [15]. Це означає, що навіть не дуже значні зовнішні осмотичні сили

(майже 19 атм.) спроможні призводити до значних втрат води у частухи як не посухостійкого виду.

Відомо, що осмотичний шок може зумовлюватися розчином з осмотичною силою від 13 до 34 атмосфер. [2]. Це достатньо для відтоку з клітин води, якій притаманна середня сила зв'язків з полімерами. Осмотичні ж сили понад 34 атм. здатні у суходільних рослин призводити до катастрофічних наслідків. Збільшення кількості вільної води сприяє підвищенню інтенсивності метаболізму, зменшенню стійкості до стресів і водного дефіциту зокрема. Відомо також, що підвищення вмісту білків у листках сприяє утриманню в них води [2]. Напевне, у листках частухи подорожникової вміст гідрофільних білків невисокий. Тому коли листки втрачають воду, вони в'януть, їхні продиhi закриваються й інтенсивність фотосинтезу різко знижується. Водний дефіцит 20% у листку цукрового буряку зводить фотосинтез до нульової позначки [24]. Можна припустити, що у частухи подорожникової інтенсивність фотосинтезу падає за менших значень водного дефіциту листків, аніж у цукрового буряку як суходільної рослини. Отже, у рослин на суходолі, в умовах водного дефіциту, виникає, найімовірніше, комплексний водно-сольовий стрес. У цьому зв'язку слід розглянути хоча б у загальних рисах закономірності поглинання коренями рослин іонів. Іони надходять до клітин кореня з ґрунтового розчину, пасивно з током води або шляхом активного переносу через плазмалему із затратою енергії. В останньому випадку механізм переносу іонів різний: або з використанням білків-переносників, або ж внаслідок виникнення зарядів на внутрішній поверхні мембрани в результаті дії «протонної помпи». Остання, використовуючи енергію розкладу АТФ, «викачує» з цитоплазми протони іонів водню, залишаючи негативні заряди на внутрішній поверхні плазмалемі. Ці за-

ряди притягують до себе позитивно заряджені іони-катіони, які, компенсуючи надлишок зарядів на мембрані, надходять до цитоплазми клітини через спеціальні пори [25].

Здебільшого пори бувають специфічними щодо одного іона, але й трапляються — для двох-трьох споріднених іонів [33, 34]. Згідно з даними роботи [6] часто пори, через які до клітин надходить калій, локалізовані на кінчиках кореневих волосків.

Надходження іонів K^+ усередину клітини чи назовні нерідко залежить від рН середовища, наявності у ньому інших іонів, зокрема Ca^{2+} . Специфічні іонні канали часто локалізовані в різних частинах кореня, його функціональних зонах [37].

Активний перенос іонів через мембрану звичайно відбувається тоді, коли їх концентрація у ґрунтовому розчині чи поживному середовищі невелика. В цьому випадку іде вибіркоче за інтенсивністю поглинання (ексудація) тих чи інших іонів. У результаті у ксилемному соку спостерігається зовсім інше співвідношення іонів, аніж у зовнішньому середовищі. Тобто рослина може певною мірою регулювати співвідношення і концентрацію окремих іонів у своїх клітинах [26].

У випадку пасивного надходження іонів із зовнішнього середовища до клітин кореня і в ксилемі картина має бути іншою. Передусім, пасивне надходження іонів до клітин кореня характерне для ґрунтових розчинів, де їх концентрація велика. Тоді іони надходять у корінь за градієнтом їх вмісту у системі середовище — рослина. Звичайно, якісь зміни у концентрації цих іонів і в клітинах кореня мають бути, бо легкість проходження тих чи інших іонів через водні канали все-таки відрізняється від цих параметрів для води, але такої вибіркочості, як за активного переносу іонів, немає. Тому в корені, а відтак — і в рослині іони надходять не в оптимальних кількості та спів-

відношенні. Настає щось подібне до водно-сольового стресу.

Розглянемо тепер конкретні умови життєдіяльності частухи подорожничкової у воді та на суходолі. Попередні роботи з частухою вказують, що дослідний матеріал брали з рослин, які зростали на березі річки Псьол (Полтавська область) у воді та на суходолі. Коли йдеться про водні форми, то, звісно, про водний дефіцит тут не може бути мови. Життєдіяльність водних форм частухи залежить від мінерального складу води річки Псьол. Цей мінеральний склад може цікавити нас ще й як величина, що порівнюється за мінеральним складом з ґрунтовим розчином на березі річки за різних ступенів зволоження ґрунту.

Оскільки в літературі бракує конкретних відомостей щодо мінерального складу води річки Псьол, вважаємо за можливе залучити аналогічні показники для Кременчуцького водоймища, куди впадають води цієї ріки [10]. У табл. 2 дані щодо концентрацій низки іонів наведено у мг на літр води. Ми перерахували ці дані ще й на концентрації у мМ на літр, щоб можна було порівняти їх з показниками [21] (табл. 2).

Як бачимо, спостерігається концентрування іонів у пасоці стосовно зовнішнього середовища. Отже, тут переважає їх активне надходження до клітин коренів, і ні водного, ні сольового стресу немає.

Розглянемо тепер іонний склад ґрунтових вод на суходолі на березі ріки Псьол. Спочатку розрахуємо водоутримуючу здатність ґрунтів (у % від їх об'єму), припускаючи, що на березі річки Псьол ґрунти можна класифікувати як перехідні між важкими та середніми суглинками. Їхня повна польова вологоємність коливатиметься від 40% до 30% [5]. Для суходільних рослин вологість ґрунту 60% від повної вологоємності вважається оптимальною, а 30% — це вже водний дефіцит. Отже, оптимальна кількість води на 1 дм³ ґрунту має бути такою:

Таблиця 2. Коливання вмісту деяких іонів вод у Кременчуцькому водосховищі (у мг на літр) за А.І. Денисовою і В.П. Тимченко [10]

Досліджувані іони	Концентрації іонів на літр води	
	у мг	у мМ
Ca ²⁺	29–67	0,72–1,67
Mg ²⁺	5–28	0,20–1,67
Na ⁺ , K ⁺	3–40	0,1–1,29
NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻	1,23 (мг N)	0,09
PO ₄ ⁻³	0,121 (мг P)	0,04
SO ₄ ⁻³	7–54	0,20–1,70

$0,6 \cdot (30\% + 40\%) \sim 0,18\% - 0,24\%$. За умов водного дефіциту це: $0,3 \cdot (30\% + 40\%) \sim 0,09\% - 0,12\%$. Тобто для нормального зволоження на 1 л сухого ґрунту треба додати 180–240 мл води. А щоб створити стандартний водний дефіцит із 30% вологи від повної вологоємності на літр сухого ґрунту, слід додати від 90 до 120 мл води.

Розрахуємо тепер концентрації іонів у такому ґрунтовому розчині, виходячи з наявності їх у ґрунті у першому і другому випадках. Згідно з даними [32] валовий хімічний склад чорноземів лісостепової зони України приблизно такий (беремо лише ті іони, які нас цікавлять): CaO — 1,1–1,9%; MgO — 1,1–1,7%; Na₂O — 0,5%; K₂O — 1,8–2,0%. Азот загальний — 0,28%, фосфор загальний — 0,11%, калій загальний — 1,72%. У 20-тисантиметровому верхньому орному шарі основних легкорозчинних елементів мінерального живлення у мг на 100 г ґрунту: азоту — 5,1; фосфору — 12,6; калію — 20,5 мг. Об'єм 100 г ґрунту — близько 50 см³, якщо його середня питома вага майже 2 (від 1,8 до 2,2).

Таким чином, розраховуємо концентрації іонів у мг на 1 дм³ ґрунтового розчину за нормального водозабезпечення, де води має бути від 180 дм³ : 20=9 (мл) до 240 мл : 20=12 (мл). Тоді в 1 мл розчину ґрунту азот становитиме від 0,57 до 0,43 мг. А відповідно в літрі — від 57 до 43 мг. Для

фосфору ці дані дорівнюватимуть: 140–105 мг на 1 л, для калію — від 227 до 171 мг на 1 л. У перерахунку на мМ це означає, що азоту — 4,4–3,3; фосфору — 4,5–3,4; калію — 5,7–4,3.

Порівняно з показниками, наведеними в [21], такі концентрації для фосфору і калію перебувають на межі пасивного надходження іонів. Особливо це стосується іонів Ca^{2+} , хоча вони слаботорозчинні. Та все-таки концентрація CaO у ґрунті дорівнюватиме 1,1–1,9%, тобто 1900–1100 мг на 1 дм^3 ґрунту, або 1900–1100 мг на 90–120 мл води (беремо в середньому 1500 мг на 100 мл води). При перерахунку на мМ у літрі води це буде приблизно 1500 мг CaO , або у перерахунку на іони Ca^{2+} — майже 1000 мг Ca^{2+} чи 25 мМ на 1 літр води. Кальцій перебуває у ґрунті здебільшого у вигляді карбонатів (CaCO_3), розчинність яких дуже мала. Якщо розчиняється у ґрунтовому розчині лише 1% наявних іонів Ca^{2+} , то концентрація буде 0,25 мМ на 1 л води. За даними [21] такий вміст недостатній для пасивного надходження Ca^{2+} до клітини. А у випадку добре розчинного CaHCO_3 картина кардинально змінюється: у ґрунтовому розчині фіксується надлишок іонів кальцію, тому можливе його пасивне надходження. При цьому спостерігаємо явище сольового стресу. Виходячи з ультраструктурних даних [16], надлишок кальцію у ґрунтовому розчині зберігався для частухи навіть за умов оптимальної вологості ґрунту.

У випадку 30% вологозабезпеченості ґрунту, тобто за умов водного дефіциту, концентрації всіх іонів у ґрунтових водах зростають удвічі. Це сприятиме пасивному надходженню іонів з ґрунту в корені. Звичайно, все це може спричинити розвиток водно-сольового стресу, що є типовим для суходільних рослин за умов дефіциту вологи у ґрунті. Подібний водно-сольовий режим негативно впливатиме на фізіологічні процеси водно-суходільної рослини частухи подорожникової.

Цікаво порівняти деякі фізіологічні показники, наведені І.А. Тарчевським [30] для найпоширеніших стресів суходільних рослин, з аналогічними показниками у суходільної частухи подорожникової, які є подібними за такими параметрами:

- підвищення у цитоплазмі вмісту іонів Ca^{2+} ;
- синтез шоківих (стресових білків);
- зменшення кількості вільної води у клітинах;
- зростання вмісту АБК і жасминової кислоти.

Крім того, І.А. Тарчевський відзначає експресію в умовах стресу синтезу компонентів клітинних оболонок та специфічну структурування судинної системи. Щодо нашого об'єкта досліджень, то подібна тенденція спостерігається в анатомічній будові кореня, де водний дефіцит сприяє утворенню розгалуженого коріння (морфологія) з розвиненою провідною системою і клітинами кори кореня, які мають чітку функціональну специфіку. Адже, як відомо, клітини цієї тканини відіграють значну роль у радіальному транспорті ґрунтової води до ксилеми [30]. До того ж автор відзначає тенденцію до змін ультраструктури клітин в умовах водного стресу, що подібна до вікових змін у клітинах при старінні. Для хлоропластів це виражається у нагромадженні в них крохмальних зерен.

Хоча на ультраструктурному рівні вікові зміни у клітинах частухи подорожникової вивчені недостатньо, проте чітко виокремлені зміни розмірів рослин і прискорення темпів вегетації на рівні їх організму. Враховуючи наведений вище аналіз фізіологічних змін у клітинах рослин, що зазнали водного стресу, порівняємо його з ефектом водного стресу у такої суходільної рослини, як цукровий буряк. Останній вирощували в умовах зрошення та на богарі, коли запаси вологи у ґрунті були в 2,0–2,5 рази меншими від повної польової вологоємності ґрунту і мали відносну вологоємність від

Таблиця 3. Порівняльна оцінка рослин цукрового буряку на богарній та зрошувальній ділянках поля (середні дані з десяти рослин) [24].

Умови вирощування	Площа листової поверхні		Маса гички		Маса коренів	
	у дм ²	у % від контрольної	у грамах	у % від контрольної	у грамах	у % від контрольної
Зрошення (контроль)	29,8	—	401	—	703	—
Богара	17,7	59,4	296	73,8	412	58,6

40% до 50%, тобто це могло спричинити водний стрес.

Як бачимо, параметри фізіологічного стану цукрового буряку, вирощеного в умовах, близьких до водного стресу, зменшуються майже вдвічі. У частухи подорожникової ці показники за водного стресу знижуються більш як у 10 разів. Спробуємо проаналізувати причини такого феномена. Як відомо, нарощування вегетативної маси у рослин залежить від: загальної кількості клітин, які утворюють певний орган рослини; розміру цих клітин; кількості вказаних органів у рослини (наприклад, кількості листків чи стебел) [14].

Спинимось детальніше на перших двох складових. Загальна кількість клітин у тканині чи органі рослини залежить від швидкості поділу ініціальних клітин цього органу і початкової їх кількості. Інакше кажучи, все залежить від величини пулу меристеми органу та процесу проліферації, тобто відсотка клітин, що активно діляться.

Повертаючись до табл. 1 [16], бачимо, що проліферативна активність кореневої меристеми у частухи подорожникової (водна форма) становить 70%, а у суходільної — лише 12%. Які ж показники проліферативної активності характерні для суходільних рослин, що ростуть за нормальних умов водозабезпечення? Виявляється, що це залежить передусім від віку рослини і стану її меристеми. В роботі [9] на прикладі пулу меристем п'яти суходільних рослин показано, що з часом відсоток проліферуючих

клітин меристеми знижується до 70–80%. І.М. Гудков вказує, що значне зменшення кількості проліферуючих клітин меристеми спостерігається лише внаслідок сильного стресу від радіаційного ураження рослин: кількість активно проліферуючих клітин корінців гороху скоротилася у 4 і більше разів залежно від дози радіації.

Отже, різке зниження розмірів органів рослин суходільної форми частухи пов'язане з падінням кількості проліферуючих клітин меристеми, та, напевне, і самих об'ємів останньої. Справді, якщо порівняти висоту стебел водних і суходільних форм частухи [16, 17], то вона відрізняється у десять разів. Подібна закономірність спостерігається і щодо коріння цієї рослини. Відношення довжини коріння водної і суходільної форм становить $47,5 : 7,1 = 7,0$, окремих клітин меристеми таких самих форм — $25,6 : 8,1 = 3,0$, а клітин зони розтягнення — $92,7 : 59,0 = 1,6$.

Як бачимо, розміри клітин кореневої меристеми суходільної форми зменшилися втричі порівняно з клітинами кореневої меристеми водної форми. Крім того, відсоток клітин, які діляться, знизився у суходільної форми в $70 : 12 = 6$ разів. Також відзначено, що більшість клітин кореневої меристеми суходільної форми частухи перебуває у так званій пресинтетичній фазі мітотичного циклу (G_1). Припускаємо певні аналогії цього явища серед суходільних рослин. Виявляється, що фаза мітотичного циклу характерна і для клітин популяції

зародкових корінців у насінні ряду рослин — гороху, кукурудзи, кінських бобів — ще до їх пробудження [9].

Тож виходить, що у частухи подорожничкової клітини кореневої меристеми перебувають у фізіологічних умовах, близьких до вимушеного спокою меристеми зародкових корінців насіння. До речі, на здатність клітин рослин під час стресу входити у стан, подібний до вимушеного спокою, вказував ще Б.П. Строганов, котрий фіксував порушення міжклітинних зв'язків [29]. Нагромадження клітин у фазі G_1 може бути наслідком того, що вони відчувають нестачу метаболітів — попередників ДНК, яка синтезується у наступній S фазі. Зокрема, однією з чутливих ланок метаболізму тут може бути перетворення рибонуклеотидів на дезоксирибонуклеотиди [9]. Крім того, у пресинтетичній фазі синтезуються ферменти, відповідальні за синтез ДНК у наступній фазі S [8].

Отже, причиною малого вмісту проліферативного пулу кореневої меристеми і незначного розміру цих клітин може бути метаболічне голодування кореневої меристеми, що виникає внаслідок зниження інтенсивності фотосинтезу за умов водного стресу. Подібне явище, напевне, характерне і для стеблової меристеми суходільної форми частухи.

Лишається розглянути ще явище прискореного розвитку генеративної системи у цих форм досліджуваної рослини. Звернемося знову до закономірностей формування генеративної сфери в інших рослин. Так, поява генеративних органів у пшениці пов'язана з активацією ініціальних клітин, якій мають передувати біохімічні зміни у меристематичних клітинах вегетативних органів. У пшениці такими біохімічними змінами у клітинах меристеми є перетворення, що супроводжують процес адаптації рослин до низьких зимових температур. Якщо у меристематичних клітинах проростків пше-

ниці не завершується процес яровизації під впливом низьких температур, то вони не припиняють вегетативного росту і не утворюють генеративних органів. У пшениці неяровизовані рослини мають вигляд листових кущів, що не утворюють характерних для неї шоломоподібних стебел [36]. Біохімічні дослідження листків і меристем пшениці напередодні зимівлі вказують на зміну в її клітинах низки біохімічних показників. Це і склад білків [3], і нагромадження у клітинах меристеми цукрів, які навіть за довготривалого вимочування меристем у воді не вилучаються [31], зміни активності низки ферментів, гормонів, перетворень накопичення ненасичених ліпідів [7]. Проте всі ці перетворення метаболітів є лише фоном, на якому відбуваються зміни у складі рецепторів. Новоутворені рецептори у комплексі з гормонами чи іншими фізіологічно активними речовинами здатні активувати одні гени і гальмувати активність — інших [28]. Пробуджується комплекс генів, відповідальних за розвиток генеративних клітин у рослини [19]. Характерно, що новоутворені рецептори — білки, глікопротеїди — не тільки по-новому впливають на геном клітини у комплексі з уже діючими у вегетативний період гормонами, а й сприяють діленню клітин у певних площинах [20].

Отже, ми розглянули стратегію адаптації вегетативних і генеративних органів рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (частуха подорожничкова) до помірного водного дефіциту з урахуванням взаємозв'язків мінерального складу ґрунту, тургору і водної компоненти рослин. Суть цієї стратегії — у стійкості меристем до тривалого впливу несприятливих умов та збереження надійного функціонування рослинного організму під час стресу. Така стратегія реалізується шляхом виникнення морфо-функціональних змін тих органів рослин, закладка і ріст яких відбуваються за дефіциту води.

Процес адаптації рослин до недостатнього водозабезпечення охоплює всі рівні структурно-функціональної організації рослин, особливо асимілюючі органи, що відповідають за енергозабезпечення організму.

Висока пластичність виду зумовлена морфо-фізіологічними особливостями листка, що дає змогу рослинам оперативно реагувати на зміну навколишнього середовища.

Перехід до генеративної фази у частухи подорожникової відбувається внаслідок водного стресу. Серед культивованих рослин цей чинник не відзначений як такий, що ініціює утворення генеративних органів. Отже, сам по собі такий феномен може бути розцінений як наукова новина і потребує подальших досліджень у різних аспектах.

1. Адамчук Н.І. Структурні зміни фотосинтетичного апарату рослин *Alisma plantago-aquatica L* в умовах водного дефіциту // Биол. вестник. — 1998. — 2. — № 1. — С. 70–72.
2. Алексеев А.М. Водный режим клеток растений в связи с обменом веществ и структурированностью цитоплазмы. — М.: Наука, 1962. — 28 с.
3. Баракова Е.А. Изменения электрофоретического спектра растворимых белков озимой пшеницы в период перезимовки // Бюл. ВНИИ растениеводства. — 1971. — Вып. 20. — С. 21–23.
4. Белявская Н.А., Кордюм Е.Л. Ультраструктурная организация клеток апексов корней растений *Alisma plantago-aquatica L*, произрастающих в разных условиях водного режима // Цитология и генетика. — 1995. — 29. — № 3. — С. 12–17.
5. Бытков В.Д., Цитович И.К. Агрохимическая лаборатория. Определение предельной полевой влагоёмкости почв. — М.: Гос. изд. «Советская наука», 1959. — 143 с.
6. Вахмистров Д.Б., Мельников П.В., Воробьев Л.Н. Различия в поглощении К корневыми волосками и безволосыми клетками коревого эпидермиса *Trianea bogotensis* // Физиология растений. — 1974. — 21. — № 3. — С. 554–562.
7. Виноградова В.В. Динамика ауксинов и ингибиторов в процессе закаливания озимой пшеницы и влияние обработки ИУК на морозостойкость // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. — 1970. — 43. — № 1. — С. 18–38.

8. Гродзинский Д.М., Гудков И.Н. Защита растений от лучевого поражения. — М.: Атомиздат, 1973. — С. 130–140.
9. Гудков И.Н. Клеточные механизмы пострадиационного восстановления растений. — К.: Наук. думка, 1985.
10. Денисова А.И., Тимченко В.П. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. — К.: Наук. думка, 1989.
11. Жолкевич В., Пустовойтова Т. Рост листьев *Cucumis sativus* и содержание в них фитогормонов при почвенной засухе // Физиология растений. — 1993. — 40. — С. 676–680.
12. Жолкевич В.Н., Чугунова Т.В. О взаимодействии белков цитоскелета, биополимеров и фитогормонов при регуляции транспорта воды растений // Докл. АН. — 1995. — 341. — № 1. — С. 122–125.
13. Жолкевич В.Н., Чугунова Т.В. Влияние нитромедиаторов на нагнетающую деятельность корня // Докл. АН. — 1997. — 356. — № 1. — С. 122–125.
14. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. — М.: Наука, 1974.
15. Кордюм Е.Л. Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58. — № 2. — С. 141–151.
16. Вплив помірного водного дефіциту на структурно-функціональну організацію рослин *Alisma plantago-aquatica L*. в природних умовах / Кордюм Е.Л., Білявська Н.О., Веденічева Н.П. та ін. — Препр. — К., 1997. — 32 с.
17. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. — К.: Наук. думка, 2003. — 277 с.
18. Кордюм Е.Л., Попова А.Ф., Мартин А.Г. Формування генеративної сфери у форм *Alisma plantago-aquatica L*. в умовах різного водозабезпечення // Укр. ботан. журн. — 1999. — 56. — № 2. — С. 24–26.
19. Кузнецов В.В., Кулаева О.Н. Гормональная регуляция экспрессии генов растений // Геном растений. — К.: Наук. думка, 1988. — С. 74–90.
20. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. — М.: Высшая школа, 1973.
21. Маркова Е.Н. Физиология корневого питания растений. Транспорт ионов через корень в радиальном направлении. — М.: Изд. Моск. ун-та, 1989.
22. Недуха О.М., Кордюм Е.Л. Структура асиміляційних клітин рослин частухи, які зростають у водному та наземному середовищі // Доп. НАНУ. — 1995. — № 6. — С. 120–122.

23. Фенотипічні зміни листкової пластинки *Alisma plantago-aquatica* L. при водному дефіциті. 2. Ультраструктурний та пігментний склад // *Недуга О.М., Кордюм Є.Л., Овруцька І.І. та ін.* Укр. ботан. журн. — 1998. — **55**. — № 6. — С. 591–597.
24. Фотосинтез сахарной свеклы в условиях орошения на юге Украины // *Оканенко А.С., Кенуш А.М., Митрофанов Б.А. и др.* Физиология и биохимия культ. растений. — 1969. — **1**. — Вып. 2. — С. 202–210.
25. *Опритов В.А., Крауз В.О.* К⁺/Н⁺ обмен и мембранный потенциал плазмалеммы эпидермальных клеток корней высших растений. Тез. докл. 112-го съезда Всес. общ-ва физиологов растений. — Минск, 24–29 сент., 1990. — М., 1992. — С. 155.
26. Растительная клетка как осмотическая система. Практикум по физиологии растений // Под ред. В.Б. Иванова. — М.: Академия, 2001.
27. *Реуцкий В.Г., Родионов П.А.* Движущие силы транспорта влаги в растении // Докл. АН БССР. — 1982. — **26**. — № 5. — С. 450–453.
28. *Ригин Б.В., Ланербай А.О.* Число главных генов, контролирующих яровой тип развития сортов мягкой пшеницы различного происхождения // Бюл. ВНИИ растениеводства. — 1982. — № 122. — С. 45–55.
29. *Строганов Б.П.* Метаболизм растений в условиях засоления. — М.: Наука, 1973.
30. *Тарчевский И.А.* Катаболизм и стресс у растений / Тимирязевские чтения. — М.: Наука, 1993.
31. *Трунова Т.И.* О вымываемости сахаров из узлов кущения закалённых к морозу растений озимой пшеницы // Физиология растений. — 1969. — **26**. — № 4. — С. 658–665.
32. *Юрко С.П.* Агрехимическая характеристика чернозёмов реградированных почв левобережной лесостепи УССР // Автореф. дис... канд. с.х. наук. — Харьков, 1967.
33. *Amthmonn A., Jelitto T.C., Sanders D.* K⁺-selective inward rectifying channels and apoplastic pH in barley roots // Plant Physiol. — 1999. — **120**. — N 1. — P. 331–338.
34. *Chempinski K., Zimmermann S., Chehardt T., Muller R.B.* New structure and function in plant K⁺ channels: KCO1, an outward rectifier with a step Ca²⁺ dependency // EMBO Journal. — 1997. — **16**. — N 10. — P. 2565–2575.
35. *Chrispeels M.J., Crawford N.M., Schroeder J.T.* Protein for transport of water and mineral nutrients across the membranes plant cells // Plant Cell. — 1999. — **11**. — N 4. — P. 661–675.
36. *Maystrenko O.I.* Identification of chromosomes carrying genes V_{2n1}, and V_{2n3} inhibiting winter habit in wheat // EWAC Newslett. — 1974. — N 4. — P. 49–52.
37. *Marschner H., Richter Ch.* Akkumulation und translokation ion K⁺ und Ca²⁺ bei Angebot zu einzelnen Wurzelzonen von Maiskeimpflanzen // Z. Pflanzenerckern und Bodenkunde. — 1973. — **135**. — N 1. — S. 1–15.

N. Adamchuk-Chala

ФЕНОМЕН ІСНУВАННЯ ДВОХ ЕКОЛОГІЧНИХ ФОРМ ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЇ (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.)

Резюме

На базі опублікованих результатів порівняльного аналізу структурно-функціональних і фізіологічних даних двох екологічних форм частухи подорожникової — повітряно-водної та суходільної, а також розрахунків концентрацій іонів ґрунтового розчину, особливостей переміщення води у рослинах та фізіолого-генетичних показників найпоширеніших стресів їх суходільних форм розглянута стратегія адаптації вегетативних і генеративних органів рослин частухи подорожникової *Alisma plantago-aquatica* L. до помірного водного дефіциту.

N. Adamchuk-Chala

PHENOMENON OF TWO ECOLOGICAL FORMS EXISTENCE OF *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.

S u m m a r y

The strategy of adaptation of vegetative and generative organs of *Alisma plantago-aquatica* L. to moderate water deficit has been reviewed based on the published results of comparative analysis of structural, functional, physiological data of two ecological forms of *Alisma plantago-aquatica* L. — air-aquatic and terrestrial, and calculations of soil solution ions concentration, peculiarities of water movement in the plants, physiological and genetic features of mostly wide-spread stresses of terrestrial plants.