



ДУБИНА

Дмитро Васильович – доктор біологічних наук, професор, провідний науковий співробітник Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України



КОРДЮМ

Єлизавета Львівна – член-кореспондент НАН України, завідувач відділу Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

УДК 575.21/ .16:582.35/.99:576.3

ПЛАСТИЧНІСТЬ ОНТОГЕНЕЗУ СУДИННИХ РОСЛИН: МОЛЕКУЛЯРНІ, КЛІТИННІ, ПОПУЛЯЦІЙНІ ТА ЦЕНОТИЧНІ АСПЕКТИ

Однією з парадигм сучасної науки є положення, що стабільність системи визначається лабільністю її складових. У статті подано критичний аналіз класифікації типів стратегій адаптації видів судинних рослин до варіабельного зовнішнього середовища і розглянуто сучасні уявлення щодо фенотипічної пластичності рослин та її екологічного значення. Висунуто положення, що основною формою складних ценобіотичних взаємовідносин рослин є не конкуренція, а співіснування, що зумовлено екологічною і біологічною своєрідністю видів (тривалість онтогенезу, системи розмноження, послідовність сезонного розвитку) та рівнем фенотипічної пластичності за певних умов інтенсивності й спектра світла, водозабезпечення, типу ґрунту. Саме співіснування видів, різних за біологією та екологією, забезпечує стабільність біоценозу, а отже, стабільність рослинного покриву, без якої життя на планеті Земля неможливе.

Ключові слова: адаптація, конкуренція, пластичність, рослина, співіснування, стабільність, фенотипічна варіація.

Вступ

З огляду на сучасний антропогенний пресинг на біосферу і прогнози глобальних змін клімату, однією з першочергових проблем теоретичної та експериментальної біології є проблема пізнання механізмів формування функціональних взаємовідносин рослин із зовнішнім середовищем, що забезпечує їх ріст, розвиток, репродукцію та поширення в найрізноманітніших умовах. Чільне місце в цій проблемі посідають питання стабільності та пластичності (фенотипічної й генетичної) онтогенезу і життєвої стратегії рослин в історичному (еволюційному) та індивідуальному розвитку в аспекті взаємовідносин видів у ценозі. Досліджуючи впродовж двох десятиліть реакції рослин на організменому, клітинному та молекулярному рівнях на не-

сприятливі зміни екологічних факторів у природі та в експерименті на прикладі видів вищої водної рослинності й модельного об'єкта *Arabidopsis thaliana*, ми дійшли певних висновків щодо ролі фенотипічної пластичності в індивідуальному розвитку рослин, їхньої адаптації до зовнішніх умов та екологічної взаємодії. У статті подано короткий огляд власних і наведених у літературі уявлень з цих питань.

Фенотипічна пластичність

Однією з парадигм сучасної науки є положення, що стабільність системи визначається лабільністю її складових. У біології — це явище фенотипічної пластичності, тобто здатність генотипу змінювати свою експресію та реалізуватися в різних фенотипах у відповідь на різноманітні зовнішні впливи, завдяки чому організми можуть пристосовуватися до часових і просторових варіацій навколишнього середовища. Не викликає сумнівів положення про те, що стабільність, тобто реалізація генетично детермінованої програми онтогенезу, імперативом якої є збереження виду та залишення нащадків, перебуває під генетичним контролем. Проте виживання організмів, зокрема рослинних, у гетерогенному навколишньому середовищі зумовлене певною пластичністю їхньої організації у відповідь на зміни екологічних чинників, яка має пристосувальний характер і спрямована проти порушень в онтогенезі — генетичних чи спричинених зовнішнім середовищем. Таке положення ґрунтується на концепції еволюції онтогенезу І.І. Шмальгаузена. Її основою є уявлення про підвищення стійкості процесів індивідуального розвитку в еволюції та домінантності норми, що гарантує стабільність нормального формотворення за наявності мутацій, складної взаємодії процесів стабілізації та еволюції онтогенезу, які відбуваються на фоні його мінливості. Учений писав: «Ми дійшли висновку, здавалося б, парадоксального, що механізми індивідуального розвитку забезпечують у вищих тварин через систему кореляцій певну стійкість організації, а апарат спадковості

(з його мутаціями), тобто структура геному, гарантує достатню її пластичність у процесі еволюції» [1].

Фенотипічний прояв змін у генній експресії визначається вже на рівні транскрипції, а також процесингу РНК та трансляції і охоплює надзвичайно широке коло екологічно важливих ознак — фізіолого-біохімічних, анатомічних та морфологічних, особливості біології розвитку, час переходу до репродуктивної фази, системи розмноження та розвиток нащадків [2–8]. Запропоновано модулярну концепцію фенотипічної пластичності, за якою зміни в експресії ознак, що виникають у процесі росту і розвитку, а також під впливом зовнішнього середовища, відбуваються на рівні модулів [9]. Пластичність цілісного організму є проявом усіх відповідей окремих модулів і взаємодії між ними. Доведено, що фенотипічна пластичність здійснюється в межах норми реакції на основі метаболічної та гормональної регуляції генної експресії. Останнім часом вважається, що ключем до пластичності реакцій рослин на сигнали зовнішнього середовища має бути епігенетична система як частина передачі сприйнятого зовнішнього сигналу до змін у генній експресії, що має потенціал зберігати стійку пам'ять через численні клітинні покоління. Епігенетична система набуває особливого значення у рослин, що зумовлено значним поширенням серед них вегетативного способу розмноження [7, 10–14].

Сьогодні тривають активні теоретичні та експериментальні дослідження фенотипічної пластичності на популяційному, міжпопуляційному та міжвидовому рівнях з метою з'ясування її значення в еволюції, спеціалізації, динаміці популяцій і стратегії виживання в гетерогенному середовищі. Вивчення пластичності також поглиблює розуміння причин варіацій росту і розвитку організмів. Уявлення про пластичність як загальне біологічне явище потребує особливої уваги до її екологічних аспектів, оскільки припускається істотний вплив пластичності організмів на стабільність і локальне різноманіття популяцій та угруповань завдяки дії на перенос енергії, вуглецеві

цикли, число трофічних рівнів, кругообіг поживних речовин та первинну продуктивність [6, 15, 16]. Підкреслюється перспективність досліджень пластичності в екологічному аспекті для подальшого розуміння як механізмів відповідей організмів на чинники абіотичного та біотичного довкілля, так і впливу цих відповідей на взаємовідносини організмів з їхнім оточенням. Дослідження в цьому аспекті безпосередньо пов'язані з існуючими уявленнями щодо життєвої стратегії організмів.

Типи життєвої стратегії

Серед численних біологічних класифікацій об'єктів рослинного світу найпоширенішими, на думку Б.М. Міркіна [17], є дві: класифікація життєвих форм і класифікація типів стратегій, які він називає еколого-ценотичними стратегіями (ЕЦС), враховуючи подвійну аут- і синекологічну природу адаптацій для виживання, як вираження засобів виживання рослин у різних екологічних і ценотичних умовах. Тип стратегії відображує деяку тріаду «виживаємості» — здатність популяції протистояти конкуренції та захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору ніш; переживати стреси, спричинені біотичними чи абіотичними чинниками; відновлюватися після порушень. Уперше ценотичні типи серед рослин одного ценозу виділив Л.Г. Раменський [18–20]. У цих і в попередніх працях автор закладав підґрунтя для майбутніх визначень типів стратегій видів. Зокрема, він увів поняття екологічної індивідуальності, згідно з яким кожен рослинний організм своєрідно розподілений за факторами середовища, входячи до певних угруповань разом з іншими видами, і водночас ці угруповання, що становлять рослинний покрив, є неперервними. Тобто рослинний покрив, за Л.Г. Раменським, є багатовимірним, екологічно індивідуальним і, як уже зазначалося, неперервним. Л.Г. Раменський виділив три типи життєвих стратегій:

1) *леви* (віоленти, силовики) — мають найвищий конкурентний потенціал у оволодінні території завдяки енергії росту, міцності та

стійкості пагонів, масово ростуть в умовах, наближених до певного оптимального для них рівня;

2) *верблюди* (патієнти, витривалі) — ростуть у різних, не оптимальних для них оселищах завдяки своїй витривалості до різноманітних несприятливих умов;

3) *шакали* (експлеренти) — швидко займають площі, що тимчасово звільнилися, але не надовго, поступаючись іншим, більш конкурентоспроможним рослинам.

Основними формами складних ценотичних відносин рослин в одному оселищі Л.Г. Раменський вважає конкуренцію, взаємне екологічне доповнення та використання. Процеси конкуренції в ценотізі зумовлюють певну будову біоценозів і послідовність їх сезонного розвитку.

Майже 40 років потому Дж.П. Грайм [21, 22] запропонував три, по суті ідентичні виділенням Л.Г. Раменським, ценотичні типи, які було розвинуто в процесі історичного шляху, і ввів для їх визначення термін *стратегія*. Саме цей термін у подальшому набув широкого використання. Сучасна модель трьох стратегій (CSR), ґрунтуючись на ідеях Л.Г. Раменського та Дж.П. Грайма, включає три первинні адаптивні стратегії рослин:

1) *конкуренти* (С), визначальною ознакою яких є здатність швидко монополізувати захоплення ресурсів шляхом просторово-динамічного добування коренями та стеблами;

2) *стрес-толеранти* (S), які вирізняються здатністю довгофункціонуючих тканин протистояти траводним тваринам і впливам зовнішнього стресу в умовах, коли ріст суворо обмежений низьким постачанням мінеральних поживних речовин;

3) *рудерали* (R), що характеризуються коротким життям і тенденцією до швидкого використання засвоєних ресурсів для продукції потомства.

Визначення С-, S- та R-стратегій не виключає можливості численних проявів додаткової екологічної варіації всередині кожної з трьох категорій. На думку Дж.П. Грайма, модель CSR є необхідною теоретичною основою, яка

оцінює існування універсальних обмежень в еволюційній спеціалізації, результатом чого є значне поширення повторень адаптивних стратегій, які можна передбачити і пояснити надзвичайною важливістю продуктивності оселища та частотою і жорсткістю деструкції біомаси (порушенням) в еволюції та сучасній екології. Тобто модель CSR створює альтернативний базис для передбачення та з'ясування екологічних явищ.

Б.М. Міркін, об'єднавши систему Раменського — Грайма з ідеями Т.А. Работнова [25] та Р. Уїттекера [26], ускладнив її п'ятьма синтетичними типами — К, S, SK, R, RK.

Тип ЕЦС-стратегії за своїм змістом — поняття насамперед фенотипічне і являє собою адаптаційний комплекс, який формується геномом популяції, оскільки зі зміною умов середовища вид може змінювати свої координати в просторі типів ЕЦС. Перехідні типи представляють фенотипічні варіації [17].

На думку Ю.Е. Романовського [27], ключовою проблемою, що завжди постає при виділенні та класифікації стратегій, є ідентифікація факторів середовища, під впливом яких і формується та чи інша стратегія життя. Від кількості та можливих поєднань таких факторів — детермінантів стратегій природного добору залежить, скільки основних первинних стратегій життя можна виділити при аналізі природних популяцій. У зв'язку з цим слід згадати систему Е.Р. Піанки, яка включає два типи стратегій, сформованих під тиском К- і R-добору. За R-добором, селективну перевагу здобувають популяції, які швидко ростуть, вкладають максимум енергії в розмноження і продукують велику кількість «малоцінних» потомків. Цей добір діє в системах, де конкурентний тиск через різні причини тимчасово слабшає і відбувається вивільнення лімітуючих ресурсів. За К-добором, селективну перевагу мають особини з більшою масою тіла і тривалістю життя. К-стратегі приурочені до більш або менш стабільних умов середовища, вони є урівноваженими популяціями, де смертність регулюється щільністю, і пристосовані до умов гострої конкуренції. Як правило, вони — полікарпіки

з повільним розвитком і життєвими формами від трав до дерев. У сукцесійних серіях ці види збільшують свою участь у міру наближення сукцесійної стадії до клімаксу. R-стратегі, навпаки, віддають перевагу нестабільним оселищам, характеризуються неврівноваженими популяціями, смертність яких не залежить (або мало залежить) від щільності. Конкуренція між такими рослинами слабка, це однорічники, монокарпіки, найчастіше трави, рідше чагарники. У сукцесійному ряду вони пов'язані з піонерними стадіями і не відіграють істотної ролі в зрілих угрупованнях перед клімаксом [28]. Отже, основним фактором, що визначає місце популяції на осі R—K-стратегій, є напруга міжвидової конкуренції та пов'язаний з нею ступінь доступності лімітуючого ресурсу [27].

В основу системи Р. Уїттекера [26], яка включає три типи стратегій — К, R і L, покладено закономірності коливання чисельності популяцій між двома межами: К — верхньою, що відповідає максимальній щільності насичення, та L — нижньою, що означає певний «популяційний нуль», який відповідає чисельності, не здатній забезпечити виживання популяції. За Дж.П. Граймом, у формуванні стратегій беруть участь два незалежних зовнішніх фактори — стрес і порушення. Стрес обмежує чисельність і продукцію популяцій унаслідок обмеження ресурсів або впливу субоптимальних фізичних факторів. Порушення пов'язані зі споживанням біомаси популяції або загибеллю від екстремальних фізичних факторів. Ю.Е. Романовський, аналізуючи спроби знайти зв'язок стратегій з будь-якими зовнішніми чинниками або їх поєднаннями, вважає, що лише доступність ресурсу може реально впливати на перерозподіл енергобюджету особини та популяції [27], і приходять до висновку, що питання про фактори — детермінанти стратегій та кількість первинних стратегій залишається відкритим. На думку Б.М. Міркіна, поняття «тип стратегії» залишається безрозмірним, оскільки всі види, популяції і навіть особини однієї популяції різняться за стратегією [17]. Деякі дослідники заперечують використання терміна «стратегія» стосовно рослин через його антропоморф-

ність. Т.А. Работнов пропонує не відмовлятися від цього терміна, пояснюючи це тим, що у фітоценології давно застосовується не менш антропоморфний термін «конкуренція». Крім того, термін «стратегія» відповідає сутності боротьби за існування у розумінні Ч. Дарвіна, тому слід лише чіткіше визначити зміст цього поняття. Під стратегією виду доцільно розуміти «сукупність пристосувань, що забезпечують виду можливість зростати спільно з іншими організмами та займати певне місце у відповідних біоценозах» [29]. У роботі [30] стратегію визначено як сукупність взаємоадаптованих ознак (характеристик), що виникли внаслідок природного добору і є адаптацією до певних екологічних умов. Таке формулювання стратегії, на нашу думку, цілком відповідає поняттю «адаптація» при аналізі стану сучасних особин, популяцій або виду в цілому. Ми вважаємо, що поняття адаптації на всіх рівнях організації біологічних об'єктів — від клітини до організму та популяції — визначається як сукупність різноманітних особливостей їх просторово-часової організації, яка забезпечує життєздатність та специфічний спосіб існування в певних умовах навколишнього середовища, була набута в процесі історичного розвитку (філогенезу) і реалізується в процесі індивідуального розвитку (онтогенезу) [31].

Розглядаючи віоленти, патієнти та експлеренти як ценотичні типи, Т.А. Работнов [29] визначає їх властивості так: віолентність пов'язана з міцно розвинутою системою органів, що забезпечує особливо повне використання ресурсів; патієнтність — здатність рослин задовольнятися обмеженою кількістю ресурсів і бути стійкими до екстремальних умов середовища; експлерентність — система пристосувань, що дозволяє швидко займати місця після порушення фітоценозів завдяки наявності життєздатного насіння в ґрунті та швидкому вегетативному розмноженню. Підкреслюється універсальність такої властивості рослин як патієнтність та існування багатьох перехідних груп між трьома типами. Досить часто види, здатні бути віолентами, більшу частину екологічного ареалу займають як паті-

єнти, навіть у межах однієї популяції можливе диференціювання на віолентних і патієнтних особин.

Б.М. Міркін зазначає, що всі дослідники підкреслюють надзвичайно рідкісну вираженість чистих типів, які Дж.П. Грайм назвав первинними. Стратегія кожного виду індивідуальна і включає у різних співвідношеннях ознаки різних типів, причому роль кожного з них змінюється залежно від екологічної ситуації, тому часто на практиці оцінити тип ЕЦС дуже важко, значною мірою такі оцінки будуть суб'єктивними [17]. Встановлено, що набір диференціальних ознак первинних типів стратегій змінюється залежно від умов зростання та форм впливу на популяції [32, 33]. Як приклади фенотипічної пластичності наводяться дані щодо *Phragmites australis*, який є потужним віолентом у дельті Волги і патієнтом на засоленних луках у Волго-Ахтубінській заплаві в межах свого ареалу, а також ефемерних осок, які в пустелі в період фізіологічного піку — віоленти, а в другій половині вегетаційного сезону — патієнти [25]. На думку Б.М. Міркіна, яскравим прикладом може бути *Pinus sylvestris*, що є К-стратегом в умовах екологічного процвітання, а на сфагнових болотах формує за рахунок низки особливих форм ряд патієнтності аж до чахлих низькорослих чагарників-карликів. *Allium victorialis* у заповідних умовах характеризується диференціальними ознаками конкурентного типу стратегії. Зі зміною умов зростання, зокрема скошування, спорадичного випасання худоби та ущільнення ґрунту, популяція набуває стрес-толерантних ознак. Підкреслюється, що незалежно від типу стратегії зміна низки параметрів або якогось одного з них під дією певного зовнішнього чинника може бути однотипною [32].

Особливий інтерес становить зміна поведінки видів у ценозах у різних умовах природного середовища. Доведено, що на противагу неперервній мінливості кількісних показників угруповань їх видовий склад є відносно стійким [20]. Лише в разі його порушення з'являються нові для цього ценозу види. Вони, звичайно, не є випадковими і цілком відповіда-

ють змінам умов, що склалися. Найцікавішим при цьому є те, що за постійного і тривалого впливу, наприклад у трав'янистих угрупованнях, віоленти переходять у ранг патієнтів, а в разі відновлення умов займають свої попередні позиції. Ця поведінка видів більш глибоко виявляє ценобіотичні відносини видів, ніж інші, зокрема зумовлені їхніми морфологічними особливостями.

Підбиваючи підсумки опису сучасного стану концепції стратегії життєвого циклу, Ю.Е. Романовський зазначає, що її подальший розвиток тісно пов'язаний з розвитком теорії конкуренції, хоча дослідження конкурентного витиснення та співіснування при коливанні ресурсу перебувають у зачатковому стані. Лише на основі цієї концепції із залученням теорії конкуренції можна досягти іншого рівня розуміння організації біологічних угруповань. Стратегія життєвого циклу, на його думку, як результат природного добору, — це поєднання абсолютних і відносних витрат енергії, яка надходить, у процесах виживання та розмноження популяцій або частини їх особин, що дає максимум ефективності споживання лімітуючого ресурсу за певного режиму флуктуації його достатку.

Адаптивна роль інтегративної пластичності ознак

Як свідчить аналіз літератури з питань класифікацій та спрямованості адаптацій компонентів ценозу — ценобіотичних типів (за Л.Г. Раменським), типів стратегій (за Дж.П. Граймом) і еколого-ценобіотичних стратегій (за Б.М. Міркіним), виділення типів компонентів ценозу ґрунтується насамперед на таких особливостях біології рослин, як тривалість індивідуального розвитку (одно-, дво-, багаторічники), система розмноження (статеве, вегетативне та їх співвідношення), час переходу до репродуктивної фази онтогенезу, габітус рослин, а також беруться до уваги їхні екологічні ознаки. Тому, на нашу думку, запропоновані ЕЦС можуть давати певне уявлення щодо складу окремих сучасних ценозів, однак самі по собі

не розкривають суті процесу адаптації, оскільки всі постійні компоненти кожного сучасного ценозу адаптовані до певних умов існування. Зі зміною зовнішніх факторів природного або антропогенного походження рослини різних ЕЦС у процесі адаптації до нових умов виявляють пластичність ознак на структурному, фізіолого-біохімічному та молекулярному рівнях, що зумовлює появу численних фенотипічних варіацій. Саме така ситуація створює, на думку Б.М. Міркіна [17], значні труднощі для оцінювання на практиці типів ЕЦС. Щодо факторів середовища, під впливом яких формуються компоненти біоценозу (стратегії життя), то ми вважаємо, що для автотрофних рослин світло і вода (CO_2 і O_2 містяться в атмосфері) є первинними критичними чинниками для їх існування в природних біоценозах, наступний чинник — мінеральне живлення — посідає чільне, але другорядне місце. Такі фактори, як порушення, хижацтво, витоштування, руйнівні впливи сільського господарства, є вторинними.

Під стратегією життя (життєвого циклу) ми розуміємо іманентну здатність усього живого до розмноження, тобто виконання репродуктивного імперативу — залишення нащадків і збереження виду. Тому універсальною реакцією рослин різної біології та екології на несприятливі впливи є скорочення онтогенезу, тобто прискорення переходу від вегетативної фази до генеративної (*Alisma plantago-aquatica*, *Sisymbrium altissimum*, *Chamerion angustifolium*, *Berteroa incana*, *Ambrosia artemisiifolia* та багато ін.). Звичайно, однорічні рослини, які розмножуються лише статевим шляхом, утворюють велику кількість насіння (залишення нащадків), що може зберігатися у ґрунті впродовж сотні років. Адаптивні відповіді виду на клітинному та молекулярному рівні певним чином варіюють залежно від екологічних особливостей і генетично детермінованої норми реакції (генетична варіабельність) його популяцій. Ми поділяємо погляди ряду дослідників щодо недоцільності використання терміна «стратегія» через його антропоморфність для визначення особливостей біології та екології

видів сучасного біоценозу, хоча певною мірою він може характеризувати ту чи іншу спрямованість добору.

Конкуренція чи співіснування

Як впливає з огляду літератури, основним фактором формування стратегії життєвого циклу вважається конкуренція за ресурси, хоча в працях Л.Г. Раменського можна знайти, що «рослини з різними вимогами до середовища зростають спільно у певних середніх умовах ніби у порядку *компромісу*. Таке тлумачення єдності рослинних угруповань і біоценозів загалом, що виходить із розуміння екологічної своєрідності кожного організму, є єдино правильним» [18]. Ми дійшли висновку, що основною формою складних ценобіотичних відносин рослин, які ведуть нерухомий спосіб життя і характеризуються автотрофним типом

живлення, є співіснування, що зумовлюється особливостями їхньої біології та екології (тривалість онтогенезу, системи розмноження, послідовність сезонного розвитку) і рівнем фенотипічної пластичності у певних умовах інтенсивності й спектра світла, водозабезпечення, типу ґрунту. У цих змінах відображується екологічна і біологічна своєрідність видів, що складають біоценози, їх різна реакція на умови середовища, їх взаємовідносини, їх динаміка чи інертність. Саме співіснування видів, різних за біологією та екологією, забезпечує стабільність біоценозу, а отже, стабільність рослинного покриву, без чого життя на планеті Земля неможливе.

Схему аут- та синекоелогічної стабільності біорізноманіття можна представити так: пластичність особини → пластичність популяції → стабільність ценозу → стабільність рослинного покриву.

REFERENCES

- Schmalhausen I.I. *Path and Regularities of Evolution*. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 1940 (in Russian). [Шмальгаузен И.И. *Пути и закономерности эволюционного процесса*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940].
- Bradshaw A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 1965. **13**: 115–55.
- Kuiper P.J.C. Adaptation mechanisms of green plants to environmental stress. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1998. **851**: 209–15.
- Schlichting C.D., Smith H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evol. Ecol.* 2002. **16**: 189–211.
- Pigliucci M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 2005. **20**: 481–86.
- Aubin-North N., Renn S.C.P. Genomic reaction norms: using integrative biology to understand molecular mechanisms of phenotypic plasticity. *Mol. Ecol.* 2009. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04313.x.
- Kordyum E.L. *Ukrayinskyi botanichnyi zhurnal (Ukrainian Botanical Journal)*. 2012. **69**(2) (in Ukrainian). http://www.botany.kiev.ua/content_ubj_12.htm#u2_12. [Кордюм Є.Л. Фенотипічна пластичність і епігенетика. *Укр. ботан. журн.* 2012. Т. 69, № 2. С. 163–77].
- Kelly S.A., Panhuis T.M., Stoehr A.M. Phenotypic plasticity: molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology*. 2012. **2**: 1417–39.
- Kroon H., Huber H., Stuefer J.F., van Groenendael J.M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*. 2005. **166**: 73–82.
- Scott D. Description of the relationships between plants and environment. In: *Vegetation and Environment*. Handbook of Vegetation Science. Pt. 6. (Eds. Billings W.D., Strain B.R.). Hague: Dr. W. Junk, 1974. P. 49–69.
- Whitham T.G., DiFazio S.P., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Allan G.J., Bailey J.K., Woolbright S.A. Extending genomics to natural communities and ecosystems. *Science*. 2008. **320**: 492–93.
- Zhang X. The epigenetic landscape of plants. *Science*. 2008. **320**: 489.
- Chinnusamy V., Zhu J.-K. Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2009. **12**: 1–7.
- Bossdorf O., Richards C.L., Pigliucci M. Epigenetics for ecologists. *Ecol. Lett.* 2008. **11**: 106–15.

15. Sultan S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 2000. **12**: 537–42.
16. Miner B.G., Sultan S.E., Morgan S.G., Padilla D.K., Relyea R.A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 2005. **20**: 686–92.
17. Mirkin V.M. *Zhurnal Obshchei Biologii (Journal of General Biology)*. 1983. **64**: 603–13 (in Russian).
[Миркин В.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений. *Журнал общей биологии*. 1983. Т. 64. С. 603–13].
18. Ramenskiy L.G. *Sovetskaya Botanika*. 1935. **4**: 25–42 (in Russian).
[Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной технологии земель, геоботаники и экологии. *Советская ботаника*. 1935. Т. 4. С. 25–42].
19. Ramenskiy L.G. *Introduction to the complex soil-botanical research of lands*. Moscow: Selkhozgiz, 1938 (in Russian).
[Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938].
20. Ramenskiy L.G. *Selectas*. Leningrad: Nauka, 1971 (in Russian).
[Раменский Л.Г. *Избранные работы*. Л.: Наука, 1971].
21. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. 1974. **250**: 26–31.
22. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. 1977. **111**: 1169–94.
23. Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, 2006.
24. Grime J.P., Pierce S. *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. John Wiley & Sons, 2012.
25. Rabotnov T.A. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1981. **86**(3): 68 (in Russian).
[Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в составе ценотических популяций как показатель стратегии жизни видов растений. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1981. Т. 86, № 3. С. 68].
26. Whittaker R.H. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, 1975.
[Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980].
27. Romanovskiy Yu.E. *Biologicheskie nauki (Biosciences)*. 1989. **11**: 18–31 (in Russian).
[Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла. *Биологические науки*. 1989. Т. 11. С. 18–31].
28. Pianka E.R. On r- and K-selection. *Am. Naturalist*. 1970. **104**: 592–97.
29. Rabotnov T.A. *Ekologiya (Ecology)*. 1985. **3**: 3–12 (in Russian).
[Работнов Т.А. О типах стратегии растений. *Экология*. 1985. Т. 3. С. 3–12].
30. Stearns S.C. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 1976. **51**: 3–47.
31. Kordyum E.L. In: *Botany and mycology on a way to the third millennium*. (Ed. Vasser S.P.). (Kyiv: Naukova dumka, 1996). P. 245–55 (in Russian).
[Кордюм Е.Л. Современные проблемы клеточной биологии растений. В кн.: *Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие* (под ред. С.П. Вассера). К.: Наук. думка, 1996. С. 245–55].
32. Tsaryk Y.V. *Ukrayinskuu botanichnuu zhurnal (Ukrainian Botanical Journal)*. 1994. **51**: 5–10 (in Ukrainian).
[Царик Й.В. Деякі уявлення про стратегію популяцій рослин. *Укр. ботан. журн.* 1994. Т. 51. С. 5–10].
33. Tsaryk Y., Holubets M. (eds.). *Strategy populations of plants in natural and anthropogenically modified ecosystems Carpathians* (Lviv: Evrosvit, 2001) (in Ukrainian).
[Стратегія популяцій рослин у природних і антропогенно змінених екосистемах Карпат (за ред. М. Голубця, Й. Царика). Львів: Євросвіт, 2001].

Стаття надійшла 21.04.2015.

Д.В. Дубьта, Е.Л. Кордюм

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601, Украина

ПЛАСТИЧНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ:
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ, КЛЕТОЧНЫЕ, ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И ЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Одной из парадигм современной науки является положение, что стабильность системы определяется лабильностью ее составляющих. В свете этой парадигмы проведен критический анализ классификаций типов стратегий адаптации видов сосудистых растений к вариабельной внешней среде и рассмотрены современные представления о фенотипической пластичности растений и ее экологическом значении. При изменении внешних факторов естественного или антропогенного происхождения растения проявляют пластичность признаков на различных уровнях своей организации, что ведет к появлению многочисленных фенотипических вариаций. Выдвинуто положение, что основной формой сложных ценобиотических взаимоотношений растений, которые ведут неподвижный образ жизни и отличаются автотрофным типом питания, является не конкуренция, а сосуществование, которое обуславливается экологическим и биологическим своеобразием видов (продолжительность онтогенеза, системы размножения, последовательность сезонного развития) и уровнем фенотипической пластичности в определенных условиях интенсивности и спектра света, водообеспечения, типа почвы. Именно сосуществование видов различной биологии и экологии обеспечивает стабильность биоценоза и, таким образом, стабильность растительного покрова, без которой жизнь на планете Земля невозможна.

Ключевые слова: адаптация, конкуренция, пластичность, растение, сосуществование, стабильность, фенотипическая вариация.

D.V. Dubyna, E.L. Kordyum

Kholodny Institute of Botany of National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine

ONTOGENESIS PLASTICITY OF VASCULAR PLANTS:
MOLECULAR, CELLULAR, POPULATION AND CENOTIC ASPECTS

An idea of the system stability determined by lability of its components is one of modern scientific paradigms. In the light of this paradigm, a critical analysis of the classifications of adaptation strategy types of vascular plants is presented and current concepts on phenotypic plasticity in plants and its ecological significance are considered. Under the natural or anthropogenic environmental changes, plants display plasticity at the different levels of their organization that leads to the appearance of numerous phenotypic variations. It is advanced the main mode of complicated cenobiotic interrelationships of plants, which are immobile and autotrophic, is coexistence, not competition, that is grounded on both the species biological and ecological specificity (ontogenesis duration, reproduction systems, succession of season development) and the level of phenotypic plasticity in the certain conditions of light intensity and spectrum, water supply, as well as by the soil type. Namely, coexistence of species different on biology and ecology provides stability of biocenosis and, thus, stability of the plant cover, without which life of the planet Earth is impossible.

Keywords: adaptation, competition, plasticity, plant, coexistence, stability, phenotypic variation.