

ЖУК О.И.

*Институт физиологии растений и генетики НАН Украины,
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17, e-mail:zhuk_bas@voliacable.com*

АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Изменение климатических условий Земли от исторического прошлого до настоящего привело к адаптированной эволюции растений в направлении от экономичной к более энергозатратной системам распределения воды и ассимилятов.

В палеогене преобладал влажный и теплый климат, а сосудистые растения имели один симпластный домен. Все клетки растения были объединены плазмодесмами, поэтому имели общую систему распределения ассимилятов, распространяющуюся внутри клеток в виде вакуума от фотосинтезирующих тканей до меристем. Транспорт воды и веществ в этой системе осуществлялся по градиенту гидростатического давления без преодоления мембранных барьеров [4]. Растение представляло собой один симпластный домен с самой экономичной и эффективной организацией распределительной системы, поэтому двудольные этого периода были древесными гигантами. Данный структурно-функциональный тип растений и сейчас доминирует в областях Земли с благоприятным сочетанием факторов тепла, влаги и минерального питания.

Изменение климата в неогене в сторону иссушения и похолодания привело в ходе эволюции к смене сосудистых растений с энергетически эффективным симпластным транспортом воды и растворимых веществ на менее эффективный, неэкономичный апопластный транспорт и сопровождалось уменьшением размеров растений. Величина затрат энергии на транспорт зависит от внутреннего сетевого давления и цитоскелетного напряжения, и может быть малой при высокой пропускной способности и очень значительной — при подавлении транспорта по плазмодесмам внешними факторами. При дефиците воды и низких температурах внутренняя распределительная система может быть полностью заблокирована ригидностью цитоскелета, отрицательно влияющей на способность развивать гидростатическое давление в сети. Оба эти фактора подавляют транспорт по плазмодесмам и стимулируют переход транспортного потока из внутреннего, эндоплазматического канала во внешний, апопластный [2]. Симпластный канал распался на отдельные домены, сообщающиеся между собой через апопласт. С утратой плазмодесм и распадом клеточных систем на отдельные домены транспорт становится слишком энергозатратным, что вызывает резкое снижение потенциала роста растений. Подавление фотосинтеза и оттока ассимилятов в неблагоприятные по водоснабжению и температурам периоды вызывает разрушение связей клеток через плазмодесмы. Флорэоцентрической градиент распределения плазмодесм считают показателем закономерной сезонной смены фотосинтетической паренхимы листа, ситовидных трубок

флоэмы и плазмодесм в зонах ее загрузки и разгрузки [2]. У большинства растений встречаются обратимые сезонные изменения функционального состояния распределительной сети. Однако, при резкой смене погодных условий в зонах экстремального обитания ее распад не всегда обратим и разрушение плазмодесм может сопровождаться летальным исходом для всего растения или его части. Следствием похолодания и сухости климата в миоцене и неогене стал эволюционный переход от древесных форм растений к травянистым и появление травянистых таксонов степей, прерий, лугов, тундр.

Считают, что дарвиновская модель эволюции полностью неприменима к миру растений, потому что у них возможна вегетативная и генеративная репродукция [5]. Полагают, что эволюция сосудистых растений ограничивается пределами тканевой и клеточной структуры для оптимального обеспечения газообменных процессов, водоснабжения, оттока ассимилятов, терморегуляции [3]. Предметом экологической эволюции может быть структура растений, листа и ее адаптация к изменениям окружающей среды.

В последние годы окончательно утвердились представления о симбиогенетическом происхождении растений, адекватности пластид и митохондрий свободноживущим бактериям, что позволяет рассматривать органеллы клеток как популяцию микроорганизмов, населяющих распределительную систему растений и участвующую в их развитии и функционировании [2]. Популяции органелл имеют отношение к эволюции клеточных систем сосудистых растений, но не эволюционируют сами. Полагают, что структурной единицей в мире растений нужно считать популяцию, а само растение необходимо рассматривать как клеточную систему. Организация клеточных систем характеризуется значительным разнообразием. Так, тропические леса состоят преимущественно из представителей древесных или симпластных двудольных, равнины — из апопластных двудольных, аркто-альпийские популяции — из более примитивных, анцестральных групп двудольных. В основе их разнообразия находится климатическая адаптация клеточных систем, которая отражает климатические условия исторического прошлого.

Устьичный аппарат растений регулирует эффективность использования воды и CO_2 . Установлено, что в предыдущие геологические эпохи число устьиц на единице поверхности листа при низком содержании CO_2 в атмосфере увеличивалось, а при высоком — снижалось [8]. Предполагают, что в ближайшем будущем при умеренном увеличении CO_2 в атмосфере C_3 -растения будут более устойчивыми к засухе благодаря изменениям устьичного аппарата, как и миллионы лет назад [13]. Получат преимущество и заселят новые ареалы засухоустойчивые и солеустойчивые виды. Не исключена возможность ретроэволюции эволюционно более молодого C_4 -пути фотосинтеза.

Регуляция газообмена растений определяется пределами изменения диффузного сопротивления листа. Тип и диапазон структурных изменений мезофилла под влиянием факторов среды зависят от функциональных осо-

бенностей вида, его способности поддерживать углеродный баланс при изменении условий среды. Группы видов, имеющие сходные требования к месту обитания и однотипную реакцию на изменение условий среды, объединяют в типы. Одной из наиболее общих классификаций является система Раменского-Грайма, в которой выделение групп основано на особенностях видов и их реакции на стресс [6]. При этом значительное варьирование толщины и плотности листа у стресс-толерантов связано с изменением доли нефотосинтезирующих элементов. Консервативность структуры мезофилла при большей изменчивости морфологических параметров листа у растений со стресс-толерантными свойствами показана для степных ксерофитов [1].

Среди крайних проявлений выносливости у растений выделяют устойчивость к обезвоживанию, которая предполагает выживание биологических объектов после потери ими до 90% воды [12]. В растительном царстве это главным образом семена, мхи, лишайники, папоротники. Большинство семян способны выживать после высушивания их до воздушно-сухого состояния. У ряда злаков, таких как пшеница, рожь, овес, ячмень после значительного обезвоживания могут выживать даже прорастающие семена. После глубокой дегидратации у мхов, лишайников и папоротников выживают также вегетативные органы — листья [9]. Устойчивых к значительно обезвоживанию представителей растительного царства относят к пойкилоксерофитам. Длительность периода обезвоживания, который они могут выдерживать, колеблется от нескольких суток для высших цветковых растений до нескольких лет для мхов, лишайников, папоротников, наземных зеленых водорослей и цианобактерий. Среди однодольных растений есть виды, способные выживать после высушивания до воздушно-сухого состояния. Такие виды встречаются в Африке. К ним относятся *Myrothamnus flabellifolia*, *Craterostigma plantagineum*, *Craterostigma wilmsii*, *Xerophyta viscosa*, *Xerophyta humilis*, *Eragrostis nindensis*, *Sporobolus stapfianus*. Устойчивость к высушиванию не требует присутствия новых молекулярных структур, но в ней задействованы сигнальные пути и процессы, обеспечивающие устойчивость. К ним относятся включение генов, регулирующих пути передачи сигналов, накопление осмотически активных веществ и метаболизм углеводов, связанные с дегидратацией белки, антиоксиданты, мембранные протекторы, свойства клеточных стенок. К наиболее ранним событиям ответа на дефицит воды относят формирование сигнала. Показано, что у *Craterostigma plantagineum* активность фосфолипазы Д индуцировалась в течение минуты после начала дегидратации [11]. В ответе на водный стресс задействованы гены CrPLD-1 и CrPLD-2, которые кодируют фосфолипазы. Гены, экспрессирующиеся в ответ на дефицит воды, разделяют на два главных типа: 1) те, что относятся к транскрипционным факторам и регуляторным РНК, которые контролируют экспрессию других генов и 2) те, что кодируют продукты с защитными функциями.

Одним из первых эволюционно сформированных ответов растений на дефицит воды являются изменения в составе и содержании липидов [7].

Обычно они выражаются в резком снижении количества глико- и фосфолипидов на фоне увеличения содержания нейтральных липидов. Эффект обусловлен усилением гидролиза полярных липидов. В основе гидролитического расщепления могут лежать как ферментативные процессы, вызванные стресс-индуцированной активацией оксигеназ, фосфо- и галактолипаз, так и неферментативные, связанные с белками дегидринами, которые усиливают водоудерживающую способность цитоплазмы и таким образом участвуют в регуляции водного потенциала клеток.

В эволюционно сформированном ответе растений на дефицит воды принимают участие комплексы генов, относящиеся к MYB, HD-Zip, bZIP семействам, которые были выделены из растений *C.plantagineum* [12]. Их экспрессия возрастает в условиях дегидратации, а также при действии экзогенной АБК. В последние годы большое значение придают малым РНК в регуляции ответа растений на абиотический стресс и предполагают, что генная регуляция с помощью малых РНК является общим механизмом ответа растений на стресс. В последние годы было охарактеризовано более 100 генов растений, которые индуцируются дегидратацией. Среди специфических эволюционно сформированных ответов на обезвоживание находится накопление стабилизирующих структуры молекул, таких как белки LEA [10]. Гены, кодирующие LEA-белки, активируются при относительно содержании воды в тканях около 65% и предполагают защиту структур клетки при достаточно высоких уровнях их оводненности. Защитные функции LEA белков включают защиту ДНК, стабилизацию цитоскелетных филаментов и действие как молекулярных шаперонов [14]. Было показано, что белки LEA могут действовать синергично с сахарами, такими как трегалозы, чтобы предотвращать агрегацию белков во время потери воды. Вместе с белками LEA защитные функции выполняют малые белки теплового шока и полифенолы, обладающие похожими свойствами.

Выводы

Эволюция систем водного режима и распределения ассимилятов у растений происходила в направлении от симпластного к апопластному типам транспорта. Экологическая эволюция сосудистых растений также сопровождалась изменениями тканевой и клеточной структуры, устьичного аппарата, формированием комплекса генов, участвующих в сложной адаптивной метаболической реакции на стресс.

Литература

1. Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Роньжина Д.А. и др. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений.— 2003.— 50, №4.— С. 680–687.
2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.— Изд-во СПбГУ, 2004.— 422 с.
3. Гамалей Ю.В. Подвижная сетевая организация пластид и митохондрий в клетках растений // Цитология.— 2006.— 48.— С. 271–282.
4. Гамалей Ю.В. Клеточные системы растений // Физиология растений.— 2008.— 55, №2.— С. 300–311.

5. *Заварзин Г.А.* Составляет ли эволюция смысл биологии? // Вестник Российской академии наук.— 2006.— 76.— С. 522–534.

6. *Иванова Л.А., Иванов Л.А., Роньжина Д.А., Пьянков В.И.* Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений.— 2008.— 55, №2.— С. 230–239.

7. *Котлова Е.А., Синюшина Н.Ф.* Изменение содержания индивидуальных классов липидов лишайника *Peltigera aphthosa* в процессе обезвоживания и последующего реувлажнения // Физиология растений.— 55, №1.— С. 43–50.

8. *Романова А.К.* Физиолого-биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO₂ в атмосфере // Физиология растений.— 2005.— 52, №1.— С. 129–145.

9. *Alpert P.* Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare? // J. Exp. Biol.— 2006.— 209.— P. 1575–1584.

10. *Dure, L.* A repeating 11-mer amino acid motif and plant desiccation // Plant J.— 1993.— 3, N2.— P. 363–369.

11. *Franc W.* Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* // Plant Cell.— 2000.— 12.— P. 111–123.

12. *Moore J.P., Le N.T., Brandt W.F., Driouich A., Farrant J.M.* Towards a systems-based understanding of plant desiccation tolerance // Trends Plant Sci.— 2009.— 14, N2.— P. 110–117.

13. *Retallack G.J.* A 300-Million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // Nature.— 2001.— 411.— P. 287–290.

14. *Wise M.J., Tunnacliffe A.* POPP the question: what do LEA proteins do? // Trends Plant Sci.— 2004.— 9, N10.— P. 747–754.

Резюме

Адаптивна еволюція водного транспорту рослин відбувалась в напрямку від переважно симпластного до апопластного типу. Захист рослин від посухи забезпечують комплекси генів, захисні білки, цукри, осмотично активні речовини.

Адаптивная эволюция водного транспорта растений происходила в направлении от преимущественно симпластного к апопластному типу. Защиту растений от засухи обеспечивают комплексы генов, защитные белки, сахара, осмотически активные вещества.

Adaptive evolution of plant water transport occurred in direction from symplastic to apoplastic type. Plant drought protection is provided by gene complex, protective proteins, sugars, osmotic solution substances.

МЕДВЕДЕВ С.С.

Санкт-Петербургский государственный университет,

Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

e-mail: ssmedvedev@mail.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Центральной проблемой биологии развития является вопрос о том, каким образом многократное деление всего лишь одной клетки приводит к формированию организма, обладающего системами органов и тканей,