

UDC 582.683.2

*Тетяна Морозова***ARABIDOPSIS THALIANA (L.) HEYNH.
ЯК МОДЕЛЬНИЙ ОБ'ЄКТ ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ***Tetiana Morozova***ARABIDOPSIS THALIANA (L.) HEYNH. AS A MODEL OBJECT
OF ENVIRONMENTAL RESEARCH**

DOI: 10.58407/bht.3.23.6

АНОТАЦІЯ

Мета роботи. Обґрунтувати переваги застосування *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в системі оперативного біомоніторингу для зон надзвичайних екологічних ситуацій.

Методологія досліджень базувалася на загальнонаукових методах (узагальнення, порівняння, аналізу та синтезу, теоретико-методичного обґрунтування).

Наукова новизна. Запропоновано концепцію оперативного біомоніторингу, яку умовно можна назвати дрозофільною, оскільки у центрі два типи дрозофіл. Одна рослинна – *Arabidopsis thaliana*, друга класична *Drosophila melanogaster*. Обидва види мають подібні життєві характеристики, малий розмір, невибагливість в утриманні та велике різноманіття мутантних форм, геном секвенований та анотований. Підтверджено об'єктивність паралелізму між цими двома видами. Показано переваги *A. thaliana* та *D. melanogaster*, як зручних моделей для тестування впливу поллютантів на організм.

Висновки. Основною складовою системного аналізу природного середовища є інформаційно значущі показники мінливості ознак, що легко діагностуються. Оперативний біомоніторинг спрямований на швидке та точне діагностування екологічної ситуації та може бути перспективним на територіях, небезпечних для тривалого перебування самого дослідника-еколога.

Концепція оперативного біомоніторингу, яку умовно називаємо дрозофільною, передбачає використання *Arabidopsis thaliana* та *Drosophila melanogaster*, що мають малий розмір, невибагливість в утриманні та велике різноманіття мутантних форм, геном секвенований та анотований, як моделей для тестування впливу поллютантів на живий організм.

Arabidopsis thaliana відповідає критерію добре охарактеризованих модельних організмів і є однією з найкращих експериментальних систем для вивчення різних процесів. *Arabidopsis* є корисною моделлю для дослідження гравітропізму, генетики, геноміки та оперативного моніторингу. На відміну від тваринних модельних організмів, для яких збереження ліній часто передбачає безперервну поточну роботу, насіння цього модельного організму може зберігатися тривалий час. Глибина розуміння та легкість маніпуляцій у системі *Arabidopsis* неперевірена, тому ця рослина залишиться еталонною рослиною в осяжному майбутньому.

Ключові слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., концепція, оперативний біомоніторинг

ABSTRACT

Purpose of the work. To substantiate the advantages of using *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. in the system of operational biomonitoring for environmental emergency zones.

Methodology research was based on general scientific methods (generalization, comparison, analysis and synthesis, theoretical and methodological substantiation).

Scientific novelty. The concept of operational biomonitoring is proposed, which can be conventionally called drosophila, since there are two types of Drosophila in the center. One plant is *Arabidopsis thaliana*, the other is classic *Drosophila melanogaster*. Both species have similar life characteristics, small size, unpretentiousness in maintenance and a wide variety of mutant forms, the genome is sequenced and annotated. The objectivity of the parallelism between these two species has been confirmed. Benefits shown *A. thaliana* and *D. melanogaster* as convenient models for testing the effects of pollutants on the body.

Conclusions. The main component of the systematic analysis of the natural environment is informationally significant indicators of the variability of signs that are easily diagnosed. Operational biomonitoring is aimed at quick and accurate diagnosis of the ecological situation and can be promising in territories dangerous for the long-term stay of the environmental researcher.

The concept of operational biomonitoring, which is conventionally called *Drosophila* concept, involves the *Arabidopsis thaliana* and *Drosophila melanogaster* use. They have small size, unpretentiousness in maintenance and a large variety of mutant forms, the genome is sequenced and annotated, as models for testing the pollutants impact on a living organism.

Arabidopsis thaliana meets the criterion of well-characterized model organisms and is one of the best experimental systems for studying various processes. *A. thaliana* is a useful model for studying gravitropism, genetics, genomics, and operational monitoring. Unlike animal model organisms, for which line maintenance often involves continuous ongoing work, the seeds of this model organism can be stored for long periods of time. The depth of understanding and ease of manipulation in the *Arabidopsis* system is unparalleled, and this plant will remain a reference plant for the foreseeable future.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., concept, operational biomonitoring

Постановка проблеми

Гусимку звичайну або різушку Таля¹ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) науковці назвали «рослинною дрозофілою», адже цей

вид рослин має життєві характеристики подібні до *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (табл. 1).

Таблиця 1

Подібні зручні переваги для наукових досліджень *D. melanogaster* та *A. thaliana* як модельних об'єктів

| Життєві характеристики | <i>D. melanogaster</i> | <i>A. thaliana</i> |
|---------------------------------------|------------------------|--------------------|
| життєвий цикл | 10-20 днів | 21-32 дні |
| кількість потомків від пари / рослини | 400 | до 1000 |
| каріотип | 2n=8 | 2n=10 |
| геном | 14 000 генів | 27 000 генів |

Обидва види мають малий розмір, невибагливість в утриманні та велике різноманіття мутантних форм геном секвенований та анотований. Це підтверджує об'єктивність паралелізму, який проводять вчені між цими двома видами. Перелічені

переваги пояснюють чому *A. thaliana* та *D. melanogaster* стали зручними моделями для тестування впливу поллютантів на організм (Табл. 2).

Таблиця 2

D. melanogaster та *A. thaliana* як модельні об'єкти дослідження впливу поллютантів

| Поллютанти | <i>D. melanogaster</i> | <i>A. thaliana</i> |
|-------------------------------|---|---|
| важкі метали | Calap-Quintana et al., 2017 | Maksymiec et al., 2005 |
| CO ₂ | Matheson & Parsons, 1973; Badre et al., 2005; Colinet & Renault, 2012 | Thomas et al., 1996; Andalo, 1998; Christophe et al., 1998, Takatani et al., 2014 |
| леткі органічні сполуки (ЛОС) | Inamdar et al., 2014 | Lee et al., 2016 |

Геном *A. thaliana* невеликий (~132 Мbp) для рослини, з ~38 000 локусів, включаючи >20 000 генів, що кодують білки, розподілених між п'ятьма ядерними хромосомами (Arabidopsis Genome Initiative 2000; Cheng et

al. 2017). На відміну від багатьох генетичних моделей (і багатьох інших рослин), *Arabidopsis* може переносити високий ступінь гомозиготності та є самоплідним; кожна особина може дати десятки тисяч нащадків.

¹ Кобів Ю. Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. Київ: Наук. думка, 2004. 800 с.

Метою роботи було обґрунтувати переваги застосування *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в системі оперативного біомоніторингу для зон надзвичайних екологічних ситуацій.

Виклад основного матеріалу

A. thaliana став центральним об'єктом досліджень, пов'язаних із з'ясуванням фундаментальних питань еволюційної екології, зокрема, питанням адаптації природних популяцій рослин в умовах змін клімату Використовуючи GWAS – пошук асоціацій між комбінаціями геномних комплексів і фенотиповими ознаками *A. thaliana* вчені каліфорнійського університету (Taylor et al., 2017) виявили один із таких механізмів. Встановлено, що генотипи з більшою варіацією до періоду проростання мають кращу форму, оскільки більша варіація пов'язана з відкладенням терміну проростання. Вибір часу проростання змінювався залежно від географічного розміщення популяцій, що вказує на те, що термін проростання може слугувати важливим механізмом, який і визначає можливість створення генотипів у нових кліматичних умовах.

За допомогою *A. thaliana* вивчають роль травоядних в еволюції рослин. На уражених рослинах основними травоядними комахами визначені довгоносики-спеціалісти (*Centorhynchus atomus* Boheman, 1845 і *C. contractus* Marsham, 1802). Залежно від щільності вони атакують більшу чи меншу частку плодів на генеративних рослинах і зменшують продуктування насіння у діапазоні 30,0–66,5 %. Авторами (Arany et al., 2005; Mosleh Arany, 2006) доведено, що певні вторинні метаболіти діють як захист від травоядних, і утворюються в рослинах під селективним тиском останніх. Так, на ділянках, де ураження довгоносиками сильніше, зафіксована більша концентрація синігріну та фумарової кислоти у листках *A. thaliana*. На прикладі *A. thaliana* доведено, що еволюція хімічних сполук у рослинах може відбуватися під тиском добору з боку травоядних тварин. Пізніше групою дослідників (Züst et al., 2012) підтверджено, що одним із засобів, за допомогою якого рослини пригнічують травоядних, є вироблення токсичних сполук для стримування поїдання. Авторами показали, що травоядні тварини сильно та

безпосередньо впливають на місцевий генотиповий склад популяцій *A. thaliana* та морфо-фізіологічні ознаки, пов'язані зі стійкістю до відповідних тварин.

Чимало статей присвячено пошуку біохімічних маркерів *A. thaliana* за умов дії стресових екологічних чинників. Так, автори (Panchuk et al., 2002) вивчили вплив підвищених температур і теплового стресу на активність і експресію аскорбатпероксидази (APX). Вони порівняли арабідопсис дикого типу з трансгенними рослинами, здатними надекспресувати фактор транскрипції теплового шоку 3 (HSF3) і синтезувати білки теплового шоку, що покращують базальну термотолерантність. Після теплового стресу, активність APX позитивно впливає на трансгенні рослини і корелює з новою термостабільною ізоформою APX(S). Цей фермент присутній на додаток до термолабільного цитозольного APX1 – ізоформи поширеної в ненавантажених клітинах. У HSF3-трансгенних рослинах APX(S) активність визначалася при нормальній температурі і зберігалася після сильного теплового стресу при 44 °C. У нетрансгенних рослинах APX(S) при нормальній температурі не виявлявся, але міг бути викликаний помірним тепловим стресом. Автори дійшли висновку, що APX2 є новим геном теплового шоку і що ферментативна активність APX2/APX(S) необхідна для компенсації залежного від теплового стресу зниження активності APX1 у цитоплазмі.

Дослідники (Volkov et al., 2006) зосредили свою увагу на питанні необхідності окиснювального стресу в рослинних клітинах, зокрема H₂O₂ для експресії генів, що залежить від теплового стресу і фактора теплового шоку (HSF). Встановили, що тепловий стрес збільшує внутрішньоклітинне накопичення H₂O₂ в клітинній культурі *Arabidopsis*. За використання аскорбату (поглинач) або дифеніленйодонію хлориду (DPI) як інгібітора утворення активних форм кисню таке накопичення значно зменшувалося. Збільшення накопичення H₂O₂ та супероксидних радикалів у листках *A. thaliana* відмічено у перші години впливу надлишкових кількостей йонів Cu або Cd, що автори (Maksymiec & Krupa, 2006) пов'язують з активністю НАДФН-оксидази.

Відомо, що хелатування важких металів слугує стратегією їх детоксикації, а найбільш охарактеризованими класами хелаторів важких металів в рослинах є фітохелатини і металлотіонеїни (Yadav, 2010). Індукція фітохелатинів відзначена у *A. thaliana* за впливу As (Schmöger et al., 2000).

Абіотичні стреси зазвичай викликають дисфункцію білка. Підтримка білків в їх функціональних конформаціях і запобігання агрегації ненативних білків особливо важливі для виживання клітин в умовах стресу. На прикладі *A. thaliana* доведено, що білки теплового шоку (Hsps) шаперони відповідають за укладання, складання, транслокацію і деградацію білка в багатьох нормальних клітинних процесах, стабілізують білки і мембрани і можуть допомогти в рефолдингу білка в стресових умовах (Kozeko, 2015). Вони можуть відігравати вирішальну роль в захисті рослин від стресу шляхом відновлення нормальної конформації білка і, отже, клітинного гомеостазу.

На прикладі *A. thaliana* доведено, що шляхи передачі сигналів біотичних стресів мають множинні точки перетину з передачею сигналів стресу важкими металами. Так, жасмонова кислота (JA) слугує одним із типових фітогормонів, що беруть участь у передачі сигналів індукованих внаслідок пошкодження клітин травоядними і некротрофними патогенами (Zhang et al., 2017), виявлено, що Cu і Cd також індукують JA як у *A. thaliana*, так і у *Phaseolus coccineus* Suzuki (Suzuki et al., 2001; Maksymiec et al., 2005).

У багатьох випадках наявність забруднення довкілля важко оцінити. Ще складніше оцінити його потенційну небезпеку для довкілля та людини. В цьому відношенні особливо перспективними є трансгенні організми, які можуть бути навмисно змінені, щоб стати більш чутливими до конкретних забруднювачів. Такі рослини можна вирощувати в місцях забруднення або потенційно небезпечних місцях. Трансгенні рослини дозволяють провести швидку і дешеву оцінку

токсичності та мутагенності, слугуючи датчиками забруднення навколишнього середовища (Kovalchuk et al., 2001).

A. thaliana – ефективний та перспективний трансгенний фітосенсор. Для біомоніторингу генотоксичності забруднювачів успішно використані моделі трансгенних рослин цього виду. Трансгенний біомоніторинг частоти гомологічної рекомбінації дозволяє виявляти навіть незначні частки всіх можливих змін в ДНК. Більшість змін – точкові мутації. На відміну від тварин, рослини не мають наперед визначеної зародкової лінії, і, отже, будь-яка соматична мутація в меристемі потенційно може бути успадкована.

Перша система для виявлення подій внутрішньохромосомної гомологічної рекомбінації у трансгенних рослин арабідопсиса використовувала перекривні та усічені версії β-глюкуронідази (Swoboda et al., 1994). Події рекомбінації в трансгенному локусі призводили до відновлення трансгену *uidA* (GUS)² і синтезу ферменту β-глюкуронідази. Трансгенні рослини несли в геномі дві нефункціональні урізані копії гену GUS, позначені як «UG» і «US». Дві частини урізаного та перекривного гену GUS могли мати будь-яку орієнтацію відносно один одного. Рекомбінаційні події в трансгенному локусі призводили до відновлення трансгену *uidA* (GUS) і синтезу ферменту β-глюкуронідази. Активація гену β-глюкуронідази (GUS) за допомогою гомологічної рекомбінації (HR) відновлювала активність гену і візуалізувалася у вигляді синіх плям після гістохімічного забарвлення. Останнє з'являлося внаслідок розщеплення X-gluc або X-глюкуроніду – хромогенного субстрату для виявлення ферменту β-глюкуронідази. Після обробки етанолом і видалення хлорофілу, клітини, в яких відбувалися події рекомбінації, могли бути зафіксовані у вигляді синіх плям на прозорих рослинах. Це дозволяло здійснити кількісний аналіз (рис. 1).

² Ген *uidA* або *GUS* – модифікований ген з *E.coli*, що кодує Р-глюкуронідазу. Він може гідролізувати широкий спектр природних та синтетичних глюкуронідів, що дозволяє підбирати відповідні субстрати для спектрофотометричного або флюориметричного визначення активності фермента, а також для гістохімічного забарвлення тканин *in situ* (в синій колір). У складі химерних білків, створених генно-інженерними методами, *GUS* здебільшого зберігає свою функціональну активність.

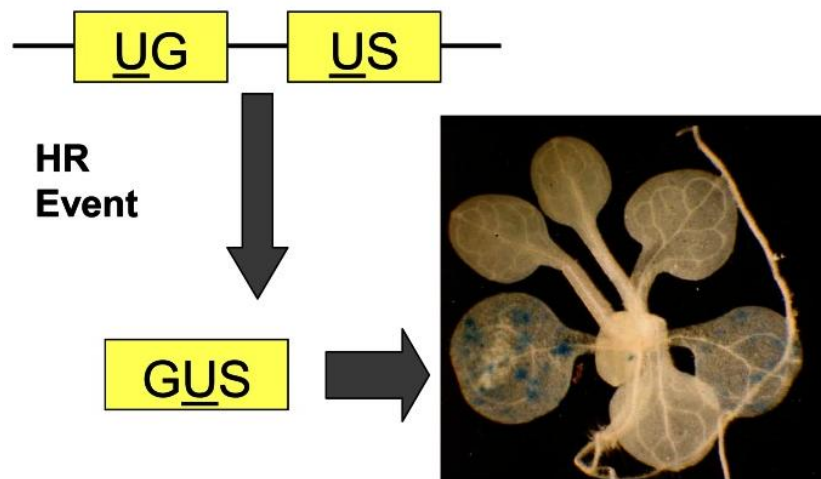


Рис. 1. Трансгенна система «рекомбінації» для виявлення мутагенів навколишнього середовища. Трансгенні рослини *A. thaliana* несуть в геномі дві нефункціональні усічені копії гену GUS, позначені як «UG» і «US». Дві частини усіченого перекривного гену GUS можуть мати будь-яку орієнтацію відносно одна одної. Активація гену β -глюкуронідази (GUS) за допомогою гомологічної рекомбінації (HR) відновлює активність гену і візуалізується у вигляді синіх плям після гістохімічного забарвлення (Swoboda et al., 1994)

Puchta et al. (1995) проаналізували вплив різних факторів на частоту внутрішньохромосомної гомологічної рекомбінації *A. thaliana* з використанням порушеного гену β -глюкуронідази. Частота рекомбінації збільшувалася в кілька разів агентами, які пошкоджують ДНК, такими як УФ-опромінення або MMS (метилметансульфонат). Застосування 3-метоксібензаміду (3-МБ), інгібітора полі(АДФ)рибозної полімерази (ПАРП) – ферменту, який, як передбачається, бере участь у репарації ДНК, сильно збільшувало частоту гомологічної рекомбінації. Ці дані вказують на те, що гомологічна рекомбінація бере участь у репарації ДНК і може (хоча б частково) компенсувати інші шляхи репарації ДНК. Також були виявлені ознаки того, що рекомбінація в рослинах може бути викликана чинниками стресу навколишнього середовища, які навряд чи беруть участь у метаболізмі ДНК. Так, рослини *A. thaliana*, що ростуть в середовищі, що містить 0,1 моль/л NaCl, проявляли підвищену частоту рекомбінації. Автори дійшли висновку, що завдяки продемонстрованій гнучкості геному, розроблена система може бути використана для дослідження наслідків різних екологічних проблем. Оригінальну систему трансгенних рослин на основі *A. thaliana*, яка дозволяє виявляти соматичні точкові мутації, розробили І. Ковальчук та О. Ковальчук (Kovalchuk et al.,

1998; Kovalchuk et al., 1999; Kovalchuk et al., 2000). Автори ввели послідовність стоп-кодону на 5'-кінці гену GUS (*uidA*) шляхом заміни одного нуклеотиду. Новий стоп-кодон привів до повної інактивації трансгену. Трансгенні рослини, що несуть таку конструкцію, проявляли випадкові ділянки синього кольору при гістохімічному забарвленні. Ці сектори є спонтанним відновленням активності *uidA* від реверсії стоп-кодонів до вихідних кодонів. Такі рослини чутливо реагували на такі мутагени, як УФ-С, метилметансульфонат (MMS), рентгенівські промені, збільшуючи частоту мутацій в трансгені. Подальші дослідження підтвердили корисність рослин, створених для біомоніторингу.

Трансгенні тест-рослини, висіяні на середовищах, забруднених солями важких металів Cd^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} та As_2O_3 , продемонстрували залежність збільшення частоти як соматичних внутрішньохромосомних рекомбінацій, так і точкових мутацій від дози поглинання. Тест застосовувався для контролю генотоксичності ґрунтів, відібраних у місцях, забруднених важкими металами та підтвердили чутливість системи для моніторингу забруднення ґрунтів та води металами (Kovalchuk et al., 2001). З метою підвищення ефективності тестування хімічних мутагенів розроблено вісім ліній трансгенних рослин *A. thaliana* з

різною частотою явищ гомологічної інтра-хромосомної рекомбінації. Молекулярно-генетичні дослідження виявили найтоксичнішу дію йонів Co, Cd та Cu (Орел та Ковальчук, 2003). Автори розробили технологію використання трансгенних рослин *A. thaliana* як маркерів забруднення довкілля радіонуклідами. Розробка підтверджена Євropатентом і названа біологічним лічильником Гейгера (№00116070-2116/ 15.04.00. «Process for monitoring mutagens in plants»). Це дозволило використовувати трансгенні рослини *A. thaliana* для моніторингу генетичних змін, викликаних забрудненням довкілля від аварії на ЧАЕС. Збільшення частоти соматичної внутрішньохромосомної рекомбінації спостерігалось при рівнях ядерного забруднення 0,1-900 Ки/км², що узгоджувалося зі збільшенням хромосомних аберацій (Kovalchuk et al., 1998; 1999; 2000; 2003). Автори довели, що запропонована ними трансгенна система (рослини *A. thaliana* трансгенні за репортерним геном, що виявляє гомологічну рекомбінацію) може слугувати зручною і етично прийнятною альтернативою тваринним системам, а радіаційну небезпеку можна моніторити за допомогою трансгенних рослин.

Van der Auwera et al. (2008) розробили п'ять міссенс-мутантів і рекомбінаційний субстрат гену, що кодує β-глюкуронідазу (GUS) кишкової палички, і використали їх для виявлення мутацій і рекомбінацій в трансгенних рослинах *Arabidopsis* шляхом реактивації активності GUS в клонованих секторах. Міссенс-мутанти були розроблені для пошуку переходів C:G-до-T:A в контексті симетричної послідовності і в цьому відношенні доповнюють GUS-точкові мутанти, раніше опубліковані І. Ковальчук (Kovalchuk et al., 2000).

Ще одна трансгенна репортерна система, створена на основі арабідопсису, несе в своєму геномі ген GUS, інактивований введенням мікросателітного маркера в 5'-кінець гену безпосередньо після кодону AUG (Azaiez, 2006). Активність гену відновлюється за рахунок додавання або втрати одного або декількох повторів. Принципова схема цього мікросупутникового фітосенсора полягає в

наступному: активна копія гену β-глюкуронідази (GUS) порушується інтеграцією мікросупутника, що містить шістнадцять G нуклеотидів → це призводить до повної інактивації гену → потім мутації, що спрощуються приєднанням гуанінів або втратою одного гуаніну відновлюють рамку зчитування і призводять до активації трансгенів. Оскільки мікросателіти зазвичай мають високу частоту мутацій, кількість синіх плям у цих рослин досить велика. Це дозволяє використовувати значно меншу кількість рослин для аналізу потенційного мутагенезу.

Пізніше система аналізу, заснована на відновленні активності трансгенів β-глюкуронідази (*uidA* або GUS) була розширена завдяки застосуванню трансгенів люциферази (LUC)³ у рослинах *A. thaliana*, трансформованих неактивною формою цього маркерного гену. Ilnytskyu et al. (2004) порівняли кілька трансгенних ліній *Arabidopsis*, які несуть в своєму геномі субстрати люциферази (LUC) або β-глюкоронідази (*uidA* або GUS) для гомологічної рекомбінації (HR). Середня частота рекомбінації, виявлена з трансгенном люциферази, була майже в 9 разів вищою, ніж з трансгеном β-глюкоронідази. Автори дійшли висновку, що аналіз рекомбінації люциферази через його більш високу чутливість є ефективнішим при вивченні стабільності генома рослини, ніж β-глюкуронідази.

Найповніший огляд досліджень з використанням трансгенних систем рослин, в тому числі *A. thaliana*, для оцінки генотоксичності хімічних і радіологічних сполук, знаходимо у праці (Tovar-Sánchez et al., 2019). Автори цього видання здійснили також порівняльну оцінку потенціалу трансгенних систем для подальшого вивчення соматичних і зародкових мутацій.

Фондовий Ноттінгемський центр Арабідопсису (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC)) забезпечує матеріалами Міжнародну програму геному *A. thaliana*. NASC створено колекцію близько 800 фотографій мутантних форм (*фотоморфогенетичні, біохімічні,*

³ Люцифераза – окиснювальний фермент, що каталізують реакцію, яка супроводжується випусканням світла, люмінесценцією. Найбільш широко відома люцифераза світляків, зокрема, світляка *Photinus*

pyralis. Назва ферменту, також як і його субстрату люциферину, походить від слова Люцифер («світлоносець»)

кольорові, квіткові, формові, гормональні) та екотипів арабідопсису (<http://arabidopsis.info/BasicForm>):

✓ *кольорові мутанти*: **chlorina** – зелено-жовті пагони; **lucida** – сім'ядолі та листки світло-жовті / зелені; **redei** – строкаті листки (зелені, жовті, білі);

✓ *квіткові мутанти*: гомеотичне перетворення тичинок в пелюстки, подвійні квіти (**agamous**); чашолистків (першого кільця) на листоподібні (**apetala**);

✓ *формові мутанти*: **brevipedicellus** – стручки нахилені донизу; **clavatum** – булавоподібні стручки; **asymmetric leaves** – асиметричні, злегка завиті листки; **cupiliformis** – листки асиметричні з загорнутими догори краями;

✓ *гормональні мутанти*: **abscisic acid deficient** – нестача абсцизової кислоти, знижена життєва сила, насіння проростає в стручку на рослині за високої відносної вологості, **axr1-3** – ауксиностійкий, нерегулярні розеткові листки, схильні закручуватися під низ, злегка зменшена висота рослини, збільшена кількість бічних гілок;

✓ *біохімічні мутанти*: **chloroplast w3 fatty acid desaturase deficient** – дефіцит десатурази w3 жирних кислот хлоропласту; **ethylene overproducer** – відозмінений склад жирних кислот;

✓ *фотоморфогенетичні мутанти*: **apetala** – видовжений гіпокотиль через нестачу піримідину; **altered meristem program** – маленькі аномальної форми фіолетові пагони, утворення яких зумовлено надлишком антоціанів.

Узагальнюючи вищевикладене, можна констатувати, що більшість досліджень, які стосувалися впливу екологічних факторів на *A. thaliana*, були націлені більше на фіксацію змін геному або біохімічних параметрів. Натомість класичні екологічні дослідження *A. thaliana*, які не потребують дорогих реактивів та приладів і можуть бути використані як для оперативного біомоніто-

рингу територій, так і для ретроспективного аналізу змін навколишнього середовища, ще не сказали свого слова. Пропонуючи гусимку звичайну як модель для екологічних досліджень, ми розробили та апробували для цього цілу низку нових саме екологічних підходів і методів.

Висновки

Основною складовою системного аналізу природного середовища є інформаційно значущі показники мінливості ознак, що легко діагностуються. Оперативний біомоніторинг спрямований на швидке та точне діагностування екологічної ситуації та може бути перспективним на територіях, небезпечних для тривалого перебування самого дослідника-еколога.

Концепція оперативного біомоніторингу, яку умовно називаємо дрозозфільною, передбачає використання *Arabidopsis thaliana* та *Drosophila melanogaster*, що мають малий розмір, невибагливість в утриманні та велике різноманіття мутантних форм, геном секвенований та анотований, як моделей для тестування впливу полутантів на живий організм.

Arabidopsis thaliana відповідає критерію добре охарактеризованих модельних організмів і є однією з найкращих експериментальних систем для вивчення різних процесів. *Arabidopsis* є корисною моделлю для дослідження гравітропізму, генетики, геноміки та оперативного моніторингу. На відміну від тваринних модельних організмів, для яких збереження ліній часто передбачає безперервну поточну роботу, насіння цього модельного організму може зберігатися тривалий час. Глибина розуміння та легкість маніпуляцій у системі *Arabidopsis* неперевершена, тому ця рослина залишиться еталонною рослиною в осяжному майбутньому.

References

Andalo, C., Raquin, C., Machon, N., Godelle, B., & Mousseau, M. (1998). Direct and Maternal Effects of Elevated CO₂ on Early Root Growth of Germinating *Arabidopsis thaliana* Seedlings. *Annals of Botany*, 81(3), 405-411. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0574>

Arabidopsis Genome Initiative. (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 408, 796–815. <https://doi.org/10.1038/35048692>

- Arany, A. M., de Jong, T. J., & van der Meijden, E. (2005). Herbivory and abiotic factors affect population dynamics of *Arabidopsis thaliana* in a sand dune area. *Plant Biol.*, 7, 549–556. <https://doi.org/10.1055/s-2005-865831>
- Azaiez, A., Bouchard, E.F., Jean, M., & Belzile, F.J. (2006). Length, orientation, and plant host influence the mutation frequency in microsatellites. *Genome*, 49(11), 1366-73. <https://doi.org/10.1139/g06-099>
- Badre, N.H., Martin, M.E., & Cooper, R.L. (2005). The physiological and behavioral effects of carbon dioxide on *Drosophila melanogaster* larvae. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.*, 140(3), 363-376. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.01.019>
- Boron, A. K., & Vissenberg, K. (2014). The *Arabidopsis thaliana* hypocotyl, a model to identify and study control mechanisms of cellularexpansion. *Plant Cell Reports*, 33, 697–706 <https://doi.org/10.1007/s00299-014-1591-x>
- Calap-Quintana, P., González-Fernández, J., Sebastiá-Ortega, N., Llorens, J., & Moltó, M.D. (2017). *Drosophila melanogaster* Models of Metal-Related Human Diseases and Metal Toxicity. *Int. J. Mol. Sci.*, 18(7), 1456-1466. <https://doi.org/10.3390/ijms18071456>
- Cheng, C. Y., Krishnakumar, V., Chan, A. P., Thibaud-Nissen, F., Schobel, S., & Town, Ch. D. (2017). Araport11: a complete reannotation of the *Arabidopsis thaliana* reference genome. *Plant J.*, 89, 789–804.
- Christophe, A., Janraquin, C., Machon, N., Godelle, B., & Mousseau, M. (1998). Direct and Maternal Effects of Elevated CO₂ on Early Root Growth of Germinating *Arabidopsis thaliana* Seedlings. *Annals of Botany*, 81, 405-411 <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0574>
- Colinet, H., & Renault, D. (2012). Metabolic effects of CO₂ anesthesia in *Drosophila melanogaster*. *Biology Letters*, 8(6), 1050-1054. <https://doi.org/10.1098%2Frsbl.2012.0601>
- Eljebbawi, A. (2021). *Arabidopsis thaliana*: un modèle pour étudier les adaptations thermique et saline des plantes dans les Pyrénées. [Doctoral Thesis, Université Toulouse]. URL: <https://www.theses.fr/2021TOU30189>
- Hines, G., Modavi, C., Jiang, K., Packard, A., Poolla, K., & Feldman, L. (2015). Tracking transience: A method for dynamic monitoring of biological events in *Arabidopsis thaliana* biosensors. *Planta*, 242(5), 1251-1261. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2393-2>
- Ilnytskyy, Y., Boyko, A., & Kovalchuk, I. (2004). Luciferase-based transgenic recombination assay is more sensitive than β -glucuronidase-based. *Mutation Research / Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*, 559(1-2), 189-197. <https://doi.org/10.1016/j.mrgentox.2004.02.001>
- Inamdar, A.A., Zaman, T., Morath, S.U., Pu, D.C., & Bennett, J.W. (2014). *Drosophila melanogaster* as a model to characterize fungal volatile organic compounds. *Environ. Toxicol.*, 29(7), 829–836. <https://doi.org/10.1002/tox.21825>
- Jonak, C., Nakagami, H., & Hirt, H. (2004). Heavy metal stress. Activation of distinct mitogen-activated protein kinase pathways by copper and cadmium. *Plant physiology*, 136(2), 3276–3283. <https://doi.org/10.1104/pp.104.045724>
- Kovalchuk, I., & Kovalchuk, O. (2008). Transgenic Plants as Sensors of Environmental Pollution Genotoxicity. *Sensors (Basel)*. 8(3): 1539-1558. <https://doi.org/10.3390%2Fs8031539>

- Kovalchuk, I., Kovalchuk, O., Arkhipov, A., & Hohn, B. (1998). Transgenic plants are sensitive bioindicators of nuclear pollution caused by the Chernobyl accident. *Nat. Biotechnology*, 16(11), 1054–1059. <https://doi.org/10.1038/3505>
- Kovalchuk, I., Kovalchuk, O., & Hohn, B. (2000). Genome-wide variation of the somatic mutation frequency in transgenic plants. *EMBO J.*, 19(17), 4431–4438. <https://doi.org/10.1093/emboj/19.17.4431>
- Kovalchuk, O., Kovalchuk, I., Titov, V., Arkhipov, A., & Hohn, B. (1999). Radiation hazard caused by the Chernobyl accident in inhabited areas of Ukraine can be monitored by transgenic plants. *Mutat. Res.*, 446(1), 49–55. [https://doi.org/10.1016/s1383-5718\(99\)00147-3](https://doi.org/10.1016/s1383-5718(99)00147-3)
- Kovalchuk, O., Telyuk, P., Kovalchuk, L., Kovalchuk, I., & Titov, V. (2003) Novel plant bioassays for monitoring the genotoxicity of drinking water from the inhabited areas of the Ukraine affected by the Chernobyl accident. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 70(5), 847–853. <https://doi.org/10.1007/s00128-003-0060-y>
- Kovalchuk, O., Titov, V., Hohn, B., & Kovalchuk, I. (2001). A sensitive transgenic plant system to detect toxic inorganic compounds in the environment. *Nat. Biotechnol.*, 19(6), 568–572. <https://doi.org/10.1038/89327>
- Kovalchuk, O., Dubrova, Y., Arkhipov, A., Hohn, B., & Kovalchuk, I. (2000). Wheat DNA mutation rate after Chernobyl. *Nature*, 407(6804), 583–584. <https://doi.org/10.1038/35036692>
- Kovalchuk, I., Kovalchuk, O., & Hohn, B. (2001). Biomonitoring the genotoxicity of environmental with transgenic plants. *Trends in Plant Science*, 6(7), 306–310. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(01\)01985-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)01985-9)
- Kovalchuk, L.E. (2018). The use of transgenic plants *Arabidopsis thaliana* as markers of environmental contamination with radionuclides («Biological Geiger counter»). In: Scientists-Inventors of Ivano-Frankivsk National Medical University – in the Service of Human Health (pp 24–35). Ivano-Frankivsk. (in Ukrainian)
- Ковальчук Л.Є. Використання трансгенних рослин *Arabidopsis thaliana* як маркерів забруднення довкілля радіонуклідами («Біологічний лічильник Гейгера»). *Вчені-винахідники Івано-Франківського національного медичного університету – на службі здоров'я людини*. Івано-Франківськ, 2018. С. 24–35.
- Kozeko, L., Talalaiev, O., Neimash, V., & Povarchuk, V. (2015). A protective role of HSP90 chaperone in gamma-irradiated *Arabidopsis thaliana* seeds. *Life Sciences in Space Research*, 6, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.lssr.2015.07.002>
- Lee, S., Hung, R., Yin, G., Klich, M. A., Grimm, C., & Bennett, J.W. (2016). *Arabidopsis thaliana* as Bioindicator of Fungal VOCs in Indoor Air. *Mycobiology*, 44(3), 162–170. <https://doi.org/10.5941/myco.2016.44.3.162>
- Maksymiec, W., & Krupa, Z. (2006). The effects of short-term exposition to Cd, excess Cu ions and jasmonate on oxidative stress appearing in *Arabidopsis thaliana*. *Environmental and Experimental Botany*, 57, 187–194. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.006>
- Maksymiec, W., Wianowska, D., Dawidowicz, A.L., Radkiewicz, S., Mardarowicz, M., & Krupa, Z. (2005). The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress. *Journal of Plant Physiology*, 162(12), 1338–1346. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.01.013>

Maksymiec, W., Wianowska, D., Dawidowicz, A.L., Radkiewicz, S., Mardarowicz, M., & Krupa, Z. (2005). The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress. *J. Plant Physiol.*, 162, 1338–1346.

Matheson, A. C., & Parsons, P. A. (1973). The genetics of resistance to long-term exposure to CO₂ in *Drosophila melanogaster*; an environmental stress leading to anoxia. *Theor. Appl. Genet.*, 43(6), 261–268. <https://doi.org/10.1007/bf00277786>

Meyer, A.J., Brach, T., Marty, L., Kreye, S., Rouhier, N., Jacquot, J.P., & Hell, R. (2007). Redox-sensitive GFP in *Arabidopsis thaliana* is a quantitative biosensor for the redox potential of the cellular glutathione redox buffer. *Plant Journal*, 52(5), 973–986. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2007.03280.x>

Morkunas, I., Woźniak, A., Mai, V. Ch., Rucińska-Sobkowiak, R., & Jeandet. The Role of Heavy Metals in Plant Response to Biotic Stress. *Molecules*, 23(9), 2320–2335. <https://doi.org/10.3390%2Fmolecules23092320>

Mosleh Arany, A. (2006). Ecology of *Arabidopsis thaliana*: local adaptation and interaction with herbivores. [Doctoral Thesis, Leiden University]. URL: <https://hdl.handle.net/1887/3771>.

Orel, N., & Kovalchuk, L. (2003). Cloning of sir2, rpd3 gene constructs and obtaining transgenic lines of *Arabidopsis thaliana* for testing chemical mutagens. *Visnyk Lviv. Un-tu. Biological Series*, (34), 128–134. (in Ukrainian)

Орел Н., Ковальчук Л. Клонування конструкцій генів sir2, rpd3 та отримання трансгенних ліній *Arabidopsis thaliana* для тестування хімічних мутагенів. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна*. 2003. Вип. 34, С. 128–134.

Panchuk, I.I., Volkov, R.A., & Schöffl, F. (2002). Heat stress- and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 129(2), 838–853. <https://doi.org/10.1104/pp.001362>

Puchta, H., Swoboda, P., & Hohn, B. (1995). Induction of homologous DNA recombination in whole plants. *Plant J.*, 7(2), 203–210. <http://surl.li/ojhsq>

Rudenko, S.S., & Morozova, T.V., (2018) Thigmomorphogenesis of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. and its indicative value. *Science and Education a New Dimension. Natural and Technical Sciences*, VI(22), 13–17. <https://doi.org/10.31174/SEND-NT2018-186VI22-03> (in Ukrainian)

Руденко С.С., Морозова Т.В. Тигмоморфогенез *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. та його індикаційне значення. *Science and Education a New Dimension. Natural and Technical Sciences*. 2018. Вип. VI, № 22. С. 13–17. <https://doi.org/10.31174/SEND-NT2018-186VI22-03>

Schmöger, M.E, Oven, M., & Grill, E. (2000). Detoxification of arsenic by phytochelatin in plants. *Plant Physiology*, 122(3), 793–801. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.122.3.793>

Suzuki, N., Koizumi, N., & Sano, H. (2002). Screening of cadmium-responsive genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.*, 24(11), 1177–1188. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00773.x>

Swoboda, P., Gal, S., Hohn, B., & Puchta, H. (1994). Intrachromosomal homologous recombination in whole plants. *EMBO J.*, 13(2), 484–489. <https://doi.org/10.1002%2Fj.1460-2075.1994.tb06283.x>

Takatani, N., Ito, T., Kiba, T., Mori, M., Miyamoto, T., Maeda, S., & Omata, T. (2014). Effects of high CO₂ on growth and metabolism of *Arabidopsis* seedlings during growth with a constantly limited supply of nitrogen. *Plant Cell Physiol.*, 55(2), 281–292. <https://doi.org/10.1093%2Fpcp%2Fpct186>

Taylor, M. A., Martha, D. C., Sellamuthu, R., Braun, P., Migneault, A., Browning, A., Perry, E., & Schmitt, J. (2017). Interacting effects of genetic variation for seed dormancy and flowering time on phenology,

life history, and fitness of experimental *Arabidopsis thaliana* populations over multiple generations in the field. *New Phytologist*, 216(1), 291–302. <https://doi.org/10.1111/nph.14712>

Tovar-Sánchez, E., Suarez-Rodríguez, R., Ramírez-Trujillo, A., Valencia-Cuevas, L., Hernández-Plata, I., & Mussali-Galante, P. (2019). *The Use of Biosensors for Biomonitoring Environmental Metal Pollution*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.84309>

Van der Auwera, G., Baute, J., Bauwens, M., Peck, I., Piette, D., Pycke, M., Asselman, P., & Depicker A. (2008). Development and application of novel constructs to score C:G-to-T:A transitions and homologous recombination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 146(1), 22–31. <https://doi.org/10.1104/pp.107.105213>

Van der Kooij, T. A. W., & de Kok, L. J. (1996). Impact of Elevated CO₂ on Growth and Development of *Arabidopsis thaliana* L. *Phyton; Annales Rei Botanicae*, 36(2), 173–184. <http://surl.li/ojhvd>

Volkov, R. A., Panchuk, I. I., Mullineaux, P. M., & Schöffl F. (2006). Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis*. *Plant molecular biology*, 61(4–5), 733–746. <https://doi.org/10.1007/s11103-006-0045-4>

Woodward, A.W., & Bartel, B. (2018). Biology in Bloom: A Primer on the *Arabidopsis thaliana* Model System. *Genetics*, 208(4), 1337–1349. <https://doi.org/10.1534/genetics.118.300755>.

Yadav, K. (2010). Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *South African Journal of Botany*, 76(2), 167–179. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2009.10.007>

Zhang, L., Zhang, F., Melotto, M., Yao, J., & He, S.Y. (2017). Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *Journal of Experimental Botany*, 68(6), 1371–1385. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw478>

Züst, T., Heichinger, C., Grossniklaus, U., Harrington, R., Kliebenstein, D. J., & Turnbull, L. A. (2012). Natural Enemies Drive Geographic Variation in Plant Defenses. *Science*, 338(6103), 116–119. <https://doi.org/10.1126/science.1226397>

Received: 07.12.2023. Accepted: 18.12.2023. Published: 19.01.2024.

Ви можете цитувати цю статтю так:

Cite this article in APA style as:

Морозова Т. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. як модельний об'єкт екологічних досліджень. *Biota, Human, Technology*. 2023. №3. С. 83–93

Morozova, T. (2023). *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. as a model object of environmental research. *Biota, Human, Technology*, 3, 83–93 (in Ukrainian)

Information about the author:

Morozova T. [*in Ukrainian: Морозова Т.*], Ph.D. in Biol. Sc., Assoc. Prof., email: tetiana.morozova@ukr.net
 ORCID: 0000-0003-4836-1035 *Scopus-Author ID: 57219053455*
 Department of Ecology and Environmental Protection Technologies, National Transport University
 1 Mykhaylo Omelyanovycha-Pavlenko Str., Kyiv, 02000, Ukraine