BIOLOGY

Тигмоморфогенез *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. та його індикаційне значення

С. С. Руденко, Т. В. Морозова

Чернівецький національний університет ім. Ю.Федьковича
Corresponding author. E-mail: rudenko.prof.eco@gmail.com, t.morozova@chnu.edu.ua

Paper received 30.11.18; Accepted for publication 08.12.18.

https://doi.org/10.31174/SEND-NT2018-186VI22-03

Анотація. На рослини постійно впливають механічні збурення в природному середовищі, в результаті чого для акліматизації росту, розмноження і навіть виживання необхідні своєчасні реакції-відповіді. Сукупність реакцій росту і розвитку рослин на механічну стимуляцію отримала назву тигмоморфогенез. Встановлено, що ***Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.** виявляє тигмоморфогенез у відповідь на вітрове навантаження. При цьому за дії односпрямованого вітру формуються прапороподібні біоморфи, а за дії різноспрямованого – звивисті. Виявлені біоморфи запропоновано розглядати як проксі-міру здатності антропогенно трансформованих екотопів до самоочищення атмосфери.

Ключові слова: *тигмоморфогенез, різушка Таля, біоморфи, вітер, механічна стимуляція, самоочищення атмосфери.*

Вступ. У природі рослини опиняються під впливом ураганних вітрів, мусонних дощів, нападів травоїдних та багатьох інших суворих механічних збурень, які можуть загрожувати їх виживанню. Як наслідок, протягом багатьох років еволюції рослини розробили дуже чутливі механізми, за допомогою яких вони можуть сприймати і реагувати навіть на тонкі механічні стимули. Деякі рослини поведінково реагують на сенсорний стимул протягом декількох секунд, а інші показують морфогенетичні зміни протягом тривалих періодів часу, починаючи від днів до тижнів [1].

Сьогодні відбувається відтворення інтересу до механічних подразників як дуже важливих сигналів для контролю росту та морфогенезу рослин [2].

Сукупність реакцій росту і розвитку рослин на механічну стимуляцію отримала назву тигмоморфогенез [3]. Тигмоморфогенез – широко розповсюджений та адаптивний тип фенотипової пластичності. F. Börnke та T. Rocksch [4] зазначають, що здатність рослин відчувати та реагувати на механічні стимули слугує адаптивною рисою, пов'язаною з підвищенням фізичної стійкості в багатьох середовищних умовах. Механічна стимуляція в природі виникає, наприклад, через вітер, дощ, сусідні рослини або хижацькі тварини та індукує ряд морфогенних реакцій, які підсумовані під терміном тигмоморфогенез. Різні сигнальні молекули та фітогормони, включаючи внутрішньоклітинний кальцій, жасмонати, етилен, абсцизову кислоту, ауксин, брасиностероїди, оксид азоту та реактивні види кисню, беруть участь в забезпеченні тигмоморфогенезу [3, 5].

Огляд публікацій за темою. Тигмоморфогенез був зареєстрований та детально досліджений у таких трав'яних рослин як *Zea mays* (A.M. Goodman, A.R. Ennos, 1998) [6], *Helianthus annuus* (V.C. Smith, A.R. Ennos, 2003) [7], *Solanum lycopersicum* (C. Coutand et al., 2000) [8], *Nicotiana tabacum* (N.P.R. Anten et al., 2005) [9] та *Phaseolus vulgaris* (M.J. Jaffe et al., 1984) [10]. Вагомий внесок у дослідження тигмоморфогенезу деревних рослин зробив F.W. Telewski із співав. (1986, 1998) [11-13].

Рядом авторів показано, що місцевий вітровий режим (частота, величина, тривалість, напрямок, сезонність) може впливати на закономірності росту рослин (N. P. R. Anten et al., 2010; F.-K. Holtmeier and G.Broll, 2010; B.Gardiner et al., 2016) [14-16]. Асиметрія дерев, що піддаються впливу сильних вітрів, може виникати внаслідок фізичного пошкодження або асиметричного росту, який зумовлений зміною біомеханічних властивостей деревини під впливом цього навантаження (F.Telewski, 2012, V. Bonnesoeur et al., 2016)[17,18].

Рослини переважно ростуть у напрямку панівного вітру з відмиранням або опаданням листя на навітряній стороні (S. W. Morgan et al., 2010) [19]. Особливо сильний вплив вітру на альпійські трав'яні рослини, натомість деревна рослинність, що піддається сильним вітрам, обмежена нижчими висотами на схилах (J.Wagemann et al., 2015) [20]. Змінюючи моделі росту, рослини адаптуються до їх середовища, що дозволяє їм продовжувати життя в умовах впливу механічних стимулів [21]. З найраніших досліджень цього явища відомо, що різні види реагують по-різному на механічне збурення (M.J. Jaffe et al., 1984; N.L..Biddington, 1986) [22,23] і розвивають різну механічну архітектуру (T. Speck and N.P. Rowe, 1999) [24].

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. демонструє помітну реакцію на механічну стимуляцію, яка була задокументована з погляду загальної морфології: поява кущових фенотипів та вкорочені осей суцвіть, черешків і міжвузлів (J.Braam and R.W. Davis, 1990; J.Braam, 2005; E.W. Chehab et al., 2009) [25-27].

Реакцію-відповідь на дощ, вітер, дотик, поранення або темряву в *A. thaliana* регулює щонайменше чотири сенсорних (TCH) гени [28]. Від десяти до тридцяти хвилин після стимуляції рівень мРНК збільшується в 100 разів. Регулюючі властивості цієї родини генів у *A. thaliana*, пов'язані з калмодуліном. Встановлено, що іони кальцію та кальмодулін беруть участь у трансдукції сигналів із навколишнього середовища, що дозволяє рослинам бути чутливими та реагувати на зміни навколишнього середовища. TCH 1 кодує кальмодулін, який відрізняється однією амінокислотою від кальмодуліну з пшениці. Послідовні ділянки

 ©|*S. S. Rudenko, T. V. Morozova 2018*

ТСН2 та ТСН3 містять відповідно 44% та 70% амінокислот на калмодулін.

Встановлено, що вертикальні та самонесучі осі суцвіть *A. thaliana* спираються на смугу лігніфікованої екстраксилярної міжпучкової тканини, яка пов'язана з тканинами ксилури (ксілеми та волокнами), що забезпечує їм загальну та механічну жорсткість [29]. Недавні дослідження висвітлили можливу роль ауксину (C.A. Little et al., 2002) [30], а також генів, пов'язаних з диференціацією міжпучкових волокон у формуванні цієї тканини (R.Q. Zhong et al., 1997; R.Q. Zhong and Z.H.Ye, 1999) [31,32]. L. Jones et al., досліджуючи синтез целюлози та лігніну у *Arabidopsis* (2001)[33], також підтвердив важливість міжпучкових екстраксилярних волокон для забезпечення механічної стійкості осей суцвіть.

Мета. Дослідити тигмоморфогенетичні реакції *A. thaliana* на вплив вітру як важливого чинника його відкритих місцезростань.

Матеріали та методи досліджень. Для дослідження використано гербарний матеріал Національного Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Фотографії зроблені цифровим апаратом Nikon 35-105mm.

Результати та їх обговорення. В Україні вплив місцевих природних умов на швидкість вітру виявляється у меншій мірі в зоні мішаних і широколистяних лісів, завдяки залісненості, та в більшій – в степовій та лісостеповій зонах.

Нами зафіксовано два типи біоморф, які є проявом тигмоморфогенезу *A. thaliana* на вплив вітру – звивиста та прапороподібна.

Звивиста форма характеризується звивистим стеблом та звивистими бічними гілками (рис.1) . Вона функціонує по типу пружини під впливом вітру, що немає усталеного напрямку. Подібно до пружини ця біоморфа здатна поглинати, накопичувати і віддавати механічну енергії за рахунок своєї пружної деформації [34]. Адже пружина має необхідне поєднання механічної жорсткості та пружності. Механі́чна жо́рсткість – здатність пружного тіла, конструкції чи її елементів чинити опір деформуванню (змінюванню форми) від прикладеного зусилля. Отже, механічна жорсткість є одним із важливих факторів, що забезпечує збереження цілісності конструкції, а у даному випадку цілісності рослинного організму.

Київщина, Звенигородський повіт, с. Журавка, ***на ровi лiсу*** 02.05.1924; Підоплічка

Харківська губ., окол. м. Куп'янська, 7-8 верст на південно-південно-захід, ***сосновий лiс*** 13.04.1914 С.Н. Піскунов

Околиці м. Харкова (залізнична станція Куряж), ***на луцi*** 22.04.1901 G.Ширяев.

м. Винниця, ***схил по правому березi р. Буг*** 12.05.1928 К.С.Янковський

Київський лісостеп, Медвединський р-н, с. Чаплинка, Палієві Бурти, ***цiлина,*** 1929 Матвієнко

Харківська губ., Змієвський повіт, ***схили бiля верхiв'я балки*** Глибока Долина, поблизу хутора Михайлівського 6.05.1923 Козлов

Київщина, Звенигородський повіт, с. Козацьке, ***на з'ораному вирубi,*** 11.05.1924 Підоплічка

Околиці м. Києва, 9.05.1925 М.Клоков,

Харківська губ., Куп'янський повіт, околиці с.Слободка Дворічна, ***поле, спорадично*** 8.05.1912 Д.Піскунов

Рис. 1. Звивисті біоморфи *A. thaliana* як прояв тигмоморфогенез під впливом різноспрямованого вітру

Завдяки звивистій формі рухи рослин нагадують періодичні коливання, які можна описати нелінійними хвильовими рівняннями. Так, O. Doaré зі співав. [35] запропонували модель руху з використанням рівняння розповсюдження хвилі в межах гомогенізованого безперервного середовища за імітації турбулентних поривів вітру. Ця модель походить від дискретної моделі набору рослинних пагонів, представлених як індивідуальні осцилятори, включаючи пружні контакти між пагонами (від лат. oscillo – гойдаюся). Система здійснює коливання, тобто її показники періодично повторюються в часі. Такі контакти автори описали нелінійними хвильовими рівняннями. Новий експериментальний метод вимірювання динамічних властивостей стебла та властивостей пружного зіткнення проілюстрований авторами на прикладі стебел люцерни. Отримані результати моделюють рух рослин цього виду під впливом неспрямованих вітрових потоків.

Механічному значенню вигинів стовбура та його міжвидовій мінливості присвячена стаття C. Coutand зі співав. [36]. Показано, що різноспрямоване вітрове збурення викликає численні вигини стовбурів рослин.

C.Paul-Victor, N.Rowe дослідили як механічне збурення впливає на розвиток механічних властивостей осей суцвіть *A. thaliana*. Вони встановили, що збурені рослини екотипу Columbia-0 *A. thaliana* не тільки набагато коротші, але й розвивають менш тверді сте-

бла, що складаються з менш твердого матеріалу [29]. На представлених нами екземплярах звивистих біоморф також видно, що бічні гілки рослин досить тонкі.

Прапороподібні біоморфи *A. thaliana* характеризуються формою витягнутою під впливом панівних вітрів у підвітряний бік (рис.2). Очевидно, такий тип тигмоморфогенезу виробляється у відповідь на вітер сильної потужності. Для деревних рослин показано, що крони дерев набувають «прапороподібної» форми в особливо вітряних місцях зростання (морські береги, гірські ущелини). Утворення таких форм викликано відмиранням бруньок з навітряного боку. За таких умов змінюється навіть будова стовбура, і деревина на зрізі приймає асиметричну будову [37]. В. П. Краснов зі співав. також зазначають, що однобокі (прапороподібні) крони формуються за впливу вітрів, що постійно дмуть в одному напрямку [38].

Інші автори підтверджують можливість формування різних фенотипових модулів під впливом вітру у рослин *A. thaliana*.. Так, O. Bossdorf, M. Pigliucci дослідили генетичну варіацію тигмоморфогенезу всередині та між природними популяціями модельної системи *A. thaliana* [39]. Потомство з 17 європейських популяцій піддавалося трьом рівням механічного навантаження вітром. Найбільш цікавим виявилося те, що фенотипові риси були організовані відповідно до трьох виразних і значною мірою статистично незалежних коваріаційних модулів, пов'язаних з розміром рослини, фенологією та формою росту. Ці фенотипові модулі відрізнялися за їхньої чутливістю до вітру, ступенем генетичної мінливості, та тією мірою, в якій пластичність вплинула на фенотип. Автори дійшли висновку, що тигмоморфогенез цього виду розвивається квазі-самостійно в різних фенотипових модулях.

Харківська губ., Змієвський повіт, ***Задонецький бор,*** 6.05.1925 К. Волохов

Околиці м. Києва. Пуща Водиця, ***у сосновому лісі*** 03.05.1926 Є.Полонська

Харківська губ. Куп'янський повіт, с.Верхня Дуванка, ***степ*** 29.12.1925 М.Клоков

Уманщина ***парк Софієвка*** 04. 1897 Кашпіровський

Рис.2. *Прапороподібні біоморфи A. thaliana як прояв тигмоморфогенезу під впливом односпрямованого вітру.*

Приклади тигмоморфогенезу, що супроводжуються викривленнями та вигинами надземної частини більше описані для деревних рослин. Н.Н. Лащинський та Н.В. Лащинська описують явище сильного викривлення стовбурів берез у березовому криволіссі північної лісотундри Західного Сибіру [40]. A.P. Cieśliński дає характеристику "Кривого лісу» в Польській Померанії, представленого вигнутими сосновими деревами [41]. А. Байцар розрізняє декілька типів верхньої межі лісу (ВМЛ), серед яких – вітрову [42]. Остання характерна як для букових, так і смерекових лісів. Вона формується на вітроударних, навітряних схилах і має фрагментарний характер. Для цієї межі особливо згубними є зимові вітри, які здувають із гребенів сніговий покрив, що захищає підріст, і переносять сніг на протилежні схили. Основними ознаками вітрової ВМЛ є наявність «прапороподібних» крон смерек, а також наявність криволісся бука, явора, горобини.

Деформація дерев і чагарників у вітряних середовищах використовується як індикатор переважаючого напряму та швидкості вітру, що забезпечує корисну проксі-міру в районах, де відсутні метеорологічні дані, або де вітри можуть змінюватися через складну топографію (Y.Noguchi, 1979; G.L.Wooldridge et al., 1996) [43, 44]. На нашу думку, виявлені тигмоморфогенні біоморфи *A. thaliana* також можуть бути рекомендовані для цих цілей.

Як було зазначено вище, тигмоморфогенез трав'яних рослин під впливом вітру був описаний більше для сільськогосподарських культур, тому розглянутий нами приклад, спонукає до пошуку вітрового тигмоморфогенезу у інших трав'яних рослин в природних екосистемах.

A. thaliana належить до евгемеробів, тобто видів, які зростають в трансформованих екосистемах з постійним сильним антропогенним навантаженням. В. А. Барановський та П.Г. Шищенко основним критерієм самоочищення атмосфери в таких екосистемах вважають метеорологічний потенціал самоочищення атмосфери (МПСОА) [45]. У формулі для визначення цього показника вітер розглядається як імперативний чинник, що сприяє самоочищенню атмосфери та процесам розсіювання, натомість відсутність вітрів сприяє процесам накопичення шкідливих речовин. Отже, виявлення описаних нами тигмоморфологічних біоморф *A. thaliana* можна розглядати як проксі-міру, що засвідчує здатність антропогенно трансформованого екотопу до самоочищення атмосфери.

Висновки. Отже, ***Arabidopsis thaliana*** **(L.) Heynh.** виявляє тигмоморфогенез у відповідь на вітрове навантаження, тип якого залежить від характеру вітру. Односпрямований вітер стимулює утворення прапороподібних біоморф, а різноспрямований – звивистих. Зазначені біоморфи можуть бути застосовані для індикації потенціалу самоочищення атропогенно трансформованих екотопів, у яких зростає даний вид.

REFERENCES

1. Emmanuel de Langre. Effects of Wind on Plants // Annual Review of Fluid Mechanics 40(1):141-168 January 2008. DOI: 10.1146/annurev.fluid.40.111406.102135
2. Coutand, C. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. Plant Science 2010 Vol.179 No.3 pp.168-182. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.059
3. Jaffe MJ. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation : With special reference to Bryonia dioica. Planta. 1973 Jun;114(2):143-57. DOI: 10.1007/BF00387472
4. Frederik Börnke, Thorsten Rocksch. Thigmomorphogenesis – Control of plant growth by mechanical stimulation //Scientia Horticulturae Volume 234, 14 April 2018, Pages 344-353. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.059
5. Chehab EW, Eich E, Braam J. Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation // Journal of Experimental Botany. 2009; 60: 43–56.
6. Goodman AM, Ennos AR. Responses of the root systems of sunflower and maize to unidirectional stem flexure. Annals of Botany. 1998;82:347–357.
7. Smith VC, Ennos AR. The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. Journal of Experimental Botany. 2003; 54:845–849.
8. Coutand C, Julien JL, Moulia B, Mauget JC, Guitard D. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. Journal of Experimental Botany. 2000; 51:1813–1824.
9. Anten NPR, Casado-Garcia R, Nagashima H. Effects of mechanical stress and plant density on mechanical characteristics, growth, and lifetime reproduction of tobacco plants. American Naturalist. 2005; 166:650–660.
10. Jaffe MJ, Telewski FW, Cooke PW. Thigmomorphogenesis: on the mechanical properties of mechanically perturbed bean plants. Physiologia lantarum. 1984; 62:73–78.
11. Telewski FW, Jaffe MJ. Thigmomorphogenesis: field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind and mechanical perturbation. Physiologia Plantarum. 1986a; 66 :211–218.
12. Telewski FW, Jaffe MJ. Thigmomorphogenesis: the role of ethylene in the response of *Pinus taeda* and *Abies fraseri* to mechanical perturbation. Physiologia Plantarum. 1986b; 66:227–233.
13. Telewski FW, Pruyn ML. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. Tree Physiology. 1998; 18:65–68.
14. Anten, N. P. R. , Alcalá-Herrera, R. ,Schieving, F. , and Onoda, Y. ,2010: Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *The New Phytologist*, 188: 554–64
15. Holtmeier, F.-K. , and Broll, G. ,2010: Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic.*Physical Geography*, 31: 203–233
16. Gardiner, B. , Berry, P. , andMoulia, B. , 2016: Review: wind impacts on plant growth, mechanics and damage. *Plant Science*, 245: doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.01.006.
17. Telewski, F. , 2012: Is windswept tree growth negative thigmotropism? //*Plant Science* , 184: 20–28.
18. Bonnesoeur, V , Constant, T. ,Moulia, B. , and Fournier, M. ,2016: Forest trees filter chronic wind-signals to acclimate to high winds. *New Phytologist*, 210(3): doi:http://dx.doi.org/10.1111/nph.13836
19. Morgan,S.W., Kirkpatrick,J.B. , and di Folco,M.B., 2010: Wind-controlled linear patterning and cyclic succession in Tasmanian *Sphagnum* mires // *Journal of Ecology*, 98: 583–591.
20. Wagemann, J., Thies, B. Rollenbeck, R., Peters, T. and Bendix, J., 2015: Regionalization of wind-speed data to analyse tree-line wind conditions in the eastern Andes of southern Ecuador //*Erdkunde* , 69: 3–19.
21. Catherine Coutand. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view//Plant Science. – Volume 179, Issue 3, September 2010, Pages 168-182. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.05.001
22. Jaffe MJ, Telewski FW, Cooke PW. Thigmomorphogenesis: on the mechanical properties of mechanically perturbed bean plants. Physiologia Plantarum. 1984;62:73–78.
23. Biddington NL. The effects of mechanically-induced stress in plants – a review. Plant Growth Regulation. 1986;4:103–123.
24. Speck T, Rowe NP. A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants. In: Kurmann MH, Hemsley AR, editors. The evolution of plant architecture. Kew: Royal Botanic Gardens; 1999. pp. 447–479.
25. Braam J. In touch: plant responses to mechanical stimuli. New Phytologist. 2005;165:373–389.
26. Braam J, Davis RW. Rain-, wind-, and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in *Arabidopsis*. Cell. 1990;60:357–364.
27. Chehab EW, Eich E, Braam J. Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation. Journal of Experimental Botany. 2009; 60:43–56.
28. Janet Braam, Ronald W. Davis. Rain-, wind-, and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in Arabidopsis. //Cell. February 09, 1990. Volume 60, Issue 3. 357-64.
29. Cloé Paul-Victor and Nick Rowe. Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana* //Ann Bot. 2011 Feb; 107(2): 209–218. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3025729/
30. Little CHA, MacDonald JE, Olsson O. Involvement of indole-3-acetic acid in fascicular and interfascicular cambial growth and interfascicular extraxylary fiber differentiation in *Arabidopsis thaliana*inflorescence stems // International Journal of Plant Sciences. 2002;163:519–529.
31. Zhong R, Taylor JJ, Ye Z-H. Disruption of interfascicular fiber differentiation in an *Arabidopsis* mutant. The Plant Cell. 1997; 9:2159–2170.
32. Zhong RQ, Ye ZH. *IFL1*, a gene regulating interfascicular fiber differentiation in *Arabidopsis*, encodes a homeodomain-leucine zipper protein. The Plant Cell. 1999; 11:2139–2152.
33. Jones L, Ennos AR, Turner SR. Cloning and characterization of *irregular xylem4* (*irx4*): a severely lignin-deficient mutant of *Arabidopsi //* The Plant Journal. 2001;26:205–216.
34. ДСТУ 2262-93 Пружини. Терміни та визначення.*//DSTU 2262-93 Pruzhyny. Terminy ta vyznachennya.*
35. Olivier Doaré, Emmanuel de Langre, B Moulia. Effect of Plant Interaction on Wind-Induced Crop Motion // Journal of Biomechanical Engineering 126(2):146-51 - May 2004.
36. Catherine Coutand, Malia Chevolot, André Lacointe, Nick Rowe, and Ivan Scotti. Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species //Ann Bot. 2010 Feb; 105(2): 341–347.
37. Березина Н.А. Экология растений: учеб, пособие для студ. высш. учеб, заведений. М.: Академия,2009// *Berezina N.A. Ekologiya rasteniy: ucheb, posobiye dlya stud. vyssh. ucheb, zavedeniy. M.: Akademiya,2009* http://myzooplanet.ru/rasteniy-ekologiya/ekologiya-rasteniy-ucheb-posobie-dlya-stud.html
38. Краснов В. П., Шелест З. М., Давидова І. В. Фітоекологія з основами лісівництва: Навчальний посібник, Херсон: ОЛДІ-ПЛЮС. - 2014. - 393 с.//*Krasnov V. P., Shelest Z. M., Davydova I. V. Fitoekolohiya z osnovamy lisivnytstva: Nav-*

chal'nyy posibnyk, Kherson: OLDI-PLYUS. - 2014. - 393 s.

39. Oliver Bossdorf, Massimo Pigliucci. The plasticity to the wind is modular and genetically variable in *Arabidopsis thaliana* //Evolutionary Ecology 23(5):669-685 • September 2009. DOI: 10.1007/s10682-008-9263-3
40. Лащинский Н. Н. Березовые криволесья северной лесотундры Западной Сибири [Електронний ресурс] / Н. Н. Лащинский, Н. В. Лащинская // Растительный мир Азиатской России, 2015, № 1(17), с. 39–44. – 2015. – Режим доступу до ресурсу*// Lashchinskiy N. N. Berezovyye krivoles'ya severnoy lesotundry Zapadnoy Sibiri [Yelektronniy resurs] / N. N. Lashchinskiy, N. V. Lashchinskaya // Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii, 2015, № 1(17), s. 39–44. – 2015. – Rezhim dostupu do resursu:* http://www.izdatgeo.ru/pdf/rast/2015-1/39.pdf.
41. Cieśliński, Piotr (15 January 2014). "Kto odkryje tajemnicę Krzy-wego Lasu" (in Polish). Wyborcza.pl. Retrieved 15 January 2014.
42. Байцар А. Типи верхньої межі лісу в Українських Карпатах // Ландшафтознавство: стан, проблеми, перспективи: Матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 70-річчю заснування кафедри фізичної географії, 60-річчю діяльності Львівської школи ландшафтознавства, 110-річчю з дня народження професора К. І. Геренчука і 80-річчю з дня народження професора Г. П. Міллера (24-27 вересня 2014 р.). – Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. Івана Франка, 2014. – С.92-95*// Baytsar A. Typy verkhn'oyi mezhi lisu v Ukrayins'kykh Karpatakh // Landshaftoznavstvo: stan, problemy, perspektyvy: Materialy mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi prysvyachenoyi 70-richchyu zasnuvannya kafedry fizychnoyi heohrafiyi, 60-richchyu diyal'nosti L'vivs'koyi shkoly landshaftoznavstva, 110-richchyu z dnya narodzhennya profesora K. I. Herenchuka i 80-richchyu z dnya narodzhennya profesora H. P. Millera (24-27 veresnya 2014 r.). – L'viv: Vydavnychyy tsentr LNU im. Ivana Franka, 2014. – S.92-95*
43. Yasuo Noguchi. Deformation of Trees in Hawaii and its Relation to Wind*//Journal of Ecology.* Vol. 67, No. 2 (Jul.,1979), pp.611-628
44. Wooldridge, G.L., Musselman, R.C., Sommerfeld, R.A., Fox, D.G and Connell, B.H. (1996) Mean wind patterns and snow depths in an alpine-subalpine ecosystem as measured by damage to coniferous trees. Journal of Applied Ecology 33: 100-108.
45. Барановський В. А., Шищенко П. Г. Карто-графування стійкості геосистем – новий напрям тематичного картографування // Проблеми безперервної геогр. освіти і картографії : зб. наук. праць. К.: ЗАТ «Інститут передових технологій», 2005. Вип. 5. – С. 10-15.// Baranovs′kyy V. A., Shyshchenko P. H. Karto-hrafuvannya stiykosti heosystem – novyy napryam tematychnoho kartohrafuvannya // Problemy bezperervnoyi heohr. osvity i kartohrafiyi : zb. nauk. prats′. K. : ZAT «Instytut peredovykh tekhnolohiy», 2005. Vyp. 5. – S. 10-15.

Thigmomorphogenesis Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. and it's importance of indication

S. S. Rudenko, T. V. Morozova

Abstract. Mechanical disturbances are constantly affecting by the plants in the natural environment. It's requires timely response-acclimatization, reproduction and even survival. The aggregate of the reactions of growth and development of plants to mechanical stimulation was called tigmomorphogenesis. Found that *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. detects tigmomorphogenesis in response to wind's load. At the same time, for the action of a unidirectional wind, flag-shaped biomorphs are formed, and in the a multidirectional - wriggling. The revealed biomorphs are proposed to be considered as a proxy measure of the ability of anthropogenically transformed ecotopes to self-purify the atmosphere.

Keywords: *tigmomorphogenesis, Arabidopsis thaliana, biomorphs, wind, mechanical stimulation, self-cleaning of the atmosphere.*