

УДК 577.175:582.344:575.16:582.394

ФІТОГОРМОНИ У РЕГУЛЯЦІЇ ВЕГЕТАТИВНОЇ ТА РЕПРОДУКТИВНОЇ ФАЗ РОЗВИТКУ СПОРОФІТІВ ВИЩИХ СУДИННИХ СПОРОВИХ РОСЛИН

© 2017 р. В. А. Васюк, Л. В. Войтенко, І. В. Косаківська

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

Національної академії наук України

(Київ, Україна)

Досліджено характер акумуляції та локалізації гіберелінів і абсцизової кислоти (АБК) у представників вищих судинних спорових рослин на різних фазах розвитку спорофітів та за різних умов існування. У багаторічної наземної рослини *Equisetum arvense* L., зібраної на лісових галявинах Київської області, вивчено фітогормональний баланс репродуктивного та вегетативного пагонів. У різноспорової однорічної папороті гідрофіту *Salvinia natans* L., зібраної у штучних водоймах Деснянського району м. Києва, проаналізовано гормони у плаваючих та занурених ваях. Уперше методом високоефективної рідинної хроматографії мас-спектрометрії та біотестовими дослідженнями в органах спорофітів хвоща польового та сальвінії плаваючої ідентифіковані вільні та кон'юговані форми гібереліноподібних речовин (ГПР) – ГК₃, ГК₄ і ГК₇, та АБК у вільному і кон'югованому стані. Встановлено, що домінуючими в органах обох досліджених видів були вільні форми гіберелінів та АБК. Високий вміст ендогенної АБК у стробілах на завершальній стадії репродуктивного розвитку спорофіту хвоща польового та у скупченнях спорокарпіїв у водної папороті сальвінії плаваючої відповідав початку процесу старіння рослин. Домінування кон'югованих форм гіберелінів у стробілах зі спорами у хвоща польового та спорокарпіїх у сальвінії плаваючої спостерігалось при завершенні процесів дозрівання. Виявлені зміни у характері акумуляції та локалізації АБК і ГПР вказують на участь гормонів у регуляції процесів переходу досліджених спорових рослин до репродуктивної фази розвитку, пов'язаної з формуванням і дозріванням спор. Особливості локалізації гіберелінів та АБК свідчать про те, що занурені ваї сальвінії плаваючої є донором цих гормонів для плаваючих вай. Отримані результати опосередковано засвідчили, що сайт синтезу гіберелінів на всіх досліджених фенологічних фазах розвитку у хвоща польового є надземні органи, тоді як місцем продукування АБК у репродуктивній фазі є кореневище, а у вегетативній – надземні органи. Водна папороть сальвінія плаваюча, на відміну від хвоща польового, характеризувалася дещо вищим вмістом ендогенних гіберелінів і АБК, що може бути одним із чинників забезпечення успішності існування папороті на межі повітряного і водного середовищ. Отримані результати вказують на взаємозв'язок між окремими компонентами гормонального комплексу у спорових рослин, а динаміка накопичення й характер локалізації гіберелінів і АБК в органах спорофітів засвідчили участь гормонів у регуляції вегетативної і репродуктивної фаз розвитку хвоща польового та сальвінії плаваючої.

Ключові слова: *Equisetum arvense*, *Salvinia natans*, абсцизова кислота, гібереліноподібні речовини, спорофіт

До однієї з найбільш ефективних систем міжклітинної регуляції у рослин належить гормональна. Фітогормони задіяні в управлінні фізіологічними та метаболічними процесами, а спрямованість їхньої дії визначається кількіс-

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: phytohormonology@ukr.net

ним вмістом, локалізацією в органах та тканинах й характером міжгормональної взаємодії (Munné-Bosch, Müller, 2013). Підтримка гормонального гомеостазу і стабільність регуляторики забезпечується системою координації й перекресування гормональних сигнальних і метаболічних шляхів (Peleg, Blumwald, 2011). Присутність фітогормонів у представників різних таксонів, уніфікованість їхніх основних

структурних елементів вказують на те, що ці сполуки виникли на найбільш ранніх етапах еволюції (MacMillan, 2001), проте поява окремих класів фітогормонів не була одночасною (Ross, Reid, 2010).

Гібереліни належать до найчисельнішого класу фітогормонів, який налічує більше 130 близьких за хімічною будовою форм, проте фізіологічна активність притаманна лише окремим із них (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆ та ГК₇), тоді як інші є неактивними сполуками або попередниками у біосинтезі активних форм (Sponsel, Hedden, 2010). Тривалий час вважалось, що ГК набули гормональні функції лише у насінневих рослин (MacMillan, 2001). До головних фізіологічних функцій ГК належать стимуляція лінійного росту стебла, пагонів і коренів, збільшення поверхні листка і числа міжвузлів, індукція цвітіння, детермінація статі, контроль проростання насіння тощо (Davière, Achard, 2013). З'ясовано, що у нижчих рослин гібереліни задіяні у трансдукції сигналів (Vandenbussche et al., 2007). Найвищий вміст гіберелінів зафіксовано в швидкоростучих тканинах, проростках, насінні та плодах (Gantait et al., 2015). При регуляції переважної більшості морфогенетичних процесів ГК функціонують односпрямовано з ауксинами і виступають антагоністами цитокинінів та абсцизової кислоти (Gupta, Chakrabarty, 2013). Кількість праць, присвячених вивченню гіберелінів у спорофітах судинних спорових рослин, незначна. Повідомлялось, що ваї деревовидних папоротей *Cibotium glaucum* (Sm.) Hook. & Arn й *Dicksonia antarctica* James Dickson містять близько 20 гіберелінів, серед яких ГК₄₀, вперше знайдений у вищих рослинах. Загальна кількість гіберелінів у *C. glaucum* виявилась значно вищою ніж у *D. antarctica*, що опосередковано вказує на специфічність фітогормональної системи спорофіту у різних видів папоротей (Yamaguchi, 2008).

Слід зазначити, що переважна більшість публікацій стосується вивчення гіберелінів гаметофіту окремих видів папоротей, тоді як гібереліни спорофітів залишаються малодослідженими, особливо при вивченні фенологічних фаз розвитку. Гібереліни проаналізовані у спорофітах і гаметофітах папоротей *Cibotium*, *Blechnum*, *Discontia*, *Driopteris*, *Lygodium*, *Anemia*, *Ceratopteris*, *Psilolotum* (Васюк, Косаківська, 2015). Про наявність гіберелінів у *Equisetum arvense* згадувалось лише у роботах Kato et al. (1962).

Задіяна у регуляції фізіологічних та метаболічних процесів на різних етапах росту і роз-

витку абсцизова кислота (АБК) ідентифікована в усіх органах і тканинах рослин (Войтенко, Косаківська, 2016; De Smet et al., 2006; Rock, Sun, 2005). Домінуючим вважається активний цис-ізомер (вільна форма), тоді як транс-ізомер являє собою неактивну (кон'юговану) форму гормону (Piotrowska, Wajguz, 2011). Інтенсивність процесів синтезу, локалізації, транспортування, кон'югації та деградації фітогормону визначають вміст і співвідношення його форм (Crozier et al., 2000). АБК є визнаним гормоном стресу, а стрес-індукована акумуляція АБК розглядається як складова захисного механізму, спрямованого на уповільнення метаболізму й адаптацію до впливу абіотичних і біотичних стресових чинників (Wilkinson, Davies, 2002). Появу АБК асоціюють із формуванням реакцій-відповідей на дефіцит води (Takezawa et al., 2011).

Водні мохоподібні, печіночники порядку Marchantiales і мохи, які колонізували суходіл, відзначаються високим вмістом ендогенної АБК навіть за умов незначної посухи (Hartung, 2010). АБК визначена у спорах та у листках фертильних і стерильних пагонів трьох представників роду *Equisetum*: *E. arvense*, *E. sylvaticum* та *E. hyemale* (Dathe et al., 1989). Показано, що вміст АБК в органах спорофіту залежав від фази розвитку хвощів. У папоротей АБК ідентифікована в спорах і протонемі *Anemia phyllitidis* (Cheng, Schraudolf, 1974) і *Lygodium japonicum* (Yamane et al., 1980). У ваях *Cibotium glaucum* та *Dicksonia antarctica* виявлено АБК, її метаболіти та їх кон'югати (Yamane et al., 1988). У водної папороті *Marsilea quadrifolia* визначено вміст вільної і кон'югованої форм ендогенної АБК та її метаболітів (Lin et al., 2005).

Хвощеподібні (*Equisetaceae*) належать до однієї з найменш чисельних груп сучасних судинних спорових рослин, проте посідають провідне місце за кількістю і різноманіттям викопних видів (Husby, 2013; Ryberg et al., 2008). Завдяки глибокому заляганню кореневища, маса якого у кілька разів перевищує надземну частину, хвощі з успіхом протистоять посузі, лісовим пожежам та іншим абіотичним стресовим факторам, виступають конкурентами менш стійких видів рослин, на пасовищах і полях набувають ознак бур'янів (Marsh et al., 2000; Richardson, Zandstra, 2004). Натомість, папоротеподібні (*Polypodiophyta*) за кількістю видів посідають перше місце серед вищих спорових рослин (Вашека, Безсмертна, 2012). Специфічними ознаками папоротей є здатність до фотосинтезу за умов низької освітленості, стійкість

до надмірного зволоження, толерантність до субстрату, бідного на мінеральні речовини, потенційна довговічність спорофітів (Page, 2002).

Молекулярно-філогенетичні дослідження віднесли хвощі та папороті до монофілетичної групи, яка об'єднує найближчих існуючих попередників сучасних насінневих рослин (Karol et al., 2010; Pryer et al., 2001). Фітогормони вищих судинних спорових рослин, серед яких хвощі та папороті – одні з найстародавніших рослин, що виникли понад 300 млн. років і збереглись донині, на сьогодні є малодослідженими. Питання участі гіберелінів та АБК у регуляції процесів росту спорофіту, характер їхньої взаємодії впродовж життєвого циклу судинних спорових рослин залишаються відкритими. У нашому дослідженні ми виходили з припущення, що ефективність дії фітогормонів у судинних спорових, як і у вищих насінневих рослин, залежить від балансу між вільними та кон'югованими формами, який визначається співвідношенням метаболічних стратегій – біосинтез/катаболізм та кон'югація/гідроліз. Водночас ми враховували, що біорізноманіття морфологічних і фізіологічних ознак регулюється поміж інших чинників гормональним статусом виду (Ситник та ін., 2003). Тому метою нашої роботи стало дослідження особливостей акумуляції та локалізації гіберелінів і АБК у вегетативній та репродуктивній фазах розвитку однорічної різноспорової водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. і багаторічної рівноспорової трав'янистої рослини хвоща польового *Equisetum arvense* L. та з'ясування взаємозв'язків між інтенсивністю ростових процесів і комплексом фітогормонів, включаючи баланс між вільними та кон'югованими формами.

МЕТОДИКА

Об'єктом дослідження були репродуктивні (весняні) та вегетативні (літні) пагони хвоща польового *Equisetum arvense* L., які зростали на суглинкових ґрунтах добре освітлених лісових галявин у Київській області. Досліджували цілий репродуктивний пагін зі стробілом у фазі проростання (березень), стробіл, міжвузля з листками і кореневище у фазах закритого та відкритого стробілу (квітень, початок травня) та літні вегетативні пагони довжиною 18, 21, 26 та 40 см (травень-липень) і кореневища. Рослини папороті *Salvinia natans* (L.) All. збирали влітку в штучних водоймах Деснянського району м. Києва. Досліджували плаваючі та занурені ваї спорофіту основного пагона дорослої рослини у фазах інтенсивного росту (червень), стаціона-

рного росту (липень), формування спорокарпіїв та дозрівання спор (серпень), а також зрілі спорокарпії у фазі відмирання вегетативних органів на етапі пізнього спорогенезу (вересень).

Температурний режим і вологість в період збору матеріалу відповідали середньостатистичним для кліматичної зони Лісостепу.

Фітогормони екстрагували 80% етанолом з додаванням антиоксиданту (0,002% діетилдітіокарбамату натрію) (Kosakivska et al., 2014). Виділення АБК та гібереліноподібних речовин (ГПР) з аліквот водного залишку проводили після проморожування при -4°C і центрифугування на центрифугі К-24 фірми Janetski (Німеччина) при 15000 об/хв. впродовж 15 хв. АБК визначали після кислотно-лужної переекстракції водного залишку і доочищення за допомогою тонкошарової хроматографії на пластинках Silufol UV-254, фірми Merck (Німеччина) у системі розчинників хлороформ: етилацетат: оцтова кислота (70:30:5). Аналіз якісного і кількісного вмісту АБК проводили методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодноматричним детектором G 1315 B (США) на колонці Eclipse XDB-C18 4,6×250 мм із зернистістю частинок 5 мкм. Елюцію фітогормону здійснювали за аналітичної довжини хвилі детектування 254 нм зі швидкістю рухомої фази 0,5 мл/хв у системі розчинників метанол:вода:оцтова кислота (40:59,9:0,1). Для ідентифікації фітогормону використовували немічену АБК фірми Sigma (США). Аналіз і обробку хроматограм проводили за допомогою програмного забезпечення Chem Station версія В.03.01 у режимі *off line*.

Гібереліноподібні речовини (ГПР) екстрагували етилацетатом та бутіловим спиртом. Етилацетатна фракція (ЕФ) містила переважно вільні форми ГПР, бутанольна (БФ) – кон'юговані типу глікозидів. Очищення та розділення здійснювали за допомогою тонкошарової хроматографії у системі розчинників ізопропанол:аміак:вода (10:1:1). Активність ГПР визначали методом біотесту, який базується на стимуляції гіберелінами росту гіпокотилів салату (Агністикова, 1966). Кількість ГПР визначали за допомогою калібрувальної кривої, побудованої за різними кількостями ГК₃, і виражали у еквівалентах до ГК₃.

Досліди проводили у триразовому біологічному та аналітичному повтореннях. Результати обробляли статистично ($P \leq 0,05$) з використанням програм Microsoft Excel 2007 та Origin 6.0.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Попередньо нами встановлено, що спороносні, рожево-бурі, нерозгалужені, членисто-кільчасті репродуктивні пагони *E. arvense* інтенсивно ростуть впродовж квітня до початку травня. Збільшення маси стробілів у фазі відкритого стробілу відповідає початку масового дозрівання спор. Аналіз лінійних показників різних структур асиміляційного пагону виявив, що у травні після проростання рослин ріст органів відбувається повільно, тоді як у період з червня до початку липня – прискорюється (Войтенко та ін., 2016б). Біометричні дослідження цілої рослини (клону) та окремих сегментів плаваючих і занурених вай *S. natans* показали, що зміни маси і довжини спорофіту на різних фенологічних фазах розвитку відбувались переважно за рахунок новоутворених органів (модулів), тоді як лінійні розміри окремих сформованих вай залишались практично незмінними (Войтенко та ін., 2016а).

Відомості про характер акумуляції і розподілу вільних і кон'югованих форм ГПР в органах репродуктивного пагона спорофіту *E. arvense* представлені на рис. 1. На різних фенологічних фазах розвитку нами були ідентифіковані ГК₃, ГК₄ і ГК₇ активності, що відповідали R_f 0,3, 0,6 і 0,7. Відомо, що існують домінуючі (активні або «робочі») гібереліни, задіяні у фізіологічних процесах, і гібереліни, які є проміжними ланками синтезу цих фітогормонів (Davière, Achard, 2013). Функції окремих гіберелінів малодосліджені, а наявні відомості достатньо суперечливі і стосуються переважно квіткових рослин (Муромцев и др., 1987). При вивченні спорових рослин було показано, що екзогенна ГК₇ посилювала процес формування антеридіїв у гаметофітах *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. (Kazmierczak, 2003) та *Blechnum spicant* (L.) Roth (Menendez et al., 2006а). ГК₃ стимулювала розвиток гаметофітів у *A. phyllitidis* та *A. mexicana* Klotzsch (Nakanbisi et al., 1971), тоді як при пророщуванні спор більш ефективним виявилися ГК₄ та ГК₇ (Nester, Coolbaugh, 1986). Екзогенна ГК₇ стимулювала розвиток антеридіїв, а ГК₃ та ГК₇ – проростання спор у *Ceratopteris richardii* Brongn (Banks, 1993). Екзогенна ГК₃ провокувала формування апогамного спорофіту у *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins (Menendez et al., 2006б), тоді як додавання у поживне середовище для пророщування спор *Pteris tripartita* Sw ГК₃ змінювало морфологічну будову гаметофіту (Baskaran et al., 2014).

Встановлено, що припинення ростових процесів відбувається на тлі трансформації активних гіберелінів у відносно неактивні «зв'язані» (хімічно не ідентифіковані) і кон'юговані (ідентифіковані) форми (Lang, 1970). Характерною властивістю кон'югованих гіберелінів є зниження біологічної активності. Вважається, що утворення глюкозидів є механізмом інактивації гіберелінів. Зв'язаним гіберелінам відводиться також роль транспортних і запасних форм (Sembdner, 1974). Нами було встановлено, що при частковому уповільненні росту в надземній частині кількість кон'югованих форм ГПР зростала, тоді як на завершальній стадії росту збільшення зв'язаних форм ГПР не спостерігалось. У кореневищі суттєвих змін у співвідношенні між вільними та кон'югованими формами ГПР впродовж росту зафіксовано не було. У фертильному пагоні (особливо чітко у стробілі) спостерігалось поступове зменшення вмісту вільних форм ГПР, тоді як кількість кон'югованих форм залишалась досить високою (рис. 1).

Відомо, що на вміст і якісний склад ендогенних гіберелінів та ГПР впливають морфологічний статус рослини та фактори довкілля. У покритонасінних рослин найвища активність гіберелінів збігається з періодом активної життєдіяльності (вихід із стану спокою, проростання насіння, початок росту та інтенсивний ріст органів) (Муромцев и др., 1987). У наших дослідженнях було показано, що загальний вміст ГПР (у мкг/г сирової речовини) в спорофіті хвоща польового значно перевищував такий показник у квіткових рослин, у котрих кількість гіберелінів вимірюється у нг/г сирової речовини (Ситник та ін., 2003). В роботах інших дослідників відзначається, що високий вміст ГПР властивий організмам, що розмножуються спорами, зокрема фітопатогенним і мікоризним грибам (Андрианова та ін., 1993), а також водоростям (Васюк та ін., 2004; Веденичова та ін., 2015).

У фазі активного проростання у репродуктивному пагоні нами був зафіксований високий вміст АБК з кількісним переважанням вільної форми над кон'юговою (рис. 1). У фазі закритого стробілу міжвузля, видовження яких припинилось, і стробіли характеризувалися низьким вмістом обох форм гормону. Максимальний вміст АБК у надземних органах (стробілах та міжвузлях з листками) зафіксовано у фазі відкритого стробілу. Основна кількість гормону (140,6 нг/г сирової речовини) була сконцентрована у стробілах зі зрілими спорами, що на

ВАСЮК, ВОЙТЕНКО, КОСАКІВСЬКА

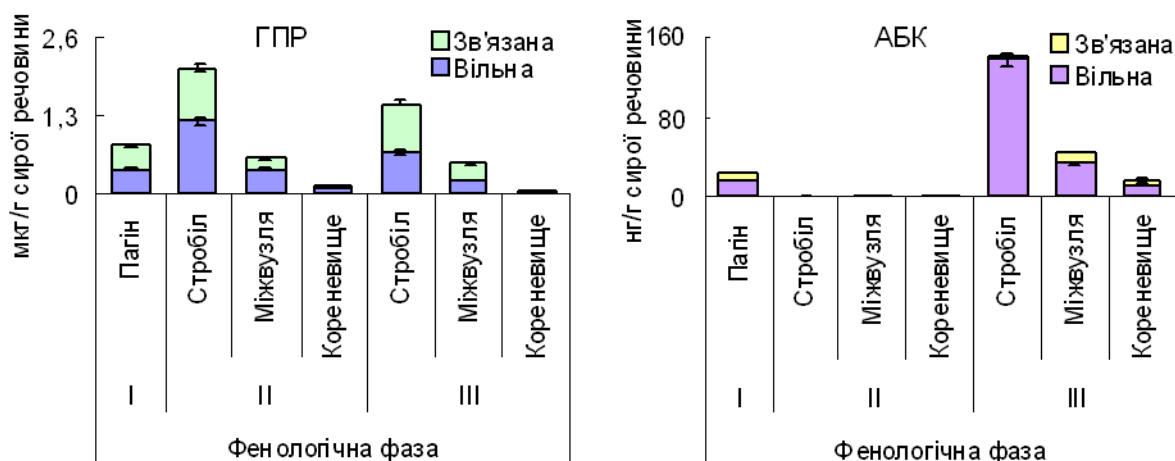


Рис. 1. Вміст вільної і кон'югованої форм ГПР та АБК у органах репродуктивного пагона *E. arvense* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту: I – фаза проростання (квітень), II – фаза закритого стробілу (початок травня), III – фаза відкритого стробілу (кінець травня).

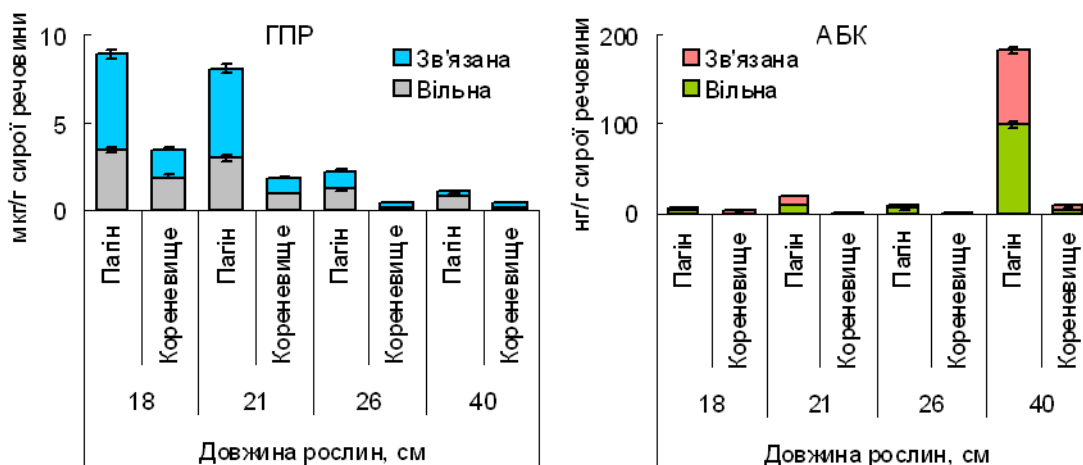


Рис. 2. Вміст вільної і кон'югованої форм ГПР та АБК в органах вегетативного пагона *E. arvense* різної довжини на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту.

80% висипалися, тоді як у міжвузлях сумарний вміст обох форм АБК був втричі нижчим і становив 46,0 нг/г сирової речовини. При цьому у стробілі та міжвузлях домінувала вільна форма гормону. У кореневищі зафіксовано поступове зростання вмісту ендогенної АБК впродовж росту та розвитку репродуктивного весняного пагона. Найвищі показники АБК з переважанням вільної форми були виявлені на завершальному етапі розвитку репродуктивного пагона (рис. 1).

Після відмирання фертильних весняних пагонів від кореневища відростають вегетативні фотосинтезуючі пагони. Впродовж росту вегетативного пагона спорофіту спостерігалось поступове зменшення вмісту гіберелінів (рис. 2). На завершальній фазі росту у надземній час-

тині відзначено зменшення кількості вільних форм ГПР з 3,5 до 0,9, а кон'югованих – з 5,4 до 0,2 мкг/г сирової речовини, що відповідало уповільненню ростових процесів і старінню рослин.

Рослини заввишки 18 та 21 см відзначались найвищим вмістом вільних і кон'югованих форм гіберелінів, що збігалось у часі з інтенсивним ростом спорофіту. Найменша кількість гіберелінів знайдена у кореневищі (1,9 – вільних і 1,6 мкг/г сирової речовини – кон'югованих).

Таким чином, у фертильному пагоні хвоща польового найбільшим вмістом ГПР характеризувалися активно ростучий стробіл, а також міжвузля з листками, натомість у кореневищі гормон був присутній у низькій концентрації. У вегетативному літньому пагоні на ста-

дії активного росту (рослини 18 см) були знайдені значні кількості ГПР. Впродовж старіння рослин вміст ГПР у надземній частині зменшувався.

Встановлено, що вміст ендогенної АБК у надземних органах значно перевищував такий у кореневищі, тоді як кількість вільних і кон'югованих форм була в межах одного порядку. Найвищий вміст ендогенної АБК спостерігали у надземній частині пагона на завершальній фазі росту. У кореневищі рівень обох форм гормону був у десятки разів нижчим (рис. 2).

Отже, в результаті проведених досліджень було встановлено, що домінуючими на всіх фенологічних фазах розвитку в усіх органах спорофіту хвоща польового були вільні форми гіберелінів та абсцизової кислоти. Високий вміст ендогенної АБК у стробілах на завершальній стадії репродуктивного розвитку спорофіту хвоща польового відповідав початку процесу старіння рослин. Домінування кон'югованих форм гіберелінів у стробілах зі спорами спостерігалось при завершенні процесів дозрівання. Виявлені зміни у характері акумуляції та локалізації АБК і ГПР опосередковано вказують на участь гормонів у регуляції процесів переходу від вегетативної до репродуктивної фази розвитку, пов'язаної з формуванням та дозріванням спор. Отримані результати засвідчили, що сайтом синтезу гіберелінів на всіх досліджених фенологічних фазах розвитку є надземні органи, тоді як місцем продукування АБК у репродуктивній фазі є кореневище, а у вегетативній – надземні органи. Переважання активної вільної форми АБК в органах надземної частини, ймовірно, пов'язано зі стрес-протекторною функцією гормону, а значне зростання на пізньому етапі розвитку спорофіту зумовлено участю АБК в регуляції процесу старіння.

Отримані у наших дослідженнях відомості про вміст ендогенних ГПР та АБК в органах водної папороті *S. natans* на різних фенологічних фазах розвитку спорофіту представлені в табл. 1 та 2.

Переважає вільних форм гіберелінів над кон'югованими, як і у хвоща польового, спостерігали в усіх органах і на всіх фенологічних фазах, проте занурені ваї відрізнялися більшою кількістю вільних форм. На нашу думку, це зумовлено донорною функцією занурених ваї, звідки активні ГПР транспортуються у плаваючі ваї. Відомо, що у вищих рослин міс-

цем синтезу ГПР є зона апексу і молоді листки. Активне продукування фітогормонів відбувається і у міжвузлях, які перебувають на стадії інтенсивного росту (Yamane et al., 1988). Біометричні дослідження виявили, що довжина і маса ваї *S. natans* впродовж розвитку спорофіту суттєво не змінювались, а збільшення розмірів рослин відбувалося за рахунок новоутворених ваї. Можна припустити, що зафіксоване нами зростання вмісту ГПР пов'язане із продукуванням гормону новоутвореними ваями і розвитком спорокарпіїв, у яких відзначено найвищий вміст вільних та зв'язаних форм ГПР. Відомо, що на ранніх етапах розвитку гібереліни контролюють меристематичний ріст та видовження клітин, а на пізніх – задіяні у формуванні генеративних органів (Mutasa-Göttgens, Hedden, 2009). Таким чином, виявлене нами збільшення вмісту ГПР відповідало динаміці ростових процесів, а високий рівень гіберелінів у спорокарпіїх опосередковано вказує на участь гормонів у регуляції репродуктивного розвитку спорофіту сальвінії плаваючої.

Переважає вільної форми АБК над кон'югованою спостерігали в усіх органах папороті на всіх фазах дослідження, за винятком фази формування спорокарпіїв. При формуванні спорокарпіїв мало місце незначне зростання вмісту кон'югованої форми гормону в плаваючих і занурених ваях (табл. 2).

Розподіл активної АБК у плаваючих та занурених ваях мав специфічні ознаки. Так, в період активного росту спорофіту вільна АБК була зосереджена у плаваючих ваях (191,0 нг/г), тоді як у фазі стаціонарного росту – у занурених (154,4 нг/г). Оскільки синтез АБК відбувається у хлоропластах (Nambara, Marion-Poll, 2005), можна припустити, що акумульована у плаваючих фотосинтезуючих ваях у фазі інтенсивного росту ендогенна АБК транспортується до занурених видозмінених ваї, що виконують переважно висну функцію. Найбільшу концентрацію вільної АБК (266,0 нг/г сирої речовини) спостерігали у сформованих зрілих спорокарпіїх. Порівнюючи отримані дані із відомостями про зростання вмісту ендогенної АБК у насінні в період акумуляції поживних речовин після припинення поділу клітин (Taiz, Zeiger, 2002), можна припустити, що у регуляції процесу дозрівання спор папороті активно задіяна вільна АБК. У скупченнях спорокарпіїв, сформованих після відмирання вегетативних органів, АБК містилася у кон'югованому стані (23,5 нг/г сирої речовини).

Таблиця 1. Гібереліноподібні речовини у спорофітах та спорокарпіїх *S. natans* (мкг/г сирової речовини в еквівалентах до ГК₃)

Фенологічна фаза	Орган спорофіту	Фракції гібереліноподібних речовин	
		етілацетатна (вільні ГПР)	бутанольна (зв'язані ГПР)
Інтенсивного росту	плаваючі ваї	1,2 ± 0,06	0,7 ± 0,04
	занурені ваї	1,4 ± 0,07	0,5 ± 0,03
Стационарного росту	плаваючі ваї	1,2 ± 0,06	0,3 ± 0,02
	занурені ваї	2,3 ± 0,12	0,7 ± 0,04
Формування спорокарпіїв та дозрівання спор	плаваючі ваї	1,5 ± 0,08	0,8 ± 0,04
	занурені ваї	5,7 ± 0,29	0,2 ± 0,01
	спорокарпії	1,3 ± 0,07	0,7 ± 0,04
Відмирання вегетативних органів	скупчення спорокарпіїв	7,7 ± 0,39	2,4 ± 0,12

Таблиця 2. Вміст ендогенної АБК у ваїх і спорокарпіїх *S. natans* (нг/г сирової речовини)

Фенологічна фаза	Орган спорофіту	АБК	
		вільна	кон'югована
Інтенсивного росту	плаваючі ваї	191,0±9,4	сліди
	занурені ваї	5,0±0,2	сліди
Стационарного росту	плаваючі ваї	32,2±1,6	сліди
	занурені ваї	154,4±7,8	сліди
Формування спорокарпіїв та дозрівання спор	плаваючі ваї	5,6±0,3	8,0±0,4
	занурені ваї	сліди	4,3±0,2
	спорокарпії	266,0±13,3	23,0±1,5
Відмирання вегетативних органів	скупчення спорокарпіїв	сліди	23,5±1,2

Отже, в органах спорофіту водної папороті *S. natans* на різних фенологічних фазах розвитку переважав вміст вільних форм гіберелінів та АБК. Домінування кон'югованих форм гіберелінів спостерігалось у спорокарпіїх сальвінії плаваючої при завершенні процесів дозрівання. Характер локалізації гіберелінів та АБК вказують на те, що занурені ваї сальвінії плаваючої є донором цих гормонів для плаваючих ваї. Водна папороть сальвінії плаваюча, на відміну від хвоща польового, характеризувалася вищим вмістом ендогенних гіберелінів та АБК, що, на нашу думку, може бути одним із чинників забезпечення успішності існування папороті на межі повітряного і водного середовищ. Отримані результати вказують на взаємозв'язок між окремими компонентами гормонального комплексу у спорових рослин, а динаміка накопичення й характер локалізації гіберелінів і АБК в органах спорофітів засвідчили участь гормонів у регуляції вегетативної і репродуктивної фаз розвитку хвоща польового та сальвінії плаваючої.

Вважається, що гомеостатичний стан рослинного організму досягається шляхом збала-

нсованості всіх метаболічних процесів, що координуються сигнальними системами. Для рослинного організму притаманна каскадність у дії фітогормонів, за якої один гормон впливає на синтез, розпад або інактивацию іншого. Взаємодія між гормонами може носити синергічний або антагоністичний характер, що може змінюватися залежно від регульованих процесів, специфіки тканин та клітин, кількості компетентних рецепторів, тощо (Rock, Sun, 2005; Benkova et al., 2006). Взаємодія між АБК та гіберелінами привертає особливу увагу, оскільки спільним попередником у їхньому біосинтезі є мевалоніва кислота, через що на певних етапах розвитку можливе «перемикання» у продукуванні гормонів. Водночас вивчення співвідношення компонентів гормонального комплексу дає можливість оцінити стан фізіологічних процесів, які відбуваються в органах рослин (Кулаєва, Прокопцева, 2004).

Характер розподілу АБК та гіберелінів досліджено переважно у насінневих рослин. Встановлена залежність швидкості росту колеоптилів та міжвузлів рису від співвідношення гіберелінів – промоторів росту та АБК – приг-

нічувача ростових процесів (King et al., 2004). Показано, що накопичення гіберелінів та етилену і зменшення вмісту АБК у міжвузлях рису призводило до старіння епідермальних клітин (Steffens et al., 2007), тоді як у кукурудзи гібереліни і АБК впливали на характер біосинтезу мРНК та вміст антоціанових пігментів (White, Rivin, 2000). Виявлено зв'язок між станом спокою насіння і концентрацією вільних форм АБК та кон'югованих гіберелінів. Найвищі показники вмісту вільних і кон'югованих форм цих гормонів зареєстровано в зародкових органах при проростанні насіння (Seo et al., 2006).

У нашому дослідженні була встановлена пряма залежність між інтенсивністю росту надземних та підземних органів в період репродуктивного і вегетативного розвитку *E. arvense* і *S. natans* та характером накопичення ендogenous гіберелінів та абсцизової кислоти. Виявлені зміни в акумуляції та локалізації АБК та гіберелінів впродовж формування та розвитку спор носили антагоністичний характер, подібний до такого у насінневих рослин при дозріванні насіння (Zhengxiu, Shaojum, 2010). Високий вміст обох форм АБК та кон'югованих форм ГПР у стробілах на завершальній стадії репродуктивного розвитку спорофіту хвоща польового та в скупченнях спорокарпіїв сальвінії плаваючої, відповідав процесу старіння спорофітів.

Таким чином, вивчення характеру акумуляції та локалізації гіберелінів й абсцизової кислоти у вегетативній та репродуктивній фазах розвитку однорічної різноспорової водної папороті *Salvinia natans* і багаторічної рівноспорової трав'янистої рослини хвоща *Equisetum arvense* продемонструвало, що спрямованість дії фітогормонів у судинних спорових, як і у вищих насінневих рослин, визначається балансом між фітогормонами та їхніми активними й кон'югованими формами. Встановлено, що домінуючими в органах обох досліджених видів були вільні форми гіберелінів та АБК. Виявлені зміни в балансі АБК та гіберелінів свідчать про участь цих гормонів у регуляції процесів переходу досліджених спорових рослин до репродуктивної фази розвитку, пов'язаної з формуванням та дозріванням спор. Особливості локалізації гіберелінів та АБК вказують на те, що занурені ваї сальвінії плаваючої є донором цих гормонів для плаваючих вай. Отримані результати опосередковано засвідчили, що сайтом синтезу гіберелінів на всіх досліджених фенологічних фазах розвитку у хвоща польового є надземні органи, тоді як місцем продукування АБК у репродуктивній фазі є кореневище, а у

вегетативній – надземні органи. Водна папороть сальвінія плаваюча, на відміну від хвоща польового, характеризувалася дещо вищим вмістом ендogenous гіберелінів та АБК, що, на нашу думку, може бути одним із чинників забезпечення успішності існування папороті на межі повітряного і водного середовищ. Отримані результати вказують на взаємозв'язок між окремими компонентами гормонального комплексу у спорових рослин, а динаміка накопичення й характер локалізації гіберелінів і АБК в органах спорофітів свідчать про участь гормонів у регуляції вегетативної і репродуктивної фаз розвитку хвоща польового та сальвінії плаваючої.

ЛІТЕРАТУРА

- Агнстикова В.Н. Методы определения регуляторов роста растений и гербицидов. – М.: Наука, 1966. – 93 с.
- Андреанова Т.В., Васюк В.А., Мусатенко Л.И. Состояние и перспективы исследования фитогормонов грибов (Препринт). – Киев: Ин-т ботаники, 1993. – 54 с.
- Васюк В.А., Войтенко Л.В., Мусатенко Л.И. Гибберелиноподобные вещества *Chara contraria* A. Br. (Charophyceae) // Альгология. 2004. – Т. 14, № 4. – С.410-417.
- Васюк В.А., Косаківська І.В. Гібереліни папоротей: участь у регуляції фізіологічних процесів // Укр. бот. журн. – 2015. – Т. 72, № 1. – С. 65-73.
- Вашека О.В., Безсмертна О.О. Атлас папоротей флори України. – К., 2012. – 160 с.
- Веденичова Н.П., Васюк В.А., Косаківська І.В. Сезонна динаміка ендogenous цитокінінів і гіберелінів у чорноморської макроводорості *Cystoseira barbata* (Phaeophyceae) // Укр. бот. журн. – 2015. – Т. 72, № 3. – С. 261-266.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016а. – Вип. 1 (37). – С. 27-41.
- Войтенко Л.В., Ліхнівський Р.В., Косаківська І.В. Особливості акумуляції й локалізації індоліл-3-оцтової кислоти в органах спорофіту *Salvinia natans* (L.) All. на різних фенологічних фазах розвитку // Біологічні Студії / Studia Biologica. – 2016а. – Т. 10, №3-4. – С. 91-106.
- Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Структурно-функціональні особливості *Equisetum arvense* L. в онтогенезі // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016б. – Вип. 2 (38). – С. 46-68.
- Кулаєва О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. – 2004. – Т. 69, № 3. – С. 293-311.

- Муромцев Г.С., Чкаников Д.Г., Кулаева О.Н., Гамбург К.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. – М.: Агропромиздат. – 1987. – 383 с.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденічева Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Несторова А.Н. Гормональний комплекс та ріст квіткових рослин і споривих. – К.: Академперіодика, 2003. – 186 с.
- Banks J.A. Mutations affecting the sexual phenotype of the *Ceratopteris richardii* gametophyte // J. Cell Biochem. – 1993. – Suppl. 17 B. – P.13.
- Baskaran X R., Jeyachandran R., Melghias G. In vitro spore germination and gametophytic growth development of a critically endangered fern *Pteris tripartita* Sw. // Afr. J. Biotechnol. – 2014. – V. 13. – P. 2350-2358.
- Benkova E., Chist A., Triml J., Jugens G. Role of hormonal regulation of auxin and cytokinin in lateral root development // XV FEBS Congress Federation of European Societies of Plant Biology (17-21 July 2006). – Lyon, France, 2006. – P. 117.
- Cheng C.Y., Schraudolf H. Nachweis von abscisinsäure in sporen und jungen Prothallien von *Anemia phyllitidis* L. Sw. // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. – 1974. – V. 71. – P. 366-369.
- Crozier A., Kamiya Y., Bishop G., Yokota T. Biosynthesis of hormones and elicitor molecules / Biochemistry and Molecular Biology of Plants / Eds. B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones. – Amer. Soc. Plant Physiologists, Rockville, USA, 2000. – P. 850-929.
- Dathe W., Miersch O., Schmidt J. Occurrence of jasmonic acid, related compounds and abscisic acid in fertile and sterile fronds of three *Equisetum* species // Biochem. Physiol. Pflanzen. – 1989. – V. 185. – P. 83-92.
- Davière J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants // Development. – 2013. – V. 140. – P. 1147-1151.
- De Smet I., Zhang H., Inzé D., Beeckman T. A novel role for abscisic acid emerges from underground // Trends Plant Sci. – 2006. – V. 11. – P. 434-439.
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali MN, Sahu N.C. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network // Curr. Protein Pept. Sci. – 2015. – V. 16. – P. 406-412.
- Gupta R., Chakrabarty S. Gibberellic acid in plant. // Plant Signal Behav. – 2013. – V. 8, № 9: e25504.
- Hartung W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen // Funct. Plant Biol. – 2010. – V. 37. – P. 806-812.
- Husby C. Biology and Functional Ecology of *Equisetum* with Emphasis on the Giant Horsetails // Bot. Rev. – 2013. – V. 79. – P. 147-177.
- Karol K.G., Arumuganathan K., Boore J.L., Duffy A.M., Everett K.D., Hall J.D., Hansen S.K., Kuehl J.V., Mandoli D.F., Mishler B.D., Olmstead R.G., Renzaglia K.S., Wolf P.G. Complete plastome sequences of *Equisetum arvense* and *Isoetes flaccida*: implications for phylogeny and plastid genome evolution of early land plant lineages // BMC Evolution. Biol. – 2010. – V. 10. – P. 321. DOI: 10.1186/1471-2148-10-321.
- Kato J., Purves W.K., Phinney B. Gibberellin-like substances in plants. Nature. – 1962. – V. 916. – P. 688.
- Kazmierczak A.I. Induction of cell division and cell expansion at the beginning of gibberellin A₃-induced precocious antheridia formation in *Anemia phyllitidis* gametophytes // Plant Sci. – 2003. – V. 165. – P. 933-939.
- King R.W. Junttila O., Mander L.N. Beck E.J. Gibberellin structure and function: biological activity and competitive inhibition of gibberellin 2- and 3-oxidases // Physiol. Plant. – 2004. – V. 120. – P. 287-293.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., Ustinova A.Y. Effect of temperature on accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. seedling // Genet. Plant Physiol. – 2014. – V. 4, № 3-4. – P. 201-208.
- Lang A. Gibberellins: structure and metabolism // Ann. Rev. Plant. Physiol. – 1970. – V. 21. – P. 537-570.
- Lin B.-L., Wang H.-J., Wang J.-S., Zaharia I, Abrams S.R. Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R(-) and S(+) isomers // J. Exp. Bot. – 2005. – V. 56. – P. 2935-2948.
- MacMillan J. Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi and bacteria // J. Plant Growth Regul. – 2001. – V. 20. – P. 387-442.
- Marsh A.S., Arnone J.A., Bormann B.T. The role of *Equisetum* in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland // J. Ecol. – 2000. – V. 88. – P. 999-1011.
- Menendez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernandez H. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. // Plant Cell Rep. – 2006a. – V. 25. – P. 1104-1110.
- Menendez V., Villacorta N.F., Revilla M.A., Gotor V., Bernard P. Exogenous and endogenous growth regulators on apogamy in *Dryopteris affinis* (Lowe) Frasser-Jenkins // Plant Cell Rep. – 2006b. – V. 25. – P. 85-91.
- Munné-Bosch S., Müller M. Hormonal cross-talk in plant development and stress responses // Front. Plant Sci. – 2013. – V. 4. – P. 529-531.
- Mutasa-Göttgens E., Hedden P. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks // J. Exp. Bot. – 2009. – V. 60, №7. – P. 1979-1989.
- Nakanbisi K.M., Enpo U.N., Jonson L.I. Structure of the antheridium-inducing factor of the fern *Anemia phyllitidis* // J. Amer. Chem. Soc. – 1971. – V. 93. – P. 5579-5581.
- Nambara E., Marion-Poll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism // Annu. Rev. Plant Biol. – 2005. – V. 56. – P. 165-185.

ФІТОГОРМОНИ У РЕГУЛЯЦІЇ

- Nester J.E., Coolbaugh R.C.* Factors influencing spore germination and early gametophyte development in *Anemia mexicana* and *Anemia phyllitidis* // *Plant Physiol.* – 1986. – V. 82. – P. 230-235.
- Page C.* Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // *Review Palaeobot Palyol.* – 2002 – № 119. – P. 1-33.
- Peleg Z., Blumwald E.* Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants // *Curr. Open Plant Biol.* – 2011 – V. 14. – P. 290-295.
- Piotrowska A., Bajguz A.* Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins and jasmonates // *Phytochem.* – 2011. – V. 72. – P. 2097-2112.
- Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D.* Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants // *Nature.* – 2001. – V. 409. – P. 618-622.
- Rock C.D., Sun X.* Crosstalk between ABA and auxin signaling pathways in roots of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // *Planta.* – 2005. – V. 222. – P. 98-106.
- Ross J.J., Reid J.B.* Evolution of growth-promoting plant hormones // *Funct. Plant Biol.* – 2010. – V. 37. – P. 795-805.
- Ryberg P.E., Hermsen E.J., Taylor E.L., Taylor T.N., Osborn J.M.* Development and ecological implications of dormant buds in the high-Paleolatitude Triassic Sphenophyte *Spaciodum* (Equisetaceae) // *Amer. J. Bot.* – 2008. – V. 95. – P. 1443-1453.
- Sembdner G.* Conjugates of plant hormones // *Biochemistry and chemistry of plant growth regulators.* – Halle (Saale), GDR, 1974. – P. 283-302.
- Seo M., Hanada A., Kuwahara A., Endo A., Okamoto M., Yamauchi Y., North H., Marion-Poll A., Sun T.P., Koshiba T., Kamiya Y., Yamaguchi S., Nambara E.* Regulation of hormone metabolism in arabidopsis seeds: phytochrome regulation of abscisic acid and of gibberellin metabolism // *Plant J.* – 2006. – V. 48. – P. 354-366.
- Sponsel V.M., Hedden P.* Gibberellin biosynthesis and inactivation // *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action* / Ed. Davies P.J. – Dordrecht: Springer, 2010. – P. 63-94.
- Steffens B. E., Sauter M.J.* Epidermal cell death in rice is regulated by ethylene, gibberellin, and abscisic acid // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 145. – P. 237-241.
- Taiz L., Zeiger E.* Abscisic acid: A seed maturation and antistress signal // *Plant Physiology.* 3rd Ed. / Eds. L. Taiz, E. Zeiger. – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 2002. – P. 539-558.
- Takezawa D., Komatsu K., Sakata Y.* ABA in bryophytes: how a universal growth regulator in life became a plant hormone? // *J. Plant Res.* – 2011. – V. 124. – P. 437-453.
- Vandenbussche E., Fierro A.S., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D.* Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components // *BMC Plant Biol.* – 2007. – V. 7:65.
- White C.N., Rivin C.J.* Gibberellins and seed development in maize. Gibberellin synthesis inhibition enhances abscisic acid signaling in cultured embryos // *Plant Physiol.* – 2000. – V. 122. – P. 1089-1098.
- Wilkinson S., Davies W.J.* ABA-Based chemical signaling: the Co-ordination of responses to stress in plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. P. 195-210.
- Yamaguchi S.* Gibberellin metabolism and its regulation // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 225-251.
- Yamane H., Fujioka S., Spray C.R., Phinney B.O., MacMillan J., Gaskin P., Takahashi N.* Endogenous gibberellins from sporophytes of two tree ferns, *Cibotium glaucum* and *Dicksonia antarctica* // *Plant Physiol.* – 1988. – V. 86. – P. 857-862.
- Yamane H., Sato Y., Takahashi N., Takeno K., Furuya M.* Endogenous inhibitors for spore germination in *Lygodium japonicum* and their inhibitory effects on pollen germinations in *Camellia japonica* and *Camellia sinensis* // *Agric. Biol. Chem.* – 1980. – V. 44. – P. 1697-1699.
- Zhengxiu Z., Shaojum D.* Effect of environmental factors on fern spore germination // *Acta Ecol. Sin.* – 2010. – V. 30. – P. 1882-1893.

Надійшла до редакції
23.12.2016 р.

ВАСЮК, ВОЙТЕНКО, КОСАКІВСЬКА

**PHYTOHORMONES IN REGULATION OF VEGETATIVE
AND REPRODUCTIVE PHASES OF HIGHER VASCULAR
CRYPTOGAMS DEVELOPMENT**

V. A. Vasyuk, L. V. Voytenko, I. V. Kosakivska

*M.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
E-mail: phytohormonology@ukr.net*

The pattern of gibberellins and abscisic acid (ABA) accumulation and localization in higher vascular cryptogams during different development stages of sporophytes and under different existence conditions have been studied. Perennial terrestrial plant *Equisetum arvense* L., collected from clearings in woods of the Kyiv region, was used to investigate the phytohormonal balance of reproductive and vegetative shoots. Floating and submerged frond hormones were analyzed in a heterosporic annual fern hydrophyte, *Salvinia natans* (L.), collected from artificial ponds of the Desnyansky district in Kyiv. Using the high-performance liquid chromatography mass spectrometry techniques and bioassays, free and conjugated gibberellins-like substances GLS – GA₃, GA₄ and GA₇, and ABA in a free and conjugated state were for the first time identified in organs of field horsetail and floating moss. Free gibberellins and ABA were found to be dominating in organs of the both species. A high endogenous ABA content in strobiles during the final stage of reproductive development of field horsetail sporophyte and in sporocarp accumulations in water fern of floating moss corresponded to the beginning of plant ageing. Dominance of conjugated gibberellins in strobiles with spores in field horsetail and in sporocarps of floating moss occurred during ripening completion. Changes found in the ABA and GLS accumulation and localization patterns indirectly indicated that hormones are involved the regulation of studied cryptogam transition to a reproductive development associated with spore formation and ripening. Specific features of gibberellins and ABA localization may testify that submerged fronds of floating moss are donors of these hormones for floating fronds. Obtained data indirectly indicate that in field horsetail during all phenological phases of development gibberellins are synthesized in over-ground organs while during reproductive phase the site of ABA production is rhizome, and during vegetative phase – over-ground organs are. In contrast to field horsetail water fern floating moss was characterized by somewhat higher content of endogenous gibberellins and ABA that might be one of the reasons that ensure a successful existence of the fern on the border between air and water environment. Obtained data are indicative of interconnection between individual components of the hormone complex in cryptogams while accumulation dynamics and patterns of gibberellins and ABA localization in sporophyte organs confirm the hormone involvement in the regulation of the reproductive and vegetative phases of field horsetail and floating moss development.

Key words: *Equisetum arvense*, *Salvinia natans*, *abscisic acid*, *gibberellins-like substances*, *sporophyte*

**ФИТОГОРМОНЫ В РЕГУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНОЙ
И РЕПРОДУКТИВНОЙ ФАЗ РАЗВИТИЯ СПОРОФИТОВ ВЫСШИХ
СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ**

В. А. Васюк, Л. В. Войтенко, И. В. Косаковская

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)
E-mail: phytohormonology@ukr.net*

Исследован характер аккумуляции и локализации гиббереллинов и абсцизовой кислоты (АБК) у представителей высших сосудистых споровых растений на разных фазах развития спорофитов и в разных условиях существования. У многолетнего наземного растения *Equisetum arvense* L., собранного на лесных полянах Киевской области, изучен фитогормональный баланс репродуктивного и вегетативного побегов. У разносторового однолетнего

ФІТОГОРМОНИ У РЕГУЛЯЦІЇ

папоротника гидрофита *Salvinia natans* L., собранного в искусственных водоемах Деснянского района г. Киева, проанализированы гормоны в плавающих и погруженных ваях. Впервые методом высокоэффективной жидкостной хроматографии масс-спектрометрии и биотестовыми исследованиями в органах спорофитов хвоща полевого и сальвинии плавающей идентифицированы свободные и конъюгированные формы гиббереллиноподобных веществ (ГПВ) – ГК₃, ГК₄ и ГК₇, и АБК в свободном и конъюгированном состоянии. Установлено, что доминирующими в органах обоих исследованных видов были свободные формы гиббереллинов и АБК. Высокое содержание эндогенной АБК в стробилах на завершающей стадии репродуктивного развития спорофита хвоща полевого и в скоплениях спорокарпиев у водного папоротника сальвинии плавающей соответствовало началу процесса старения растений. Доминирование конъюгированных форм гиббереллинов в стробилах со спорами у хвоща полевого и спорокарпиях у сальвинии плавающей наблюдалось при завершении процессов созревания. Выявленные изменения в характере аккумуляции и локализации АБК и ГПВ косвенно указывают на участие гормонов в регуляции процессов перехода исследованных споровых растений к репродуктивной фазе развития, связанной с формированием и созреванием спор. Особенности локализации гиббереллинов и АБК указывают на то, что погруженные вай сальвинии плавающей является донором этих гормонов для плавающих вай. Полученные результаты показали, что сайтом синтеза гиббереллинов на всех исследованных фенологических фазах развития у хвоща полевого являются надземные органы, тогда как местом продуцирования АБК в репродуктивной фазе служит корневище, а в вегетативной – надземные органы. Водный папоротник сальвиния плавающая, в отличие от хвоща полевого, характеризовалась более высоким содержанием эндогенных гиббереллинов и АБК, что может быть одним из факторов обеспечения успешности существования папоротника на границе воздушной и водной сред. Полученные результаты указывают на взаимосвязь между отдельными компонентами гормонального комплекса у споровых растений, а динамика накопления и характер локализации гиббереллинов и АБК в органах спорофитов свидетельствует об участии гормонов в регуляции вегетативной и репродуктивной фаз развития хвоща полевого и сальвинии плавающей.

Ключевые слова: *Equisetum arvense*, *Salvinia natans*, абсцизовая кислота, гиббереллиноподобные вещества, спорофит