

ЛЕКЦІЇ В ЖУРНАЛІ

УДК 582.37/39:047/049:024

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ (*POLYPODIOPHYTA*)

© 2015 р. Л. М. Бабенко¹, О. А. Шейко¹, І. В. Косаківська¹,
Н. П. Веденічова¹, В. А. Негрецький¹, О. В. Вашека²

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)

²Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна
Київського національного університету ім. Тараса Шевченка
(Київ, Україна)

Проаналізовані й узагальнені відомості про структурні й функціональні характеристики вищих спорових рослин, які належать до відділу папоротеподібних (*Polypodiophyta*). Розглянуті основні типи життєвих циклів і феноритмів папоротей. Окрема увага зосереджена на даних щодо анатомо-морфологічних особливостей спорофіту і гаметофіту. Вперше узагальнено відомості про основні компоненти фітогормонального комплексу, ідентифіковані у різних частинах спорофіту, обговорено участь гіберелінів і гібереліноподібних речовин у визначенні статевого поліморфізму, роль абсцизової кислоти у регуляції процесу виходу спор зі стану спокою, ауксинів і цитокінінів у формуванні вай папоротеподібних.

Ключові слова: *Polypodiophyta*, життєвий цикл, гаметофіт, спорофіт, спорові рослини, фітогормони

Папоротеподібні – найчисельніша група судинних рослин після покритонасінних, яка за кількістю видів посідає перше місце серед сучасних вищих спорових рослин (Безсмертна, 2012). Нині налічується більше 12 тисяч видів папоротей, які є одним із головних компонентів, що утворюють рослинний покрив суходолу (Ross, 1996).

Папороті поширені практично в усіх регіонах земної кулі й зустрічаються в різних умовах існування, починаючи від пустель і закінчуючи болотами, озерами, солоними водами. Найбільше різноманіття папоротей притаманне тропічним лісам, де вони ростуть не лише в ґрунті, під деревами, але і як епіфіти на стовбурах дерев (рис. 1).

Результатом адаптації до умов існування стала поява різних життєвих форм папоротей,

які різняться за будовою й фізіологічними характеристиками. Окремі папороті суттєво відрізняються за зовнішнім виглядом. Так, водна папороть *Salvinia natans* має суцільні листки довжиною до 2 см (рис. 2). Більш схожими на типові папоротеподібні є водні види роду *Azola*, у яких у порожнинах біля основи вай містяться симбіотичні азотфіксуючі ціанобактерії (рис. 2). Серед деревних папоротей роду *Syathea* зареєстровані рослини висотою більше 24 м із листками розміром до 5 м (рис. 2). Стовбури таких папоротей досягають у діаметрі 30 см, однак вони побудовані з первинних за походженням тканин. Камбій зустрічається тільки в трав'янистого виду *Botrychum*. (Рейвн и др. 1990).

Відповідно до сучасних таксономічних поглядів відділ *Polypodiophyta* об'єднує класи вужачкових, псилотових, хвощів, маратієвих та власне лептоспорангіатних папоротей, надаючи кожній із цих класів ранг підкласу (Smith et al., 2006; 2008; Chase, Reval, 2009; Christenhusz et

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

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ



Рис. 1. Місця зростання папоротей: А – епіфітні форми (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs); Б – наземні кореневищні (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray); В – літофіти (петрофіти) (*Asplenium trichomanes* L.). Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.



Рис. 2. Зовнішній вигляд папоротей: А – *Salvinia natans* (L.) All.; Б – *Azolla filiculoides* Lam.; В – *Cyathea medullaris* (G.Forst) Sw. Використано дані: Рейвн и др., 1990; Вашека, Безсмертна, 2012.

al., 2011). В українській ботанічній літературі згідно з прагматичною філогенетичною класифікацією ці клади розглядають як окремі відділи або класи (Мосякін, Тищенко, 2010).

Папоротепоподібні належать до групи найбільш еволюційно древніх рослин. За віком вони поступаються тільки риніофітам та плаунопоподібним і мають приблизно однаковий геологічний вік з хвощеподібними (Жизнь ..., 1978). Вперше викопні форми папоротей були описані на початку XIX ст. у роботах Штернберга (*Sternberg*, 1820–1838), Шлотгейма (*Schlotheim*, 1820), Броньяра (*Brongniart*, 1828, 1828–1838), Ліндлея і Хаттона (*Lindley, Hutton*, 1831–1837), Стокса і Вебба (*Stokes, Webb*, 1824), Гепперта (*Goepfert*, 1836) та інших дослідників. У цих працях описані відбитки вай, які були знайдені переважно в західній Європі, у залишках різного періоду (Растения ..., 1963).

Різноманітні палеоботанічні докази свідчать про появу перших монілофітів в девоні (416-360 млн. років тому), тоді як всі п'ять ліній еволюції відомі з кінця карбону (\approx 299 млн. років тому) (Tailor et al., 2009). Викопні рештки пермського періоду (299-251 млн. років тому) та тріасу (251-200 млн. років тому) свідчать про

розквіт більшості груп лептоспорангіатних папоротей. Проте, незважаючи на давність походження, більшість сучасного різноманіття папоротей виникла впродовж крейдяного періоду (146-66 млн. років тому) та кайнозойської ери (66-0 млн. років тому) (Pryer, Schuettpelz, 2009).

Ротвел простежив у кількісному біорізноманітті папоротей пульсуючий характер. Відомо, принаймні, три спалахи чисельності видів: перший стався в палеозої та спричинив розвиток чисельних кам'яновугільних форм; другий мав місце в пізній пермі та на початку мезозойської ери – він дав початок багатьом сучасним родинам папоротей; і третій – пізньокрейдово-палеогеновий, коли з'явилися найбільш прогресивні родини та більшість сучасних родів. Останній спалах чисельності видів папоротей припав на час домінування квіткових і скорочення кількості інших груп судинних рослин (Rothwell, 1987; 1996).

Конкурентна боротьба за ресурси із квітковими рослинами виявилась для папоротей еволюційним фактором, що призвів до диверсифікації екологічних ніш, спеціалізації видів, спалаху біологічного різноманіття та підвищення адаптивного рівня багатьох таксонів.

Пейдж виділив основні причини, що лімітують широке розселення папоротей порівняно з квітковими, та переваги, які дозволяють вигравати конкурентну боротьбу за певні типи місцезростань. До перших автор включає наявність у папоротей незалежної фази гаметофіту, необхідність води для здійснення статевого процесу, відсутність контролю розмноження, обмежений і повільний ріст спорофіту, неможливість існування в широкому діапазоні умов, слабкий контроль за транспірацією. Серед переваг наводять, зокрема, здатність до фотосинтезу при низькій інтенсивності освітлення, високу стійкість до інтенсивного зволоження, толерантність до субстрату, бідного на мінеральні речовини, стійкість спор до пошкоджень у повітряному середовищі, пойкилогідричність гаметофітів деяких видів, потенційну довговічність спорофітів, мікотрофію, поліплоїдію (Page, 2002).

Ranker et al. (2004) пояснює зменшення кількості видів папоротей такими причинами: 1) вимиранням у зв'язку зі значними кліматичними, тектонічними й флористичними подіями в минулі геологічні епохи; 2) впливом конкурентного тиску з боку квіткових, які мають селективну перевагу у використанні ресурсів середовища; 3) вузькими межами толерантності папоротей до дії абіотичних факторів середовища, що пояснюється відсутністю у них окремих морфологічних, анатомічних і фізіологічних пристосувань, властивих квітковим, а також різними екологічними вимогами до двох фаз циклу відтворення – спорофіту і гаметофіту; 4) генетичною простотою, пов'язаною з відсутністю у папоротей, на відміну від квіткових, преzigотичного механізму несумісності видів у результаті зовнішнього запліднення. Це призводить до збільшення швидкості дрейфу генів між генетично сумісними індивідами, низької швидкості видоутворення й еволюції незначної кількості видів; 5) значною генетичною тотожністю сестринських таксонів помірних широт порівняно з видами тропіків, що уповільнює процес видоутворення папоротей у помірних широтах, як це було показано для двох груп видів (помірної *Polypodium sibiricum* group та тропічної *Pleopeltis* group) (Haufler, 1996; Haufler et al., 2000).

У флорі України відділ *Polypodiophyta* налічує близько 60 видів. Відомості про поширення окремих видів, таких як *Asplenium fontanum* (L.) Bernh., *A. cuneifolium* Viv., *A. x adulteriniforme* Lovis, Melzer & Reichst., *A. x heuferi* Reichardt та інших потребують уточнення та подальшого опрацювання. На заваді цьо-

му стає проблема ідентифікації рослин, вирішення якої потребує створення ключів, що враховували б не тільки макроморфологічні, а й мікроморфологічні особливості будови рослин (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Червона ..., 2009; Безсмертна та ін., 2012; Вашека, Кліщ, 2013). Так, одними зі специфічних утворень вегетативних органів папоротеподібних є луски, які містяться на верхівках кореневищ, черешках, рахісах та іноді на пластинках вай. Вони є одношаровими склеренхіматизованими утвореннями епідерми (енаціями) (Эсау, 1969). Деталі будови лусок враховуються під час опису нових видів і таксонів внутрішньовидового рангу (Вашека, Кліщ, 2013; Gabancho, Prada, 2011; Lin et al., 2011; Matos et al., 2009). Проте відомості про будову лусок практично відсутні й не використовуються у вітчизняних визначниках і флорах (Визначник ..., 1965; Определитель..., 1987; Дідух та ін., 2000).

Структурна характеристика відділу *Polypodiophyta*

Більшість папоротеподібних помірних широт є багаторічними трав'янистими рослинами із сифоностелічними кореневищами, які щорічно утворюють поодинокі або зібрані в розетки вай (рис. 3).

Папоротеподібні утворюють додаткові корені, які відходять від кореневища біля місця прикріплення вай. Вай – листки, утворені системою сплоснених осей, складають найбільшу частину спорофіту. Вая складається із черешка та пластинки, яка буває простою, роздільною або розсіченою на окремі сегменти (частки), що прикріплюються до стрижня (рахісу), який є продовженням черешка (рис. 4). У більшості папоротеподібних вай при відростанні перебувають у згорнутому стані (фаза «равлика»), що зумовлено більш швидким ростом нижньої поверхні вай на ранніх етапах розвитку (рис. 5).

Вай папоротей – органи асиміляції й розмноження. Найчастіше обидві функції виконує одна й та ж сама вая, номорфна вая – трофоспорофіл. На нижній (абаксальній) поверхні пластинки вай утворюються соруси (групи спорангіїв), форма яких є характерною родовою ознакою (рис. 6).

Серед папоротеподібних є види, у яких функції асиміляції та спороношення розділені. Так, у *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. асимілюючі вай (трофофіли) утворюють розетку, у той час як спороносні вай (спорофіли) розмі-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ

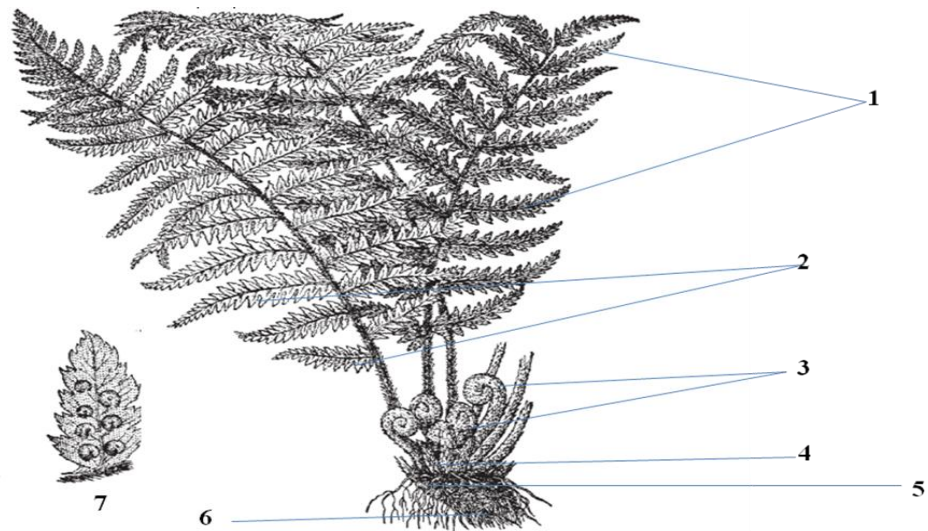


Рис. 3. Зовнішня будова папороті на прикладі *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott : 1 – спороносні ваї; 2 – фотосинтезуючі ваї; 3 – ваї третього року («равлик»); 4 – ваї другого року; 5 – ваї першого року; 6 – кореневище; 7 – частина ваї з сорусами. Використано дані: Лотова, 2001.



Рис. 4. Ваї папоротепоподібних: А – суцільні (*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman); Б – голкоподібні (*Pilularia globulifera* L.); В – розсічені на вузькі сегменти (*Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm.); Г – дво- і три-перистоскладні (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman). Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.

щуються в центрі розетки та повністю спеціалізуються на утворенні спор. У представників вужачкових (*Ophioglossaceae*) щорічно утворюється лише одна вая, яка містить асимілюючу й спороносну частини (рис. 7).

Анатомо-морфологічні особливості будови вай

Ваї папоротей порівняно з листками квіткових рослин не відрізняються за різноманіттям типів мезофілу. Для них притаманний мезофіл лише рівномірно-губчастий (гомогенний) і дор-



Рис. 5. Фаза «равлика» вай: А – *Adiantum pedatum* L.; Б – *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.; В – *Thelypteris palustris* Schott. (За: Вашека, Безсмертна, 2012).



Рис. 6. Спорангії папоротеподібних: А – зібрані в стрічкоподібні соруси на абаксіальній поверхні листка (*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.); Б – соруси, прикриті загнутим краєм листка (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.); В – парафізи прикривають соруси (*Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.); Г – округлі великі соруси, вкриті індузіями (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott); Д – паличкоподібні соруси, вкриті індузіями (*Polypodium vulgare* L.); Е – соруси, які не мають індузія (*Diplazium ruscocarpon* (Spreng.) M. Broun). Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.

совентральний. Перший тип характерний для папоротей, які мешкають в умовах достатнього зволоження й слабкого освітлення. Другий зустрічається в папоротей помірної зони, субтропиків і тропіків, а також у забезпеченій вологою аридній зоні (Державіна, 2006; 2014).

Найбільшу адаптивну значущість мають такі характеристики вай: площа й товщина пластинки, тип мезофілу, кількість клітин на одиницю площі, розвиненість продихового апарату, кількість хлоропластів в одній клітині.

За анатомічною будовою пластинки вай папоротей поділяють на гідроморфні, гігроморфні, мезоморфні, субксероморфні й субсукулентні (Корчагіна, 2001).

1. Гідроморфний тип є рідкісним. Представлений видами роду *Ceratopteris* Brongn. Це тіньолюбиві гідрофіти, що мають тонкі пластинки вай (від 107 до 170 мкм, площею в середньому 123 см²), гомогенний мезофіл, утворений 2–4 шарами клітин із великими міжклітинниками й повітряними каналами в черешках, ада-



Рис. 7. Асимілюючі та спороносні ваї А – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., Б – *Ophioglossum vulgatum* L. Частина листка: 1 – трофофіл; 2 – спорофіл. Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.

ксіальну й абаксіальну епідерми з однорядними двоклітинними або багатоклітинними трихомами. Продиховий апарат полоцитний. Кількість продихів складає 52–64 на 1 мм² поверхні пластинки. Продихи порівняно великі й виступають над покривними клітинами. Жилкування стерильних ваї – сітчасте, включені жилки відсутні. Фертильні ваї мають 3-7 паралельних жилок із рідкісними ареолами. Епідермальні клітини містять хлоропласти. Кількість хлоропластів однієї клітини в середньому складає 58. Механічні тканини не розвинені.

2. Гігроморфний тип є досить поширеним. Типовий представник – *Adiantum capillus-veneris* L. Пластинки ваї тонкі (136 мкм), площею до 51 см². Мезофіл гомогенний, 2-3-шаровий із великими міжклітинниками. Продиховий апарат аномо- і полоцитний. Продихи частково заглиблені. Кількість продихів – до 80 на 1 мм² площі поверхні. Жилкування відкрите, віяло-дихотомічне. Адаксіальна та абаксіальна епідерми відрізняються порівняно великими клітинами із хлоропластами. Середня кількість хлоропластів клітини *A. capillus-veneris* – в епідермі складає 79, у губчастій паренхімі – 62. До складу цього типу також входить гіменофіловий тип (притаманних папоротям родини *Hymenophyllaceae*). Ваї гіменофілових є унікальними за анатомічною будовою, не зустрічаються у інших папоротей і не властиві квітковим рослинам. Їх пластинки складаються з одного шару щільно розташованих клітин (як виняток – з 2-х, 3-х або 4-х шарів) (Сурова, 1978). У них відсутні продихи й міжклітинники. Тип проаналізований на прикладі *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. Вайї цієї папороті триперисторозсічені, невеликі, тонкі, пойкило-

гідричні, з відкритим дихотомічним жилкуванням. Проміжки між жилками складаються з одного шару клітин. Товщина ваї мінімальна порівняно з іншими типами. Усі клітини із хлоропластами (середня кількість у клітині – 50), які перебувають у апострофному й епістрофному положенні. При зневодненні вони зберігаються й не змінюють колір (гомойохлорофіти). Механічні тканини є тільки в кореневищах і черешках.

3. Мезоморфний тип. Найпоширеніший тип, має великий діапазон фенотипічної мінливості. Проаналізований на прикладі видів із родів *Asplenium* L., *Microgramma* C. Presl, *Polypodium* L., *Phyllitis* Hill, *Platycerium* Desv. Товщина пластинки 200-400 мкм. Мезофіл – від гомогенного з великими клітинами до дорсовентрального із дрібнішими клітинами. Кількість шарів зі слабо вираженою палісадною тканиною складає 2-3, з губчатою паренхімою – 10-12. У *Platycerium grande* (Fee) C.Presl, *P. coronarium* (Konig) Desv., *P. andinum* Baker дорсовентральність забезпечують два ряди гіподерми і губчата паренхіма. Епідерма має переважно великі клітини (Straszewski, 1915). У сціофітів епідерма із хлоропластами. У *Asplenium nidus* L. верхня епідерма дрібноклітинна із кристалами оксалату кальцію (Ogura, 1972). Такі включення знайдені також в епідермі *Polypodium vulgare* L. Жилки закінчуються у верхній епідермі. У нижній епідермі зустрічаються поодинокі двоклітинні трихоми або нижня поверхня ваї вкрита суцільним шаром захисних трихом. Продихи розташовані на одному рівні з покривними клітинами або трохи вище від них. Середня кількість продихів на 1

мм² – 60, хлоропластів у клітинах від 35 до 60 і більше.

4. Субксероморфний тип. Досить рідкісний тип. Проаналізований на прикладі видів із родів *Pyrrosia* Mirb., *Ceterach* Willd., *Lepisorus* (J. Sm.) Ching, *Aleuritopteris* Fée. Пластинки вай товщиною 350-500 мкм. Кількість клітин палисадної тканини на одиницю площі вай найвища серед усіх раніше згаданих типів і максимально наближена до показників покритонасінних ксерофітів. Мезофіл дорсовентральний, стовбчаста паренхіма 2-3-рядна, губчаста – 4-5-рядна, сформована зігнутими чи овальними клітинами з великою кількістю відростків. Епідерма складається з великих клітин, має рідкісні двоклітинні трихоми, густі зірчасті або секреторні трихоми, клатратні луски. Кількість продихів – 100 на 1 мм². У межах цього типу зустрічаються пойкилогідричні папороті, здатні витримувати не менший водний дефіцит ніж епіфітні *Bromeliaceae*. Вони здатні поглинати воду абсорбуючими лусками, які є функціональними аналогами лусок *Bromeliaceae*.

5. Субсукулентний тип. Досить рідкісний тип, зустрічається переважно в представників родин *Antrophyum* Kaulf. (*Vittariaceae*), *Pyrrosia* Mirb., *Platyserium* Desv., *Lemmaphyllum* C. Presl, *Microsorium* Link (*Polypodiaceae*) (Гладкова, 1978). Мають плоскі, найтовщі серед виділених типів пластинки вай: від 587 до 2000 мкм. Кількість клітин на одиницю поверхні пластинки в кілька разів менша ніж у інших типів. Міжклітинники й підпродихові порожнини невеликі. Співвідношення поверхні й об'єму клітин мінімальне й корелює з розмірами клітин. Мезофіл – від гомогенного до дорсовентрального, складається з 6-13 шарів клітин при великій товщині вай. Це основна відмінність папоротеподібних субсукулентного типу від квіткових сукулентів, які характеризуються передусім ущільненістю мезофілу в поєднанні з високою диференціацією тканин.

Цілком можливо, що кожен структурний тип вай папоротей від мезоморфного до гідроморфного й від мезоморфного, субксероморфного до субсукулентного виникав як завершення еволюції попереднього. Доказами цього припущення є дорсовентральність мезофілу більшості субсукулентів, подібність диференціювання мезофілу в субксерофітів, а також існування пойкилогідричних субсукулентів *Platyserium madagascariense* Baker й *P. stemaria* (Beauv.) Desv., які посідають проміжне положення між пойкилогідричними субксерофітами й гомеогідричними сукулентами. Це кінцева

стадія еволюції в напрямі до недиференційованого водоутримуючого мезофілу (Novencamp, 1986; Державина, 2014).

Анатомічна будова стебла папоротеподібних

Особливості анатомічної структури стебла визначаються переважно будовою і функціонуванням конусу росту пагона. Існує два основних типи його будови: перший – з великою кількістю ініціальних клітин (у вищих спорових рослин) і другий – без ініціалей (у деяких насінних рослин).

У меристемі конусу росту пагонів папоротей ініціальні клітини добре виражені. Найчастіше ініціальна клітина одна (у деяких папоротей – від 2 до 5), відрізняється від інших клітин апікальної меристеми великими розмірами, має форму тригранної піраміди з випуклою основою, зверненою назовні (рис. 8). У папоротей, для яких головну роль у збільшенні об'єму апікальної меристеми відіграють здатні до поділу похідні ініціальних клітин, самі ініціали діляться періодично (Лотова, 2001).

Поділ тригранної ініціальної клітини здійснюється у площинах, паралельних до її сторін (рис. 8). Якщо ініціальних клітин декілька, кожна з них ділиться паралельно до вузької внутрішньої основи і тільки у крайових клітин поділ відбувається у площинах, паралельних до однієї із бічних сторін. Похідні ініціальної клітини або клітин діляться периклинально (паралельно до поверхні конусу росту), а утворені при цьому поверхневі клітини – антиклинально (перпендикулярно до поверхні конусу росту). У сукупності ці клітини утворюють щільний поверхневий шар. У нижній частині конусу росту, нижче молодих листкових зачатків, вже сформовані специфічні меристеми: протодерма, яка являє собою поверхневий шар, і основна меристема. Нижче закладається прокамбій. В утворенні прокамбію беруть участь ізодіаметричні, багатогранні клітини з тонкими стінками, які діляться у різних напрямках, а їхні похідні поступово витягуються вздовж осі стебла, і за формою стають прозенхімними, що є характерним для клітин васкулярної меристеми.

Після закладання прокамбію і диференціації постійних тканин у кореневищі, добре вираженими є три анатомо-топографічні зони: покривна (епідерма, яка розвивається з протодерми); первинна кора (похідна основної меристеми, складається з паренхіми); центральний циліндр або стела (більшу частину складають первинні провідні тканини). У багатьох рослин навколо флоєми розташований паренхімний

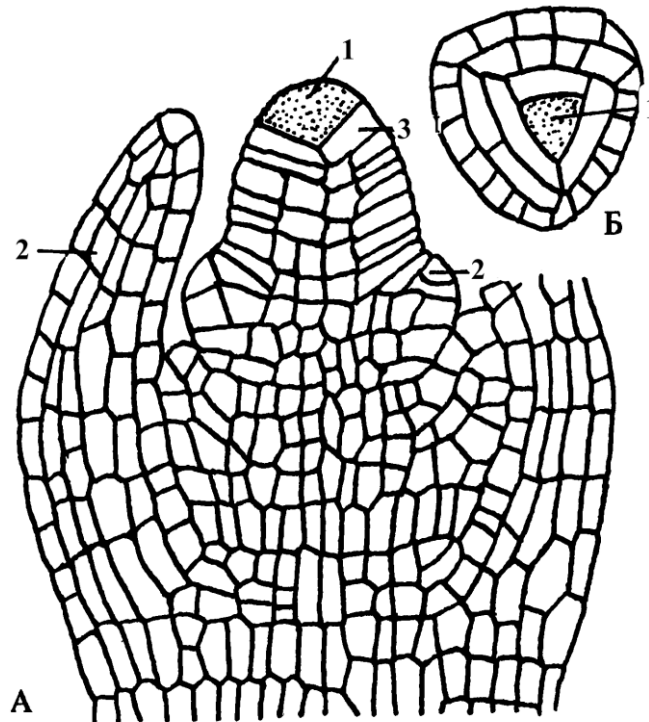


Рис. 8. Верхівка пагона вищих спорових з однією ініціальною клітиною: А – верхівка пагона у продольному розрізі; Б – ініціальна клітина з її похідними; 1 – ініціальна клітина; 2 – зачаткові листки; 3 – конус росту. Використано дані: Лотова, 2001.

перичикл, відокремлений від первинної кори одношаровою ендодермою. Посередині радіальних, а також верхніх і нижніх стінок клітин ендодерми проходить поясок Каспарі (у цих місцях стінки містять суберіноподібну речовину і лігнін) (Корчагіна, 2001).

Особливості будови первинної кори, наявність або відсутність ендодерми, перичиклу, розташування ксилеми і флоєми, характер закладання протоксилеми і деякі інші анатомічні ознаки визначають різноманітність типів будови стебла спорових архегоніальних рослин.

Папороті розглядаються як макрофільний напрям еволюції. Лише деревовидні папороті тропічних зон мають високі наземні прямостоячі стебла. Більшість папоротей – кореневищні рослини з наземними і підземними кореневищами. Наявність великих листків (вай) з добре розвинутою провідною системою суттєво впливає на анатомічну будову осевих органів.

Під епідермою розташована первинна кора, зовнішня частина якої складається з більш товстостінних клітин, ніж внутрішня. Для папоротей характерна сифоностела. Кореневища, а також черешки довгих листків папороті *Ligodium* sp. протостелічні. Протостела або гаплостела зустрічається також у дуже молодих спорофітів деяких папоротей, які мають не більш, ніж 1-2 листки. У процесі розвитку но-

вих листків, від стели відходять тяжі, які називаються листковими слідами. У місцях їхнього відходження у стелі утворюються листкові лакуни, заповнені паренхімою, а сама стела має вигляд підкови на поперечному зрізі (рис. 9) (Рейвн и др., 1990).

У міжвузлях стела має вигляд трубки з паренхімною серцевиною усередині. У дорослих папоротей протостелічна будова відсутня, і під конусом росту одразу закладається сифоностела, провідні тканини якої диференціюються з прокамібію. Протоксилема у сифоностелі закладається мезархно або ендархно.

За розташуванням ксилеми і флоєми виділяють три модифікації сифоностели у папоротей:

1. Ектофлойна сифоностела (соленоксилія) характеризується розташуванням флоєми ззовні від ксилеми. Флоєма відокремлена паренхімним перичиклом, який контактує з ендодермою (*Ophioglossum*, *Botrychium*, *Osmunda*).
2. Амфіфлойна сифоностела, або солеостела відрізняється наявністю зовнішньої і внутрішньої флоєми, які відмежовані від серцевини і первинної кори перичиклами і ендодермами (*Adiantum*, *Marsilea*, *Dennstaedtia*).

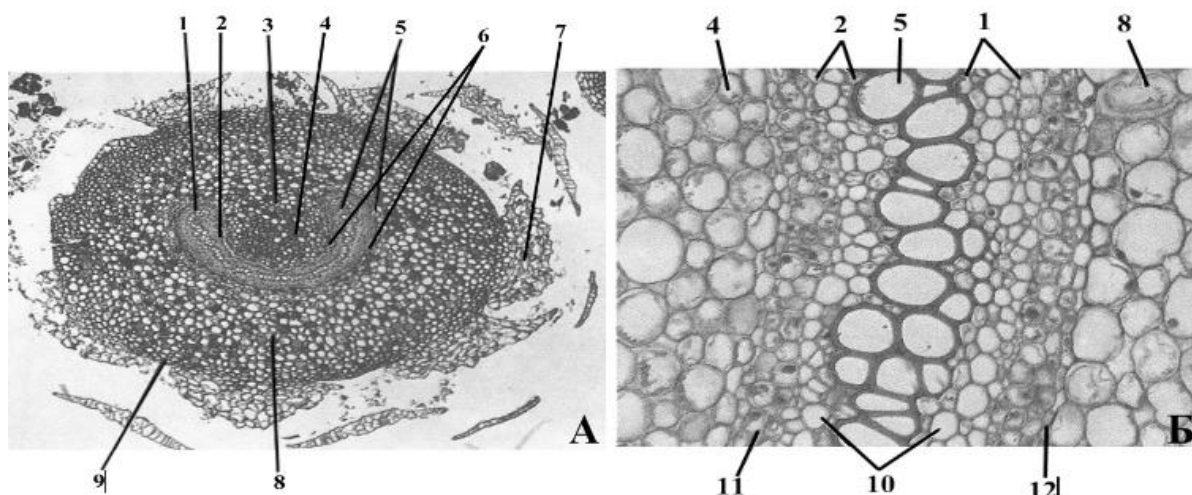


Рис. 9. Анатомічна будова кореневища: А. *Adiantum sp.*, Б. *Dicksonia*: 1 – зовнішня флоема; 2 – внутрішня флоема; 3 – листкова лакуна; 4 – серцевина; 5 – ксилема; 6 – внутрішня і зовнішня ендодерма та перицикл; 7 – додатковий корінь; 8 – кора; 9 – епідерма; 10 – ситоподібні елементи; 11 – перицикл; 12 – ендодерма. Використано дані: Рейвн и др., 1990.

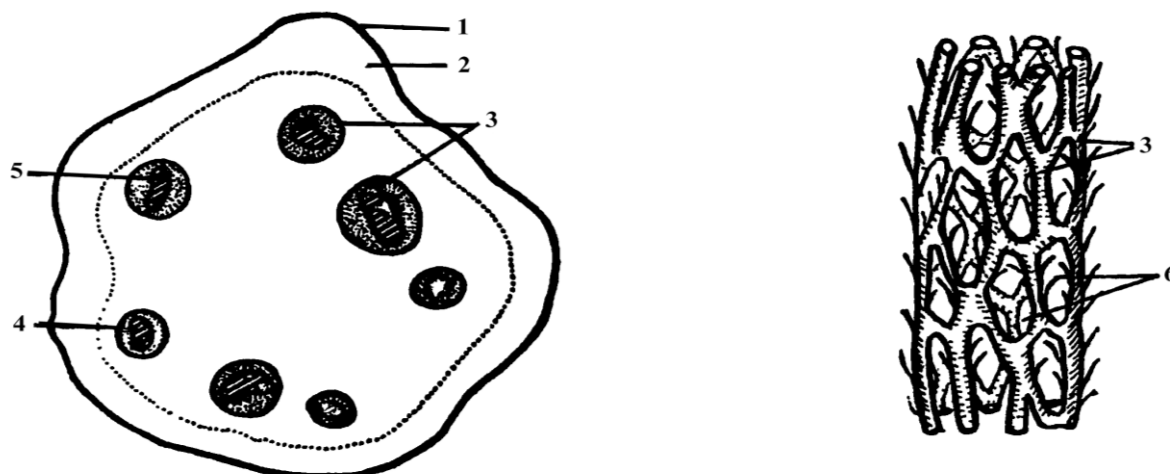


Рис. 10. Диктіостела А – теліптеріса, Б – виділеної шляхом мацерації: 1 – епідерма; 2 – зовнішня зона первинної кори; 3 – меристели; 4 – флоема; 5 – ксилема; 6 – листкові лакуни. Використано дані: Лотова, 2001.

Диктіостела має вигляд сітчастої трубки (*Dryopteris*, *Thelypteris*). Вона виникає з амфіфлойної сифоностели, від якої відходять чисельні листкові сліди, тому в ній багато листкових лакун. Частину стели між двома листковими лакунами називають меристелою. На поперечному зрізі диктіостела складається з розташованих кільцем окремих меристел; кожна з них має вигляд концентричного пучка, всередині якого міститься ксилема, оточена флоемою, перициклом і ендодермою (рис. 10). У стелі, яка була виділена шляхом мацерації, меристели мають вигляд сітки щільних тяжів, а листкові лакуни – ромбоподібних порожнин. У деяких папоротей у стелі утворюються великі лакуни, не пов'язані з листками – перфорації.

Стела кореневища орляка має складнішу будову. Навколо двох тяжів склеренхіми розташовані меристели, пов'язані з листками, а між ними два стеблових провідних пучка. Таку стелу називають дициклічною диктіостелою (рис. 11).

Метаксилема папоротей складається з трахеїд з драбинчастими порами на бічних стінках і паренхімних клітин. У *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn і деяких видів *Dryopteris* у ксилемі поряд з трахеїдами зустрічаються судини, які складаються з ширших від трахеїд члеників, що мають драбинчасті пори на бічних стінках і драбинчасті перфораційні пластинки. Флоема представлена ситоподібними клітинами з чисельними, щільно розташованими кутовими ситоподібними полями на повздовжніх

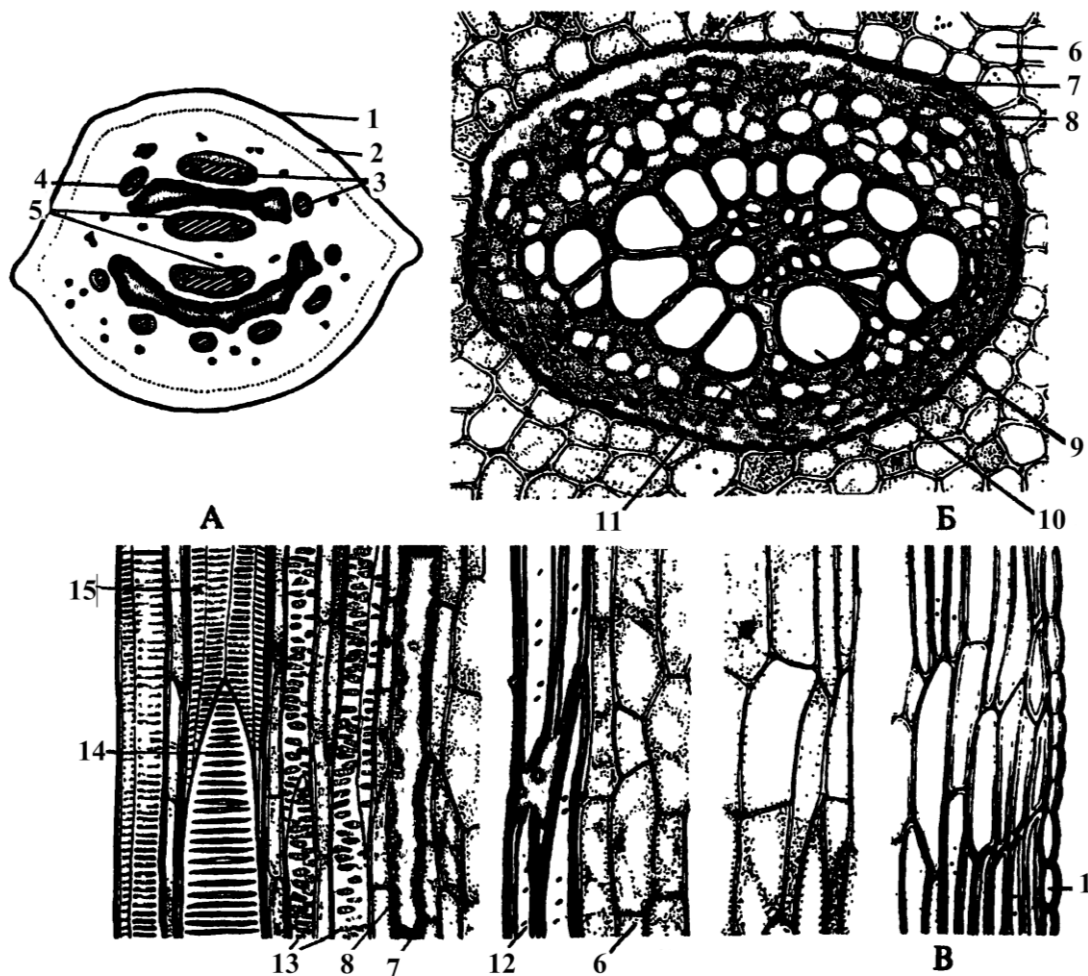


Рис. 11. Будова кореневища орляка: А – загальний вигляд дициклічного кореневища на поперечному зрізі; Б – будова меристели; В – фрагменти повздовжнього зрізу кореневища: 1 – епідерма; 2 – зовнішня зона первинної кори; 3 – меристели; 4 – склеренхіма; 5 – осьові провідні пучки; 6 – паренхімні клітини; 7 – ендодерма; 8 – перицикл; 9 – протоксилема; 10 – метаксилема; 11 – флоема; 12 – волокно склеренхіми; 13 – ситоподібні клітини; 14 – драбинчаста перфораційна пластинка; 15 – драбинчасті пори бічних стінок судини. Використано дані: Лотова, 2001.

стінках і клітинами флоемної паренхіми (рис. 11) (Лотова, 2001; Рейвн і др., 1990).

Ритми сезонного розвитку папоротей

Ритми сезонного розвитку папоротей є не менш різноманітними. Більш детально це питання вивчене для рослин помірного клімату з виразними сезонними змінами. Зокрема, встановлено, що більшості папоротей помірної зони притаманні три основні ритми сезонного розвитку: вічнозелений, залишково-вічнозелений та літньо-зелений (Вашека, Брайон, 2000). У рослин із літньо-зеленим феноритмотипом (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. filix-mas* (L.) Schott та ін.) впродовж року існує одна генерація вай, вегетація яких триває близько 200-225 днів, а відмирання відбувається восени або на початку зими при дії несприятливих метеорологічних чинників (рис. 12). У рослин зали-

шково-вічнозеленої групи (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *P. setiferum* (Forssk.) Moore ex Woynar). відмирання вай відбувається в жовтні або на початку листопада, тоді як стан рослин навесні визначається, перш за все, умовами їхньої зими. Тривалість вегетації вай однієї генерації складає 340-370 днів. У рослин із вічнозеленим ритмом розвитку повне руйнування вай старої генерації відбувається вже після закінчення росту нової. До цієї групи належать, зокрема, *Polystichum acrostichoides* (Mich.) Schott, *P. aculeatum* (L.) Roth. У деяких випадках відмирання вай минулорічної генерації завершується лише на початку липня, при цьому тривалість життя однієї генерації становить 430-460 днів, тобто більше року (Вашека, Брайон, 2000).

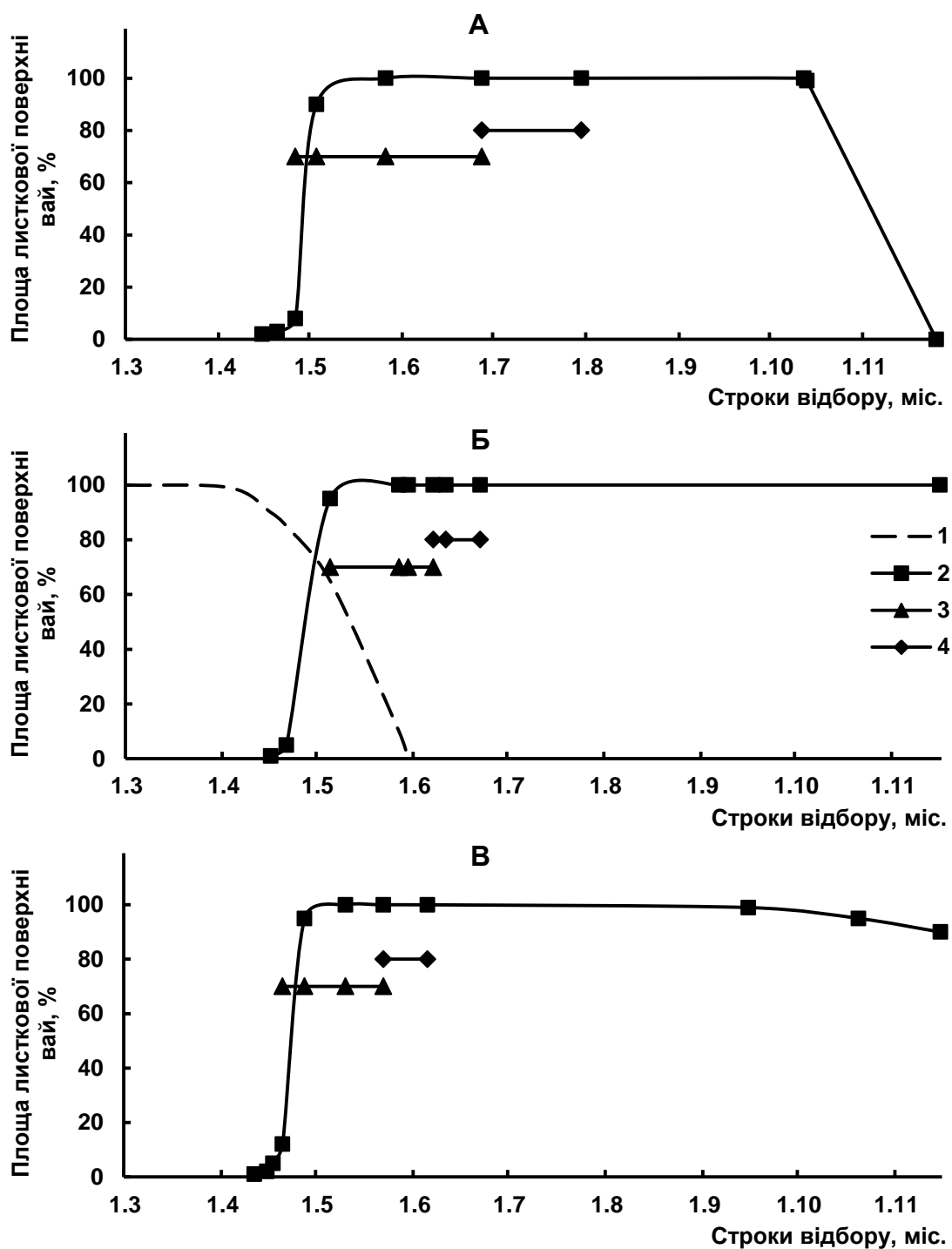


Рис. 12. Феноспектри літньо-зеленого (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott) (А), вічнозеленого (*Polystichum aculeatum* (L.) Roth) (Б), залишково-вічнозеленого (*Polystichum tripterum* (Kunze) C. Presl.) (В) видів папоротей: 1 – площа листової поверхні зимуючих вай; 2 – площа листкової поверхні вай весняної генерації; 3 – поява сорусів; 4 – висівання спор. Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.

Таким чином, папороті з відмінними ритмами сезонного розвитку різняться адаптивними можливостями при перенесенні умов зимового періоду. Ймовірно, що однією із причин таких відмінностей можуть бути зміни фітогормонального балансу.

Особливості будови й розвитку гаметофіту й спорофіту

Характерною ознакою папоротей є чергування поколінь, яке забезпечує незалежний розвиток нестатевого (спорофіта) і статевого (гаметофіта) поколінь (рис. 13). У життєвому циклі більшості видів переважає багаторічний

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ

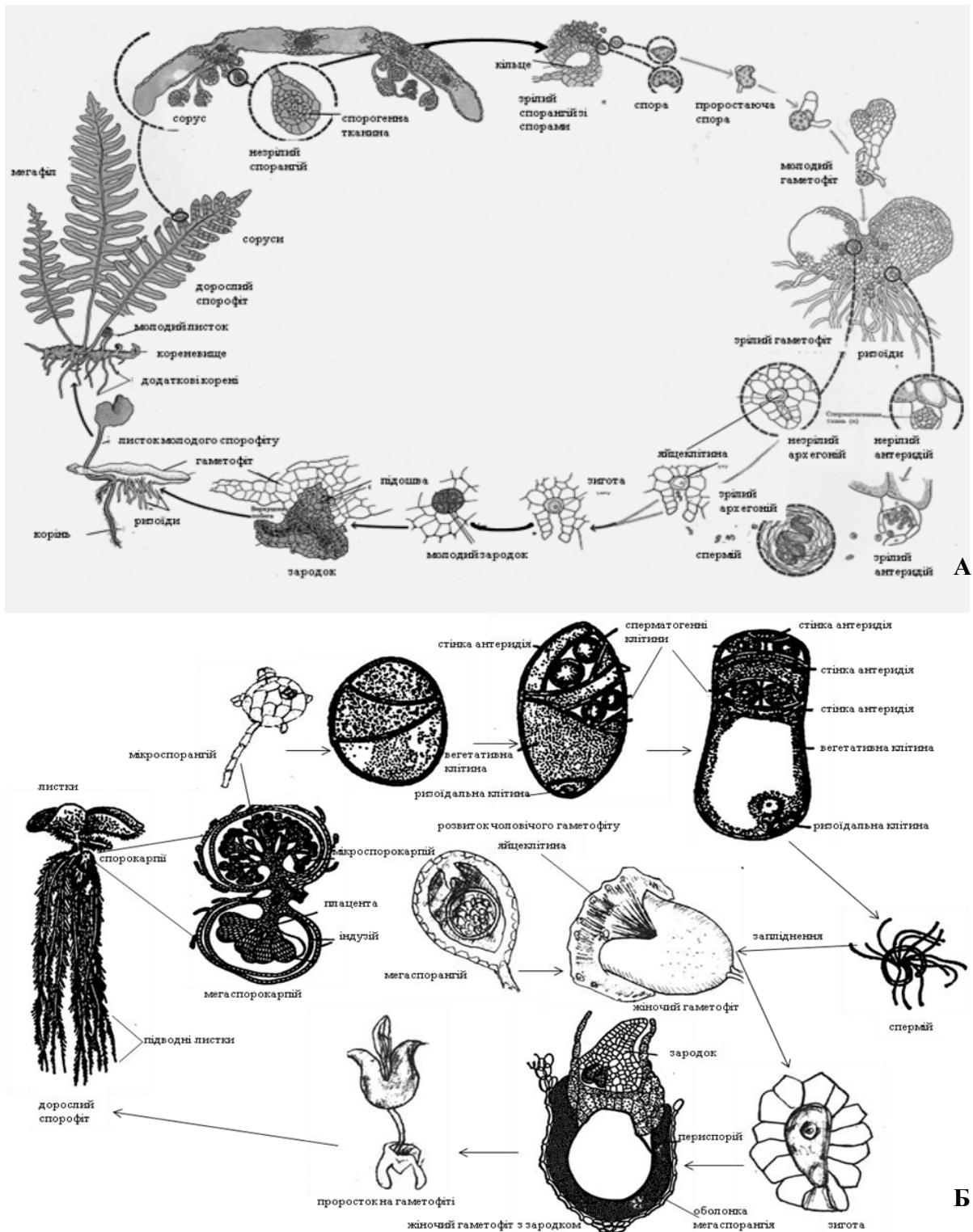


Рис. 13. Життєвий цикл: А – рівноспорової папороті *Polypodium*; Б – різноспорової папороті *Salvinia*. Використано дані: Рейвн и др., 1990; Лотова, 2001.

спорофіт, який має додаткові корені. У спорофіту видів роду *Salvinia* і окремих видів роду *Hydrophyllaceae* корені редуковані. Стебла папоротей досить різноманітні за зовнішньою й анатомічною будовою. (Жизнь ..., 1978).

Гаметофіт (заросток) папоротей, який з'являється при проростанні спори, розвинений

значно менше ніж у мохоподібних (*Bryophyta*). Форма гаметофіту надзвичайно різноманітна: у окремих тропічних папоротей він має вигляд нитки і нагадує собою протонему мохів, причому архегонії (жіночі статеві органи) знаходяться відокремлено, не занурюючись у тканину заростку.

У переважної більшості папоротей помірних широт гаметофіт має форму маленької серцевидної пластинки розміром у декілька міліметрів; причому, архегонії містяться ближче до верхнього краю вирізу, а антеридії – між ризоїдами. Гаметофіти можуть вступати в симбіотичні відносини з грибами, а у деяких випадках (представники родини *Ophioglossaceae*) зовсім втрачають хлорофіл, стають підземними й мікотрофними (Гуреєва, 2001; Шорина, 2001).

Антеридії занурені в тканину заростку й мають вигляд пухирців. Вони складаються з одношарової багатоклітинної оболонки, що оточує порожнину зі спіралью закрученими сперматозоїдами, які мають два або цілий пучок джгутиків. Архегонії мають пляшкоподібну форму. Черевцем вони занурені в тканину гаметофіту так, що над поверхнею заростку видно лише сосочок. У середині черевної частини архегонію міститься яйцеклітина й черевна каналцева клітина, а в сосочку, що виступає на поверхні і являє собою шийку архегонію, міститься кілька каналцевих клітин, які в зрілому архегонії ослизнюються разом із червеною каналцевою клітиною і створюють сперматозоїду сприятливе середовище для доступу до яйцеклітини (Корчагіна, 2001).

Розвиток спорофіту починається після утворення зиготи внаслідок запліднення яйцеклітини. Зигота в результаті поділу формує в черевній частині архегонію зародок, який, розвиваючись, прориває стінку черевної частини архегонію й виходить назовні. У процесі органогенезу формуються: ніжка (орган всмоктування), брунька й корінь. Ріст спорофіту у високоорганізованих представників папоротеподібних відбувається шляхом поділу меристематичної тканини конусу наростання (Рейвн і др., 1990).

Спорангії – особливості будови, розташування й дозрівання

Переважає більшість сучасних папоротей – рівноспорові рослини, тобто утворюють спори одного типу, з яких здебільшого розвивається двостатевий гаметофіт. Лише незначна кількість (п'ять родів та близько 90 видів) представлена різноспоровими рослинами (Smith, 2006; Арнаутова, 2008; Christenhusz, 2011). Для них характерне утворення спор двох типів: мікроспор, з яких розвивається чоловічий гаметофіт, та мегаспор, що дають початок жіночому гаметофіту.

Папоротям притаманна велика різноманітність типів спорангіїв та способів їхнього роз-

міщення. У найбільш примітивних видів папоротеподібних поодинокі спорангії розташовані вздовж краю вай або на верхівках сегментів, при цьому кожен спорангій має самостійну жилку. Як правило, у високоорганізованих папоротеподібних соруси розташовані уздовж головної й бічних жилок, інколи (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) – ближче до країв сегментів. Розташування спорангіїв на абаксіальній поверхні забезпечує надійний захист спорангіїв під час дозрівання, рівномірне розсіювання спор, не знижує інтенсивність фотосинтезу (Визначник ..., 1965).

Показано, що в процесі морфогенезу спороносних вай у деяких видів роду *Schizaea* Sm. відбувається переміщення спорангіїв на абаксіальну поверхню вай. На ранніх етапах розвитку вай *Schizaea* спорангії закладаються по її краях. У результаті швидкого розростання тканин адаксіальної сторони вай відбувається загибання її країв донизу, і спорангії опиняються на абаксіальній поверхні. Місце прикріплення спорангіїв до вай називається плацентою. У ході еволюції відбулося розростання плаценти, вона набула довгастої або кулястої форми, що збільшило площу для розміщення спорангіїв. Вони розташовуються на плаценті в певній послідовності, отже, дозрівання й розкриття їх відбувається неодноразово. Розтягнутість дозрівання спор у часі гарантує їхнє поширення. Збільшення кількості спорангіїв на плаценті досягається також шляхом збільшення довжини ніжки спорангія. Розростання плаценти й збільшення довжини ніжки корелятивно не пов'язані, ці два процеси відбувалися в різних систематичних групах незалежно один від одного. Спорангії папоротеподібних розвиваються з епідермальних клітин. Зачатки спорангіїв складаються із шару клітин стінки й тапетуму (підстилаючого шару), який утворюється внутрішнім відшаровуванням клітин стінки, або периферичним шаром археспорію. Від археспорію походить спорогенна тканина, клітини якої є материнськими клітинами спор. Кожна материнська клітина в результаті мейотичного поділу дає початок чотирьом гаплоїдним спорам. Відповідно до типу закладання й будови стінки спорангіїв папороті поділяються на лептоспорангійні та еуспорангійні. В еуспорангійних папоротей спорангій виникає із групи клітин і має багатошарову стінку, у лептоспорангійних – з однієї клітини й має одношарову стінку (Определитель ..., 1987; Державина, 2006).



Рис. 14. Спори *Polystichum acrostichoides*. А, Б – світлова мікроскопія, В – скануюча електронна мікроскопія. Лінійка В – 10 мкм. Будова спори: 1 – периспорій; 2 – екзоспорій; 3 – ендоспорій. Використано дані: Вашека, Безсмертна, 2012.

Надзвичайне значення має захист сорусів у період їхнього дозрівання. У найбільш примітивних форм соруси прикриті краєм ваї, який загинається донизу. У окремих видів формується спеціалізований шар клітин – індузій, що утворюється в результаті локального розростання плаценти або поверхневих тканин ваї (Вашека, Безсмертна, 2012).

Механізми розкриття спорангіїв у папоротеподібних надзвичайно різноманітні. У примітивних видів папоротей на верхівці спорангії міститься невелика ділянка потовщених клітин – пора. При підсиханні спорангії відбувається його розрив на місці з'єднання тонкостінних і товстостінних клітин. Проте у викопних папоротей знайдено кільце – ряд товстостінних клітин, які охоплюють спорангії в одному з напрямків. У представників одних родин кільце займає горизонтальне положення, у інших – діагональне або вертикальне. Примітивним вважається кільце суцільне, або замкнене, більш досконалішим – неповне, за якого частина клітин кільця залишається не потовщеною (стома); по ньому відбувається розрив стінки. Наприклад, спорангії чоловічої папороті *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott має форму дво-випуклої лінзи й розташований на довгій ніжці. Одношарова стінка спорангії складається з великих тонкостінних клітин. По гребеню спорангії, починаючи від ніжки, проходить кільце, що складається на 2/3 із товстостінних клітин, а 1/3 із них припадає на стому. Клітини кільця мають потовщення на трьох стінках – на двох радіальних і на внутрішній – тангентальній. При підсиханні клітини кільця втрачають воду, що призводить до зменшення їхнього об'єму. Сила зчеплення втягує тонку зовнішню тангентальну стінку всередину клітини, і вона прогинається, притягаючи при цьому радіальні стінки одна до одної. Це призводить до зменшення

кільця й створює великий натяг в області стоми. Відбувається стрімкий розрив стінки спорангії, кільце при цьому вивертається назовні, розсіваючи спори. У міру випаровування води тонка тангентальна стінка торкається внутрішньої, сила зчеплення зменшується, і кільце пружно повертається у своє колишнє положення, розсіюючи залишки спор. У представників примітивних родин спорангії поодинокі, великі, містять 8-15 тис. спор. У більш високоорганізованих родин спорангії численні, дрібні, містять 20-65 тис. спор (Флора УРСР ..., 1940).

Спори папоротей відзначаються різноманітністю та мають ряд видоспецифічних ознак, яким надають систематичного значення. Спори мають дві оболонки: зовнішню – екзоспорій і внутрішню – ендоспорій. Для деяких видів притаманна ще одна зовнішня оболонка – периспорій (перина). Екзоспорій папоротеподібних має характерну будову. На його поверхні містяться бородавки, голки, колючки, реберця. Конфігурація спор буває тетраедричною, кулясто-тетраедричною, кулястою, або овальною, еліпсоїдальною, нирковидною, бобовидно-нирковидною. Перша конфігурація характерна для спор радіального типу, а друга – для білатерального (рис. 14) (Флора ..., 1940).

Спори можуть перебувати в стані вимушеного спокою від кількох тижнів до року і навіть десятків років, зберігаючи при цьому схожість. Для проростання необхідні волога, позитивна температура, певна кислотність ґрунту, інтенсивність і якість освітлення, специфічні для виду (Корчагіна, 2001).

Фітогормони папоротей

Складна, багатокомпонентна гормональна система рослин забезпечує координацію й регуляцію основних фізіологічних процесів – таких, як ріст, розвиток, фотосинтез, дихання тощо. Фітогормони діють у дуже низьких кон-

центраціях на рівні 10^{-6} - 10^{-12} М, не беручи при цьому безпосередньої участі в активованих ними біохімічних реакціях (Дерфлінг, 1985). За сучасними уявленнями, вирішальним у дії окремих фітогормонів є їхня концентрація і локалізація в окремих органах і тканинах рослин (Davies, 2004; Jaillais, Chory, 2010; Блум и др., 2012).

Притаманна рослинному організму каскадність дії фітогормонів, коли один фітогормон впливає на синтез, розпад або інактивацію іншого, може регулюватися синтезом *de novo*, зміною шляхів синтезу, а в разі використання спільного попередника – взаємооберненим перетворенням і катаболізмом їхніх форм (Chow, Court, 2004; Озолина и др., 2005; Benkova et al., 2006). Завдяки гормональній регуляції та впливу екзогенних факторів може змінюватися хід внутрішнього біологічного часу, тобто ті чи інші етапи реалізації генетичної програми рослинного організму проходять швидше, або повільніше залежно від наявної суми впливів (Bradford, Trewavas, 1994).

Нині у представників відділу *Polypodiophyta* виявлені всі основні групи біологічно активних речовин (таблиця).

Гібереліни. Гібереліни об'єднують велику групу фітогормонів із широким спектром реакцій-відповідей, задіяних у життєвому циклі рослин, грибів, водоростей, мохів, лишайників і бактерій (Ситник та ін., 2003; 2007). Гібереліни (гіберелові кислоти – ГК) регулюють процеси проростання насіння, координують поділ клітин і їхній розтяг, детермінують стать, індують цвітіння квіткових рослин тощо.

Гормональний контроль процесу формування статі рослин різних систематичних груп, у життєвому циклі яких присутня стадія гаметофіту, досліджено фрагментарно (Yamane, 1998; Guillon, Raquin, 2002; Tanurzic, Banks, 2004). Доведено, що ключова роль у формуванні статевого поліморфізму папоротеподібних належить гіберелінам та гібереліноподібним речовинам (антеридіогену та антеридіогену-В). Антеридіоген містить у своїй структурі гібереліновий скелет. Цей гормон був знайдений у папоротеподібних, які синтезували ГК₇. При дослідженні двох видів папороті родини *Dennstaedtiaceae* було показано, що антеридіоген продукується фізіологічно активною меристемою (Granados et al., 2007). За високої концентрації антеридіогену формується чоловічий гаметофіт, а в разі його відсутності – жіночий. Низький вміст антеридіогену зумовлює розви-

ток двостатевого заростку, який містить антеридію й архегонію. При дослідженні впливу антеридіогену на формування гаметофіту *Blechnum spicant* L. були виявлені білки, пов'язані зі статевим розвитком (Valledor et al., 2014). Для представників роду *Anemia* Sw. визначено шлях синтезу ГК₇ та ГК₇₃, який веде до утворення антеридіогену (Kazmierczak, Kazmierczak, 2009; Kazmierczak, 2010). З папороті *Lygodium circinatum* Sw. виділено антеридіоген-В, відсутній у *L. japonicum* (Thunb.) Sw. Встановлено, що папоротеподібні мають відмінності у складі гіберелінів (Furber et al., 1990, Menendez et al., 2006). Показано, що у лептоспорангіальної папороті *Ceratopteris richardii* Brongn. визначення чоловічої статі гаметофіту детермінується епігенетично екзогормоном антеридіогеном. Антеридіоген секретується жіночими або гермафродитними організмами та індуює розвиток спори у чоловічий гаметофіт. Встановлено, що абсцизова кислота (АБК) блокує дію антеридіогену (Banks, 1993; Yamane, 1998; Guillon, Raquin, 2002; Геращенко, Tanurzic, Banks, 2004; Рожнова 2013).

Для визначення ролі гіберелінів у детермінуванні статі гаметофіту папороті *Blechnum spicant* (L.) Roth використовували екзогенну ГК₄₊₇ та інгібітор синтезу на ділянці від енткаурену до кауренової кислоти – флурпримідол. Показано, що дія ГК₄₊₇ на формування антеридіїв і архегоній була слабкою. Формування антеридіїв інгібувалося флурпримідолом, що підтверджує участь гіберелінів у цьому процесі (Menendez et al., 2006). За допомогою антеридіогену в популяціях папоротей встановлено хімічну взаємодію гаметофітів. Наслідком таких внутрішньо-популяційних взаємодій є поліваріантність онтогенезу гаметофітів і складна віково-статева структура популяцій (Шорина, 2001).

Абсцизова кислота (АБК) розглядається як один з основних фітогормонів, задіяних у формуванні адаптаційного синдрому (Wilkinson, Davies, 2002). Збільшення вмісту АБК у тканинах спричиняє закриття продохів із наступним зменшенням рівня транспірації й відповідно підвищенням вмісту води, що пом'якшує дію стресу (Nejad, Meeteren, 2007). Стимулюючи експресію окремих генів і синтез нових поліпептидів, АБК сприяє формуванню захисних реакцій і підвищенню стійкості рослин (Beck et al., 2007; Shinozaki, 2007; Таланова и др., 2012).

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ

Сучасний стан досліджень основних компонентів фітогормонального комплексу представників відділу *Polypodiophyta*

Гормон	Рослинний об'єкт	Функції	Джерело
Антеридіоген	рід <i>Anemia</i> Sw	Визначення статі	Furber et al., 2008
	<i>Ceratopteris richardii</i> Brongn.	Визначення статі	Banks, 2010
Антеридіоген-В	<i>Lygodium circinatum</i> Sw.	Визначення статі	Menendez et al., 2006
ГК ₄₊₇	<i>Blechnum spicant</i> L. Roth	Формування антеридіїв і архегоніїв	Menendez et al., 2006
АБК	<i>Mohria caffrorum</i> L. Desv.	Проростання спор і ріст протонеми	Shih-Gee et al., 2006
	<i>Marsilea drummondii</i> A. Braun	Ідентифіковано	Pilate et al., 1989
	<i>Marsilea quadrifolia</i> L.	Зміна типу розвитку з водного на повітряний (подовження коренів, розширення верхніх ваї, скорочення міжвузлів)	Lin et al., 2005
ІОК	<i>Davallia trichomanoides</i> Blume	Апікальне домінування	Miller et al., 2001
	<i>Marsilea drummondii</i> A. Braun	Регуляція апікального домінування	Pilate et al., 1989
	<i>Ceratopteris richardii</i> Brongn	Індукція розвитку бічних меристем гаметофіту	Gregoric, Fisher, 2006
Цитокініни	<i>Davallia trichomanoides</i> Blume	Ідентифіковано	Croxdale, 1976
Зеатин, рибозидзеатин, ізопентеніладенін	<i>Marsilea drummondii</i> A. Braun	Регуляція апікального домінування	Miller et al., 2001
16 ізопреноїдних цитокінінів	<i>Salvinia molesta</i> D.S. Mitch.	Ідентифіковано	Arthur et al., 2007
Кінетин (екзогенна обробка)	<i>Mohria caffrorum</i> Sw.	Регуляція росту протонеми	Chia, Raghavan, 1982
	<i>Rumohra adiantiformis</i> (G. Forst.) Ching.	Утворення ризоїдів	Chen, Read, 1983
Бензилладенін	<i>Lycopodium cernuum</i> L.	Пригнічення росту в культурі <i>in vitro</i>	Paull, Chantrachit, 2001
БАП, кінетин, ізопентеніладенін (екзогенна обробка)	<i>Ceratopteris richardii</i> Brongn.	Індукція формування ризоїдальних зачатків нижче апікальної меристеми	Spiro et al., 2004
Зеатин, зеатинрибозид, дігідрозеатин, ізопентеніладенін, ізопентеніладенозин	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Ідентифіковано	Stirk, Van Staden, 2003
Зеатин, зеатинрибозид, дігідрозеатин	<i>Salvinia molesta</i> Mitchell	Ідентифіковано	Stirk, Van Staden, 2003
Жасмонова кислота	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> T. Koronen	Ідентифіковано	Parthier, 1993
	<i>Platycerium bifurcatum</i> (Cav.) C. Chr.	Участь у розвитку гаметофіту на ранніх стадіях	Camloh et al., 1996
	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.)	Індукція синтезу атрактантів	Radhika et al., 1998

АБК папоротей дотепер малодосліджена. Так, проаналізовано вплив абсцизової кислоти на проростання спор і ріст протонеми папороті *Mohria caffrorum* (L.) Desv., а також зв'язок між АБК й іншими гормонами (ГК, індоліл-3-оцтовою кислотою (ІОК), кінетинами) при ре-

гуляції цих процесів. Встановлено, що АБК не впливає на процеси початкового поділу протопласта спори, які призводять до формування ризоїдів і протонеми, однак інгібує подальший ріст протонеми. Зняття інгібуючої дії АБК на подовження нитки протонеми обробкою ГК,

імовірно, відбувалося в результаті стимуляції росту протонеми, а не конкурентної взаємодії ГК із АБК. Водночас, ІОК і кінетин, які не стимулюють ріст протонеми, певною мірою, нівелюють інгібуючий вплив АБК на її ріст (Shih-Gee et al., 2006).

АБК викликала зміну типу розвитку з водного на повітряний у водної папороті *Marsilea quadrifolia* L., що призводило до подовження коренів, розширення поверхні ваї й скорочення міжвузлів. Показано, що окремі АБК-чутливі гени (ABRH) експресуються на початкових етапах такого «перепрограмування». З використанням чистих ізомерів АБК було встановлено, що природний S-(1)-АБК і синтезований R-(2)-АБК препарати здатні індукувати роботу «перемикача» і регулювати експресію ABRH-генів. При порівнянні дії цих двох препаратів у однакових концентраціях виявилось, що морфогенетичний ефект синтетичної АБК сильніший, ніж природної. Використання міченої дейтерієм АБК показало, що нативна АБК метаболізується у дигідрофазеєву кислоту, тоді як R-(2)-АБК повільно метаболізується у 79-гідрокси-абсцизову кислоту (Lin et al., 2005).

Етилен – газоподібний фітогормон, який відіграє важливу роль у регуляції процесу росту і стійкості рослин до стресів (Wang et al., 2002). Відомості про вплив етилену на процеси росту рослин носять протилежний характер. Переважає думка, що етилен виконує роль інгібітору росту рослин (Achard et al., 2003). Водночас встановлено, що залежно від концентрації, виду рослини і умов вирощування етилен здатний стимулювати процеси росту (Pierik et al., 2006). Різну спрямованість дії етилену на рослини пов'язують із його взаємодією з іншими фітогормонами (Vandenbussche, van der Straeten, 2007), зокрема, абсцизовою кислотою (АБК), антагоністом якої є етилен (Wilkinson, Davies, 2009).

Встановлено, що при обробці етиленом гаметофітів папороті *Onoclea sensibilis* L., яка перебувала в темряві, спостерігалось швидке подовження нитки філаменту, інгібування клітинного поділу і гальмування росту ризоїдів. Оптимальна концентрація етилену складала 0,01-0,1 мМ. Процес подовження філаменту був стійким до дії етилену у високій концентрації, і 1 мМ етилену не пригнічував ріст. Розміщення культури гаметофітів у камері маленького розміру імітувало ефект етилену, однак після перенесення рослин у камеру з перхлоратом міді такий ефект не спостерігався. Утворення гаметофітом етилену зафіксовано за допомогою га-

зоридинної хроматографії. При екзогенній обробці 2,4-Д та ІОК в культурі *in vitro* заростків *Pteridium sp.* показано зростання синтезу етилену шляхом впливу на активність ключового ферменту його біосинтезу – міноциклопанкарбоксілази (Materi et al., 2004; Kazmierczak, Kazmierczak, 2009).

Ауксини. Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) бере участь у процесах поділу рослинних клітин, безпосередньо впливає на мітотичний цикл, перехід клітин із стану спокою до активної проліферації (Гамбург і др., 1992).

Виявилось, що рістрегулюючі ефекти етилену й індоліл-3-оцтової кислот при проростанні філаменту й ризоїдів були незалежними. Так, інгібування видовження ризоїдів високими концентраціями ІОК не пов'язане з індукцією синтезу етилену ауксином (Miller et al., 2001).

При дослідженні участі фітогормонів в апікальному домінуванні папороті *Davallia trichomanoides* Blume було показано, що латеральні бруньки можна активувати шляхом видалення верхівки головного стебла. Обробка ауксином не замінювала ефект декапітованої верхівки. Проведення біотесту і хроматографічний аналіз не виявили ауксину у верхівці. Під час розвитку у ваях цієї папороті синтезується ауксин, однак він не регулює процес росту бічних бруньок (Miller et al., 2001; Dun et al., 2006).

У водної папороті *Salvinia molesta* Mitchell було ідентифіковано ІОК у кількості 393 пмоль/г сухої речовини, однак дослідники не змогли пояснити причину такої великої концентрації гормону (Arthur et al., 2007).

Встановлено, що екзогенні ауксини (α -нафтілукусна і 2,4,5-тріхлорофеноксиукусна кислоти) індукують розвиток бічних меристем гаметофіту папороті *Ceratopteris richardii* Brongn. і генерують розвиток чоловічого типу рослин. Антагоніст ауксину – *p*-хлорофеноксиізомаляна кислота – пригнічує розвиток бічних і апікальних меристем і генерує появу кулеподібного гаметофіту. Порушення транспортування ауксину під впливом 2,3,5-трийодбензойної кислоти призводить до тимчасової затримки процесу росту бічних меристем, у той час як блокування транспорту ауксину *n*-1-нафтілфталомовою кислотою провокує утворення із вторинних бічних меристем різних за формою рослин. Вважається, що у папороті *Ceratopteris richardii* Brongn. ауксин є посередником в активації процесу розвитку бічних меристем (Hill, 2001; Hou et al., 2004). Показано, що транспортування ауксину з бічної меристеми до інших частин гаметофіту відбувається

під час росту й розвитку папороті. Ауксин контролює утворення ризоїдів на гаметофіті й впливає на прояв тотипотентності клітин. Проведені дослідження дозволили створити модель регуляції ауксином активності латеральних бруньок і меристематичної активності впродовж розвитку гаметофіту (Gregoric, Fisher, 2006). У *Dryopteris affinis* екзогенна обробка ауксинами і гіберелінами викликала жіночу стерильність (Menendez et al., 2006). Майже у всіх папоротей спостерігається так зване згорнуте листоскладання (равликоподібне скручування) за рахунок підвищеного синтезу ІОК на абаксіальній поверхні молодих вай. Поступово синтез ауксину на обох поверхнях вирівнюється і вай розпрямляється (Рейвн и др., 1990).

Цитокініни. Дослідження цитокінінів у папоротей розпочато в 80-х роках ХХ сторіччя. Значна кількість результатів була отримана стосовно впливу екзогенних цитокінінів на ріст рослин у культурі. Так, було встановлено, що кінетин не впливав на ріст протонеми папороті *Mohria caffrorum* Sw., проте значною мірою нівелював інгібіторний вплив на нього АБК (Chia, Raghavan, 1982). Цитокініни є необхідним компонентом культурального середовища при мікроклональному розмноженні декоративної папороті *Rumohra adiantiformis*, вони необхідні для розвитку нової ризомної маси (Chen, Read, 1983). Бензиладенін, який подовжує життя багатьох зрізаних рослин, скорочує його у папороті *Lycopodium cernuum* (Paull, Chantrachit, 2001).

Роль цитокінінів у регуляції фотоморфогенезу вивчалася під час росту *Ceratopteris richardii* (Spiro et al., 2004; Salmi, 2010). Навіть дуже низькі субнанолярні концентрації БАП, кінетину та ізопентеніладеніну змінюють швидкість росту, поділу, розтягування та диференціації клітин. Вищі концентрації індують формування ризоїдальних зачатків нижче апікальної меристеми. У рослин, що росли в темряві, вони також індують події, опосередковані червоним і синім світлом, що свідчить про стимуляцію фітохромних і криптохромних сигналів. Проте, обробка цитокінінами не замінює дію світла повністю, принаймні, не індуює гермафродитний розвиток або проростання спор у темряві.

Крім того, цитокініни не стимулюють синтез хлорофілу гаметофіту, який росте в темряві й здатний, на відміну від квіткових рослин, утворювати зрілі хлоропласти без світла. Ці дані є доказом еволюційного консерватизму між квітковими рослинами і папоротеподібними

стосовно ролі цитокінінів в регуляції фотоморфогенезу (Spiro et al., 2004; Menendez et al., 2009).

Визначено якісний склад цитокінінів *Azolla filiculoides* Lamarck і *S. molesta*. За допомогою біотесту в *A. filiculoides* виявлено активність, яка відповідає зеатину, зеатинрибозиду, дигідрозеатину, ізопентеніладеніну та ізопентеніладенозину, тоді як у *S. molesta* детектовано лише перші три цитокініни (Stirk, van Staden, 2003). Папороті, зелені водорості та мохи містять лише декілька зв'язаних форм цитокінінів – ізопентеніладеніну та зеатину, тоді як вищі рослини містять складніший їх набір, зокрема, кон'югат дигідрозеатину. Вважається, що спосіб кон'югації ускладнюється паралельно з розвитком вищих рослин (Auer, 1997).

У *S. molesta* виділено та ідентифіковано 16 ізопреноїдних цитокінінів у достатньо великій кількості (81,62 пмоль/г сухої речовини). При дослідженні *S. molesta* як джерела цитокінінів встановлено, що в умовах культури *in vitro* у поживне середовище переходить лише чотири цитокініни у невеликій кількості. Після закладання папороті на компост через 14 днів вміст цитокінінів зменшується на 17% (Arthur et al., 2007).

У водної папороті *Marsilea drummondii* A.Br. ендегенні фітогормони досліджували у зв'язку з вивченням явища апікального домінування. У верхівкових бруньках вміст зеатину та зеатинрибозиду значно вищий, ніж у молодших заінгібованих бруньок. У субапікальній бруньці знайдено аномально високий вміст ізопентеніладеніну. Саме ця брунька розпочинає швидко розвиватися після декапітації, і дослідники розглядають ізопентеніладенін як резервну форму для гормонів зеатинового ряду (Pilate et al., 1989). При культивуванні *Plagiomnium cuspidatum in vitro* обробка латеральних бруньок у декапітованих гаметофорів ІОК, кінетином та бензиладеніном відновлює інгібуючий ефект верхівкової бруньки, при цьому утворюються рослини, подібні до інтактних контрольних за анатомо-морфологічною та будовою (Nyman, Cutter, 1981).

Жасмонова кислота (ЖАК). Жасмонати належать до групи фізіологічно активних речовин, які впливають на ріст і розвиток рослин (Wasternack, 2007). Методом радіоімунологічного аналізу з жасмонат-специфічними антисироватками жасмонати виявлено у папоротей (Parthier, 1993). Показано, що ЖАК задіяна на ранніх стадіях розвитку гаметофіту й культури протопластів спорофіту папороті *Platycerium*

bifurcatum (Cav.) C. Chr. ЖАК безпосередньо не впливає на процес проростання спор й утворення первинних ризоїдів, але сприяє ранньому розвитку гаметофіту, що підтверджує поява більш довгих первинних ризоїдів, а також їх кількісне зростання та збільшення числа клітин гаметофіту. ЖАК у концентрації 1 мкМ стимулює процес переходу гаметофіту від стану ниткоподібної протонеми до плоского заростку. Оптимальне подовження первинних ризоїдів та найвища активність поділу клітин гаметофіту спостерігається при концентрації ЖАК 0,01-1 мкМ, тоді як найбільша кількість ризоїдів на гаметофіті утворюється при 0,1-1 мкМ. ЖАК (0,01 мкМ) також стимулює початок поділу протопластів. Винятком є експерименти з вивчення впливу ЖАК на процес проростання спор, результати яких показали, що концентрації фітогормону вищі від 1 мкМ пригнічували процеси подовження й поділу клітин (Samloh et al., 1996).

Папоротеподібні є одними з найбільш поширених рослин на планеті, однак, незважаючи на розповсюдження, тварини поїдають папороті значно рідше, ніж квіткові рослини. Чим це можна пояснити? Ураження листків *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn єгипетською бавовняною совкою *Spodoptera littoralis* й лінійчатим папоротевим пильщиком *Strongylogaster multifasciata*, а також механічне ушкодження спричинюють дуже низькі рівні емісії суміші атрактантів летких органічних сполук (ЛОС), яка містить переважно терпеноїди. Викид подібних речовин можна стимулювати екзогенною обробкою ЖАК, яка індукує синтез атрактантів у квіткових рослин. Квасоля, кукурудза, бавовна, тополя, тютюн, картопля, арабідопсис – ці та інші покритонасінні, як відомо, після механічного ушкодження синтезують у листках великі кількості ЖАК (Chehab et al., 2012). Екзогенна обробка вай ЖАК призводить до інтенсивного викиду суміші ЛОС. Подібно до цього, обробка попередниками ЖАК – 12-оксофїтодієновою кислотою (ОФДК) і α -ліноленовою кислотою також спричиняє емісію ЛОС, хоча і з нижчою інтенсивністю порівняно з безпосередньою обробкою ЖАК. Виділення терпеноїдів при обробці ЖАК може бути заблоковано фосфідоміцином і мевіноліном, які є інгібіторами МЕР-і МВА шляхів у покритонасінних. Тобто, подібно до вищих рослин, терпеноїдні ЛОС утворюються в папороті за допомогою подібних ЖАК-чутливих шляхів. Однак дуже низькі кількості терпеноїдів, які утворюються після ушкодження папоротей траводни-

ми організмами або в результаті механічних пошкоджень, різко контрастують з тим, що має місце серед вищих рослин. Припускають, що шкідники *C. multifasciata* і *C. littoralis* не викликають утворення достатніх рівнів ЖАК, необхідних для активації МЕР і МВА-шляхів і подальшого виділення ЛОС у папороті. Ймовірно, папоротеподібні не потребують додаткового захисту за участю ЛОС. Папороті містять інданони, ціаногенні глікозиди та дубильні речовини. Чи є наявність високотоксичних речовин у вай папороті достатньою умовою, щоб уникнути механічного поїдання тваринами? Значення швидкої й адекватної відповіді на зовнішнє подразнення для організму, що проводить усе життя на одному місці і неспроможне втекти від небезпеки, важко переоцінити. Ми можемо тільки здогадуватися, але очевидно, що навіть без досконалого механізму непрямого захисту покритонасінних, папороті успішно колонізували нашу планету (Radhika et al., 1998).

Таким чином, найбільш вивченими у папоротей є гормональна регуляція детермінації статі (гібереліни і гіберелоподібні речовини), а також ЖАК-залежні захисні механізми, подібні до таких у покритонасінних. Однак, особливості фітогормонального балансу, регуляції метаболічних процесів, участь окремих груп фітогормонів в онтогенезі різних життєвих форм папоротей залишаються мало вивченими.

Висновки

Папоротеподібні (*Polypodiophyta*) за чисельністю і різноманітністю складають домінуючу групу рослин. У результаті пристосування до умов існування утворилися життєві форми, які різняться за будовою й фізіологічними особливостями. Останнім часом папороті привертають особливу увагу дослідників у зв'язку з вивченням еволюційної історії рослинного царства. Водночас папороті залишаються найбільш дискусійною групою рослин у систематиці і філогенії. Подальше дослідження структурно-функціональних особливостей, вивчення процесів розвитку спорофіту й гаметофіту, дослідження фітогормональної системи сприятиме розв'язанню низки питань птеридології, зокрема, встановленню зв'язків таксонів вищого рангу, розробці філогенетичної системи папоротей, розумінню характеру регуляції онтогенезу й особливостей формуванню адаптаційних пристосувань, тощо.

ЛІТЕРАТУРА

- Арнаутова Е.М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. – Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2008. – 456 с.
- Безсмертна О.О. Папоротепоподобні флори України: хорология, ценология, охорона: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 2012. – 20 с.
- Безсмертна О.О., Перегрим М.М., Вашека О.В. Рід *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*) у природній флорі України // Укр. бот. журн. – 2012. – Т. 69, № 4. – С. 544-558.
- Блюм Я.Б., Красиленко Ю.А., Емец А.И. Влияние фитогормонов на цитоскелет растительной клетки // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 4. – С. 557-573.
- Вашека О., Кліц Ю. Діагностичне значення будови лусок папоротей роду *Asplenium* L. Флори України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біологічна. – 2013. – Вип. 61. – С. 51-57.
- Вашека О.В., Безсмертна О.О. Атлас папоротей флори України. – К., 2012. – 160 с.
- Вашека О.В., Брайон О.В. Класифікація ритмів сезонного розвитку папоротей регіонів із помірним кліматом // Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2000. – Вип. 3. – С. 24-28.
- Визначник рослин України / За ред. Д.К. Зерова. – К.: Урожай, 1965. – 866с.
- Гамбург З., Еникеева А.Г., Швецов С.Г. Влияние ауксина на поглощение меченых аминокислот и их включение в белок при переходе из состояния покоя к активной пролиферации // Физиология и биохимия культ. растений. – 1992. – Т. 24, № 1. – С. 47-53.
- Герацинков Г.А., Рожнова Н.А. Участие фитогормонов в регуляции пола у растений // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 5. – С. 634-648.
- Гладкова В.Н. Семейство *Vittarioideae* // Жизнь растений / Под. ред. А.Л. Тахтаджяна. – Москва: Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 194-195.
- Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2001. – 158 с.
- Державина Н.М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом.: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – Москва, 2006. – 42с.
- Державина Н.М. Экологическая анатомия ваий папоротников // Modern Phytomorphology. – 2014. – № 5. – С. 143-150.
- Дерфлинг К. Гормоны растений: Системный поход. – Москва: Мир, 1985. – 304 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В. Екофлора України. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 284 с.
- Жизнь растений. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. – Москва: Просвещение, 1978. – 513 с.
- Корчагина И.А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. – Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2001. – 696 с.
- Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. – Москва: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
20. Мосякін С.Л., Тищенко О.В. Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України // Укр. ботан. журн. – 2010. – Т. 67, № 6. – С. 802-817.
- Озолина Н.В., Прадедова Е.В., Салаяев Р.К. Динамика изменения гормонального статуса корнеплода столовой свеклы (*Beta vulgaris* L.) в онтогенезе и ее связь с динамикой накопления сахаров // Изв. АН [Россия]. Сер. Биология. – 2005. – № 1. – С. 30-35.
- Определитель высших растений Украины / Отв. ред. Ю.Н. Прокудин. – Киев: Наук. думка, 1987. – 547 с.
- Растения Центральной Азии. По материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова. Вып. 1. Введение. Папоротники. Библиография. / Под. ред. И.Т. Васильченко, В.И. Грубова. – Москва: Изд-во Академии наук СССР, 1963. – 182 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – Москва: Мир, 1990. – Т. 1. – 348 с.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.Л., Васюк В.А., Веденічева Н.П. Гормональний комплекс рослин і грибів. – К., 2003. – 186 с.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.Л., Васюк В.А. Фітогормони судинних рослин і спорових // Проблеми фітогормонології. / За ред. К.М. Ситника. – К., 2007. – С. 270-346.
- Стеценко Н.М. Папороті: інтродукція, розмноження, біохімія, господарське значення, народна медицина. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 140 с.
- Сурова Т.Д. Семейство *Huperophyllaceae* // Жизнь растений / Под. ред. А.Л.Тахтаджяна.– Москва: Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 218-222.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Фролова С.А. Влияние абсцизовой кислоты на экспрессию генов цистеиновой протеиназы и ее ингибитора при холодной адаптации растений пшеницы // Физиология растений – 2012. – Т. 59, № 4. – С. 627-631.
- Флора УРСР/ Під ред. О.В. Фоміна. – К.: Вид-во Академії наук УРСР, 1940. – Т. 2. – 589 с.
- Червона книга України: Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
- Шорина Н.И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых *Polypodiophyta* // Экология. – 2001.– № 3. – С. 182-187.

- Шретер А.И., Карнишина Л.М. Использование папоротников флоры СССР в научной и народной медицине // Растительные ресурсы. – 1975. – Т. 11, № 4. – С. 585-597.
- Эсау К. Анатомия растений. – Москва: Мир, 1969. – 565 с.
- Achard P., Vriezen W., van der Straeten D., Harberd N. Ethylene regulates Arabidopsis development via the modulation of DELLA protein growth repressor function // Plant Cell. – 2003. – V. 15. P. 2816-2825.
- Arthur G.D., Stirk W.A., Novak O., Hekera P., Staden J. Occurrence of nutrients and plant hormones (cytokinins and IAA) in the water fern *Salvinia molesta* during growth and composting // Environ. Exp. Bot. – 2007. – V. 61. – P. 134-144.
- Arthur G.D., Stirk W.A., Novák O., Hekera P., Van Staden J. Occurrence of nutrients and plant hormones (cytokinin and IAA) in the water fern *Salvinia molesta* during growth and composting // Environ. Exp. Bot. – 2007. – V. 61. – P. 137-144.
- Auer C.A. Cytokinin conjugation: recent advances and patterns in plant evolution // Plant Growth Regul. – 1997. – V. 23. – P. 17-32.
- Banks J.A. Mutations affecting the sexual phenotype of the *Ceratopteris richardii* gametophyte // J. Cell. Biochem. – 2010. – Suppl. 17 B. – P. 13.
- Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattacharai T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress // J. BioSci. – 2007. – V. 32. – P. 501-510.
- Benkova E., Chist A., Triml J., Jugens G. Role of hormonal regulation of auxin and cytokinin in lateral root development // XV Congress Federation of European Societies of Plant Biology (17–21 July 2006). – Lyon, 2006. – P. 117.
- Bradford K.J., Trewavas A.J. Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action // Plant Physiol. – 1994. – V. 105. – P. 1029-1036.
- Camloh M., Ravnikar M., Zel J. Jasmonic acid promotes division of fern protoplasts, elongation of rhizoids and early development of gametophytes // Physiol. Plant. – 1996. – V. 97. – P. 659-664.
- Chase M.W., Reval J.L. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III // Botanical Journal Linnean Society. – 2009. – № 161. – P. 122-127.
- Chehab E.W., Yao C., Henderson Z., Kim S., Braam J. *Arabidopsis* touch-induced morphogenesis is jasmonate mediated and protects against pests // Curr. Biol. – 2012. – V. 22. – P. 243-251.
- Chen S.Y., Read P.E. Micropropagation of leatherleaf fern (*Rumohra adiantiformis*) // Proc. Fla. State Hort. – 1983. – V. 96. – P. 266-269.
- Chia S.G.E., Raghavan V. Abscisic acid effect on spore germination and protonemal growth in the fern, *Mohria caffrorum* // New Phytol. – 1982. – V. 92. – P. 31-37.
- Chow B., Court P.M. Hormone signaling from a developmental context // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55. – P. 247-251.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns // Phytotaxa. – 2011. – V. 19. – P. 7-54.
- Croxdale J.G. Hormones and apical dominance in the fern *Davallia* // J. Exp. Bot. – 1976. – V. 27. – P. 801-815.
- Davies P.J. Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction // Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action / Ed. P.J. Davies. – Dordrecht: Kluwer, 2004. – P. 15-35.
- Dun E.A., Ferguson B.J., Beveridge C.A. Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? // Plant Physiol. – 2006. – V. 142. – P. 812-819.
- Furberg M., Lewis N., Graham L.P. New synthesis pathways from gibberellins to antheridiogens isolated from tree fern genus *Anemia* // J. Org. Chem. – 2008. – V. 55. – P. 4860-4870.
- Gabancho L. R., Prada C. The genus *Hymenasplenium* (*Aspleniaceae*) in Cuba, including new combinations for the Neotropical species // Amer. Fern J. – 2011. – V. 101. – P. 265-281.
- Granados B., Pérez-García B., Mendoza A. Sexual phase of the ferns *Odontosoria chlechtendalii* and *Odontosoria candens* (*Dennstaedtiaceae*) Rev // Biol Trop. – 2007. – V. 51. – P. 675-681.
- Gregoric M., Fisher R. Auxin regulates lateral meristem activation in developing gametophytes of *Ceratopteris richardii* // Can. J. Bot. – 2006. – V. 84. – P. 1520-1530.
- Guillon J.M., Raquin C. Environmental sex determination in the genus *equisetum*: sugars induce male sex expression in cultured gametophytes // Int. J. Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 825-830.
- Haufler C. Species concept and speciation in pteridophytes // Pteridology in Perspective. – Kew., 1996. – P. 291-305.
- Haufler C.H., Hooper E.A., Therrien J.P. Modes and mechanism of speciation in pteridophytes: Implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats // Plant Spec. Biol. – 2000. – V 15. – P. 223-236.
- Hill J.P. Meristem development at the sporophyll pinna apex in *Ceratopteris richardii* // Int. J. Plant Sci. – 2001. – V. 162. – P. 235-247.
- Hou G., Hill J.P., Blancaflor E.B. Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in *Ceratopteris richardii* // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55. – P. 685-693.
- Hovenkamp P. A monograph of the *Pyrrosia* (*Polypodiaceae*). – Leiden: Brill Leiden Univ. Press, 1986. – P. 55-56.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ПАПОРОТЕПОДІБНИХ

- Jaillais Y, Chory J* Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration // *Nat. Struct. Mol. Biol.* – 2010. – V. 17. – P. 642-645.
- Kazmierczak A.* // *Gibberellic Acid and Ethylene Control Male Sex Determination and Development of Anemiphyllitidis Gametophytes* // *Working with Ferns* / Eds.: H. Fernandez, A. Kumar, M.A. Revilla. – New York: Springer, 2010. – P. 49-65.
- Kazmierczak A., Kazmierczak J.* Contrasting effect of ethylene perception and synthesis inhibitor on GA₃-induced antheridiogenesis and the level of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in *Anemia phyllitidis* gametophytes // *Environ. Exp. Bot.* – 2009. – N 66. – P. 172-177.
- 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-(2) and S-(1) isomers // *J. Exp. Bot.* – 2005. – V. 56. – P. 2935-2948.
- Lin S.-J., Ebihara A., Wang D., Iwatsuki K.* Systematic studies of *Polystichum* (*Dryopteridaceae*) in Japan (I): *P. fibrillosopaleaceum* var. *marginale* is a diploid hybrid between *P. fibrillosopaleaceum* and *P. igaense* // *Amer. Fern J.* – 2011. – V. 101. – P. 295-306.
- Materi Doug M., Dione Leo A., Cumming Bruce G.* Auxin-stimulated ethylene production in fern gametophytes and sporophytes *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* – 2004. – V. 69. – P. 27-31.
- Matos F.B., Labiak P.H., Sylvestre L.S.* A new Brazilian species of the genus *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*) // *Amer. Fern J.* – 2009. – V. 99. – P. 101-105.
- May L.W.* The economic uses and associated folklore of ferns and fern allies // *Bot. Rev.* – 1978. – V. 44. – P. 491-528.
- Menendez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernandez H.* Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. // *Plant Cell Rep.* – 2006. – V. 25 – P. 1104-1110.
- Menendez V., Revilla M.A., Fal M.A., Fernandez H.* The effect of cytokinins on growth and sexual organ development in the gametophyte of *Blechnum spicant* L. // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* – 2009. – V. 96. – P. 245-250.
- 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.* – 2006. – V. 25. – P. 85-91.
- Miller P. M., Sweet H. C., Miller J. H.* Growth regulation by ethylene in fern gametophytes. I. Effects on protonemal and rhizoidal growth and interaction with auxin // *Can. J. Bot.* – 2001. – V. 24. – P. 237-243.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M.* Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev, 1999. – 345 p.
- Nejad A.R., van Meeteren U.* The role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 627-636.
- Nyman L.P., Cutter E.G.* Auxin-cytokinin interaction in the inhibition, release, and morphology of gametophore buds of *Plagiomnium cuspidatum* from apical dominance // *Can. J. Bot.* – 1981. – V. 59. – P. 750-762.
- Ogura Y.* Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophytes*. – Berlin-Stuttgart: Borntraeger, 1972. – 358 p.
- Page C.* Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2002 – V. 119. – P. 1-33.
- Parthier B.* Jasmonates: hormonal regulators or stress factors in leaf senescence? // *J. Plant Growth Regul.* – 1993. – V. 9. – P. 57-63.
- Paull R.E., Chantrachit T.* Benzyladenine and the vase life of tropical ornamentals // *Postharvest Biol. Technol.* – 2001. – V. 21. – P. 303-310.
- Pierik R., Tholen D., Poorter H., Visser E., Voeseek L.* The Janus Face of Ethylene: Growth Inhibition and Stimulation // *Trend Plant Sci.* – 2006. – V. 11. P. 178-182.
- Pilate G., Sossountzov L., Miginiac E.* Hormone levels and alic dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A.Br. // *Plant Physiol.* – 1989. – V. 90. – P. 907-912.
- Pryer K.M., Schuettpelz E.* Ferns (*Monilophyta*) // *The timetree of life* / Eds. S.B. Hedges, S. Kumar – Oxford University Press, 2009. – P. 153-156.
- Ranker, T. A., Smith A. R., Haufler C. H., Schneider H.* Phylogeny and evolution of grammitid ferns (*Grammitidaceae*): a case of rampant morphological homoplasy // *Taxon.* – 2004. – V. 53. – P. 415-428.
- Ross M.* Mapping the world's pteridophyte diversity – systematics and floras // *Pteridology in Perspective.* – Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. – P. 29-42.
- Rothwell G.W.* Complex Paleozoic Filicales in the evolutionary radiation of ferns // *Amer. J. Bot.* – 1987. – V. 74. – P. 458-461.
- Rothwell G.W.* Pteridophytic evolution: An often underappreciated phylogenetic success story // *Review Palaeobotany Palynology.* – 1996. – V. 90. – P. 209-222.
- Salmi M.L., Bushart T.J., Roux S.J.* Cellular, Molecular and Genetic Changes during the Development of *Ceratopteris richardi* Gametophytes // *Working with Ferns* / Eds.: Fernandez H., Kumar A., Revilla M.A. – New York: Springer, 2010. – P. 11-24.
- Shih-Gee E. Chi A, V. Raghavan* Abscisic acid effects on spore germination and protonemal growth in the fern *Mohria caffrorum* // *New Phytol.* – 2006. – V. 92. – P. 31-37.

- Shinozaki K., Yamaguchi– Shinozaki K.* Gene networks involved in drought stress response and tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 221-227.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G.* A classification for extant ferns // *Taxon.* – 2006. – Vol. 55, N 3. – P. 705-731.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G.* Biology and evolution of Ferns and Lycophytes. – Cambridge: Cambridge University Press, 2008. – P. 417-467.
- Spiro M.D., Torabi B., Cornell C.N.* Cytokinins induce photomorphogenic development in dark-grown gametophytes of *Ceratopteris richardii* // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45. – P. 1252-1260.
- Stirk W.A., van Staden J.* Occurrence of cytokinin-like compounds in two aquatic ferns and their exudates // *Environ. and Exp. Bot.* – 2003. – V. 49. – P. 77-85.
- Straszewski H.R.* Die farnGattung *Platyserium* // *Flora.* – 1915. – V 108. – P. 271-310.
- Tanurdzic M., Banks J.A.* Sex-determining mechanisms in land plants // *Plant Cell.* – 2004. – V. 16. – P. 61-71.
- Taylor T. N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany The Biology and Evolution of Fossil Plants. – Academic Press is an imprint of Elsevier, 2009. – 1230 p.
- Valledor L., Menéndez V., Canal M.J., Revilla A., Fernández H.* Proteomic approaches to sexual development mediated by antheridiogen in the fern *Blechnum spicant* L. // *Proteomics.* – 2014. – V. 14. – P. 2061-2071.
- Vandenbussche F., van der Straeten D.* One for all and all for one: cross-talk of multiple signals controlling the plant phenotype // *J. Plant Growth Regul.* – 2007. – V. 26. – P. 178-187.
- Wang K.L.C., Li H., Ecker J.R.* Ethylene biosynthesis and signaling networks // *Plant Cell.* – 2002. – V. 14. – P. 131-151.
- Wasternack C.* Jasmonates: an update on the biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // *Ann. Bot.* – 2007. – V. 100. – P. 1-17.
- Wilkinson S., Davies W.J.* ABA-Based Chemical Signalling: The Co-ordination of Responses to Stress in Plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 195-210.
- Wilkinson S., Davies W.* Ozone Suppresses Soil Drying and Abscisic Acid (ABA)- Induced Stomatal Closure via an Ethylene-Dependent Mechanism // *Plant Cell Environ.* – 2009 – V. 32. – P. 949-959.
- Yamane H.* Volatile Emission in Bracken Fern Is Induced by Jasmonates but Not by *Spodoptera littoralis* or *Strongylogaster multifasciata*. Fern antheridiogens // *Int. Rev. Cytol.* – 1998. – V. 184. – P. 1-32.

Надійшла до редакції
10.11.2014 p.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF PTERIDOPHYTES (*POLYPODIOPHYTA*)

L. M. Babenko¹, O. A. Sheyko¹, I. V. Kosakivska¹, N. P. Vedenichova¹,
V. A. Nehretskiy¹, O. V. Vasheka²

¹*M.G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

e-mail: phytohormonology@ukr.net

²*O.V. Fomin Botanical Garden
of Taras Shevchenko Kyiv National University
(Kyiv, Ukraine)*

The review analyzed and summarized information about the structural and functional characteristics of higher spore plants that belong to the department of pteridophytes (*Polypodiophyta*). The main types of life cycles and phenological rhythm of ferns were observed. Considerable attention is paid to the study of anatomical and morphological characteristics of the sporophyte and gametophyte. First summarizes the information about major components of phytohormone complex identified in different parts of the sporophyte. The participation of gibberelins in the definition of sexual polymorphism, abscisic acid in the regulation of the breaking dormancy of spore, auxin and cytokinin in shaping of ferns leaves were discussed.

Key words: *Polypodiophyta, spore plants, life cycle, gametophyte, sporophyte, phytohormones*

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ (*POLYPODIOPHYTA*)**

Л. М. Бабенко¹, Е. А. Шейко¹, И. В. Косаковская¹, Н. П. Веденичева¹,
В. А. Негрецкий¹, Е. В. Вашека²

¹*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

e-mail: phytohormonology@ukr.net

²*Ботанический сад им. акад. А.В. Фоміна
Киевского национального университета им. Тараса Шевченка
(Киев, Украина)*

Проанализированы и обобщены сведения о структурных и функциональных характеристиках высших споровых растений, которые относятся к отделу папоротниковидные (*Polypodiophyta*). Рассмотрены основные типы жизненных циклов и феноритмов папоротников. Значительное внимание уделено анатомо-морфологическим характеристикам спорофита и гаметофита. Впервые обобщены данные об основных компонентах фитогормонального комплекса, идентифицированных в разных частях спорофита, обсуждено участие гибберелинов и гибберелиноподобных веществ в определении полового полиморфизма, абсцизовой кислоты – в регуляции процесса выхода спор из состояния покоя, ауксинов и цитокининов – в формировании вай папоротников.

Ключевые слова: *Polypodiophyta, спорове растения, жизненный цикл, гаметофит, спорофит, фитогормоны*