

УДК 576.16:577.175.1:582.2/3

ФІТОГОРМОНИ В ОНТОГЕНЕЗІ СУДИННИХ СПОРОВИХ РОСЛИН

© 2012 р. Л. В. Войтенко

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

У огляді наведено результати досліджень функціональної ролі фітогормонів у регуляції морфо-фізіологічних процесів судинних спорових рослин. Встановлена подібність між функціонуванням фітогормонів (ауксинів, цитокінінів, гіберелінів, абсцизової та жасмонової кислот) у вищих та нижчих рослин.

Ключові слова: судинні спорові рослини, фітогормони, ріст, розвиток, онтогенез

Однією з найбільш ефективних систем міжклітинної регуляції у рослин є фітогормони, які контролюють і координують всі без винятку фізіологічні і морфогенетичні функції.

Перші здогадки про існування у рослин речовин, які функціонально подібні до гормонів тварин, висловив у 1880 році Ч. Дарвін. Досліджуючи рухи рослин за дії світла – тропізми, він вперше експериментально довів, що рослині організми функціонують за тими ж основними законами, що й тваринні. У книзі «Здатність до руху рослин» (The Power of Movement in Plants) він писав: «Когда проростки свободно выставлены на боковой свет, то из верхней части в нижнюю передается какое-то влияние, заставляющее последнюю изгибаться. ... Только кончик (корня) чувствителен к этому воздействию и передает некоторое влияние или стимул в соседние части, заставляя их изгибаться» (Дарвін, 1941). Дарвін передбачав існування якоїсь хімічної сполуки, яка бере участь у передачі подразнення рослин і порівнював роль верхівок осьових органів з координуючою роллю мозку у нижчих тварин. На жаль, ці передбачення були надовго забуті і лише на початку минулого століття його ідеї підхопив і почав розвивати М.Г. Холодний. Саме його роботи дали поштовх до активного вивчення фітогормонів як регуляторів росту та розвитку рослин. Нині до

цих речовин крім ауксинів, цитокінінів, гіберелінів, абсцизинів та етилену відносять жасмонову та саліцилову кислоти, деякі вітаміни групи В – тіамін, ніацин (нікотинова кислота) і піридоксин, брасиностероїди тощо (Мусатенко, 2009).

Літературні дані щодо функціональної ролі фітогормонів у регуляції морфо-фізіологічних процесів у судинних спорових рослин поодинокі і часто розрізнені. Більшість робіт присвячено вивченню ролі фітогормонів у процесах росту та розвитку рослин у відповідь на їх екзогенний вплив. Встановлено, що різні концентрації екзогенної індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) по різному впливали на формування апексу протонеми у папороті *Dryopteris varia*. Якщо спори проростали на середовищі, де кількість ІОК становила 1-0,01 пМ, то формування апікального булавоподібного сосочка протонеми прискорювалося ще до стадії формування двох-трьох клітин. Але якщо спори пророщували в середовищі з вищою концентрацією ІОК (10-100 пМ), то той самий апекс швидше виокремлювався у ризоїд (Nakazawa, 1959).

При введенні кінетину у культуральне середовище вирощування *Equisetum arvense* спостерігалось формування безстатевого спорофіту із гаметофіту. У середовищі з вмістом $5 \cdot 10^{-10}$ – $5 \cdot 10^{-7}$ г/мл кінетину гаметофіт повністю трансформувался у гаплоїдний спорофіт. У середовищі з концентрацією кінетину $5 \cdot 10^{-6}$ – $5 \cdot 10^{-4}$ г/мл спостерігалось незначне утворення калюсоподібної клітинної маси, з якої форму-

Адреса для кореспонденції: Войтенко Леся Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
E-mail: Lesya_voytenko@ukr.net

валися спорофітні структури – пагони (Ооуа, 1974). Введення у культуральне середовище 1-нафтілоцтової кислоти, ІОК, гіберелової кислоти, глюкози і сахарози було не ефективним для індукції апогамії.

Ініціація розвитку спорофітних пагонів *Equisetum arvense* у культуральному середовищі індукується обробкою тканин гаметофіту бензиламінопурином (БАП) (Kuriyama et al., 1992; 1993). Спори хвоща польового, які культивувалися на середовищі без цитокінінів, проростали через 2-3 дні після замочування і формували гаметофіт з нормальними вакуолізованими клітинами, а введення цитокінінів сприяло утворенню глобулярної клітинної маси, що складалася з маленьких та щільних клітин. Розвиток спорофіту був наслідком подальшого культивування гаметофіту (Kuriyama, Maeda, 1999).

Аналіз літератури показав, що кількість робіт, присвячених дослідженню ендогенних фітогормонів у судинних спорових рослин, невелика. Наявність ауксинів (Chenou-Fleurg, 1968), гіберелінів (Kato et al., 1962) та цитокінінів (Schraudolf, Fisher, 1979) у птеридофітів лише припускалася на підставі результатів біотестів та тонкошарової хроматографії (ТШХ), хоча присутність абсцизової кислоти (АБК) була підтверджена хімічними методами (Yamane et al., 1980).

Перша хімічна ідентифікація цитокінінів у судинних спорових рослин (у трьох різних типів спорофітів – *Equisetum arvense*, *Lygodium japonicum* та *Dryopteris crassirhizoma*) була здійснена у 1983 році за допомогою методу газової хроматографії та селективним моніторингом іонів (Yamane et al., 1983). Виявлена присутність ізопентеніладенозину (іПА) у фертильних пагонах *Equisetum arvense* та *Dryopteris crassirhizoma*, ізопентеніладеніну (іП) – у стерильному та фертильному пагонах *Equisetum arvense*. Показано, що кількість іПА у фертильному пагоні *Equisetum arvense* була набагато вищою, ніж у стерильному, тоді як вміст іП в обох пагонах – майже однаковий. На основі цих даних автори дійшли до висновку, що цитокініни є важливим індуктором росту на стадії фертильного розвитку у птеридофітів, подібно до бріофітів (Vopp, 1968; Beutelmann, 1977; Wang, Cove, 1980) та вищих рослин. Слід зазначити, що на відміну від перелічених вище методів, біотестові дослідження не виявили цитокінінової активності у *Lygodium japonicum* та стерильному пагоні *Equisetum arvense*.

Цитокінінову активність виявлено у рослинних екстрактах та культуральному середовищі після вирощування двох видів водяних папоротей – *Azolla filiculoides* та *Salvinia molesta* за допомогою біотесту. В екстрактах *Azolla filiculoides* ця активність була представлена зеатином (З), зеатинрибозидом (ЗР), іП, іПА та дигідрозеатином (ДГЗ), у *Salvinia molesta* – З, ЗР і ДГЗ (Stirk, van Staden, 2003).

У стерильних та фертильних листках трьох видів *Equisetum* було знайдено також жасмонову кислоту та близькі до неї речовини і АБК, концентрації яких змінювались залежно від того, коли проводився аналіз – до чи після висипання спор (Dathe et al., 1989).

До фітогормонів відносять також брасиностероїди – речовини стероїдної природи з підвищеною рістстимулюючою активністю і плейотропним ефектом, які регулюють різноманітні процеси розвитку такі, як ріст, проростання насіння, цвітіння, ризогенез, старіння (Clouse, 1998; Ram Rao et al., 2002). Брасиностероїди було знайдено у 44 видів рослин різних систематичних груп, серед них *Equisetum arvense*, у стробілах яких їх кількість становила 0,152-0,349 нг/г маси сирової речовини (Fujioka, 1999).

Хоча сучасні дослідження дії фітогормонів залишаються майже повністю сфокусованими на вищих насінних рослинах (ріст і поділ клітин, процеси старіння і адаптації, транспорт речовин, дихання, синтез нуклеїнових кислот і білків тощо), є також значний, хоча й розрізнений обсяг даних щодо метаболізму і синтезу фітогормонів у рослин різних систематичних груп, включаючи і спорові рослини, та їх ролі у регуляції фізіологічних процесів. Ряд оглядів присвячено специфічним групам, таким як водорості (Bradley, 1991), печіночники (Maravolo, 1976; 1980) мохи (Christianson, 1999; Cooke et al., 2002; Johri, 2008; Sztein et al., 1995; 2000) тощо.

Ще у 2002 році з'явилися перші спроби оцінити всю наявну літературу щодо дії ауксину в усіх рослинах, з особливим наголосом на лінію нижчих зелених рослин, включаючи харофіти (групу зелених водоростей найближчу до наземних рослин), кріофіти (основні наземні рослини), птеридофіти (судинні ненасінні рослини) та насінні рослини (Cooke et al., 2002). Це дало можливість стверджувати, що у харофітів та кріофітів (принаймні у зародковій формі) фізіологічні механізми регуляції рівня ІОК та багато ІОК-залежних реакцій подібні до наявних у насінних рослин. Наприклад, показано, що

апикальні ділянки талому харофітів та печіночників синтезують ІОК триптофан-незалежним шляхом, в якому рівень ІОК регулюється через баланс між біосинтезом та деградацією ІОК. Апикальні ділянки всіх інших наземних рослин характеризуються тим самим шляхом біосинтезу, але з можливістю використання кон'югації та реакції гідролізу кон'югатів для досягнення більш точного просторового та часового контролю рівня ІОК. Верхівки талому харофітів насичені переносниками ІОК, які очевидно не чутливі до інгібіторів полярного транспорту ІОК. На відміну від цього відомо, що двом підрозділам гаметофітів бріофітів та спорофітів моху притаманний полярний транспорт ІОК, але ці групи по-різному чутливі до інгібіторів (Atzorn et al., 1989).

Хоча регуляторна роль ІОК у розвитку харофітів та бріофітів майже не досліджувалася, відомо, що вони мають широкий спектр реакцій розвитку, включаючи тропізми, апикальне домінування, ініціацію розвитку ризоїдів та інші процеси, контрольовані ІОК, що нагадує гормональний контроль за її участі відповідних реакцій у насінних рослин. Отже, правомірним здається, що покритонасінні рослини не виробили новий механізм для регулювання синтезу ІОК, а ймовірноше модифікували механізми, які вже сформувалися у ранніх наземних рослин. Вивченню регуляторної ролі ауксинів у спорових рослин була присвячена також робота Дороті Полі, яка досліджувала ембріогенез папороті – *Marsilea vestita* за участю природних та синтезованих ауксинів і їх інгібіторів, формування осьових органів, полярний транспорт ауксинів у мохоподібних – *Pellia epiphylla* та *Polytrichum ohioensis* (Poli, 2005).

Пізніше Johri (Johri, 2008) продовжив обговорення щодо розподілу, функцій і можливостей походження фітогормонів у *Chlorophytes*, *Charophytes*, *Bryophytes* та *Tracheophytes*. Було розглянуто п'ять груп фітогормонів – ауксини, цитокініни, гібереліни, абсцизова кислота та етилен. Автор за основу виникнення гормональної системи у рослин взяв гіпотезу про їх мікробіологічне походження. Показана також наявність специфічних реакцій рослин на фітогормони. Так, у мохоподібних (одні з найдавніших за походженням наземні рослини) ауксини регулюють диференціацію каулонами та коренів, а цитокініни – утворення стеблових бруньок. Етилен уповільнює поділ клітин, але бере участь у видовженні/розтягуванні клітин. Щодо гіберелінів, то ніякої реакції на їх дію не спостерігається. Розглядається взаємозв'язок між

гіберелінами та антеридіогенами у папоротей, як речовинами близькими за хімічною природою і безпосередньою участю гіберелінів у формуванні антеридіїв. Автор робить висновок, що гібереліни вперше з'явилися у папоротей. Обговорюються питання і про схожі механізми дії фітогормонів як у мохів, так і у вищих рослин.

Таким чином, відомості щодо якісного складу та кількісного вмісту фітогормонів у деяких представників вищих судинних рослин та про їх вплив на ріст і розвиток цих організмів у культурі *in vitro* досить обмежені. Зовсім немає даних щодо фітогормонального балансу, динаміки та розподілу фітогормонів як у різних органах, так і в цілому рослинному організмі спорових на різних етапах їх життєвого циклу, а як наслідок відсутня інформація щодо особливостей регуляторної ролі гормонів у фізіологічних перетвореннях цих рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Дарвін Ч. Способность к движению у растений. Сочинения. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. 8. – С. 153-517.
- Мусатенко Л.І. Ріст і фізіологічно активні речовини в регуляції росту і розвитку рослин // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 508-528.
- Atzorn R., Bopp M., Merdes U. The physiological role of indole acetic acid in the moss *Funaria hygrometrica* Hedw. II. Mutants of *Funaria hygrometrica* which exhibit enhanced catabolism of indole-3-acetic acid // J. Plant Physiol. – 1989. – V. 135. – P. 526-530.
- Beutelmann P. Purification and identification of a cytokinin from moss callus cells // Planta. – 1977. – V. 133. – P. 215-217.
- Bopp M. Control of differentiation in fern allies and bryophytes // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1968. – V. 19. – P. 361-380.
- Bradley P.M. Plant hormones do have a role in controlling growth and development in algae // J. Phycol. – 1991. – V. 27. – P. 317-321.
- Chenou-Fleurg, E. Physiologie vegetale-production d'auxine diffusible par les bougeons terminaux et les jeunes feuilles du sporophyte de *Marsilea drummondii* (Filicinae) // C. R. Acad. Sc. Paris. – 1968. – V. 266. – P. 1394-1396.
- Christianson M.L. Control of morphogenesis in bryophytes. // Bryophyte Biology / Eds. A.J. Shaw, B. Goffinet. – Cambridge, UK, Cambridge University Press. – 1999. – P. 199-224.

- Clouse S.D. Brassinosteroids: Essential regulators of plant growth and development // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1998. – V. 49. – P. 427-451.
- Cooke T.J., Poli D.B., Szein A.E., Cohen J.D. Evolutionary patterns in auxin action // *Plant Mol. Biol.* – 2002. – V. 49. – P. 319-338.
- Dathe W., Miersch O., Schmidt J. Occurrence of jasmonic acid, related compounds and abscisic acid in fertile and sterile fronds of three *Equisetum* species // *Biochemie und Physiologie der Pflanze.* – 1989. – V. 185, № 1-2. – P. 83-92.
- Fujioka, S. Natural occurrence of brassinosteroids in the plant kingdom // *Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones* / Eds. A. Sakurai, T. Yokota. – Tokyo: Springer, – 1999. – P. 21-45.
- Johri M.M. Hormonal regulation in green plant lineage families // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* – 2008. – V. 14, № 1-2. – P. 23-38.
- Kato J., Purves W. K., Phinney B. Gibberellin-like substances in plants // *Nature.* – 1962. – V. 916. – P. 688.
- Kuriyama A., Kawai F., Kanamori M., Dathe W. Inhibitory effect of jasmonic acid on gametophytic growth, initiation and development of sporophytic shoots in *Equisetum arvense* // *J. Plant Physiol.* – 1993. – V. 141. – P. 694-697.
- Kuriyama A., Maeda M. Direct production of sporophytic plants from spores of *Equisetum arvense* // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 1999. – V. 58, № 1. – P. 77-79.
- Kuriyama A., Takeuchi M., Kawai F., Kanamori M. Roles of inorganic nitrogen in gametophytic growth and in initiation and development of sporophytic shoots of *Equisetum arvense* // *Plant Cell Physiol.* – 1992. – V. 33. – P. 647-650.
- Maravolo N.C. Polarity and localization of auxin movement in the hepatic *Marchantia polymorpha* // *Amer. J. Bot.* – 1976. – V. 63. – P. 529-531.
- Maravolo N.C. Control of development in the hepatic *Marchantia polymorpha* // *Torrey Bot. Club.* – 1980. – V. 107. – P. 308-324.
- Nakazawa S. Morphogenesis of the fern protonema. II. Modification of the apical differentiation in *Dryopteris* affected by IAA // *Protoplasma.* – 1959. – V. 52, № 1. – P. 1-4.
- Ooya N. Induction of apogamy in *Equisetum arvense* // *Bot. Mag. Tokyo.* – 1974. – V. 87. – P. 253-259.
- Poli D.B. The role of auxin on the evolution of embryo development and axis formation in land plants // *Abstract of Dissertation Doctor of Philosophy / University of Maryland College Park.* – Maryland, 2005. – 202 p.
- Ram Rao S.S., Vardhini B.V., Sujatha E., Anuradha S. *Brassinosteroids* – A new class of phytohormones // *Current Sci.* – 2002. – V. 82, № 10. – P. 1239-1245.
- Schraudolf H., Fisher A. Evidence for cytokinins in gametophytes of the fern *Anemia phyllitidis* L. sw. // *Plant Set. Lett.* – 1979. – V. 14. – P. 199-203.
- Stirk W.A., van Staden J. Occurrence of cytokinin-like compounds in two aquatic ferns and their exudates // *Envir. Exp. Bot.* – 2003. – V. 49, № 1. – P. 77-85.
- Szein A.E., Cohen J.D., Cooke T.J. Evolutionary patterns in the auxin metabolism of green plants // *Int. J. Plant Sci.* – 2000. – V. 161, № 6. – P. 849-859.
- Szein A.E., Cohen J.D., Slovin J.P., Cooke T.J. Auxin metabolism in representative land plants // *Amer. J. Bot.* – 1995. – V. 82, № 12. – P. 1514-1521.
- Wang T., Cove D., Beutelmann P., Hartmann E. Isopentenyladenine from mutants of the moss *Physcomitrella patens* // *Phytochemistry.* – 1980. – V. 19. – P. 1103-1105.
- 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.
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of pteridophyte sporophytes // *Plant Cell Physiol.* – 1983. – V. 24, № 6. – P. 1027-1031.

Надійшла до редакції
14.05.2012 р.

ФІТОГОРМОНИ В ОНТОГЕНЕЗИ

PHYTOHORMONES IN ONTOGENESIS OF VASCULAR SPORE PLANTS

L. V. Voytenko

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

In the review the results of study of functional role of phytohormones in the regulation of morpho-physiological processes of vascular spore plants are presented. The similarity between functioning of phytohormones (auxins, cytokinins, gibberellins, abscisic and jasmonic acids) in the higher and inferior plants is established.

Key words: *vascular spore plants, phytohormones, growth, development*

ФІТОГОРМОНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Л. В. Войтенко

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

В обзоре представлены результаты исследования функциональной роли фитогормонов в регуляции морфо-физиологических процессов споровых сосудистых растений. Установлено сходство между функционированием фитогормонов (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов, абсцизовой и жасмоновой кислот) у высших и низших растений.

Ключевые слова: *споровые сосудистые растения, фитогормоны, рост, развитие*